

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВПО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС РАСТЕНИЙ

ТОМ VII

Научное издание

Йошкар-Ола
2013

ББК Е 53
УДК 633.7/9
О 595

Редакционная коллегия:

Л. А. Жукова, Заслуженный деятель науки РФ, д-р биол. наук, профессор (ответственный и научный редактор);

О. П. Ведерникова, канд. биол. наук, доцент;

Е. С. Закамская, канд. биол. наук, доцент

Рецензенты:

Ю. К. Виноградова, д-р биол. наук, гл. науч. сотр.

ФГБУ Н «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина» РАН;

С. М. Дементьева, канд. биол. наук, профессор, декан биологического факультета, зав. кафедрой ботаники

ФГБУ ВПО «Тверской государственный университет»

Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом МарГУ

Онтогенетический атлас растений: научное издание.
О 595 Том VII / Мар. гос. ун-т; отв. и науч. ред. проф. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2013. – 364 с.

ISBN 978-5-94808-793-1

Онтогенетический атлас растений включает описания онтогенезов 42 видов цветковых растений. Во введении представлена история развития популяционно-онтогенетического направления в России. Для каждого объекта приводятся краткая биоморфологическая характеристика, диагнозы и рисунки онтогенетических состояний, сведения об использовании, для ряда видов – физиологические параметры, особенности структуры популяций и экологическая характеристика.

Атлас предназначен для изучения особенностей организации популяций растений и популяционного биоразнообразия ботаниками, экологами, ресурсоведами, сотрудниками ботанических садов, национальных парков, заповедников, специалистами по интродукции, преподавателями, аспирантами и студентами биологических специальностей вузов, учителями и обучающимися школ с углубленным изучением биологии.

ББК Е 53
УДК 633.7/9

© Коллектив авторов, 2013

© ФГБОУ ВПО «Марийский

государственный университет», 2013

ISBN 978-5-94808-793-1

THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION
MARI STATE UNIVERSITY

ONTOGENETIC ATLAS OF PLANTS

VOLUME VII

SCIENTIFIC EDITION

Yoshkar-Ola
2013

LBC E 53
UDC 633.7/9
O 595

Editorial staff: **L. A. Zhukova**, Honored Science Worker of Russian Federation, Doctor of biological Science, professor (the major and scientific editor);
O. P. Vedernikova, PhD in Biol. Sci., associate professor;
E. S. Zakamskaya, PhD in Biol. Sci., associate professor;

Reviewers: **Yu. K. Vinogradova**, Doctor of Biological Science, the chief researcher of the Main Botanical Garden named after N. V. Tsitsin of Russian Academy of Sciences;
S. M. Dementyeva, PhD in Biol. Sci., Professor, Dean of the Faculty of Biology, Head of the Botany Department of Tver State University

*Recommended for publishing by the editorial and publishing Council
of Mari State University*

Ontogenetic Atlas of Plants: scientific edition. Volume VII /
O 595 Mari State University; the major editor L. A. Zhukova. – Yoshkar-Ola, 2013. – 364 p.

ISBN 978-5-94808-793-1

The Ontogenetic atlas of plants contains the descriptions of 42 species of flowering plants. In the introduction the history of developing of population – ontogenetic direction in Russia is represented. For each object there is a brief biomorphological description, diagnoses and pictures of ontogenetic conditions, the information about usage, for some species – physiological parameters, peculiarities of the population structure and ecological description.

The atlas is intended for learning the peculiarities of arrangement of plant populations and population biodiversity by botanists, ecologists, resource masters, workers of Botanic Gardens, National Parks, Forest Reserves, specialists in introduction, lecturers, postgraduate students and students of biological specialties, teachers and pupils in schools with advanced study of biology.

LBC E53
UDC 633.7/9

ISBN 978-5-94808-793-1

© A group of authors, 2013
© Mari State University, 2013

ВВЕДЕНИЕ

Публикация томов «Онтогенетического атласа растений» (1997–2011) развивает традиции, сформировавшиеся в недрах Проблемной биологической лаборатории «Численность популяций растений и животных и воспроизводство полезных видов» МГПИ (ПБЛ), на базе которой издано 5 выпусков диагнозов и ключей возрастных состояний злаков, луговых и лесных трав, деревьев и кустарников (1980, 1983, 1987, 1989, 1997). Издание VII тома «Онтогенетического атласа растений» совпало с 50-летним юбилеем ПБЛ, поэтому во введении к нашему изданию освещены основные достижения и направления исследований лаборатории.

Проблемная биологическая лаборатория МГПИ им. В. И. Ленина (в настоящее время Учебно-научный центр экологии и биоразнообразия МПГУ) организована осенью 1963 г. благодаря инициативе двух выдающихся ученых, профессоров А. А. Уранова и С. П. Наумова. Основное направление исследований – изучение структуры и динамики популяций растений и животных.

Методологической базой научных исследований ботанического отдела ПБЛ стали фундаментальные идеи А. А. Уранова, И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой.

Наиболее важными в *популяционно-онтогенетическом и фитоцено-тическом* направлениях были теоретические разработки **А. А. Уранова:**

- теория фитогенных полей;
- концепция сопряженности ценопопуляций растений;
- концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная одновременно с Т. А. Работновым;
- концепция больших и малых популяционных волн;
- представление о фитоценозе как о совокупности ценопопуляций;
- представления о классификации нормальных популяций;
- введение в популяционную экологию коэффициента возрастности, определяемого как суммарный запас энергии всех онтогенетических групп ценопопуляции;
- использование метода определения обилия по Друде с учетом количественных характеристик;
- программы и учебники по систематике растений для вузов.



А. А. Уранов (1901–1974),
вице-президент ВБО, профессор
МГПИ и МГУ



Т. А. Работнов (1904–2000),
профессор МГУ



И. Г. Серебряков (1914–1969),
профессор МГПИ



Т. И. Серебрякова (1922–1986),
профессор МГПИ

В области *биоморфологии* наиболее значимыми являются теоретические разработки **И. Г. Серебрякова** и **Т. И. Серебряковой**:

- углубленная трактовка понятия «жизненная форма»;
- морфологическая классификация жизненных форм древесных и травянистых растений;
- представления о морфогенезе побегов и эволюции жизненных форм растений;
- концепция архитектурных моделей;
- оригинальные работы в области ритмологии растений и фитоценозов;
- программы и учебники по ботанике для вузов и школ;

- проблемой консортивных отношений с представителями животного мира занимались, развивая идеи своих учителей, зоологи: д-р биол. наук, проф. С. П. Наумова, д-р биол. наук, проф. Ф. Н. Правдина, А. В. Михеева, И. Х. Шарова и другие представители дружественной родственной кафедры.

За 50 лет работы ботаническим отделом ПБЛ были изучены онтогенезы более 150 видов луговых, лесных, степных и горных растений. Детально описаны их онтогенетические состояния в разных эколого-ценотических и географических условиях. Выяснено, что основные диагностические признаки онтогенетических групп стабильны в широком диапазоне условий, хотя количественные показатели (высота побегов, размеры листьев и др.) и жизненные формы могут изменяться.

Совместно с преподавателями кафедры ботаники были разработаны методы изучения ценопопуляций растений различных жизненных форм в широком диапазоне условий. Исследована динамика ценопопуляций в разных ценозах. На базе ПБЛ и кафедры ботаники МГПИ была написана и опубликована серия коллективных монографий: «Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений» (1967), «Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций» (1968), «Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом» (1974), «Ценопопуляции растений» (1976, 1977, 1988), «Жизненные формы: структура, спектры и эволюция» (1981), «Динамика ценопопуляций растений» (1985) и сборники «Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях» (1985), «Жизненные формы в экологии и систематике растений» (1986), «Онтогенез и ритм развития высших растений» (1987). Кроме того, составлены и опубликованы методические разработки для студентов биологических специальностей: «Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций» (1986), «Подходы к изучению ценопопуляций и консорций» (1987). Ответственными редакторами этих изданий были А. А. Уранов и Т. И. Серебрякова.

Многие из сотрудников ПБЛ и кафедры ботаники, а также специалистов, работавших вместе с ними, внесли весомый вклад в развитие популяционно-онтогенетического направления и биоморфологии.

Канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник **Л. Е. Гатцук** использовала разработанные И. Г. Серебряковым методы морфологического анализа растений разных жизненных форм применительно к описанию их онтогенетических состояний. Совместно с канд. биол. наук Л. И. Воронцовой она впервые проанализировала понятие жизненности у растений в связи с вариабельностью их в онтогенезе. В фундаментальной работе «Содержание понятия «травы» и проблемы их эволюционного положения»

(1976) Л. Е. Гатцук дала аналитический обзор проблемы эволюционного происхождения травянистых жизненных форм. Она разработала систему структурно-биологических единиц тела растения (1994). Весьма важной представляется одна из последних ее работ «Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции» (2008), где она изложила основы концепции модульной организации и историю ее возникновения. В материалах конференции, посвященной памяти Х. Раункиера (2010), опубликована ее статья «Опыт применения спектров жизненных форм к характеристике сообществ». Ее активное участие в семинарах проблемной лаборатории, в частности, во время терминологических дискуссий, способствовало уточнению используемых ныне в биоморфологии понятий. Совместно с канд. биол. наук, доц. Л. М. Шафрановой и д-ром биол. наук, проф. Н. И. Шориной был написан обзор о влиянии биоморфологии растений на развитие экологии (2009).

Старшими научными сотрудниками ПБЛ и кафедры ботаники МПГУ кандидатами биологических наук И. М. Ермаковой, Н. С. Сугоркиной, В. Л. Бологовой, А. Р. Матвеевым, Н. М. Григорьевой и А. М. Быловой на базе Залидовских лугов в пойме р. Угры Калужской области изучены онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций у 27 видов растений. Ими осуществлен уникальный длительный (до 48 лет) мониторинг состояния особей и ценопопуляций ряда видов в разных фитоценозах. Анализ онтогенетических спектров основных ценозообразователей выявил разнообразие популяционных стратегий, обеспечивающих их длительное устойчивое состояние. Выявлено два основных типа стратегий ЦП: 1) стабильные (например, овсяница луговая – *Festuca pratensis* Huds) 2) динамичные (одуванчик лекарственный – *Taraxacum officinale* Wigg.). Устойчивость ЦП видов со стабильными спектрами обеспечивается долгоживущими старыми особями. Для видов с динамичным типом ЦП характерны высокая семенная продуктивность, приживаемость значительного числа проростков и большой размах колебания численности. У этих видов в ЦП преобладают особи прегенеративного периода. I тип свойствен виолентам, пациентам, II тип – видам с признаками эксплентности (Ермакова, Сугоркина, 1985; 2004; 2009).

Начиная с 90-х гг. XX в. в центре внимания оказались проблемы устойчивости растительности луга при антропогенном воздействии. Впервые выполнены исследования, посвященные восстановительным процессам на лугах после стогования (Ермакова, Сугоркина, 1993). Установлено, что сохранение стогов в течение длительного периода приводит к обеднению флористического состава, уменьшению общего проективного покрытия и засорению луга. В зависимости от реакции на режим стогования авторами выделено 6 типов растений и 4 периода вос-

становительной сукцессии. Восстановительная сукцессия длится от 4 до 30 лет в зависимости от размера подстожий и местоположения участка.

В результате 48-летнего мониторинга лугов выявлено сокращение флористического разнообразия на 10–30 видов. Сравнение доминантов луговых фитоценозов в 1965–1966 гг. и в настоящее время показало, что ЦП некоторых видов сохранили свое доминирующее положение, другие перестали быть доминантами или исчезли совсем. Уменьшилось различие между участками, отнесенными в 1965–1966 гг. по признакам флористического состава и доминантам к разным типам растительности (Ермакова, Сугоркина, 2000). Выявлены основные факторы, определяющие стабильность состава и структуры Залидовских лугов. Среди них: богатство таксономического состава и видовая насыщенность, разнообразие жизненных форм, высокая сомкнутость травостоя, обеспечивающая замкнутость фитоценоза, полидоминантность, разные фитоценотические позиции растений, сочетание конкурентно-совместимых видов, а также большая устойчивость ЦП доминирующих видов к воздействию ЦП других видов. На популяционном уровне оно выражается в совместном существовании ЦП со стабильным и динамичным онтогенетическими спектрами. На уровне организма оно проявляется в разной продолжительности онтогенеза и отдельных состояний, в частичной потере способности к цветению и переходу в состояние вторичного покоя (Ермакова, Сугоркина, 2000). Наиболее благоприятно для поддержания устойчивости и флористического разнообразия луга сенокосное использование. И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной подготовлена к публикации монография, обобщающая результаты многолетних исследований динамики Залидовских пойменных лугов.

Канд. биол. наук, ст. науч. сотрудником **В. Н. Егоровой** исследованы онтогенез и структура ценопопуляций 11 доминирующих злаков на Дединовских пойменных лугах р. Оки. Изучено изменение видового состава парциальных флор при различной антропогенной нагрузке в 1940–1960 и 1997–2005 гг. Проведенный анализ показал, что естественные и антропогенные сукцессии сопряжены с обеднением видового состава пойменных фитоценозов. Оно не компенсируется внедрением ЦП новых видов, отсутствующих в прежних ценозах. При наличии общих тенденций в зависимости от уровня антропогенной нагрузки результаты сукцессионных процессов существенно отличаются. Полученные материалы отражены в монографии «Биоморфологическая структура флоры внутриландшафтных нарушенных местообитаний поймы реки Оки (Дединовское расширение)» (2013).

Д-р биол. наук, профессор **Л. А. Жукова** – в прошлом руководитель луговой группы ПБЛ МГПИ, затем заведующая кафедрой ботаники,

экологии и физиологии растений Марийского госуниверситета, теперь профессор кафедры экологии МарГУ, Почетный работник высшего профессионального образования, Заслуженный деятель науки РФ. Результаты ее исследований обобщены в монографии «Популяционная жизнь луговых растений» (1995), в семи коллективных монографиях, в том числе в изданиях «Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ» (2006) и «Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений» (2010), одного учебника, 11 учебных пособий для студентов вузов РФ.

Л. А. Жукова разработала классификацию типов онтогенеза (1988) и один из первых вариантов классификации нормальных ценопопуляций (1967). В дальнейшем А. А. Урановым и О. В. Смирновой был опубликован ее усовершенствованный вариант (1969). Для анализа структуры и динамики ценопопуляций Л. А. Жуковой введены индексы восстановления и замещения, индекс стабильности баланса и скорости развития ЦП. Ею разработаны общие представления о поливариантности онтогенеза и популяций, которая рассматривается в качестве общебиологической и системной закономерности, создана первая классификация поливариантности онтогенеза (Жукова, 1986). А. С. Комаров по ее материалам о *Plantago major* L. разработал одну из первых иммитационных моделей динамики ценопопуляций (Жукова, Комаров, 1990; 1991). Для анализа экологических позиций ЦП в разных фитоценозах Л. А. Жукова предложила определять диапазоны каждого экологического фактора, что позволяет рассчитывать экологическую валентность, экологическую эффективность и толерантность видов с помощью диапазонных экологических шкал (2010).

Л. А. Жукова изучила онтогенез 43 видов луговых растений, а совместно с аспирантами и дипломниками еще 27 видов лесных, опушечных и культивируемых растений. Ею было организовано и проведено более 70 выездных практик и экспедиций в МГПИ. Почти в каждой из них самое активное участие принимал ее муж Л. А. Исаев. Сборы оборудования, обучение студентов походной жизни, сборы гербария, забота о быте, лекции по международному положению и краеведению, по истории тех районов России, где проходили экспедиции, об архитектурных памятниках – все это студенты узнавали от него. Сколько прекрасных слайдов и фотографий он успевал сделать и всегда демонстрировал их на наших заседаниях, домашних посиделках, щедро предоставлял студентам, аспирантам и сотрудникам в качестве иллюстративного материала для их докладов и выступлений на конференциях, для отчетов и научных работ. Его помощь была неоценима при написании диссертаций, книг и в дальнейшей работе в Марийском госуниверситете, где он

продолжал участвовать в жизни кафедры ботаники, экологии и физиологии растений, выбравшей его почетным членом.

На кафедре ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета по инициативе Л. А. Жуковой с 1991 г. начато создание Онтогенетического гербария. В него были включены также коллекции, переданные сотрудниками ПБЛ и кафедры ботаники МПГУ – И. М. Ермаковой, Л. Б. Заугольной, А. М. Быловой, Н. С. Сугоркиной и другими. Сейчас гербарий включает более 6 000 листов с растениями разных онтогенетических состояний, представляющими 607 видов из 86 семейств и 369 родов. Большая часть материалов собрана сотрудниками и студентами кафедры экологии МарГУ. В настоящее время Гербарий зарегистрирован в Международном гербарном фонде (code Mari – <http://sweetgum.nybg.org/ih/herbarium.php?irn=176924>) и является структурным подразделением Популяционно-онтогенетического музея кафедры экологии и МарГУ, который входит в Евразийскую ассоциацию музеев университетов. Заведующая музеем С. В. Козырева поддерживает его в хорошем состоянии, несмотря на все трудности. В нем выделено семь отделов:

- Научный и учебный гербарий.
- Отдел начальных этапов онтогенеза (материалы о 89 видах из 49 семейств).
- Отдел поливариантности онтогенеза.
- Коллекция плодов и семян (представлено 90 видов из 83 семейств).
- Изотека (307 рисунков растений разных жизненных форм и систематического положения).
- Фототека (диски с фотографиями гербарных образцов растений на разных этапах онтогенеза).
- Библиотека музея.

На 18 стендах музея помещены гербарные образцы и фотографии онтогенетических состояний растений, отражена история развития приоритетного для отечественной науки популяционно-онтогенетического направления. Сотрудники кафедры экологии на общественных началах совместно с аспирантами и студентами пополняют и поддерживают музей в рабочем состоянии.

Под редакцией профессора Л. А. Жуковой, доцентов О. П. Ведерниковой, Э. В. Шестаковой, Е. С. Закамской и других сотрудников кафедры экологии МарГУ с 1997 г. издается «Онтогенетический атлас растений». С 1997 по 2011 год выпущено 6 томов периодического научного издания, где сотрудники ПБЛ МПГУ опубликовали 12 статей.

Д-р биол. наук, профессор **Л. Б. Заугольнова** – в 70–80 гг. руководитель ботаническим отделом ПБЛ МГПИ, затем ст. науч. сотрудник лаборатории структурно-функциональной организации лесных экосистем Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва). Ею созданы сайты «Ценофонд лесов Европейской части России» и «Определитель типов леса Европейской части России», а также совместно с д-ром биол. наук О. В. Смирновой База данных по эколого-ценотическим группам растений. Л. Б. Заугольнова – соавтор книг «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994) и «Восточноевропейские леса» (2004), двух монографий «Ценопопуляции растений» и одноименного учебника.

Профессор Л. Б. Заугольнова разработала оригинальную систему иерархически соподчиненных единиц популяционного уровня у растений, выявила особенности структуры и динамики популяций многолетних растений в связи биоморфологическими особенностями и онтогенезом. Ею проанализирована и определена степень динамичности ценопопуляций растений в пределах одного фитоценоза. Она предложила новые методы анализа онтогенетического спектра как показателя демографической структуры и ввела понятия базового и характерного спектров. Обосновано понятие критического состояния ценопопуляций, предложен способ диагностики, применимый для их мониторинга. Основные результаты исследований обобщены в ее докторской диссертации «Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга» (1994).

Д-р биол. наук, зав. отделом ботаники Учебно-научного Центра МПГУ **Е. И. Курченко** провела монографическое исследование рода *Agrostis* L. на территории России и сопредельных стран (2010). Разнообразие жизненных форм позволило рассмотреть этот таксон в качестве модельного объекта для разработки нового подхода в систематике, который интегрирует три современных научных направления в ботанике – классическое морфолого-географическое, биоморфологическое и популяционно-онтогенетическое. Проведена таксономическая ревизия рода, даны характеристики таксонов с привлечением традиционных и нетрадиционных признаков. Использование новых признаков позволило существенно дополнить характеристику видов и более корректно решить вопросы о видовом статусе ряда таксонов, понять способы видообразования, установить возможные эволюционные взаимоотношения видов, выявить районы происхождения секций, найти новые биоморфологические признаки для разграничения видов. Основным итогом монографического изучения рода *Agrostis* L. с популяционно-онтогенетической точки зрения может быть представлен в следующем виде: жизненная форма,

особенности онтогенеза и онтогенетический состав ценопопуляций видоспецифичны и отражают морфофункциональное единство растения. Способ возобновления побега, продолжительность его жизни, последовательность и интенсивность пробуждения пазушных почек определяют жизненную форму растения, с которой сопряжены особенности онтогенеза, общая продолжительность жизни растения, механизмы возобновления популяций, онтогенетические спектры ценопопуляций. Эти признаки обуславливают специфику популяционной жизни в пространстве и во времени, определенный тип стратегии вида и модусы эволюционных преобразований.

Д-р биол. наук, профессор **О. В. Смирнова** – руководитель лесной группы ПБЛ МГПИ в 70–80 годы XX столетия. Позднее она заведующая лабораторией структурно-функциональной организации лесных экосистем Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва). О. В. Смирнова – отв. редактор и соавтор книг «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994) и уникального издания «Восточноевропейские леса» (2004), объединившего материалы более 60 авторов, автор монографии «Структура травяного покрова широколиственных лесов» (1987), соавтор двух коллективных монографий «Ценопопуляции растений», одного учебника и пяти учебных пособий для студентов. Ее работы, как и работы ее учеников, способствуют развитию популяционного направления в лесной фитоценологии.

Профессор О. В. Смирнова с коллегами развивала представления о популяционных стратегиях видов, предложенные ранее Л. Г. Раменским, Дж. П. Граймом, Т. А. Работновым. Ее работы были посвящены изучению популяционных механизмов устойчивости растительных сообществ, оценке роли ключевых видов, совместно с канд. биол. наук Р. В. Попадюком и другими коллегами О. В. Смирновой были уточнены основные положения ГЭП – парадигмы, разработанной зарубежными авторами, а вместе с д-ром биол. наук Л. Б. Заугольной создана База данных по эколого-ценотическим группам растений.

Исследования д-ра биол. наук, ст. науч. сотрудника **И. В. Татаренко** посвящены специальному биоморфологическому и популяционно-онтогенетическому анализу представителей семейства *Orchidaceae*. Она изучила строение побегов и их систем у 48 типов жизненных форм 300 видов. И. В. Татаренко впервые разработала оригинальную классификацию жизненных форм. Она описала основные модусы структурной эволюции орхидных. Ею впервые изучены онтогенез и ритм сезонного развития у 52 видов. И. В. Татаренко выявлены предполагаемые пути симбиотической коэволюции с микоризообразующими грибами в различных группах семейства, определены интенсивность и локализация

микоризы у 80 видов. Основные результаты исследования отражены в монографии «Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны» (1996).

Д-р биол. наук, профессор **Н. И. Шорина** в настоящее время является одним из лидеров отечественной биоморфологии. Широко известны ее оригинальные работы по изучению биологии и ценоотических популяций клубнелуковичных и луковичных растений. На примере *Colchicum speciosum* Stev. она показала, что в онтогенезе изменяется форма клубнелуковиц, а это не позволяет использовать данный признак в качестве критерия для выделения самостоятельных видов. Впервые изучен онтогенез этого вида на уровне особи и клона и проведен анализ клонов ценопопуляций. Вместе с зоологом канд. биол. наук Х. П. Мамаевой Н. И. Шорина провела комплексные ботанико-зоологические исследования. Впервые на примере подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Lozinsk.) она описала разные пути онтогенеза у одного вида, у этого же вида выявлены варианты пространственного размещения особей в ценопопуляциях. Эти представления в 1980-х гг. были развиты Л. А. Жуковой в виде концепции поливариантности онтогенеза растений. Известны также работы Н. И. Шориной по кислице обыкновенной (*Oxalis acetosella* L., у которой были изучены сезонные изменения онтогенетической структуры ценопопуляций. Н. И. Шориной проведены специальные многолетние исследования по экологической морфологии и популяционной биологии папоротников. Впервые ее были изучены растения, в цикле воспроизведения которых спорофит и гаметофит представлены самостоятельными поколениями, занимающими разные экологические ниши. Показано, что принципы дискретной периодизации онтогенеза применимы не только к спорофитам, но и к гаметофитам. Н. И. Шориной разработана классификация биоморф папоротников умеренных широт, синтезирующая биоморфологический и популяционно-фитоценоотический подходы.

Более подробные сведения об исследователях, изучавших онтогенез и структуру популяций в разных регионах, приведены ниже в таблице.

Во многом весомые результаты, достигнутые сотрудниками лаборатории и специалистами, связанными с ней на разных этапах ее деятельности, были обусловлены богатым теоретическим фундаментом, заложенным руководителями ПБЛ и той удивительной атмосферой сотрудничества и коллективного творчества, которая сложилась на самых первых этапах ее создания. Она поддерживалась многочисленными научными семинарами, конференциями, дискуссиями и обсуждениями, совместными экспедициями и проектами, работой над коллективными монографиями. В рамках этой деятельности произошло дальнейшее раз-

витие многих идей основателей урановско-серебряковской школы, реализовалась их мечта о регулярном проведении школ по теоретической морфологии растений и конференций по популяционно-онтогенетическому направлению. В исследованиях, проводимых на базе лаборатории нашли отражение все основные аспекты, связанные со структурной ботаникой и популяционной экологией.

Сведения о проведении популяционно-онтогенетических исследований растений сотрудниками ПБЛ и кафедры ботаники МПГУ

Регион	Исследователи
<i>Степная и горная группы</i>	
Кавказ	
Адлерский р-н, г. Арагац	Е. И. Курченко
Армения, г. Хуступ	Е. И. Курченко
г. Бештау Пятигорского р-на	Е. И. Курченко
Грузия г. Казбеги, Игналинск	Е. И. Курченко
Тебердинский заповедник, Красная Поляна	Н. И. Шорина, Е. И. Курченко
Батумский и Тбилисский бот. сады	Л. А. Жукова, Е. С. Чахалиян
Сочинский дендрарий	Л. А. Жукова
Краснодарский край	И. В. Татаренко
Крым	
Крымский заповедник, Никитский бот. сад	Л. А. Жукова, И. М. Ермакова
Крымские яйлы	Е. И. Курченко
Херсонская обл.	Е. И. Курченко
Украинские Карпаты, Закарпатье	Л. А. Жукова, В. А. Русов, Д. Л. Теплов, О. В. Смирнова, Е. И. Курченко
Казахстан, Наурузумский заповедник	Л. Б. Заугольнова, А. М. Былова, Н. Ф. Михайлова, Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, А. Р. Матвеев, В. С. Гусева, С. П. Мамаева и другие сотрудники ПБЛ
Таджикистан, Гиссарский хребет	Е. И. Курченко
Забайкалье, Бурятия, р. Иволга	Е. И. Курченко
Западная Сибирь, высокогорья Средней Азии, Баргузинский хребет, Забайкалье, Дальний Восток	Н. Ф. Михайлова, Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, А. Р. Матвеев, Н. И. Шорина, В. С. Гусева, С. П. Мамаева, Е. И. Барабанов, Б. П. Степанов и другие сотрудники ПБЛ

Регион	Исследователи
Камчатка, Северо-Курильск на о. Парамушир	Е. И. Курченко
Приморский край, о. Сахалин	Е. И. Курченко, И. В. Татаренко
<i>Луговая группа исследователей</i>	
Архангельская область. Биостанция Архангельского пед. института	Л. А. Жукова со студенческой практикой
Соловецкие острова	Л. А. Жукова, Л. А. Исаев, Н. А. Торопова
Холмогоры, Черевково – пойма реки Сев. Двины	Л. А. Жукова, Н. А. Торопова
Вологодская обл., Пундуга	Л. А. Жукова
Калужская обл., Залидовские луга в пойме реки Угры	И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина, В. Л. Бологова, Н. М. Григорьева А. Р. Матвеев, А. М. Былова, Е. В. Зубкова, Е. М. Абашкина, О. В. Ковынева и др. сотрудники
Карелия, заповедник Кивач, Кандопога, Заонежье – Шала	Л. А. Жукова, В. А. Русов, Д. Л. Теплов Л. А. Жукова, Л. А. Исаев, О. П. Ведерникова
Карелия, окрестности г. Петрозаводска, Кандалакшский заповедник	Л. А. Жукова Л. А. Жукова, В. А. Русов, Д. Л. Теплов, Н. С. Ключникова
Литва, Национальный парк	Е. И. Курченко
Московская обл., Дединово, пойменные луга реки Оки	Л. А. Жукова, В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, Е. И. Курченко, А. Р. Матвеев
Московская обл., п. Горы, пойменные луга реки Оки	М. С. Снаговская
Московская область, Павловская слобода, прирусловые луга реки Истры, посадки многолетних трав.	И. М. Ермакова, М. С. Снаговская, А. Р. Матвеев, Н. М. Григорьева, Н. С. Сугоркина, В. Л. Бологова Л. А. Жукова, М. М. Паленова, О. А. Шейпак, Н. И. Шорина, Н. С. Ключникова, Е. Г. Щербакова
Московская обл., Приокско-Тerrasный заповедник	Т. Г. Соколова, Л. А. Жукова, Е. И. Курченко
Московская обл.	И. В. Татаренко
Мурманская обл.	Е. Г. Щербакова, М. М. Палёнова, И. В. Татаренко
Полярно-альпийский ботанический сад	Л. А. Жукова, В. А. Русов, Д. Л. Теплов

Регион	Исследователи
Оренбургская обл.	Е. И. Курченко
Ипсковская обл., г. Великие Луки	И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, В. Л. Бологова, Н. С. Сугоркина, Е. Г. Щербакова,
Рязанская обл., Солодча, Мещерская зона- нальная опытно-мелиоративная станция	И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, В. Л. Бологова, Н. С. Сугоркина, А. Р. Матвеев, Е. Г. Щербакова, М. М. Палёнова.
Центрально-Черноземный заповедник им. В. В. Алехина	М. С. Хомутова, Г. И. Пешкова, Л. А. Жукова, М. С. Снаговская, И. М. Ермакова, Л. Б. Заугольнова, Е. С. Чахалян, О. В. Смирнова
<i>Лесная группа исследователей</i>	
Разные климатические зоны России	Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова, О. И. Евстигнеев, М. В. Бобровский, Т. Ю. Браславская, Н. А. Торопова и др. сотрудники

Под руководством профессора А. А. Уранова подготовили свои диссертации 43 человека, 12 из них стали докторами наук. Питомцы и последователи А. А. Уранова, выросшие до создания ПБЛ, стали преподавателями вузов, научными сотрудниками и постоянными консультантами новых подрастающих учеников А. А. Уранова. Это прежде всего канд. биол. наук М. С. Хомутова, канд. биол. наук, доцент И. С. Михайловская, канд. биол. наук, доцент Н. А. Дорохова, канд. биол. наук, доцент М. И. Падеревская (МГЗПИ), канд. биол. наук, доцент А. С. Нехлюдова (МГЗПИ), канд. биол. наук (доцент МГЗПИ) М. М. Старостенкова, научный сотрудник ДГЗ А. Е. Сергеева, канд. биол. наук, доцент А. М. Былова, канд. биол. наук, доцент М. П. Соловьева, д-ра биол. наук профессора МГПИ им. В. И. Ленина – МПГУ А. Г. Еленевский и Т. Г. Соколова.

Не менее важную роль как консультанты аспирантов и младших научных сотрудников и проблемников играли ученики профессора И. Г. Серебрякова – канд. биол. наук, доценты МГПИ им. В. И. Ленина Т. М. Покровская и М. А. Гуленкова.

Нельзя не вспомнить с благодарностью о членах семей сотрудников, которые даже будучи весьма далеки от проблем биологии, ездили со своим женами в экспедиции, помогали создавать временные базы, вести разведку местности. Юношей-студентов у нас всегда было мало, да и многого они не умели. Приходилось их (да и девочек тоже) учить вести

походное хозяйство, раскладывать костры, ставить палатки, помогать собирать и сушить гербарий, спасать его от дождя, а иногда случалось вытаскивать погибшего туриста и тащить его через болота, защищать экспедицию от непрошенных гостей, подчас пьяных и вооруженных. Если наши близкие были с нами, вся тяжелая мужская работа взваливалась на их плечи. Без их активного соучастия, терпения и понимания большинство экспедиций просто не состоялось бы. Не меньшую помощь оказывали мамы и бабушки, оставаясь дома с детьми, и мы могли спокойно работать, зная, что там все в порядке. Наука всегда творилась коллективными усилиями.

Кроме работавших в ПБЛ и ушедших в Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва) докторов биологических наук, профессоров Л. Б. Заугольной и О. В. Смирновой, а также д-ра биол. наук, профессора Л. А. Жуковой, приглашенной в Марийский госуниверситет заведовать кафедрами ботаники, экологии и физиологии растений, упомянутых выше, многие исследователи, имевшие тесные контакты с ПБЛ и кафедрой ботаники МПГУ, приезжавшие на ФПК или учившиеся в аспирантуре, работавшие в экспедициях ПБЛ, стали ведущими специалистами в других научных учреждениях. Это способствовало успешному развитию разных направлений, связанных с биоморфологией и популяционной экологией во многих университетах, педагогических и научных институтах России. Назовем некоторых из них:

В. А. Антонова – канд. биол. наук, доцент Вологодского пединститута, изучала кустарнички таежных лесов;

Е. И. Барабанов – канд. биол. наук, профессор, зав. кафедрой ботаники Первого Московского государственного медицинского университета им. И. М. Сеченова;

Л. К. Бардонова – канд. биол. наук, доцент Бурятского университета (г. Улан-Удэ);

М. П. Бахматова – канд. биол. наук, доцент Архангельского педагогического госуниверситета;

Т. А. Безделева – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник, куратор биоморфологического отделения Гербария Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН, создавшая уникальный библиографический указатель «Экологическая морфология сосудистых растений» (2012), так необходимый для специалистов биоморфологов и популяционных экологов;

М. В. Бобровский – д-р биол. наук, ст. науч. сотрудник лаборатории моделирования экосистем Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (г. Пушкино), автор монографии «Лес-

ные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования» (2010 г.);

А. П. Бородина – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Белгородского пединститута, исследовала онтогенез и структуру популяций крестовника плосколистного в субальпийском поясе Закавказья;

А. Д. Булохов – д-р биол. наук, профессор, Заслуженный деятель науки РФ, заведующий кафедрой ботаники Брянского госуниверситета имени академика И. Г. Петровского;

О. П. Ведерникова – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии Марийского госуниверситета, постоянный член редколлегии Онтогенетического атласа растений, одна из инициаторов создания Популяционно-онтогенетического музея МарГУ, активно пополняющая и поддерживающая его, соавтор четырех учебных пособий для студентов вузов;

Т. И. Воронина – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Первого Московского государственного медицинского университета им. И. М. Сеченова;

Л. И. Воронцова – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник ПБЛ, исследователь степных районов Казахстана;

И. А. Гетманец – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой экологии Челябинского университета, автор более 10 учебно-методических пособий для студентов и школьников РФ;

Н. М. Григорьева – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники МГПИ-МГПУ, исследователь онтогенеза и структуры ценопопуляций люцерн, постоянный и верный помощник А. А. Уранова в разработке теории сопряженности растений;

Н. П. Грошева – канд. биол. наук, зав. кафедрой физиологии растений, доцент кафедры экологии Марийского госуниверситета; соавтор учебных пособий для студентов вузов;

Н. М. Державина – д-р биол. наук, профессор Орловского государственного университета им. Н. М. Державина, один из ведущих птериологов;

В. Г. Денисов – канд. биол. наук, доцент Курского пединститута;

А. Н. Донскова – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Тюменского госуниверситета, изучала онтогенезы лекарственных видов растений;

Л. Н. Дорохина – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники биолого-химического факультета МПГУ, преподаватель гимназии № 10503 (г. Москва); автор более 80 учебников и учебных пособий для вузов и школ РФ и Украины;

О. И. Евстигнеев – д-р биол. наук, вед. науч. сотрудник заповедника «Брянский лес». Им создана «Систематическая коллекция сосудистых растений заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья, в 2012 г. он награжден премией Фонда Штильмарка в номинации «Традиции природопользования и охраны природы» за книгу «Неруссо-Деснянское Полесье: история природопользования» (2009). Является соавтором монографий «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994) и «Восточноевропейские леса» (2004);

Ю. А. Злобин – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники, проректор Сумского национального аграрного университета, участвовавший в его создании, Заслуженный деятель науки и техники Украины; автор 4 монографий, 3 учебников и 10 учебных пособий;

Е. В. Зубкова – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник лаборатории моделирования экосистем Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Пушино), одна из авторов методического пособия «Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы Ecoscalewin», прекрасный фотограф, умеющий интересно и ярко показать удивительные пейзажи и «портреты» растений;

Н. Д. Кожевникова – д-р биол. наук, ст. науч. сотрудник Иссык-Кульского стационара, профессор Фрунзенского ботанического института, исследователь сухих степей Иссык-Кульской котловины, монографически изучившая *Picea shrenkiana* Fisch. et Mey;

А. С. Комаров – д-р биол. наук, профессор, зав. лабораторией моделирования экосистем Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Пушино), зам. главного редактора журнала «Ecological modelling», соавтор учебника «Ценопопуляции растений» (1987); монографий: «Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв» (2006); «Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах» (2007); «Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы» (2008); автор статей в российских и зарубежных журналах;

Г. А. Купатадзе – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники МГПИ им. В. И. Ленина – МПГУ, флорист;

В. П. Лебедев – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой ботаники Костромского государственного университета им. А. Н. Некрасова, организовал вместе с деканом ф-та И. Г. Криницыным и сотрудниками кафедры две конференции памяти А. А. Уранова – в 1996 и в 2011 гг.;

О. И. Литвиненко – канд. биол. наук, доцент кафедры теории и методики естественнонаучных дисциплин Херсонской академии непре-

рванного образования, автор учебника по ботанике для студентов на украинском языке;

Н. Ф. Михайлова – канд. биол. наук, доцент Курского пединститута, исследователь полей растений;

М. М. Паленова – канд. биол. наук, зав. сектором информационного сопровождения отдела аналитических исследований лесопромышленного Всероссийского научно-исследовательского института лесоводства и механизации лесного хозяйства (Москва), неоднократно представлявшая Россию на многих международных форумах по проблемам экологии;

Н. П. Писковацкова – канд. биол. наук, доцент, зав. кафедрой Архангельского пединститута, изучала онтогенез и структуру ценопопуляций луговых растений;

А. П. Пошкурлат – д-р биол. наук, профессор, ст. науч. сотрудник Первого Московского государственного медицинского университета им. И. М. Сеченова;

Г. М. Проскурякова – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник ГАБС, была ведущей передачи «Жизнь растений» на центральном телевидении;

В. А. Русов – действительный член Международной академии детско-юношеского туризма и краеведения, заслуженный учитель РФ, учитель биологии средней общеобразовательной школы № 1253 (Москва), организовавший более 60 экспедиций со школьниками для изучения природы и экологии разных регионов России;

Н. П. Савиных – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой биологии естественно-географического факультета Вятского государственного гуманитарного университета. Автор одной и соавтор 4 монографий и 3 учебных пособий, организатор двух школ-семинаров по теоретической морфологии (2004, 2008), Всероссийской конференции «Биологические типы Х. Раункиера и современная ботаника» (2010). В 2012 г. ею проведена школа-семинар с международным участием «Актуальные проблемы современной биоморфологии», которая была посвящена 90-летию со дня рождения Т. И. Серебряковой. В сборнике, изданном по материалам конференции, кроме статей ее участников, помещены биография Татьяны Ивановны, список ее работ, ее стихи и рисунки. Это замечательный памятник выдающемуся ученому, прекрасному педагогу, воспитавшему плеяду ученых-биоморфологов, популяционных ботаников, фенологов, преподавателей вузов и школ, прекрасному человеку, всегда вдохновлявшему своих учеников изучать растения, писать и рассказывать о них.

В. М. Силакова – канд. биол. наук, научный сотрудник доцент Курского пединститута, исследовала погребок весенний;

М. С. Снаговская – научный сотрудник ПБЛ МГПИ им. В. И. Ленина, исследовала онтогенез и структуру популяций люцерны желтой, впервые описала поливариантность ее жизненных форм, умерла от сердечного приступа за месяц до защиты диссертации (1965);

Д. Л. Теплов – д-р биол. наук, профессор биолого-географического факультета Московского государственного гуманитарного университета им. М. А. Шолохова;

Н. А. Торопова – канд. биол. наук, доцент Тамбовского пединститута, исследователь дубравного широколиственного леса;

Н. В. Трулевич – д-р биол. наук, профессор, зав. научным отделом Главного ботанического сада им. академика Н. В. Цицина РАН (Москва), разработала шкалу интродукционной устойчивости растений, широко используемую в настоящее время, соавтор коллективных монографий «Эколого-фитоценологические основы интродукции растений», (1991), «Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры» (2007) и др. В интернете представлен сайт «Ботанико-географические коллекции природной флоры в ГБС РАН», содержащий информацию о 1,3 тысяч видах;

С. Я. Файзулина – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, экологии и физиологии растений Марийского госуниверситета, одна из авторов Онтогенетического атласа и учебных пособий по ботанике для студентов;

Т. А. Федотова – канд. биол. наук, науч. сотрудник БИНА, анатом;

А. Н. Чебураева – канд. биол. наук, доцент Пензинского пединститута, изучала онтогенез и динамику ценопопуляций овсеца Шелля в северных степях;

В. А. Черёмушкина – д-р биол. наук, зав. лабораторией лекарственных и пряно-ароматических растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск);

А. А. Чистякова – канд. биол. наук, профессор кафедры ботаники, физиологии и биохимии растений естественно-географического факультета Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского, соавтор книг «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994) и уникального издания «Восточноевропейские леса» (2004);

Л. М. Шафранова – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Московского государственного заочного педагогического института ведущий теоретик биоморфолог, один из создателей современной концепции принципа иерархии метамерии или модульной организации растений. На примере видов конкретного рода *Potentilla* подтвердила

представления И. Г. Серебрякова о возможных путях перехода жизненных форм кустарников к травам;

Э. В. Шестакова – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Марийского госуниверситета, постоянный член редколлегии и соавтор Онтогенетического атласа растений и учебных пособий по ботанике;

М. М. Шик (М. М. Старостенкова) – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Московского государственного заочного педагогического института – великолепный педагог и хороший методист, инициатор и организатор серии изданий «Полевая практика по ботанике». Последнее издание «Учебно-полевая практика по ботанике» 2012 г. создано коллективом авторов с участием Н. И. Шориной, Л. М. Шафрановой.

Таким образом, Проблемная биологическая лаборатория совместно с кафедрой ботаники МПГУ и многие из тех, кто учился в аспирантуре, приезжал на ФПК, участвовал в экспедициях, внесли существенный вклад в развитие популяционно-онтогенетического и биоморфологического подходов в биологии. География организаций, где нашли применение знания и опыт учеников урановско-серебряковской школы, чрезвычайно широка: от Архангельска до Херсона, от Владивостока до Прибалтики. Это достаточно ярко демонстрирует огромную роль, которую сыграли в развитии данного направления наши учителя А. А. Уранов, И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова, а также преподаватели и сотрудники, которые пришли им на смену.

Сейчас популяционно-онтогенетический и биоморфологический подходы стали самостоятельными направлениями в рамках дисциплин биологического и экологического циклов и оказывают существенное влияние на развитие многих фундаментальных и прикладных наук. Мы надеемся, что этому способствует и регулярное издание «Онтогенетического атласа растений».

Именно поэтому в данном томе атласа в некоторых случаях редакционная коллегия сочла возможным:

- 1) не очень жестко следовать традиционной для данного издания схеме описания онтогенеза;
- 2) сформировать приложение, которое будет полезно при изучении онтогенеза других растений и облегчит оформление новых очерков.

В приложениях даны уточненная схема периодизации онтогенеза, классификация жизненных форм И. Г. Серебрякова, фитоценотическая классификация жизненных форм, таблица типов онтогенеза, классификация типов поливариантности развития организмов. На наш взгляд, эти материалы необходимы, т. к. авторы статей часто не имеют возможность

найти старые первоисточники, ставшие библиографической редкостью, а новые публикации также не всегда доступны.

В VII томе атласа уделено большее внимание поливариантности развития в онтогенезе растений разных жизненных форм. Например, мы сочли возможным поместить две отдельные статьи, посвященные описанию онтогенеза короткокорневищной и длиннокорневищной жизненной формы *Prunella vulgaris* L. (см. очерки Е. С. Закамской, Е. А. Скочиловой и И. Н. Барсуковой, В. А. Черемушкиной).

В свете последних исследований по физиологии растений стали появляться сведения об особенностях физиологических процессов на разных этапах онтогенеза. Собираются данные об изменении активности гормонов, динамике накопления тяжелых металлов, специфике процессов дыхания и фотосинтеза (работы школ Т. К. Головки и О. Л. Воскресенской). Однако полные физиологические «портреты» онтогенетических состояний еще не созданы ни для одного вида. В статье Е. А. Алябышевой, помещенной в этом томе атласа, сделана одна из первых попыток описать фрагменты таких «портретов».

Новым и интересным аспектом развития популяционно-онтогенетических исследований является анализ динамики формирования консортивных связей в онтогенезе растения. В одной из статей атласа (Л. А. Жукова, А. А. Нотов, Н. В. Турмухаметова, И. С. Тетерин) приведены материалы об изменении состава и роли различных консортов (лишайники, мхи, печеночники, грибы и насекомые) на разных этапах онтогенеза *Pinus sylvestris*.

Для понимания устойчивого существования популяций, особенно редких видов, необходимо подробное изучение их биоморфологии и популяционной экологии. Поэтому в VII томе Онтогенетического атласа большое внимание уделено описанию онтогенезов редких и исчезающих растений, включенных в Красные книги различного уровня: астрагал ольхонский (*Astragalus olchonensis* Gontsch.) – Красная книга РФ (2008), Красная книга Иркутской обл.; астрагал Цингера (*Astragalus zingeri* Korsh.) – Красная книга РСФСР (1988); астрагал шелковистоседой (*Astragalus sericeocanus* Gontsch.) – Красная книга Республики Бурятия (2002); гнездоцветка клобучковая (*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter) – Красная книга РФ; касатик низкий (*Iris pumila* L.) – Красная книга РФ, Красные книги Белгородской, Воронежской, Липецкой, Орловской, Тамбовской областей; ковыль перистый (*Stipa pennata* L.) – Красные книги Белгородской, Воронежской, Курской, Липецкой областей; козелец гладкий (*Scorzonera glabra* Rupr.) – Красные книги Челябинской и Свердловской областей, республик Коми и Башкортостан, Пермского края; колокольчик сибирский (*Campanula sibirica* L.) – Красная книга

Удмуртской Республики; копеечник дагестанский (*Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss.) – Красная книга РФ (2008), Красная книга Республики Дагестан (2009); лапчатка бедренцеволистная (*Potentilla tanaïtica* N. J. Zinger) – Красные книги Липецкой и Воронежской областей; лук Ледебуря (*Allium ledebourianum* Schult. et Schult. fil.) – узлолокальный эндемик, распространенный только в Западном, Центральном и Южном Алтае; лук неравный (*Allium inaequale* Janka) – редкое реликтовое растение, занесенное в региональные Красные книги; остролодочник башкирский (*Oxytropis baschkirensis* Knjasev) – Красные книги Республики Башкортостан (2011), Челябинской области; пальчатокоренник балтийский (*Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova) – Красная книга РФ, Красная книга Тверской области; пион тонколистый (*Paeonia tenuifolia* L.) – Красная книга РФ, Красные книги Белгородской, Воронежской, Липецкой областей; подмаренник трехцветковый (*Galium triflorum* Michx.) – Красные книги республик Бурятия и Татарстан, Нижегородской области, Красная книга Республики Беларусь; сарсазан шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.) – Красные книги Омской области и Республики Тува; толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng) – Красные книги республик Башкортостан (2001), Татарстан (2006), Казахстан (1996), Мордовия (2003), Удмуртской Республики (2001), Брянской (2004), Калининградской (2010), Калужской (2006), Липецкой (2005), Московской (2008), Пензенской (2002), Рязанской (2011), Самарской (2008), Тверской (2002), Тульской (2011), Ярославской (2004) областей; шиверекия подольская (*Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC.) (Bess.) Andr. ex DC.) – Красные книги Белгородской, Курской, Липецкой и Воронежской областей.

Члены редакционной коллегии Онтогенетического атласа растений надеются, что приведенные в данном томе материалы будут способствовать формированию интереса к комплексному изучению онтогенеза растений и развитию разных аспектов его анализа.

ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

ДЕРЕВЬЯ

1. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – представитель отдела голосеменные (Pinophyta), класса хвойные (Pinopsida), семейства сосновые (*Pinaceae* Spreng. ex F. Rudolphi), рода *Pinus* L.

Как правило, выделяют до пяти разновидностей или подвидов, отличающихся формой шишек, верхушек хвоинки, некоторыми биометрическими показателями (Пчелин, 2007; Милютин и др., 2010; Орлова 2012), часть из которых иногда рассматривают в качестве самостоятельных видов (Орлова, 2012). Среди них: 1) *Pinus sosnowskyi* Nakai (*P. sylvestris* subsp. *hamata* (Stev.) Fom.), распространенная в лесах горного Крыма; 2) *Pinus fominii* Kondr. (*P. sylvestris* subsp. *cretacea* (Kalenicz.) Kom. ex Istratova et Karpun), встречающаяся на обнажениях мела, известняков и гранитов на Украине и Юге Центральной России; 3) *Pinus friesiana* Wich. (*P. sylvestris* subsp. *lapponica* (Fries ex Hartm.) Hartm. ex Holmb.), приуроченная преимущественно к скальным обнажениям и морским побережьям Фенноскандии (Орлова, 2012).

P. sylvestris – средневропейско-сибирский бореальный вид (Юрцев, 1968; Юрцев, Камелин, 1991). Ареал охватывает Скандинавию, Среднюю и Восточную Европу, Средиземноморье, северную часть Средней Азии, Западную и Восточную Сибирь (Орлова, 2012). Изолированные боры отмечены также на Кавказе. В России вид распространен почти по всей территории, поднимается в горах до уровня около 2000 м (Пчелин, 2007).

В настоящее время популяционные экологи и фитоценологи все чаще используют экологические шкалы (Раменский и др., 1956; Цыганов, 1983 и др.) для характеристики фрагментов экологических ниш сообществ и обитающих в них конкретных ценопопуляций. Созданные компьютерные программы (Грохлина, Ханина, 2006) и методические пособия (Компьютерная обработка..., 2008) позволяют быстро обрабатывать геоботанические описания изучаемых сообществ и определять реализованные диапазоны различных экологических факторов для модельных видов. По совокупности климатических факторов *P. sylvestris* принадлежит к гемизврибионтным видам (Экологические шкалы..., 2010). Она максимально реализует свои потенции по шкале континентальности климата (16,2 %). По всем климатическим шкалам экологиче-

ские условия изученных местообитаний *P. sylvestris* занимают центральное положение в потенциальных диапазонах факторов за исключением шкалы континентальности климата (рис. 1).

Сосна обыкновенная может быть эвривалентна по шкале богатства почв азотом и шкале кислотности почвы. Она гемистеновалентна по шкалам переменности увлажнения и трофности почвы. Граница диапазона по шкале богатства почвы азотом в изученных местообитаниях сдвинута вправо по сравнению с трофностью и кислотностью почвы, т. е. в сторону большего богатства почв азотом (см. рис. 1). Потенциальный диапазон по шкале переменности увлажнения Д. Н. Цыганова (1983) для сосны обыкновенной не определен.

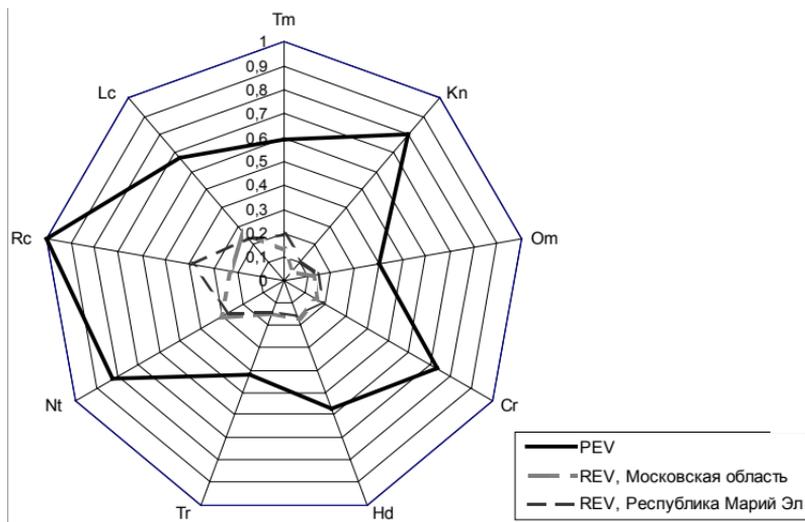


Рис. 1. Потенциальная (PEV) и реализованные (REV) экологические валентности по шкалам Д. Н. Цыганова (1983) изученных ЦП *Pinus sylvestris* на территории Московской области и Республики Марий Эл (Экологические шкалы..., 2010)

В соответствии с классификацией жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962) *P. sylvestris* можно отнести к группе вечнозеленых одноствольных прямостоячих кронаобразующих деревьев с подземной стержнекорневой системой. *P. sylvestris* – дерево первой величины. В особо благоприятных условиях достигает в высоту до 48 м, ствол бывает более 1 м в диаметре при продолжительности жизни 300–350 лет, предельный возраст – до 650 лет (Пчелин, 2007).

Для *P. sylvestris* характерна корневая система с развитым главным корнем и далеко расходящимися от него боковыми корнями. Она мощная, имеет разное морфологическое строение в зависимости от этапа онтогенеза и условий произрастания. Пластичность корневой системы позволяет *P. sylvestris* успешно существовать в широком диапазоне различных гидрологических режимов. Поверхностная корневая система образуется на сфагновых болотах и на рыхлых песчаных почвах при глубоком уровне грунтовых вод, что позволяет ей улавливать значительную часть атмосферных осадков, поступающих в верхний почвенный слой (Панов, 2007).

Ствол *P. sylvestris* обычно прямой, как правило, цилиндрический. Побеги расположены мутовками, по числу которых на начальных этапах онтогенеза можно определить абсолютный возраст. По мере формирования кроны нижние ветви отмирают и постепенно сбрасываются. При значительной сомкнутости древостоя крона оказывается высоко поднятой. Форма кроны зависит от онтогенетического состояния и условий жизни растения.

Наращение главной оси и побегов более высоких порядков моноподиальное, ветвление акротонное. Однако на более поздних этапах онтогенеза в разных участках кроны может происходить перевершинивание, приводящее к замещению некоторых осей побегам более высоких порядков (Шиманюк, 1964; Пчелин, 2007). Особенности формирования побегов сосны изучены И. Л. Крыловой (1960).

Вегетативные побеги *P. sylvestris* четко дифференцированы по длительности жизни и структуре. Они представлены ауксибластами и брахибластами (рис. 2).

Ауксибласты (см. рис. 2, а) выполняют скелетную функцию и формируют ствол и крону дерева. На них развиваются чешуевидные листья, которые быстро опадают. После этого на поверхности оси ауксибласта остаются рубцы. На верхушке ауксибласта расположены верхушечная и группа боковых почек. Весной следующего года верхушечная почка раскрывается. Ось ауксибласта нарастает моноподиально, а за счет боковых почек обеспечиваются ветвление и формирование ауксибластов следующих порядков. При наличии трех и более почек из них развиваются мутовки боковых побегов. Перидерма ауксибластов серого цвета, позднее образуется серая или красно-бурая корка. С возрастом ее толщина увеличивается (до нескольких сантиметров), появляются продольные борозды, и она приобретает чешуйчатое строение. В скелетных побегах сосны формируются смоляные ходы, заполненные смолой.

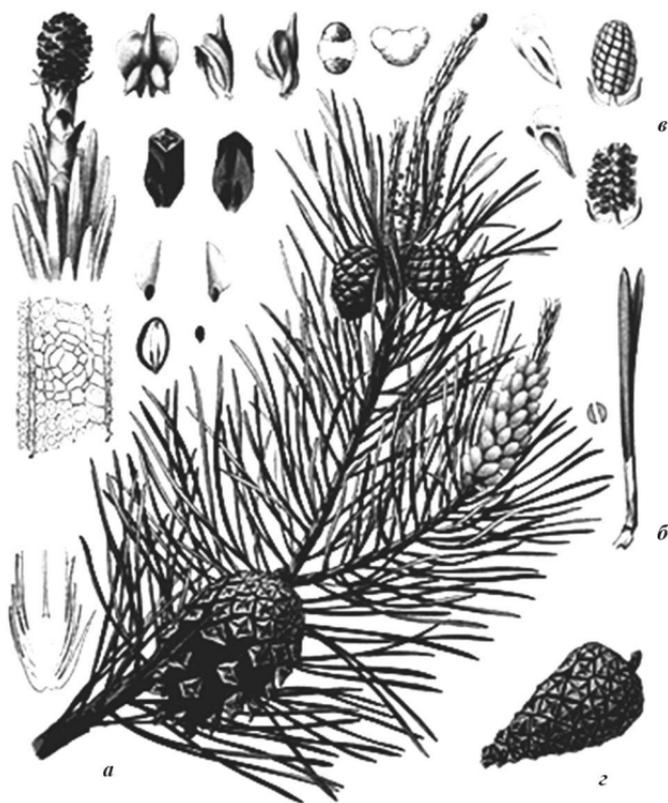


Рис. 2. Строение вегетативных и генеративных органов *P. sylvestris*:
 а – ауксбласты; б – брахибласты; в – микростробил; г – мегастробил

Брахибласты – крайне укороченные побеги своеобразного строения (см. рис. 2, б). Они образуются в пазухах чешуй ауксбластов, живут ограниченный период времени (как правило, 2–3, реже 4–5 лет). На них развиваются листья срединной формации – хвоинки. У *P. sylvestris* на каждом таком побеге в основании формируются 5–7 редуцированных пленчатых чешуй. Их можно наблюдать весной в период разворачивания брахибластов из почек. Выше образуется обычно две хвоинки, между хвоинками располагается апекс побега. Ассимилирующие листья-хвоинки плоско-выпуклые, жесткие, узколинейные, с заостренной верхушкой, по краю мелкопильчатые, сизовато-зеленые. Поверхность такого игольчатого листа минимальна, т. к. ширина листовой пластинки всего 1–2 мм. Хвоинки имеют массивную кутикулу, гиподерму, погруженные устьица, смоляные каналы, складчатый мезофилл. Все эти

особенности способствуют минимальному испарению, что позволяет большинству представителей класса Хвойные функционировать в зимний период (Наглядный словарь..., 2001).

Генеративные побеги *P. sylvestris* специализированные, представлены пазушными микростробилами (мужские шишки) и мегастробилами (женские шишки) (см. рис. 2, в, з). Весной от 1 до 5 мегастробилов формируются в пазухах чешуй в верхней части годовых приростов. Период развития мегастробила занимает более двух лет. В год возникновения их размеры 2–4 мм. Они окрашены в красно-бурый цвет. Их основу составляет ось мегастробила с кроющими чешуями, в пазухах которых образуются крупные семенные чешуи (см. рис. 2). На каждой из них формируется по два семязачатка. После завершения процесса опыления, который происходит весной в год образования мегастробила, его семенные чешуи смыкаются, приобретают зеленую окраску и в таком состоянии зимуют. Оплодотворение происходит весной следующего года. Семена созревают к концу осени, раскрытие шишек и распространение семян наблюдается в конце зимы на третий год развития.

Группы пазушных микростробил представляют колосовидное образование в нижней части формирующихся весной ауксипластов (см. рис. 2). Каждый микростробил состоит из короткой оси с расположенными на ней плоскими микроспорофиллами, на нижней поверхности которых развивается по два микроспорангия. В микроспорангиях созревают микроспоры – пылинки, которые переносятся ветром на поверхность семязачатков. Продолжительность процесса опыления 4–7 дней. Пыльца имеет круглую или эллиптическую форму и снабжена двумя большими воздушными мешками. Диаметр пылинки 40–50 мк, а вместе с воздушными мешками до 70–80 мк. Масса одного пыльцевого зерна – 0,000018 г. В одном микростробиле формируется 160 000 пылинок. Скорость падения пылинки – 3,7 см/с. Это в два раза медленнее, чем у ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) (Пчелин, 2007). Пылинки переносятся на большие расстояния (десятки км), однако большинство из них падает вблизи материнского растения. После завершения процесса опыления микростробилы засыхают и опадают. Область их прежнего расположения на ауксипласте выявляется по отсутствию боковых брахипластов.

Сбор материалов, использованных при написании очерка, проведен в Московской, Тверской областях и в Республике Марий Эл. Данные о продолжительности жизни брахипластов у особей разных онтогенетических состояний и материал для описания онтогенеза получены в г. Пушкино Московской области Л. А. Жуковой и студентами филиала МГУ. Динамика ЦП сосны обыкновенной в 30-летних посадках изучена

в Республике Марий Эл И. В. Забродиным (2011) в 2005–2009 гг. Сведения о лишайниках и мохообразных, являющихся консортами *P. sylvestris*, собраны А. А. Нотовым в ходе комплексных флористических исследований в Тверской области (Нотов, 2005, 2012; Нотов и др., 2011). Проанализированы все полученные при этом гербарные материалы и наблюдения с учетом приуроченности видов к особям сосны определенного онтогенетического состояния. Данные о членистоногих животных консорции *P. sylvestris* собраны И. С. Тетериным и проанализированы им совместно с Н. В. Турмухаметовой. Исследования проведены в 2011–2012 гг. в Республике Марий Эл, на территории Моркинского района. Изучены особи *P. sylvestris* в виргинильном и молодом генеративном состояниях (Евстигнеев, Татаренкова, 1995) в четырех местообитаниях. Участок № 1 представлял залежь, зарастающую подростом *P. sylvestris*. На участке № 2 были лесопосадки *P. sylvestris* 1995 г. Участок № 3 был приурочен к суходольному лугу в окрестностях дер. Дигино, зарастающему подростом сосны обыкновенной. Участок № 4 располагался в окрестностях пос. Зеленогорск и включал лесопосадки *P. sylvestris* 1993 г. Материал был собран со 160 деревьев. Насекомых собирали вручную, методами встряхивания и использования стволовых и почвенных ловушек в пристволовой (комлевой) части дерева (Руководство..., 1983; Егорова и др., 1987; Хмелев и др., 2000; Цуриков, 2004). Объекты определяли до вида, реже – до рода, сложные группы – до семейства. Паукообразных определил И. О. Камаев.

Существует несколько схем периодизации индивидуального развития сосны обыкновенной (Серебряков, 1962; Санников, 1963, 1976; Кравченко, 1971, 1972; Рысин, 1975; Евстигнеев, 1995). При описании онтогенеза *P. sylvestris* О. И. Евстигнеев (1989) использовал периодизацию, предложенную А. А. Урановым (1967) и принятую теперь большинством популяционных ботаников. Однако О. И. Евстигнеев разделил иматурные и виргинильные онтогенетические группы на две подгруппы – im_1 и im_2 , v_1 и v_2 . Они различаются по темпам прироста и нарастания главной оси и боковых ауксибластов. Мы используем схему периодизации Т. А. Работнова (1950) и А. А. Уранова (1967, 1975), дополненную нами (Онтогенетический атлас..., 2007) представлениями Е. Л. Нухимовского (1997) о прегенеративном периоде (см. прил. 1).

Процесс созревания семян сосны обыкновенной длится полтора года. Рассеивание семян происходит позднее: в мае-июне следующего года, т. е. через два года после опыления.

СЕМЕНА (se) *P. sylvestris* состоят из семенной кожуры со светло-желтой пленкой, эндосперма и зародыша. В областях, где климатические условия неблагоприятны для полного вызревания семян, отмечена

полиэмбриония (многозародышевость). Там выявлены нередкие случаи, когда внутри семени развивается до четырех зародышей. Однако такие семена обычно не всхожи. На поверхности семени расположен эпидермальный слой, придающий ему темную окраску. Очень тонкая кожура образуется из среднего слоя интегумента (покрова семязачатка). От общего веса семени она составляет около 30 % (Кобранов, 1924). Из внутреннего слоя интегумента и нукеллуса возникает очень тонкая пленка, которая состоит из нескольких слоев мертвых, сильно сплюснутых клеток (Заборовский, 1962). Пленка легко отделяется от эндосперма, снимаясь вместе с кожурой. Внутри эндосперма свободно лежит зародыш с 4–12 семядолями. К нижней части зародышевого корешка прикреплен тонкий придаток, который является остатком подвески. На нем развивался зародыш, находясь внутри семязачатка. Количество семян без эндосперма и зародыша в обычных условиях не превышает 3–5 %, но у северной границы ареала сосны достигает 65 %).

Созревшие семена *P. sylvestris* белые, бурые или темно-серые, отчасти глянцевитые, яйцевидной формы, длиной 3–5 мм, шириной 2–3 мм. Существует зависимость величины семян от возраста дерева. Размеры семян уменьшаются к концу генеративного периода. Каждое семя снабжено крылышком длиной 12–18 мм. Оно серо-коричневое, нередко с темными полосками. Вес 1 000 семян – 3,6–10,3 г. Он увеличивается в направлении с севера на юг, зависит от характера условий произрастания, возраста дерева, размера шишек и ряда экологических факторов и не остается постоянной величиной даже у одного дерева (Пчелин, 2007).

ПРОРОСТКИ – небольшие однобоговые растения. Гипокотиль длиной 2–4 мм выносит 4–12 зеленых, линейных, слабо трехгранных семядолей (рис. 3, фото 1). Эпикотиль длиной 0,3–0,5 см с единичными линейными хвоинками. К осени проростки достигают высоты 1–2 см. Семядольные листья могут сохраняться и на 2-й год жизни, при этом они желтеют и начинают засыхать (Евстигнеев, 1995).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой от 2,5 до 12 см. Их абсолютный возраст 2–4 года. Иногда на главной оси некоторое время сохраняются засыхающие семядольные листья. На приросте 2-го года формируются листья срединной формации – хвоинки. С 3-го года жизни на главной оси (ауксибласт I порядка) образуются только чешуевидные листья. В их пазухах развиваются брахибласты. В основании брахибластов формируются пленчатые чешуи. Выше образуются 2 (реже 3–4) типичные хвоинки. У ювенильных растений *P. sylvestris* можно наблюдать от 8 до 40 брахибластов. Длина хвоинок от 2 до 5 см, возраст – 2–4 года. Образование ауксибластов II порядка в ювенильном состоянии не происходит (рис. 3, фото 2). Корневая система стержневая. Длина главного корня на

рыхлых песчаных почвах достигает 60–80 см, на заболоченных торфянистых – не более 10–15 см (Серебряков, 1962).

ИММАТУРНЫЕ растения *P. sylvestris* высотой от 0,5 до 7 м с диаметрами кроны 0,3–0,7 м. Форма кроны веретеновидная (рис. 3, фото 3). Начинается акротонное ветвление главной скелетной оси, при котором боковые побеги формируются из почек, расположенных на верхушке материнского побега. Четко выражено доминирование оси I порядка. Ее ежегодный прирост достигает от 6 до 12 см. На ауксибластах II порядка формируются ауксибласты III–IV порядков, имеющие в типичном случае брахибласты с 2 хвоинками. Очень редко хвоинок может быть 3–4. Длина хвоинок – 4–11 см, функционируют они 3–4 года. У имматурных растений прирост у ауксибластов II порядка от 6–8 см до 20 см, а при высоком уровне жизненности – до 30 см. В стержнекорневой системе (Евстигнеев, 1989) главный корень на рыхлых почвах углубляется до 60–80 см, интенсивно ветвится, образуя до 15–20 боковых корней. Иногда имматурные растения дифференцируют на две фракции – im_1 и im_2 (Евстигнеев, 1989). При этом учитывают общие размеры, диаметр кроны, число порядков ветвления в формирующейся кроне.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представляют собой одноствольные деревья с активно формирующейся кроной (рис. 3, фото 3). Высота их от 3 до 10 м (Пчелин, 2007). Крона дерева широко веретеновидная с острой верхушкой. Ее диаметр увеличивается от 50 см до 4 м. Нижняя часть ствола почти не очищена от нижних ветвей и покрыта перидермой. В кроне преобладают ауксибласты III–IV порядков. Их годовые приросты 10–15 см. Появляются ауксибласты V порядка. Сохраняется моноподиальное нарастание ствола и скелетных осей всех порядков. При снижении уровня жизненности уменьшается длина приростов не только главной оси, но и ауксибластов всех следующих порядков. Хвоинки функционируют 2–3 (редко 4) года, их длина – 5–12 см. Стержневая корневая система увеличивает свой объем за счет образования боковых корней. Глубина ее проникновения зависит от типа почв, на осыпающихся песчаных субстратах по берегам рек могут формироваться якорные корни. Иногда виргинильные растения дифференцируют на две фракции – v_1 и v_2 (Евстигнеев, 1989). При этом учитывают общие размеры, диаметр кроны, число порядков ветвления в кроне, степень выраженности процессов отмирания нижних боковых ветвей (фото 4, 5).

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи (g_1) являются типичными одноствольными деревьями высотой от 6 до 15 (иногда до 24) м, с диаметром ствола от 8–10 до 28–36 см. Однако в некоторых случаях встречаются и 2–3-ствольные экземпляры. Кроны всегда островершинные, конусовидные, шириной от 4 до 8 м (рис. 3, фото 6). Растения характе-

ризуются максимальным приростом в длину главной оси (1,0–1,5 м). Формируются ауксибласты VI–VII порядков, их приросты достигают 4–7 см. Общее количество брахибластов существенно возрастает. Длина хвоинок 5–10 см, продолжительность их жизни 2–3 года. При высоком уровне жизненности ствол очищается от сучьев до высоты 7 м и покрывается коркой. Главное отличие от виргинильных растений – появление генеративных структур – мегастробил (женских шишек) и микростробил (мужских шишек). Шишки некрупные. Семеношение необильное и нерегулярное. Корневая система увеличивается в объеме и осваивает новые территории в горизонтальном направлении.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают 30 м. Диаметр ствола (на уровне груди) до 130–150 см. Кроны куполообразные плосковершинные, высоко приподнятые (рис. 3, фото 7). Диаметр кроны – от 10 до 15 м. Проявляется ослабление роста главной оси. Она утрачивает лидирующую по отношению к боковым ветвям роль. На определенном этапе засыхает и отмирает верхушка главной оси. Годичные приросты не превышают 30 см. Формируются ауксибласты VII–IX-го порядков. В разных участках кроны наблюдается перевершинивание, что нарушает в некоторых местах строго моноподиальный порядок нарастания скелетных осей всех порядков. Продолжительность функционирования хвоинок 2–3 года, их длина 5–8 см. Появляются крупные отмершие ветви. Трещиноватая корка выражена на всем протяжении ствола. В состоянии g_2 выявлено максимальное число шишек во всех исследованных пунктах.

СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ



Фото 1. Проросток (р)



Фото 2. Ювенильное растение (j)



Фото 3. Имматурное растение (im)



Фото 4. Виргинильное растение (v_1)



Фото 5. Виргинильное растение (v_2)



Фото 6. Молодое генеративное растение (g_1)



Фото 7. Средневозрастное генеративное растение (g_2)



Фото 8. Старое генеративное растение (g_3)

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения в связи с прекращением роста дерева в высоту имеют плосковершинную крону (рис. 3, фото 8). Приросты боковых ветвей незначительны. Деревья достигают максимальной высоты – более 30 м (при высоком виталитете) (Евстигнеев, 1989). Диаметр ствола – до 150 см. Деревья иногда могут стать двух-, трех-, редко многоствольными, отдельные стволы нередко отмирают, иногда разрушаются, образуя пни. Многие крупные лидирующие ветви также отмирают. У молодых ветвей в верхушке кроны приросты становятся минимальными (10–15 см). Хвоинки функционируют 2 года, их длина 5–6 см. Стволы на всем протяжении покрыты грубой трещиноватой коркой.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ, как правило, имеют пни или их разрушающиеся остатки, иногда с сохранившимся отмершим небольшим стволом. На стволе могут оставаться отдельные участки с живыми угнетенными брахибластами, с хвоинками небольших размеров. Побегов пневой поросли у *P. sylvestris* не образуется.

СЕНИЛЬНОЕ и ОТМИРАЮЩЕЕ онтогенетические состояния практически не встречаются. За них иногда принимают отмирающие сильно угнетенные экземпляры ослабленного виталитета, которые выпадают, находясь в других онтогенетических состояниях. В отличие от них, сенильные и отмирающие особи имеют общие размерные характеристики, сопоставимые с средневозрастными и старыми генеративными растениями.

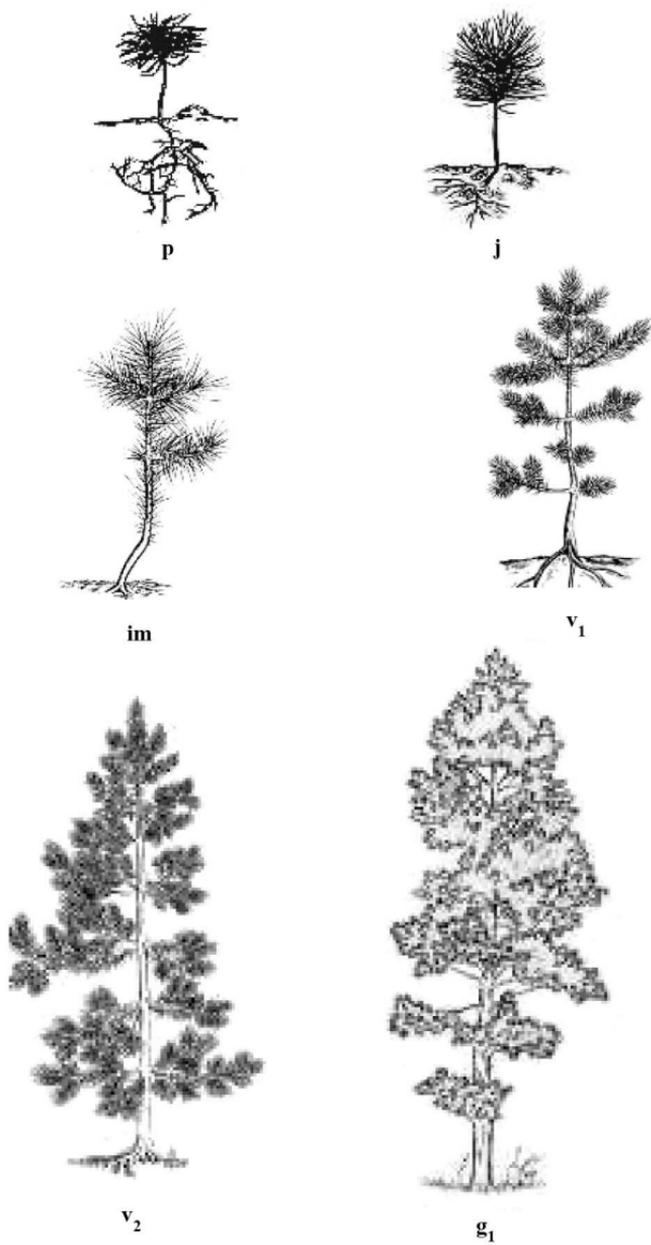


Рис. 3. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (начало):
 p – проросток; im – имматурное растение; v – виргинильные растения;
 g₁ – молодое генеративное растение

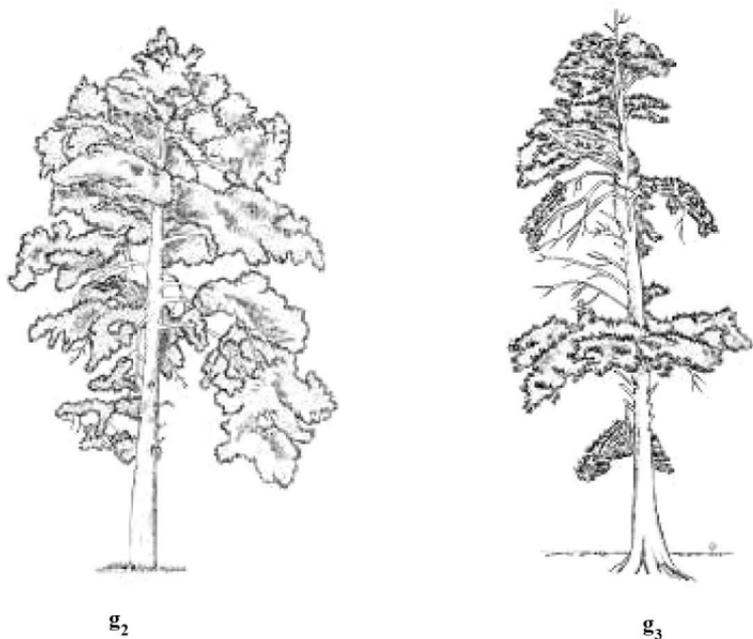


Рис. 3. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (окончание):
 g_2 – средневозрастное генеративное растение; g_3 – старое генеративное растение

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА *P. sylvestris* пока не была предметом специального исследования. С учетом современной классификации (Жукова, 1995, 2008; Поливариантность развития..., 2006), имеющиеся материалы позволяют найти примеры четырех типов поливариантности.

1. *Морфологическая поливариантность.* Для *P. sylvestris* характерна значительная изменчивость не только вегетативных, но и генеративных органов (Свинцова, 2002; Тихонова, 2007). Существенно отличаются по совокупности признаков болотные формы сосны (Панов, 2007). Особенно пластична корневая система *P. sylvestris*.

Корневая система состоит из главного и горизонтально расположенных боковых, а также отходящих от них книзу якорных корней. В зависимости от почвенных условий степень развития этих структурных элементов и их соотносительный объем сильно различаются (Шиманюк, 1950; Оловяникова, 1962; Якушевко, 1963; Рахтеенко, 1967; Оськина, 1975 и др.). Одним из важнейших факторов, определяющих габитус корневой системы, является механический состав почвы. На легких

и рыхлых грунтах растущие корни не встречают серьезных препятствий, поэтому боковые корни *P. sylvestris* располагаются в верхних горизонтах, а главный и якорные корни уходят вниз на глубину до 5–6 и более метров. Главный и якорные корни играют очень важную роль в обеспечении нормальной жизнедеятельности сосны обыкновенной, особенно в периоды продолжительных засух. Однако и при относительно благоприятных условиях увлажнения они способствуют быстрому росту и развитию особей. Деревья *P. sylvestris* с глубокими корнями заметно выше. Основная масса корней сосредоточена в верхних горизонтах почвы (30–50 см) (Орлов, Кошельков, 1971 и др.). Благодаря этому сосна обыкновенная интенсивно использует дождевые осадки и влагу, конденсирующуюся на поверхности почвы.

Как правило, на одном дереве у *P. sylvestris* формируются и мужские, и женские шишки. Однако встречаются особи только с мужскими или только с женскими побегами (Пчелин, 2007). Возможно, в определенной степени такой характер распределения связан с возрастом деревьев. Некоторые изменения половой структуры популяций *P. sylvestris* могут быть обусловлены аномалиями температурного режима (Тихонова, 2007).

Шишки сосны обыкновенной яйцевидной формы с косым основанием, коричневато-серые, слегка блестящие. Длина их колеблется в пределах 2,5–7,6 см, ширина – в интервале 2–3,5 см. Размеры и форма шишек сильно варьируют, меняясь не только в разных географических районах, но и в зависимости от погодных условий, возраста дерева, обилия урожая (Правдин, 1964). Даже в кроне одного и того же дерева характеристики генеративных органов не являются константными. Как правило, наиболее крупные шишки располагаются несколько выше середины кроны, т. е. в оптимальных условиях освещения (Каппер, 1954; Правдин, 1964). Очень разнообразна форма чешуй, структура их поверхности, форма шишек.

Одним из проявлений надтипа структурной поливариантности является 2 тип – *анатомическая поливариантность*. Древесина *P. sylvestris* с узкой заболонью желтовато-белого цвета, ядровая часть имеет более темную окраску. Качество древесины зависит от условий произрастания. В связи с этим издавна выделяли сосну рудовую (кондовую) и мяндовую. Первая приурочена к дренированным песчаным почвам, имеет мелкослойную, плотную, смолистую древесину, с очень тонким слоем заболони желтовато-красного цвета, очень прочную и долговечную, с сильно развитым ядром. Вторая растет на богатых почвах. Ее древесина крупнослойная, рыхлая, менее смолистая, более светлая, менее прочная и долговечная (Ткаченко, 1952).

3 тип 1 надтипа поливариантности – *размерная поливариантность*. Длина хвоинок *P. sylvestris* 4–8 см, иногда до 12 см, ширина 1–2 мм. Их размеры существенно варьируют в зависимости от географического положения местообитания. Л. Ф. Правдин (1964), сравнивая длину хвоинок на крайних (северной и южной) точках ареала сосны, показал, что в направлении с юга на север на каждый градус широты она уменьшается в среднем на 1,4 мм. Изменяется и их анатомическая структура. Толщина покровной ткани (эпидерма и гиподерма) на севере увеличивается, а степень развития проводящей системы уменьшается (Каппер, 1954). Признаки хвоинок изменяются также в зависимости от условий произрастания, возраста дерева, положения побега в кроне и под влиянием различных экологических факторов.

Размеры особей сосны обыкновенной во всех онтогенетических состояниях, как и отдельных их органов, меняются в зависимости от их виталитета, что определяется экзогенными и эндогенными факторами. В лесоводстве жизненное состояние деревьев оценивается по шкале Крафта (Морозов, 1930). Однако были предприняты попытки разработать шкалы оценок виталитета для каждого онтогенетического состояния (Забродин, 2011). Коэффициент корреляции со шкалой Крафта оказался очень высоким. Однако изучение жизнестойкости особей *P. sylvestris* и жизнеспособности ее ЦП требует дальнейших исследований.

2 надтип поливариантности – *динамическая поливариантность*. 4 тип – *временная поливариантность*. Несмотря на то, что *P. sylvestris* – вечнозеленое растение, каждая хвоинка живет ограниченное число лет. Продолжительность жизни хвоинок зависит от онтогенетического состояния дерева и от эколого-географических особенностей. В окрестностях Селигера, например, средняя продолжительность функционирования хвоинок у молодых и средневозрастных сосен 3 года, в единичных случаях 4–5 лет. Такие же данные получены в окрестностях Твери. В Национальном парке «Марий Чодра» (Республика Марий Эл) средняя продолжительность жизни хвоинок сосны обыкновенной в g_2 состоянии составляет 4–5 лет. В посадках г. Пущино выявлено, что у большинства иматурных и виргинильных растений хвоинки на главном и боковых побегах II–III порядков живут 3 года. 4-летние хвоинки встречаются редко.

Одним из ярких примеров временной поливариантности *P. sylvestris* является различная продолжительность одних и тех же онтогенетических состояний в разных климатических условиях, сообществах и при разной напряженности антропогенных факторов. Эти факторы определяют общую продолжительность онтогенеза и многообразие путей индивидуального развития сосны обыкновенной, поливариантность ее онтогенеза (9-й тип).

По-видимому, у сосны обыкновенной можно найти примеры и других типов поливариантности, прежде всего 5-й надтип 10-й тип – экологической поливариантности. Однако для этого необходимы длительный мониторинг и специальные исследования в разных частях ареала.

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ. В лесных сообществах Кольского полуострова достаточно подробно изучены ЦП сосны обыкновенной. Они охарактеризованы с учетом их жизнеспособности и интегральной оценки жизненного состояния особей под воздействием загрязнения (Ярмишко и др., 2003). Проведен мониторинг возобновления ЦП *P. sylvestris* при восстановлении бореальных сосновых лесов после пожаров (Горшков, Ставрова, 2002). Установлено, что закономерности динамики ее ЦП в послепожарном временном сукцессионном ряду одинаковы в сосняках лишайниковых и зеленомошных. Устойчивость лесных сообществ Севера обеспечивается высокой конкурентоспособностью *P. sylvestris* и интенсивными процессами ее семенного возобновления в микронарушениях. В работе И. В. Забродина (2011) охарактеризованы ЦП *P. sylvestris* в 30-летних посадках в Республике Марий Эл. Установлено, что в чистых и смешанных посадках встречаются молодые нормальные ЦП, неполночленные из-за отсутствия онтогенетических групп постгенеративного состояния. Индекс восстановления не высок (0,45–0,49), что позволяет рассматривать эти ЦП как неустойчивые (Полянская, 2013).

Широкий фитоценотический ареал *P. sylvestris* повышает значимость изучения ДИНАМИКИ ФОРМИРОВАНИЯ КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЕЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ. Мы попытались сделать предварительный обзор данных, полученных по разным группам живых организмов.

При анализе консорции мохообразных и лишайников следует учитывать общие закономерности пространственного распределения этих групп. Региональные различия видового богатства данных групп в значительной степени зависят от режима влагообеспеченности территории (Ignatov, 2001; Выявление..., 2009; Урбанавичюс, 2011). Эпифитные лишайники *P. sylvestris* выявлены в некоторых регионах Северо-Западной России (Тарасова, 2000, 2001; Лебедева, 2004, 2005).

В пределах Тверского региона большое значение имеет степень пространственной и временной непрерывности лесных и болотных массивов. Она определяет возможность сохранения в ценозах ценопопуляций индикаторных видов, жестко приуроченных к коренным старовозрастным лесным сообществам (Выявление..., 2009). Видовое разнообразие лишайников и мохообразных зависит также от типа фитоценоза. В этой связи при изучении консорций мохообразных и лишайников необходимы специальные исследования в разных физико-географических районах и фитоценозах.

У *P. sylvestris* при отсутствии атмосферного загрязнения показатель рН коры изменяется в интервале от 3,35 до 3,65 (Нильсон, Мартин, 1982; Жидков, 2012). В связи с относительно невысоким разнообразием ацидофильных эпифитных мхов и печеночников таежной зоны (Малышева, 1992), общее число консортов из этих групп у *P. sylvestris* по сравнению с лишайниками ниже. В отличие от мохообразных, встречающиеся на сосне лишайники более полно осваивают разные высотные уровни дерева (Лебедева, 2004).

Особое значение в формировании топических связей с мохообразными и лишайниками имеют появление корки и дифференциация ствола и кроны дерева, которые происходят на определенных этапах онтогенеза *P. sylvestris*. Корка, в отличие от перидермы, характеризуется меньшей скоростью отделения сбрасываемых элементов, их большей влагоемкостью, неоднородностью поверхности. Наличие ниш в трещинах между чешуйками корки в прикорневой части ствола способствует их постепенному заполнению гумусовыми и торфянистыми субстратами (фото 9). Уровневая дифференциация ствола обеспечивается разным типом покровных тканей, различным режимом влагообеспеченности (фото 10). По характеристикам образующихся микрониш существенно отличается комлевая часть ствола, поэтому при анализе эпифитов выделяют комлевой и стволовой высотные уровни (Лебедева, 2004; 2005).



Фото 9. Синузия мхов и лишайников с участием эпигейных видов в прикорневой части ствола



Фото 10. Синузии лишайников и мхов на разных высотных уровнях ствола

В комлевой части в некоторых фитоценозах может формироваться приствольное возвышение. Оно в месте контакта с основанием ствола способствует появлению на его поверхности компонентов, растущих на лесной подстилке (фото 9). Дифференциация в области кроны обеспечивается процессами отмирания нижних ветвей, а впоследствии и появлением отмирающих ветвей в других частях кроны. Мертвая кора и отмирающая древесина, лишенная коры, представляют особые микрониши для консортов. На последних этапах онтогенеза объем отмирающей древесины сильно возрастает. В случае различных воздействий, способствующих нарушению целостности покровных тканей, она может появляться и в стволовой части дерева. Формирование состава и структуры консорций осуществляется в соответствии с происходящей в ходе онтогенеза дифференциацией структуры дерева

Полученные нами данные по Тверской области отражают общие тенденции изменения видового богатства лишайников, мхов и печеночников у *P. sylvestris* в разных онтогенетических состояниях, особенности пространственного распределения консортов. Определена выявленная к настоящему времени по материалам из Тверской области общая частота встречаемости видов на живых экземплярах сосны (табл. 1) В таблице указаны субстраты. При анализе лишайников учтены также близкие виды сапротрофных и лихенофильных грибов, которые традиционно рассматриваются вместе с ними (Santesson et al., 2004). Приведенные материалы носят предварительный характер.

На старых генеративных и субсенильных особях *P. sylvestris* выявлено максимальное видовое богатство для всех рассматриваемых групп (см. табл. 1). Специфические виды, которые встречаются только в пре-генеративном периоде и в молодом генеративном состоянии, не обнаружены. Более сложную пространственную организацию имеет лишайниковый компонент консорции.

У *Pinus sylvestris* в иматурном и виргинильном состояниях отмечены единичные виды консортов. Среди них типичные эпифитные лишайники *Hypogymnia physodes* и *Pseudevernia furfuracea*. Первый является самым распространенным и массовым в лесной зоне. Это единственный вид, отмеченный на отмирающих ветвях угнетенных засыхающих иматурных особей. Его обилие на виргинильных особях возрастает при снижении их виталитета (фото 20, 22).

Pseudevernia furfuracea может появиться на виргинильных растениях *P. sylvestris* (v_2) только на сфагновых болотах.

Характер распространения в Тверской области лишайников и мохообразных на осеях *P. sylvestris* в зависимости от их онтогенетического состояния

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g ₃ , ss	Ст	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Absconditella celata</i> Döbbeler & Poelt					+	+				+		0
<i>Absconditella lignicola</i> Vězda & Pišut					+	+				+		0
<i>Alectoria sarmetosa</i> (Ach.) Ach.					+			+	+			0
<i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.			+	+	+			+	+			2
<i>Bryoria furcellata</i> (Fr.) Brodo & D. Hawksw.				+	+	+		+	+			2
<i>Bryoria fuscescens</i> (Cycln.) Brodo & D. Hawksw.				+	+	+		+	+			3
<i>Buellia schaeereri</i> De Not.				+	+	+			+	+		1
<i>Calicium denigratum</i> (Vain.) Tibell					+	+				+		0
<i>Calicium glaucellum</i> Ach.					+	+				+		0
<i>Calicium trabinellum</i> (Ach.) Ach.					+	+				+		2
<i>Calicium viride</i> Pers.					+	+			+			0
<i>Chaenotheca chrysocephala</i> (Turner ex Ach.) Th. Fr.					+	+			+	+		3
<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner ex Sm.) Mig.					+	+		+	+	+		4-5
<i>Chaenotheca furfuracea</i> (L.) Tibell					+		+				п	0
<i>Chaenotheca trichialis</i> (Ach.) Th. Fr.					+	+			+	+		1
<i>Chaenothecopsis pusilla</i> (Ach.) Alb. Schmidt					+	+				+		1
<i>Chaenothecopsis pusiola</i> (Ach.) Vain.					+	+				+		0
<i>Chaenothecopsis savonica</i> (Räsänen) Tibell					+	+				+		0

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g _{3, ss}	Ст	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot. s. lat.					+		+		+			2
<i>Cladonia botrytes</i> (K. G. Hagen) Willd.					+		+		+	+		2
<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.				+	+		+		+		п	3
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.				+	+	+	+	+	+	+		3
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.				+	+	+	+	+	+	+		3
<i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm.				+	+		+		+			2
<i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm.			+	+	+		+		+			5
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.			+	+	+	+	+		+	+		3
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.					+		+		+			1
<i>Cladonia macilenta</i> Hoffm.				+	+		+		+	+		2
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg					+		+		+			2
<i>Clypeosoccum hypocenomyces</i> D. Hawksw.				+	+	+	+				л	2
<i>Elixia flexella</i> (Ach.) Lumbsch					+	+				+		0
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.				+	+	+			+			3
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.			+	+	+	+		+	+	+		4-5
<i>Hypocenomyce anthrocephala</i> (Nyl.) P. James & Gotth. Schneid.				+	+	+				+	од	0
<i>Hypocenomyce friesii</i> (Ach.) P. James & Gotth. Schneid.				+	+	+			+	+		1
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy			+	+	+	+	+		+	+		5

Вид	im	v	g1	g2	g3, ss	Ст	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Hyrogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		5
<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S. L. F. Mey.				+	+	+		+	+	+		2
<i>Lecanora albellula</i> (Nyl.) Th. Fr.				+	+	+		+	+	+		2
<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.				+	+	+		+	+	+		1
<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.				+	+	+		+	+	+		2
<i>Lecanora subintricata</i> (Nyl.) Th. Fr.					+			+	+	+		1
<i>Lecanora symmetrica</i> (Ach.) Ach.				+	+	+		+	+	+		4
<i>Lecidea nylanderi</i> (Anzi) Th. Fr.				+	+	+		+	+			1
<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.			+	+	+	+	+	+	+			5
<i>Micarea denigrata</i> (Fr.) Hedl.					+			+		+		1
<i>Micarea melaena</i> (Nyl.) Hedl.					+			+		+		0
<i>Mycoblastus sanguinarius</i> (L.) Norman				+	+	+			+	+	од	0
<i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szatala				+	+	+		+	+	+		3
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor			+	+	+	+		+	+	+		4-5
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.			+	+	+	+	+		+	+		5
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold				+	+	+	+		+	+		3
<i>Physcia tribacia</i> (Ach.) Nyl.					+	+			+			1
<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James				+	+	+		+		+		2
<i>Placynthiella uliginosa</i> (Schrad.) Coppins & P. James					+			+		+		1
<i>Platismatia glauca</i> (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb.				+	+			+	+			2
<i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf		+	+	+	+	+			+			4-5

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g _{3, ss}	Ст	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Puccinia sorophora</i> (Vain.) Hafellner				+	+	+		+		+		2
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.					+	+			+			1
<i>Scolicium chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vězda					+	+		+		+		2
<i>Scolicium sarothamni</i> (Vain.) Vězda					+	+		+		+		2
<i>Strangospora moriformis</i> (Ach.) Stein				+	+	+		+	+	+		2
<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins & P. James					+	+		+		+		3
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale				+	+	+		+		+		3
<i>Usnea dasypoga</i> (Ach.) Röhl.				+	+	+		+	+			2
<i>Usnea hirta</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.				+	+	+		+	+	+		4
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai			+	+	+	+	+	+	+	+		4-5
МХИ												
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al.				+	+		+		+			2
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.					+		+				п	1
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. et Mohr) Bruch et al.				+	+	+	+		+			2
<i>Dicranum flagellare</i> Hedw.				+	+		+		+			2
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.			+	+	+	+	+		+			3-4
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.				+	+		+				п	
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.				+	+		+				п	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.				+	+		+		+		п	4

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g _{3, ss}	Ст	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Plagiothecium laetum</i> Bruch et al.				+	+		+		+			5
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.					+		+		+		п	3
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.				+	+		+		+		п	3
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske				+	+	+	+		+			3
<i>Stereodon pallescens</i> (Hedw.) Mitt.				+	+	+	+		+			4
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.					+		+			+	п	
ПЕЧЕНОЧНИКИ												
<i>Saxyopegia integristipula</i> Steph					+		+		+		п	2
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.					+		+		+		п	1
<i>Chiloscyphus profundus</i> (Nees) Engel & Schust			+	+	+		+		+			3–4
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.					+		+		+		п	2
<i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn					+		+			+		0
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) A. Evans					+		+		+			0
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.			+	+	+	+	+		+			4

Примечание. Элементы высотных уровней дерева: Ст – ствол; Ком – комлевая часть; В – ветви; субстраты: К – кора; Д – древесина; Др – другие; л – слоевища лишайников; п – разлагающаяся подстилка, торф, почвенный мелкозем; од – обугленная древесина; ЧВ – выживающая к настоящему времени частота встречаемости видов на живых экземплярах сосны в Тверской области: 0 – единичная находка; 1 – очень редко (не более трех находок); 2 – редко (4–10 находок); 3 – спорадически (11–25 находок); 4 – часто (26–50); 5 – очень часто (более 50 наблюдений); полужирным шрифтом выделены названия видов, являющихся диагностическими для описанных ассоциаций эпифитных лишайниковых и моховых сообществ.



Фото 11. *Cladonia digitata* (L.) Hoffm.



Фото 12. *Vulpicida pinastri* (Scop.)
J.-E. Mattsson & M. J. Lai



Фото 13. Синузия лишайников на корке
ствола



Фото 14. *Evernia prunastri* (L.) Ach.



Фото 15. Синузия лишайников
на ветвях



Фото 16. *Tuckermanopsis chlorophylla*
(Willd.) Hale



Фото 17. Синузии лишайников на коре отмирающих ветвей



Фото 18. Синузии лишайников на древесине отмерших ветвей



Фото 19. Синузии лишайников на древесине отмерших ветвей



Фото 20. Синузии лишайников на отмерших ветвях



Фото 21. *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl.



Фото 22. Формирование лишайниковой синузии на виргинильных особях

В генеративном периоде формируются все характерные для хвойных ассоциации лишайников (фото 11, 13, 21). Среди них ассоциации *Hypocenomycetum scalaris* Hilitzer 1925, *Leprarietum incanae* Hilitzer 1925, *Parmeliopsidetum ambiguae* Hilitzer 1925, *Pseudevernetum furfuraceae* Hilitzer 1925, *Bryorio fuscescenti* – *Usnertum filipendulae* Hilitzer 1925, *Cladonietum coniocraea* Duvigneaud ex Galinou 1955, *Cladonietum cenoteae* Frey ex Klement 1950, *Chaenothecetum ferrugineae* Barkman 1958, и фация *Cladonietum cladoniosum digitata* M. Lebedeva ined. (Лебедева, 2005). Первые четыре отмечены уже на молодых генеративных соснах. Прочие развиваются на средневозрастных генеративных особях. Ассоциации распределяются по всем высотным уровням дерева. Три из них приурочены к комлевой, три – к стволочной частям. Ассоциация *Bryorio fuscescenti* – *Usnertum filipendulae* образуется на нижних отмирающих ветвях кроны. Специфичны для *P. sylvestris* ассоциации *Hypocenomycetum scalaris* и *Parmeliopsidetum ambiguae*, прочие характерны также и для представителей рода *Picea*.

Динамика увеличения объема консорции в генеративном и постгенеративном периодах следующая: g_1 – 11 видов, g_2 – 40 видов, g_3 и ss – 67 видов. Существенное увеличение числа видов связано с дифференциацией покровных тканей и вертикальной структуры дерева. Появление корки способствует формированию специфических микроулиц комлевой части ствола (фото 9). При комлевой части в некоторых фитоценозах у средневозрастных генеративных особей образуется приствольное возвышение. Оно обеспечивает появление в месте контакта с комлевым участком ствола некоторых эпигейных видов, растущих на лесной подстилке (фото 9). Процессы отмирания нижних ветвей побегов кроны обеспечивают все более интенсивное появление новых субстратов – отмирающей коры и мертвой древесины без коры. На первом типе субстрата растут характерные для хвойных видов ацидофильные представители рода *Bryoria*. На лишенной коры древесине поселяются эпиксилы и виды, в разной степени связанные с отмершей древесиной. На последних этапах онтогенеза объем лишенной коры отмирающей и отмершей древесины сильно возрастает, что способствует существенному укреплению позиций эпиксильной группы видов лишайников, в разной степени связанных с древесными субстратами (фото 15–18, 19). Появляются также новые эпифиты (фото 12, 14). Однако постепенное включение представителей других групп приводит к уменьшению долевого участия типичных эпифитов: на g_1 особях – 7 видов (63,6 %), на g_2 – 19 (47,5 %), на g_3 и ss – 25 (37,3 %). У средневозрастных генеративных особей на талломах лишайников могут появляться паразитирующие на них лихенофильные грибы. Например, на слоевищах *Hypocenomyce scalaris* иногда паразитирует *Clypeosocum hypocenomycis*. Темпы включения

в консорцию новых эпиксильных видов выше по сравнению с эпигейными.

На завершающих этапах формирования лишайниковой консорции отмечено следующее распределение по высотным уровням: на комлевой части – 19 видов, стволовой – 50, ветвях – 29. По числу и доле специфических (обнаруженных только в пределах данного уровня) видов получены следующие показатели: комлевая часть – 8 видов (42,1 % от общего числа видов, зарегистрированных в пределах данного высотного уровня), стволовая – 19 видов (38 %), ветви – 6 видов (20,7 %). Большинство специфических видов комлевой части (7 видов) являются преимущественно эпигейными. Более половины специфических видов стволовой части и ветвей – типичные эпифиты. Их уровневая дифференциация выражена достаточно четко. К засыхающим ветвям, например, приурочены *Alectoria sarmetosa*, *Bryoria capillaris*, *Usnea dasypoga*. Эпиксильные виды менее четко специализированы по уровням.

При проявлении особых условий возможна некоторая модификация пространственного распределения консортов. Например, по краю черноольховых топей в приграничных сообществах с участием сосны можно наблюдать «поднятие» компонентов комлевой части на стволовую. При особых обстоятельствах появляются редкие, нехарактерные для *P. sylvestris* виды. Например, на обугленной древесине частично поврежденных пожаром стволов встречаются *Hypocenomyce anthrocephila* и *Mycoblastus sanguinarius*. На торфянистом субстрате между корнями и на корнях упавшей сосны, сохранившей жизнеспособность, в пушицево-сфагновом сосняке найдены *Psilolechia lucida* (Ach.) M. Choisy и *Chaenotheca furfuracea*. Типичные эпигейные мхи иногда можно обнаружить на корнях и между корнями сосен с частично обнаженной корневым системой. Подобные наблюдения свидетельствуют о поливариантности процессов формирования консорции. Они требуют специального анализа.

Объем группы мохообразных в составе консорции по сравнению с лишайниками существенно ниже. Выявлено 14 видов мхов и 7 видов печеночников. Специфические виды, характерные только для *P. sylvestris*, отсутствуют. Почти все виды листостебельных мхов (13 из 14) и все печеночники приурочены к комлевой части дерева. На стволе более или менее регулярно развивается *Dicranum montanum*, прочие виды встречаются редко (см. табл. 1). Общие эколого-субстратные спектры для мхов и печеночников различаются. У мхов доминируют типичные эпигейные (7 из 14) и виды, встречающиеся на коре и на почве (2). Все выявленные печеночники с разной частотой могут встречаться на разлагающейся мертвой древесине, а 4 из 7 видов являются типичными эпиксиллами.

Начало формирования консорции мхов и печеночников приурочено к генеративному периоду и сопряжено прежде всего с дифференциацией комлевой части ствола. В молодом генеративном состоянии выявлено два вида мхов (*Dicranum montanum*, *Plagiothecium laetum*) и два печеночника (*Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*). Они появляются только при режиме достаточно высокой влагообеспеченности. На средневозрастных генеративных особях, как правило, представлена уже большая часть видового состава мхов (11 из 14 видов) (табл. 1). В этом состоянии происходит формирование более или менее регулярно встречающейся для *P. sylvestris* ассоциации *Orthodicrano montanii-Plagiothecietum laeti* Baisheva et al. 1994 (Баишева, Соломещ, 1994; Баишева, 2010). Однако она не является строго специфичной для сосны обыкновенной. Единственная ассоциация с участием в качестве диагностического вида печеночника (*Ptilidio pulcherrimi-Hypnetum pallescentis* Barkman ex Wilmanns 1962) образуется на сосне очень редко. Эта ассоциация в большей степени характерна для других древесных пород. Более половины видового состава печеночников появляется только на старых генеративных растениях. Финальная стадия их консорции сопряжена с дифференциацией приствольного возвышения.

Таким образом, анатомо-морфологические преобразования, происходящие в онтогенезе *P. sylvestris*, усиливают дифференциацию вертикальной структуры дерева, увеличивается разнообразие микрониш. Их заселяют разные консорты в соответствии с особенностями своей биологии и экологии. По мере формирования характерной для *P. sylvestris* пространственной организации консорции постепенно увеличивается интенсивность взаимодействия каждой особи *P. sylvestris* с лишайниками и мохообразными. Посредством приствольного возвышения обеспечивается более тесная связь с напочвенным покровом. Характерный для сосны постоянный сброс достаточных объемов отмершей древесины способствует формированию в лесном фитоценозе эпиксильных синузий печеночников и лишайников, не встречающихся на живом дереве. Эта древесина становится также субстратом для разных групп ксилотрофных грибов.

Динамика формирования консортивных связей с грибами в онтогенезе *P. sylvestris* изучена недостаточно. Необходимы специальные комплексные микологические исследования. Можно сделать лишь некоторые комментарии о приуроченности процессов формирования консортивных связей представителей царства Fungi к определенным этапам онтогенеза сосны обыкновенной. Отмечено развитие микоризного симбиоза у проростков сосны (Серебряков, 1962). У проростков сосны обнаружена хорошо развитая микориза (Смит, Рид, 2012) (фото 24). Изучено влияние процесса микоризообразования на развитие однолетних семян (Веселкин, 2006).

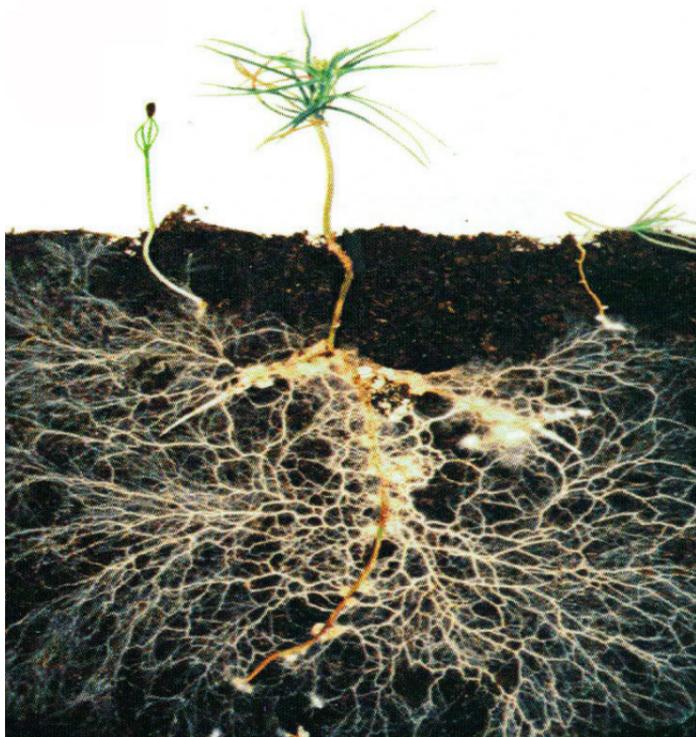


Фото 23. Микоризный симбиоз *P. sylvestris* со *Suillus bovinus*
(по: Смит, Рид, 2012):

гифальный фронт контактирует с развивающимися сеянцами сосны, находящимися слева и справа от более зрелой особи, и начинает формирование микоризы, включая новые растения в общую мицелиальную сеть

Появление некоторых паразитических микромицетов четко связано с начальными стадиями онтогенеза *P. sylvestris* (Ведерников, Яковлев, 1972; Федорович, 2002). Очень распространенным заболеванием сеянцев сосны является снежное шютте, или фацидиоз. Его вызывает *Phacidium infestans* Karst., который поражает особи *P. sylvestris* в возрасте 1–5 лет. Всходы, сеянцы в питомниках и молодняки естественного происхождения нередко страдают от ржавчины побегов сосны обыкновенной (сосновый вертун). Ее возбудитель – *Melampsora pinitorqua* Rostr. Обыкновенное шютте (ложное шютте) *P. sylvestris* вызывает гриб *Lophodermium pinastri* Chev. Он поражает хвоинки и представляет значительную опасность для соснового подростка в возрасте 10 и более лет.

Значительная по объему группа ксилотрофных грибов использует, как правило, мертвую древесину *P. sylvestris*. В этой связи большая часть сведений о грибах, отмеченных на сосне обыкновенной, содержит информацию о видах, не связанных с живыми особями. Например, по данным О. Н. Ежова (2012), в Архангельской области выявлено 162 вида афиллофоровых грибов, ассоциированных с *P. sylvestris*. Они представляют 68 родов из 33 семейств и 18 порядков базидиальных грибов. Из них 31 вид проявляет черты узкой специализации и встречается только на сосне. Однако лишь немногие виды ксилотрофных грибов развиваются на живом дереве. Наиболее распространенным паразитом *P. sylvestris* является сосновая губка (*Phellinus pini* (Brot.) Bondartsev et Singer). Она поражает *P. sylvestris*, как правило, в возрасте 40–60 лет (Ежов, 2012). Заражение происходит на стадии, когда появляется нефункционирующая древесина в ядровой части ствола. Проникновению внутрь способствуют отмершие и обломанные сучья, грубые механические повреждения коры. На живых стволах *P. sylvestris* встречается и корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) (Ежов, 2012).

Широкий спектр связей характерен для *P. sylvestris* и членистоногих беспозвоночных. Основные опасные вредители сосны обыкновенной достаточно хорошо изучены (Вредители леса, 1955; Аверкиев, 1973; Воронцов, 1975; Гусев, 1984; Рыбалко, 1986; Научно-техническая информация..., 2004). Однако анализ полной консорции членистоногих животных специально не проводили. Отдельные виды насекомых в сосновых насаждениях Республики Марий Эл изучались Ю. П. Демаковым (1994, 2012), В. А. Матвеевым (2006, 2008, 2009), паукообразных – И. О. Камаевым (2008).

Консорции изученных Н. В. Турмухаметовой и И. С. Тетериным насаждений *P. sylvestris* включают 56 видов членистоногих беспозвоночных, которые связаны с популяцией детерминанта различными отношениям (табл. 2). Консорции виргинильных и молодых генеративных деревьев *P. sylvestris* включает три центра. Первый представляют растительноядные насекомые, второй – хищные насекомые и пауки, третий – зоофаги второго порядка. В табл. 2 представлен список видов, образующих три центра консорций *P. sylvestris*.

В кронах изученных насаждений *P. sylvestris* выявлено 34 вида насекомых-фитофагов. Среди фитоконсортов доминируют жуки (48 %). Они представляют семейства *Curculionidae*, *Ipidae*, *Carabidae*, *Elateridae*, *Cerambycidae*, *Scarabaeidae*, *Lagriidae*. Среди клопов были найдены виды семейств *Coreidae*, *Lygaeidae*, *Aradidae*, *Pentatomidae*, среди чешуекрылых – *Geometridae*, *Noctuidae*, *Sphingidae*, *Piralididae*, *Tortricidae*. В кронах *P. sylvestris* встречаются 9 видов всеядных насекомых (фито- и зоофаги), среди них *Pyrrhocoris apterus* L., *Palomena prasina* L., *Harpalus*

Отряд	Семейство	№	Род / вид	Конц.	ЭТГ	Местообитания			
						Весьшурга		Зеленотгорск	
						v	g ₁	v	g ₁
Coleoptera	Curculionidae	15	<i>Strophosomus capitatum</i> Steph	1	6,7				+
		16	<i>Otiorhynchus tristis</i> Scopoli	1	1	+			
		17	<i>Tanumecus palliatus</i> F.	1	1				+
		18	<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst	1	6				+
		19	<i>Cleonus piger</i> Scop	1	1	+			
		20	<i>Pissodes notatus</i> L.	1	6				+
		21	<i>Nicrophorus vespilloides</i> Herbst	2	8	+		+	
		22	<i>Blastophagus piniperda</i> L.	1	6				+
		23	<i>Coccinella septempunctata</i> L.	2	9	+	+	+	+
		24	<i>Carabus glabratus</i> Payk	2	9				+
		25	<i>Harpalus latus</i> L	1,2	4	+	+	+	+
		26	<i>Pterostichus lepidus</i> Leske	2	9		+		+
		27	<i>Calatus melanocephalus</i> L.	2	9			+	
		28	<i>Harpalus rufipes</i> Deg.	1	4		+		
		29	<i>Catathus micropterus</i> Duft.	2	9	+			

Отряд	Семейство	№	Род / вид	Конц.	ЭТГ	Местообитания				
						Весьшурга		Дигино	Зеленотгорск	
						v	g ₁			
Coleoptera	Carabidae	30	<i>Poecilus cupreus</i> L.	2	9	+				
		31	<i>Amara</i> sp 1.	1,2	4,9	+				
		32	<i>Amara</i> sp 2.	1,2	4,9		+			
	Elateridae	33	<i>Lacon murinus</i> L.	1,2	7,9	+				
		34	<i>Agriotes lineatus</i> L.	1	4,7					+
		35	<i>Monochamus galloprovincialis</i> Oliv	1	6					+
		36	<i>Lagriia hirta</i> L.	1		+	+			+
Scarabaeidae	37	<i>Amphimallon solstitialis</i> L.	1	1,7	+	+			+	
	Geometridae	38	<i>Bupalus piniaria</i> L.	1	1	+	+		+	
39		<i>Semiothisa liturata</i> L.	1	1						
Lepidoptera	Noctuidae	40	<i>Panolis flammea</i> Schiff.	1	1				+	
		41	<i>Sphinx pinastri</i> L.	1	1		+			
	Pirralidae	42	<i>Dioryctria abietella</i> Schiff	1	4,6		+			
		43	<i>Evetria resinella</i> L.	1	6					+
	Tortricidae									

Отряд	Семейство	№	Род / вид	Конц.	ЭТГ	Местообитания			
						Весьшурга		Дигино	Зеленотгорск
						v	g ₁		
Hymenoptera	<i>Ichneumonidae</i>	44	<i>Ephialtes manifestator</i> L.	2	9			v	g ₁
	<i>Diprionidae</i>	45	<i>Diprion pini</i> L.	1	1				
	<i>Formicidae</i>	46	<i>Formica rufa</i> L.	1,2	4,5,9		+		
		47	<i>Formica aquilonia</i> Yarr.	1,2	4,5,9		+	+	
Diptera	<i>Syrphidae</i>	48		1	8		+		
	<i>Cecidomyiidae</i>	49	<i>Thecodiplosis brachytera</i> Schwaegr.	1	3		+		
Orthoptera	<i>Muscidae</i>	50	<i>Musca</i> sp. 1	1,2	8,9		+		
	<i>Tettigoniidae</i>	51	<i>Decticus verrucivorus</i> L.	1	1		+		
		52		1	1		+		
	<i>Gnaphosidae</i>	53	<i>Drassyllus praeficus</i> Koch	2,3	9		+		
Класс Aranei (Arachnida)	<i>Lycosidae</i>	54	<i>Haplodrassus signifer</i> Koch	2,3	9				
		55	<i>Alopecosa aculeata</i> Clerck	2,3	9		+		
	<i>Dictynidae</i>	56	<i>Dictyna arundinacea</i> L.	2,3	9			+	

Примечание. ЭТГ – эколого-трофические группы: 1 – хвоегрызы; 2 – сосущие хвою; 3 – галлообразователи; 4 – семейства; 5 – экриситрофы; 6 – короеды и келлофаги; 7 – ризофаги; 8 – сапрофаги; 9 – зоофаги; конц. – концентрация.

latus L., *Amara* sp., *Lacon murinus* L., *Formica rufa* L. Второй концентр образуют 9 представителей хищных насекомых, питающихся филофагами. Это представители *Nabidae*, *Coccinellidae*, *Carabidae*, *Ichneumonidae*. Нами также выявлены консорты 2 и 3 концентров, способные поедать помимо других насекомых и «самих себя». Они относятся к трем семействам отряда Пауки (Aranei): *Gnaphosidae*, *Lycosidae*, *Dictynidae*. Взаимосвязи между детерминантом и консортами в большей степени трофические и топические (обеспечение детерминантом специфической среды для обитания консортов), проявляются и фензивные (защита консортов детерминантом и наоборот), иногда – фабрические (предоставление консортам опоры или материала для устройства убежищ, например, с пауками-тенетниками *Dictynidae*, строящими плотные ловчие сети).

На молодых генеративных особях сосны обыкновенной выявлено 33 вида консортов, на виргинильных – 31 вид (см. табл. 2). С помощью кластерного анализа установлено, что списки консортов с виргинильных деревьев из двух экотопов, а также списки консортов со взрослых деревьев в двух других экотопах оказались наиболее сходными. При оценке видового разнообразия по индексу Чекановского-Сьеренсена получили сходные с кластерным анализом результаты. Списки консортов на деревьях *P. sylvestris* одного биологического возраста более схожи (коэффициент 0,55–0,56).

При изучении сосны обыкновенной на исследуемых участках были визуально обнаружены повреждения хвои, шишек, корки и древесины *P. sylvestris* различными фитофагами. Выявленные виды консортов-фитофагов можно разделить на следующие эколого-трофические группы: филофаги (хвоегрызы, сосущие хвою, галлообразователи), семяеды, эккрисотрофы, короеды и ксилофаги, ризофаги, сапрофаги. Соотношение трофических групп насекомых на деревьях разного биологического возраста и в разнообразных биотопах отличается ($P < 0,01$). В первом центре консорции подроста *P. sylvestris* доминируют хвоегрызы, однако не обнаружены семяеды и галлообразователи (табл. 3). В консорции взрослых деревьев преобладают семяеды, эккрисотрофы (питающиеся прижизненными выделениями), короеды и ксилофаги.

Различное соотношение эколого-трофических групп на разновозрастных особях детерминанта консорции может быть обусловлено разными причинами. Среди них анатомо-морфологические особенности растения определенного онтогенетического состояния, специфика прохождения различных этапов онтогенеза филофагом, цикличность развития популяции насекомого. Так, у генеративных деревьев *P. sylvestris* возрастает толщина кутикулы и оболочек клеток механической ткани.

**Распределение консортов разновозрастных деревьев *P. Sylvestris*
по эколого-трофическим группам**

Группы	Местообитание, онтогенетическое состояние				
	№ 1, v	№ 2, g ₁	№ 3, v	№ 4, g ₁	Сумма
Хвоегрызы	9	3	7	7	26
Сосущие хвою	4	1	1	2	8
Галлообразователи	0	1	0	1	2
Семяеды	0	6	0	4	10
Эккрисотрофы	2	4	1	4	11
Короеды и ксилофаги	3	1	1	8	13
Ризофаги	4	1	2	5	12
Сапрофаги	2	0	1	0	3
Зоофаги	11	8	6	7	32
Сумма	35	25	19	38	117

Эти различия могут способствовать привлечению на молодые деревья большего количества насекомых с грызущим ротовым аппаратом. Прохождение различных этапов онтогенеза некоторых хвоегрызов (Curculionidae, Scarabaeidae) сопряжено с подростом сосны обыкновенной. Их личинки живут в почве и питаются корнями молодых деревьев (Аверкиев, 1973; Воронцов, 1975; Научно-техническая информация..., 2004).



1



2

Фото 24. Жуки-фитофаги на *P. sylvestris*:

1 – *Amphimallon solstitialis* L., 2 – *Aradus cinnamomeus* Panz.

Нами на виргинильных деревьях *P. sylvestris* было зафиксировано значительное обилие хруща июньского (*Amphimallon solstitialis* L.) (фото 24) – 5 баллов по шкале Ю. А. Песенко (1982), на генеративных – среднее (3 балла). Личинки июньского хруща повреждают корни молодых особей *P. sylvestris*. От имаго вред незначителен, если они не начинают грызть листья и хвою массово (Васильев, 1987). В целом виргинильные деревья, испытавшие воздействие хруща, можно оценить как «ослабленные», а молодые генеративные как «здоровые» (Научно-техническая информация..., 2004).

На взрослых деревьях нами выявлено большее разнообразие трофических групп, что обусловлено появлением фитофагов, привлеченных генеративными структурами. На участках у дер. Вельшурга и пос. Зеленогорск на молодых генеративных деревьях *P. sylvestris* зафиксирован действующий очаг соснового подкорного клопа (*Aradus cinnamomeus* Panz.) (фото 24). Заселенность *Aradus cinnamomeus* на сосне обыкновенной оказалась средней. На 1 дм² наиболее заселенного междуузлия ауксипласта приходится до 16–30 особей клопа. На начальной стадии повреждения *P. sylvestris* клопом появляются серебристо-белые пятна на поверхности древесины под корой. Они соответствуют участкам «высосанной» ткани, клетки которой заполнены воздухом. Со временем у *P. sylvestris* может замедляться рост в высоту и в толщину. Особи *A. cinnamomeus* выбирают для заселения 5–6-летние деревья, где на стволиках уже образовались чешуйки корки, которые служат им укрытием. Максимальной численности популяция *A. cinnamomeus* достигает к 12–18-летнему возрасту *P. sylvestris*. После этого в течение нескольких лет численность *A. cinnamomeus* держится примерно на одном уровне, а после 20–25-летнего возраста *P. sylvestris* начинает уменьшаться, и к 30 годам очаги поражения в культурах полностью затухают (Воронцов, 1975; Научно-техническая информация..., 2004). Следовательно, изменение в ходе онтогенеза детерминанта консорции типов покровной ткани и появление корки обуславливают привлечение насекомых-экрисотрофов, короедов и ксилофагов.

С экологических позиций вспышки массового размножения насекомых следует рассматривать как естественное явление. Ускоряя круговорот элементов, насекомые способствуют увеличению продуктивности растений (Восточноевропейские леса, 2004). Таким образом, выбор кормового ресурса фитофагами и распределение хищных членистоногих зависит от онтогенетических особенностей детерминанта консорции.

Сосна обыкновенная находит широкое практическое использование (Сосна..., 2010). Древесина *P. sylvestris* с давних пор используется как ценный строительный материал. Ядровая древесина сосны смолистая,

довольно плотная, малоупругая. Цвет ее может быть бурым, красноватым, желтоватым и почти белым с легкими разводами красноты. У молодых и средневозрастных деревьев она прямослойная. С возрастом она становится мелкослойной. В зависимости от условий произрастания дерева плотность древесины и удельный вес изменяются. Древесина сосны, растущей во влажных местах, более рыхлая. Лучший строительный материал получают в сосновых борах на возвышенностях, сухих холмах, песчаниках. Раньше их называли корабельными рощами. В таких сосняках всегда заготавливали бревна для строительства кораблей. Древесина таких сосен плотная, годовичные слои расположены близко друг к другу. Она хорошо обрабатывается красителями и лаками, используется для мозаичных и резных работ.

Среди хвойных растений *P. sylvestris* обладает наиболее активным смоляным аппаратом, поэтому она широко используется для прижизненного получения древесной смолы (сосновой живицы) путем подсочки в спелых и перестойных крупномерных сосняках (Сосна..., 2010). Одно дерево сосны может дать до 1 л и более живицы. Сосновая живица содержит эфирное масло (до 35 %) и смоляные кислоты. Ее применяют наружно при ишиасе, невралгиях, артрите, ревматизме, полиартрите, фурункулезе, для заживления ран. Из живицы получают скипидар и канифоль при сухой перегонке просмоленных пней сосен. Наиболее детально изучены фармакологические свойства скипидара очищенного, или терпентинного масла, которое оказывает выраженное местное и общее влияние на организм человека и животных. Скипидар используют как местное раздражающее средство при невралгиях, ревматизме, подагре и для ингаляций. Канифоль является одним из важнейших продуктов лесохимической промышленности. Она применяется при производстве синтетического каучука, в целлюлозно-бумажной, шинной, резиновой и лакокрасочной промышленности.

Лекарственным сырьем, получаемым из сосны обыкновенной, являются молодые верхушки побегов, почки, живица и хвоя (Сосна..., 2010). Сосновые почки заготавливают в феврале-марте, до начала их интенсивного роста. Они содержат эфирное масло (до 0,36 %), дубильные вещества, 12 % смолы. Отвар, настой и настойку из сосновых почек применяют в медицине как отхаркивающее, дезинфицирующее и мочегонное средство. Ее назначают для ингаляций при воспалительных заболеваниях дыхательных путей.

Хвоя сосны очень богата витаминами С, В₁, В₂, Р, К, каротином, дубильными веществами (до 5 %), фитонцидами; алкалоидами и флавоноидами. В ветках с хвоей, сохраняемых в снегу, содержание витамина С не снижается в течение 2–3 месяцев. Особой популярностью

пользуется скипидарные ванны на живичной основе, которые имеют универсальное применение при заболеваниях сердечно-сосудистой, костной систем, заболеваниях печени и желчного пузыря, органов дыхания, невралгии, сахарном диабете, ожирении, простуде. Сосновый деготь используют как дезинфицирующее, инсектицидное средство для лечения кожных заболеваний. Из сосны обыкновенной готовят витаминные напитки, сосновый мед. При пониженном гемоглобине очень полезно варенье из сосновых шишек (Сосна..., 2010).

Авторы статьи благодарят учителя биологии МБОУ СОШ № 3 поселка Редкино Конаковского района Тверской области В. А. Нотова за прекрасные фотографии онтогенетических состояний сосны обыкновенной и ее консортов (лишайники и мхи), а также студентку филиала МГУ в г. Пущино А. Прохорову за точные и выразительные рисунки онтогенетических состояний. Фотографии насекомых-консортов сделаны И. С. Тетериным.

ПОЛУКУСТАРНИКИ

2. Онтогенез сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.)

Сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.) относится к семейству маревые (*Chenopodiaceae*). Представляет собой полукустарник или небольшой сероватый кустарничек, образующий круговины или бугры с распростертыми густыми укореняющимися ветвями. Годовалые побеги цилиндрические, сочные, членистые, с короткими цилиндрическими или почти булавовидными члениками и с супротивными стерильными округлыми почечками, долго не развивающимися и выгоняющими укороченные супротивные цветonoсные веточки. Листья не развиты, в виде супротивных почти щитковидных чешуек. Колоски цилиндрические, плотные или прерывистые, членистые, с белопленчатой, очень короткой оторочкой в верхней части члеников. Цветки сидят как бы в кармашке. Околоцветник состоит из продолговатых, беловатых, на верхушке сходящихся листочков (Ильин, 1936; Ломоносова, 1992).

Во взрослом состоянии растение имеет побеги трех типов: вегетативные, генеративные и переходные. Все побеги монокарпические и моноциклические (Беспалова, 1959).

Вегетативные побеги выполняют функцию ассимиляции. В конце вегетационного сезона часть их отмирает до самого основания, где располагаются 2 спящие почки, а часть одревесневает (Беспалова, 1959).

На генеративных побегах в июне появляются вторичные веточки, на которых в пазухах чешуевидных листьев развиваются цветки; верхушечная почка также формирует соцветие. Под вторичными веточками закладываются побочные почки. После плодоношения верхняя часть побега длиной 1–1,5 см, а также все вторичные боковые веточки отмирают. На следующий год генеративный побег одревесневает, в рост трогаются побочные почки (Беспалова, 1959).

Переходные побеги внешне практически не отличаются от генеративных, но у них меньше развиты боковые веточки. Под цветочными веточками не закладываются побочные почки. После плодоношения переходные побеги почти полностью отмирают, остается только базальная часть с 2–4 спящими почками (Беспалова, 1959).

Корневая система у молодых растений стержневая. При дальнейшем развитии в генеративном периоде в процессе вегетативного размножения плагитропными укореняющимися побегами развивается эпигеогенное корневище. В постгенеративном периоде главный корень отмирает и остается только система придаточных корней.

Надземная часть, особенно молодые побеги, содержит различные органические кислоты (лимонную, шавелевую), алкалоиды и другие азотсодержащие соединения, сапонины, щелочные соли и другие вещества (Васина, 1972; Растительные ресурсы, 1985).

В состав растения входят вещества фенольной природы, такие как фенолкарбоновые кислоты, флавоноиды, обуславливающие его высокую аллелопатическую активность (Симагина, 2008). Содержание веществ в надземной части в два раза выше, чем в подземной. Также в надземной части растений были обнаружены тритерпеновые гликозиды, связанные с сахарами (Симагина, 2008).

Растение может использоваться в качестве осенне-зимнего корма для верблюдов и лошадей (Ларин, 1951). Вид является перспективным носителем природных инсектицидов (Васина, 1972; Растительные ресурсы, 1985).

Halocnemum strobilaceum произрастает в аридных регионах Средиземноморья, Малой, Средней и Центральной Азии; на севере достигает Причерноморья, Северного Кавказа, Нижней Волги и юга Западной Сибири (Ильин, 1936; Ломоносова, 1992; Hedge, 1997).

Южносибирские популяции вида занесены в Красные книги Омской области и Республики Тува (Красная книга..., 1999; Нефедов, 2003).

Облигатный галофит, поселяется на пухлых солончаках, такырах, морских побережьях в степной и пустынной зонах (Ильин, 1936; Ларин, 1951). Сообщества сарсазана относятся к классу *Salicornietea fruticosae* Br.-Bl. Et Tx ex de Bolos у Vayreda 1950, подклассу *Kalidienea* Golub, Rukhlenko, Sokoloff 2001, базальному сообществу *Halocnemum strobilaceum* (*Kalidienea*), ассоциации *Halocnemetum strobilaceae* Тора 1939 (Рухленко, 2011).

Наши исследования проводились в ценопопуляциях *H. strobilaceum* на солончаках в районах добычи нефти в Кумо-Манычской впадине на территории Черноземельского района Республики Калмыкия.

В ходе работ было выделено 11 возрастных состояний.

СЕМЕНА вертикальные, овальные, сжатые, по одному краю пупырчатые (Ломоносова, 1992).

ПРОРОСТКИ характеризуются наличием одного зеленого сочного членистого моноподиально нарастающего побега, диаметром от 3 до 5 мм, в длину не превышающего 5 см. Корневая система представлена главным корнем диаметром 1 мм и длиной около 10 см. Календарный возраст – 1 год.

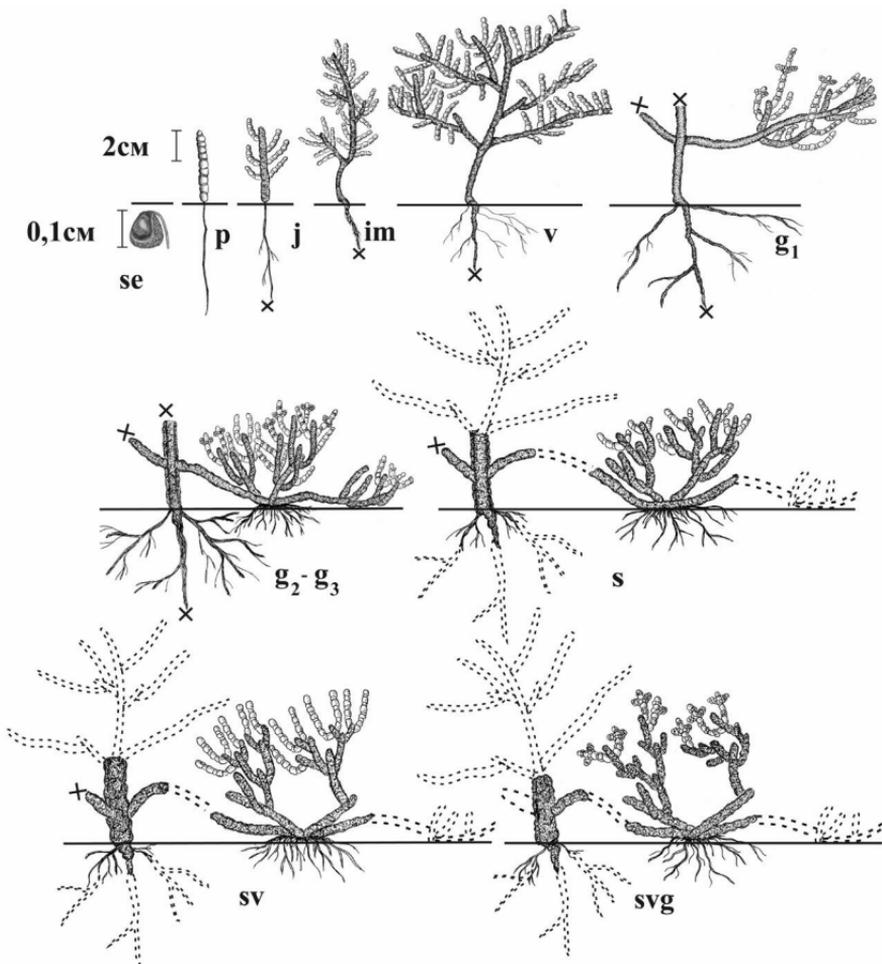


Рис. 4. Онтогенез сарсазана шишковатого
(*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.):

se – семена, p – проростки, j – ювенильное, im – имматурное; v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – позднее генеративное, sv – сенильно-виргинильное, svg – сенильно-виргинильно-генеративное

ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние представлено одним одревесневшим побегом, на котором формируются сочные зеленые моноподиальные побеги второго порядка (в том числе и из верхушечной почки). Размер растения варьирует в пределах от 5 до 8 см. Главный корень увеличивается в размерах до 20 см. Календарный возраст – 1 год.

ИММАТУРНОЕ состояние. Побег прошлого года одревесневают, формируются побеги третьего порядка, что приводит к увеличению степени ветвления. Верхушечная почка у большинства прошлогодних побегов отмирает. Размеры надземной части достигают 10 см. Интенсивно развиваются боковые корни длиной до 5 см. Календарный возраст – от 1 до 3 лет.

ВИРГИНИЛЬНОЕ состояние. Высота растения около 15 см. Зеленые годичные побеги – только вегетативные. Формируется кустовое ветвление диаметром до 20 см. Отмечается сильное ветвление боковых корней длиной около 10 см и увеличение главного корня до 30 см в длину и до 4 мм в диаметре. Календарный возраст колеблется от 1 года до 5 лет.

МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние. Высота растения более 15 см. Диаметр куста составляет около 30 см. Характерно наличие трех типов побегов: вегетативные, генеративные, переходные. Усиливается ветвление боковых корней. Календарный возраст 1–4 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ И СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние. Растение сильно разветвлено, составляет в диаметре более 30 см. Формируется большое количество генеративных побегов. Данному возрастному состоянию свойственно явление нормальной партикуляции, представляющей собой одну из форм вегетативного размножения (Новиков, 1943; Работнов, 1969). Отмечается полегание ветвей, приводящее к их укоренению, что является причиной образования эпигеогенных корневищ. Таким образом, корневая система представляет собой хорошо развитый утолщенный главный корень диаметром около 5 мм с ветвящимися боковыми корнями длиной более 30 см, а также систему придаточных корней корневища. Календарный возраст – около 5 лет.

СЕНИЛЬНОЕ состояние. Для этого состояния характерны процессы сенильной партикуляции (Работнов, 1969), приводящие к отмиранию части побегов. Центральная часть куста разрушается, образуются отдельные кусты, не способные к генеративному размножению. Формирование вегетативных побегов также прекращается. Главный корень отмирает, остается только система придаточных корней диаметром около 10 см длиной примерно 20 см. Календарный возраст составляет 1–2 года.

В ходе исследований была отмечена поливариантность онтогенеза *H. strobilaceum*, проявляющаяся в формировании промежуточных возрастных состояний: сенильно-виргинильное, которое может переходить в сенильно-виргинильно-генеративное. Дополнительные состояния возникают в благоприятных условиях обитания, характеризующихся высо-

кой степенью дренажа, способствующего вымыванию солей и аллелопатических веществ из субстрата.

СЕНИЛЬНО-ВИРГИНИЛЬНОЕ состояние характеризуется активным формированием вегетативных побегов на сенильных партикулах размером около 15 см. Корневая система представлена придаточными корнями диаметром около 10 см. Календарный возраст – 1–2 года.

СЕНИЛЬНО-ВИРГИНИЛЬНО-ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние представлено растениями, у которых происходит формирование генеративных побегов на сенильных партикулах размером около 20 см. Корневая система представлена придаточными корнями диаметром около 15 см. Календарный возраст от 1 до 2 лет.

Продолжительность каждого возрастного состояния зависит от конкретных условий обитания. Жизненный цикл отдельной особи колеблется от 10 до 20 и более лет.

КУСТАРНИЧКИ

3. Онтогенез тимьяна Ильина (*Thymus iljinii* Klokov et Shost.)

Thymus iljinii Klokov et Shost. – вегетативно подвижный шпалерный кустарничек из семейства *Lamiaceae*. Для вида характерны восходящие генеративные побеги (5–10 см высотой), продолговато-эллиптические голые листья, по краю до середины реснитчатые, наличие черешков лишь у нижней пары листьев, продолговато-головчатое соцветие с раздвинутым кольцом из малоцветковых мутовок (Доронькин, 1997).

Как и все близкие виды из сборного *T. serpyllum*, *T. iljinii* применяют в медицине, пищевой и парфюмерной промышленности (Полезные..., 1989). Ареал вида североазиатский, где для *T. iljinii* характерна равнинно-степная поясная приуроченность (Пешкова, 2001).

Исследование проводили на территории Республики Хакасия в Алтайском р-не в окрестностях с. Белый Яр. В ковыльно-тимьяновой крупнодерновинной песчаной степи проективное покрытие вида составляло 10 %, проективное покрытие травостоя – 45 %.

При изучении онтогенеза принята концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). Выборка в каждом онтогенетическом состоянии составила 50 особей.

ПРОРОСТКИ *T. iljinii* появляются осенью и имеют две широко-яйцевидные с сердцевидным основанием и выемчатой верхушкой длинночерешковые семядоли и 1–2 пары черешковых настоящих листьев, для которых характерна продолговатая форма пластинки с клиновидным основанием и острой верхушкой. Гипокотиль длиной от 0,8 до 1,0 см, эпикотиль 0,4 см. Главный корень вырастает на 2–2,5 см. Рост побега завершается формированием зимующей терминальной почки (рис. 5).

В ЮВЕНИЛЬНОМ состоянии сохраняются сухие листья прошлого года и разворачиваются еще 3–5 пар накрест супротивно расположенных листьев. Первичный побег становится главной скелетной осью (СО). На главном корне образуется несколько тонких боковых корней. В зимний период терминальная почка побега погибает.

На третий год растение переходит в ИММАТУРНОЕ состояние. Из почек, заложенных в пазухе семядольных листьев, образуются 2 боковых верхнерозеточных побега. Образовавшиеся боковые побеги, лежа, впоследствии становятся СО $n + 1$ порядка. В этот год они не ветвятся. Моноподиальное нарастание растения сменяется на симподиальное. Формируется первичный куст. Длина СО $n + 1$ в среднем составляет $3,3 \pm 0,1$ см. Корневая система представлена системой из главного и 2–3 боковых корней. Диаметр куста может достигать 13,6 см.

На следующий год в ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии СО $n + 1$ порядка состоят из двух верхнерозеточных годовичных побегов. Длина второго годовичного побега в 2 раза превышает длину первого. Почти вся СО располагается плагиотропно. На всех годовичных приростах СО $n + 1$ начинается ветвление. Из почек в узлах СО развиваются верхнерозеточные побеги ветвления, которые сразу же полегают. На границе приростов и в узлах СО образуются придаточные корни. Втягивания побега в субстрат не происходит, СО укореняются и ползут по поверхности субстрата, захватывая свободную территорию. Число придаточных корней может достигать 14. Диаметр куста доходит до 29,9 см. Корневая система смешанная, представлена системой главного и придаточных корней. Скелетные оси очень хрупкие, и иногда в виргинильном состоянии происходит вегетативное размножение. Отделяется укоренившийся боковой верхнерозеточный побег ветвления. В данном случае наступает фаза клона, состоящего из первичного куста и близко расположенных парциальных побегов. Однако это случается редко и переход в фазу клона происходит позже. Терминальные почки СО $n + 1$ порядка и побегов ветвления в зимний период, как правило, сохраняются.

Весной пятого года жизни особь переходит в МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние и приобретает вид расплозающегося куста, который представлен системой моноподиально нарастающих разветвленных СО. Скелетные оси $n + 1$ порядка представлены тремя верхнерозеточными годовичными побегами. Побеги ветвления становятся побегами формирования и образуют СО $n + 2$ порядка. Характер их ветвления совпадает с ветвлением СО $n + 1$ порядка в предыдущем году. Некоторые из этих побегов переходят к цветению и имеют восходящее положение. Синфлоресценция таких дициклических генеративных побегов представлена кистевидным тирсом, образованным главным соцветием и 2 паракладиями. Главное соцветие – тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных 4 пар дихазиев. Кроме того, в структуре куста выделяются ортотропные дициклические полурозеточные генеративные побеги ветвления. На верхушке таких генеративных побегов образуется тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных дихазиев. Максимально возможное число генеративных побегов на растении в молодом генеративном состоянии – 21. Если побег не переходит к цветению, то он полегает и представляет собой СО $n + 2$ порядка.

На границе и в узлах третьего годовичного побега СО $n + 1$ порядка образуются придаточные корни. Их число увеличивается в 3 раза и может достигать 44. Число СО $n + 2$ порядка у особей может достигать 28. Среднее значение длины СО $15,4 \pm 0,2$ см. Диаметр куста увеличивается до 59,7 см. Длительность молодого генеративного состояния 3 года.

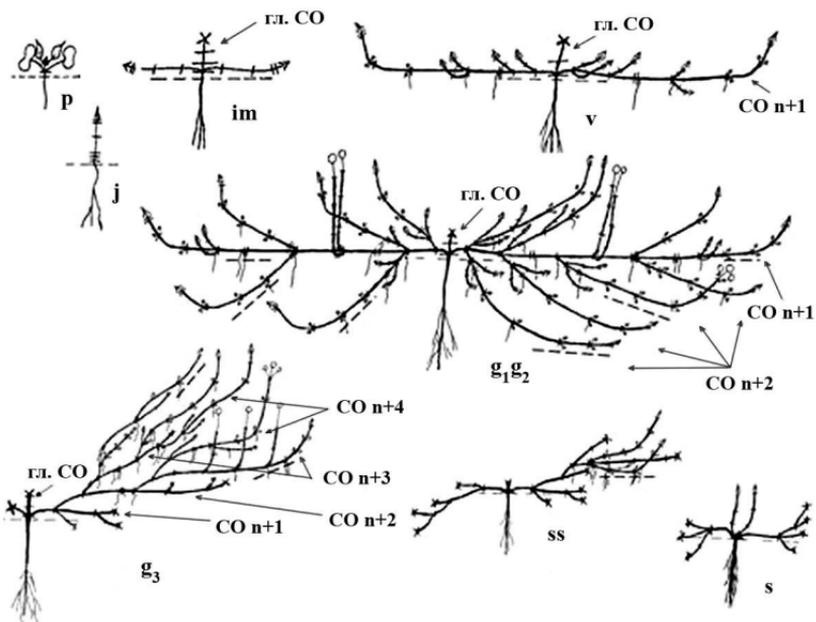


Рис. 5. Онтогенез тимьяна Ильина (*Thymus iljinii* Klokov et Shost.)

Условные обозначения: \uparrow – вегетативный побег; \bigcirc – генеративный побег, \times – отмерший побег; \blacksquare – одревесневший участок; \square – недревесневший участок; $+$ – узел; \oplus – сближенные узлы; $\sqrt{\quad}$ – придаточный корень; --- – уровень почвы; гл. СО – главная скелетная ось. В g_3 – s представлена структура первичного куста после вегетативного размножения

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии формируется симподиальная система разветвленных СО. В этом состоянии начинается вегетативное размножение. Происходит отделение укоренившихся частей СО. Впервые такое отделение характерно для СО $n + 1$ порядка и некоторых СО $n + 2$. При этом усиливается рост СО $n + 2$ порядка, а одна из них, ближайшая к месту обрыва, замещает СО $n + 1$ порядка. Растение переходит в фазу клона, состоящего из первичного куста и нескольких близко расположенных дочерних особей в разных онтогенетических состояниях: от имматурного (парциальный побег) до молодого генеративного (парциальный куст). Образовавшиеся ramets хорошо отличимы по сохраняющимся остаткам СО n порядка. Их развитие сходно с развитием семенных особей. Лишь заметно увеличиваются длина годичных приростов СО и число придаточных корней. В связи с подвижностью субстрата происходит интенсивное разрастание СО и побегов ветвления у особей в клоне.

Развитие первичного куста продолжается. В средневозрастном генеративном состоянии СО $n + 2$ порядка состоят из трех годичных приростов. Их развитие повторяет развитие СО $n + 1$ порядка, а из побегов ветвления формируются СО $n + 3$ порядка, что приводит к увеличению числа СО до 44. Число генеративных побегов на растении увеличивается практически в 3 раза и достигает 62. За счет образования СО $n + 3$ порядка куст разрастается и достигает в диаметре 62 см. Вегетативное размножение преобладает над семенным. Число придаточных корней на растении доходит до 91. Корневая система смешанная.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии первичный куст также представлен симподиальной системой разветвленных СО. Однако число СО самого высокого порядка сокращается до 21. Они образуются лишь по периферии куста. Число придаточных корней и генеративных побегов также снижается до 52 и 17 соответственно. Максимальный диаметр первичного куста у видов не превышает 40 см. В старом генеративном состоянии снижается интенсивность вегетативного размножения. Парциальные образования находятся в онтогенетических состояниях от иматурного до субсенильного.

В СУБСЕНИЛЬНОМ состоянии в структуре первичного куста сохраняются 1–2 междоузлия СО $n + 2$, $n + 3$ порядка. На сохранившейся части одной из СО по периферии куста могут развиваться до 3 укореняющихся СО n порядка. Диаметр куста не превышает 32 см. В результате партикуляции субсенильных особей образуются партикулы в том же или сенильном состоянии. Главный корень сохраняется, число придаточных корней на растении может достигать 13.

В СЕНИЛЬНОМ состоянии на следующий год в базальной части куста на сохранившихся участках СО из спящих почек развиваются ортотропные верхнерозеточные побеги, которые в зимний период полностью отмирают. Часто на следующий год сохраняются отмершие остатки СО и главный корень, которые постепенно разрушаются.

Таким образом, онтогенез особей *T. iljinii*, произрастающих на подвижном субстрате, полный, сложный. Выявлено, что у особей удлиняются СО, все побеги полегают (за исключением полурозеточных генеративных) и укореняются (погружения в субстрат не происходит). Вегетативное размножение начинается в средневозрастном генеративном (реже в виргинильном) состоянии. Раметы омоложены до иматурного состояния. Описанный онтогенез соответствует II надтипу (Жукова, 1995), В₁-подтипу (Черемушкина, Леонова, 2011).

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 12-04-00104-а.

4. Онтогенез толокнянки обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.)

Толокнянка обыкновенная – вечнозеленый, моноцентрический, вегетативно-подвижный, стелющийся по поверхности почвы кустарничек (Серебряков, 1962) из семейства *Ericaceae* Juss. Растение является облигатным микотрофом, образует эндо- и эктотрофную микоризу с широким кругом грибов (Molina, Tjarre, 1982). Вид занесен в Красные книги республик Башкортостан (2001), Татарстан (2006), Казахстан (1996), Мордовия (2003), Удмуртской Республики (2001), Брянской (2004), Калининградской (2010), Калужской (2006), Липецкой (2005), Московской (2008), Пензенской (2002), Рязанской (2011), Самарской (2008), Тверской (2002), Тульской (2011), Ярославской (2004) областей.

Корневая система представлена главным и боковыми корнями, а также придаточными корнями, отходящими от многочисленных ксилоризомов.

Листья толстые, кожистые, голые, цельнокрайние, продолговато-обратнояйцевидные, суженные в короткий черешок, темно-зеленые, снизу более светлые, блестящие, с сетью хорошо заметных вдавленных жилок. Продолжительность жизни листа – два года, к концу третьего года он полностью отмирает (Буш, 1952). Листорасположение очередное. Стебли обычно светло-зеленого цвета, но также наблюдается малиновая окраска верхней стороны стеблей плагитропных побегов. Старые стебли покрыты многослойной темно-бурой перидермой с легко осыпающимися слоями пробки.

Цветки бело-розовые на коротких цветоножках, собраны в верхушечную кисть. Венчик кувшинчатый с пятизубчатым отгибом, внутри – с жесткими волосками. Пыльники темно-красные, с придатками, вскрываются вверх дырочками. Столбик немного короче венчика.

ПЛОД – ярко-красная ягодообразная ценокарпная костянка диаметром 6–8 мм, с мучнистой мякотью и с пятью косточками.

Цветет в мае-июне, плоды созревают в августе-сентябре.

Толокнянка является лекарственным растением. Листья толокнянки содержат 8–16 (25) % арбутина, метил-арбутин, свободный гидрохинон, 30–35 % дубильных веществ пирогалловой группы, галловую (6 %), эллаговую, хинную, муравьиную и урсоловую кислоты, эллаготанин, галлотанин, а также красящие вещества, эфирное масло, уваол, гиперозид, кверцетин, изокверцитрин и витамин С. Листья толокнянки входят в состав сборов «Бруснивер-Т», «Стопал», «Ролекрамин», мочегонных № 1 и 2, урологического сборов. Порошок листьев толокнянки применяют для изготовления таблеток «Урифлорин». Листья толокнянки, обладаю-

щие мочегонными, вяжущими и бактерицидными свойствами, используют для лечения заболеваний почек и мочевыводящих путей. Чаще всего их применяют при циститах (Гурова, 1974). Также толокнянку используют для дубления кожи и окрашивания шерсти.

Ареал вида, кроме территории России, охватывает почти всю Европу, северную часть Северной Америки и юго-западную часть побережья Гренландии (Атлас ареалов..., 1983), растет в сухих изреженных сосновых и лиственничных лесах, на гарях и вырубках, на крайнем севере встречается в лишайниковой тундре (Fridrich, 1959).

Толокнянка является временным растением первых стадий восстановления сухих сосняков после пожара или рубки. Ее присутствие и продуктивность определяются тем, насколько долго сохраняется достаточная освещенность и насколько медленно будут внедряться в сообщество ее конкуренты.

Интенсивность разрастания толокнянки зависит от возраста куртины: молодые экземпляры разрастаются очень быстро, ежегодно увеличивая занятую ими площадь в 3–4 и даже в 7 раз. У 15–25-летних растений темп роста резко снижается и они ежегодно увеличивают свою площадь не более, чем в 1,5–2 раза (Регир, 1966). Отдельные особи толокнянки иногда достигают 100-летнего возраста.

По экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983) толокнянка обыкновенная стеновалентна по термоклиматической шкале и по шкале увлажнения почв, мезовалентна по шкалам освещенности и богатства почв азотом и эвривалентна по шкалам континентальности климата и кислотности почв. Анализ данных по всем почвенным и климатическим факторам показал, что *A. uva-ursi* является мезобионтным видом ($I_1 = 0,52$ и $0,48$ соответственно). Коэффициент экологической эффективности колеблется от 6 (Кп) до 46 (Hd).

Сбор материала проводился на территории Республики Марий Эл в течение вегетационных сезонов 2011–2013 гг. Онтогенетические состояния толокнянки обыкновенной выделены согласно концепции дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975; Онтогенетический атлас..., 2007), представлены на рисунке 6.

СЕМЕНА находятся внутри плода – ценокарпной ягоды. В каждой ягоде по 5–6 семян полулунной формы, с шероховатой поверхностью светло-коричневого цвета, длиной 3–5 мм и шириной 2 мм.

Для прорастания семян толокнянки необходима влажность почвы в пределах 15–20 % в горизонте 0–5 см в июне. В естественных местобитаниях необходимы наличие материнских зарослей толокнянки в качестве источника зачатков и нарушение верхнего слоя почвы глубиной до 1–2 см (Мухина, 1996).

ПРОРОСТКИ (нами не найдены) однобогевые, с двумя семядолями и 2–6 ассимилирующими листьями. Корневая система представлена главным и немногочисленными боковыми корнями II порядка (Warming, 108–1921).

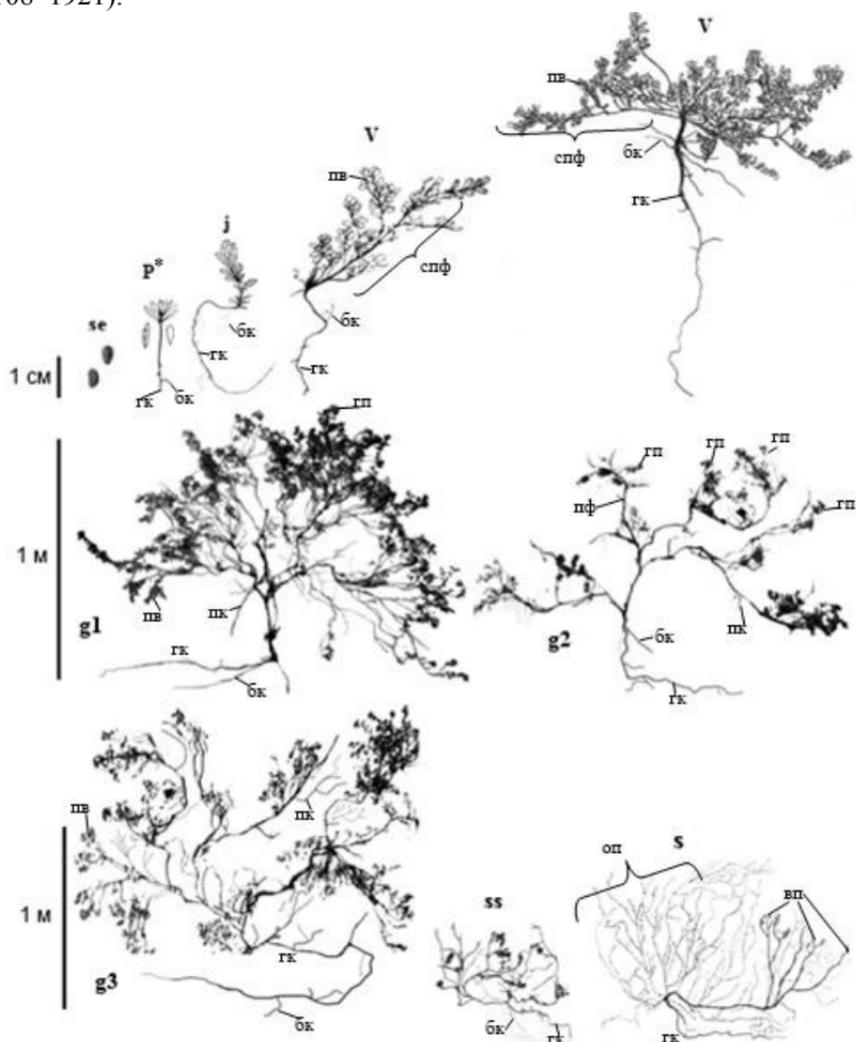


Рис. 6. Онтогенез толокнянки обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.)

Условные обозначения: ГК – главный корень; БК – боковые корни; ПК – придаточные корни; СПФ – система побегов формирования; ПФ – побеги формирования; ПВ – побеги ветвления; ГП – генеративные побеги; ОП – отмершие побеги; ВП – вегетирующие побеги. * – проросток и листья по Вармингу (1908)

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одним моноподиально нарастающим побегом, длиной 3,5–12 см. В течение 2–4 лет главный побег сохраняет ортотропное направление роста. Стебель темно-коричневого цвета. Нижние листья мелкие: 0,5–0,7 см в длину и 0,2–0,3 мм в ширину. Верхние – длиной 1,3–1,5 см и шириной 0,5–0,6 см. Корневая система представлена главным корнем (длиной 16–25 см) темно-коричневого цвета и 4–9 боковыми корнями.

ИММАТУРНЫЕ особи (нами не найдены). Первичный побег начинает ветвиться, последние приросты лежат на грунт. Побег ветвления возникает по одному, длиной уступает приростам главного побега. На плагиотропных приростах появляются один или несколько побегов формирования. Каждый из них несет до 10 листьев (размером 1 × 0,5 см), расположенных по всей длине (Мазуренко, 1982).

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи представлены «первичным кустом» (Серебряков, 1962), присутствуют побеги III порядка. Отмирающие побеги отсутствуют. Побег формирования появляется ежегодно, могут быть эфемерными. Самые крупные начинают ветвиться, приросты увеличиваются до 6 см, количество листьев – до 20. Побег ветвления становится плагиотропными, иногда ветвятся. Побег нарастает 2–3 года, приросты их 2–6 см. По окончании нарастания верхушка побега отмирает, а под ней возникает замещающий побег ветвления. Куст средних размеров насчитывает до 30 крупных скелетных побегов формирования, ветвящихся радиально от центра куста. Встречаются растения, у которых усиливается только одна система побегов формирования. Такие растения быстрее переходят к цветению (Мазуренко, 1982). От эпигеогенного корневища отходят немногочисленные придаточные корни, главный корень утолщается, боковые корни ветвятся почти горизонтально.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются от виргинильных появлением, как правило, одного генеративного побега. Растения имеют форму округлой плотной куртины с полностью распластанной системой побегов формирования. Если растение представлено только одной системой побегов формирования, оно имеет вытянутую форму. Ветвление систем побегов формирования продолжается. Листья достигают максимальных для данных условий размеров – 3 × 1 см. Главный корень (22–67 см) сильно разветвлен. Боковые корни пронизывают весь верхний почвенный горизонт под растением. Корни покрыты шелушащейся перидермой. Скелетные оси в своем основании иногда присыпаются опадом и укореняются слабыми (1–2 см) белыми придаточными корнями (Мазуренко, 1982).

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ особей увеличивается количество генеративных побегов, но их всегда меньше, чем вегетативных. Система побегов формирования делится на три зоны. Первая зона – периферийная, зона молодых нарастающих облиственных побегов – трехлетних приростов (или приростов трех циклов, так как в течение вегетации возможно образование двух-трех приростов). Удлиненные (до 9 см) побеги преобладают, по мере роста они полегают, приподнимаясь только в верхней части. Молодые побеги часто не древеснеют, сохраняют зеленую окраску. К осени как побеги, так и листья приобретают красноватый оттенок, весной исчезающий. Побеги нарастают монодиально.

Побеги ветвления могут быть удлиненными или более короткими (2–3 см) и в последнем случае приподнимаются, поддерживаясь с боков такими же ортотропными побегами ветвления. Более короткие побеги несут 5–7 листьев, чаще всего не ветвятся, среди них могут быть долго нарастающие, до 8 лет. Приросты их сохраняются укороченными, заканчивают они свой цикл как акарпические побеги.

Вторая зона – средняя, длиной 25–30 см, расширяется до 30 см за счет ветвления боковых систем побегов ветвления и дополнения. По всей их длине насчитывается до 10 наиболее крупных скелетных осей до 2 мм толщиной, составленных VII–X порядками побегов. Основная скелетная ось, начало которой дали замещающие побеги, такой же или несколько больше (до 5 мм) толщины. Вторая зона может иметь несколько (до 10) равноценных, вперед направленных, веерообразно расширяющихся скелетных осей. В этом случае замещающие побеги не имеют ведущего значения, а боковые системы побегов ветвления и дополнения развиваются как равноценные.

Третья зона – основная скелетная ось толщиной до 1 см и длиной до 60 см. Может быть прямой или извилистой. Представляет собой симподий побегов ветвления. Она часто погребается в подстилке и укореняется по всей длине 10–15 см придаточными корнями. Главный корень сохраняется в течение 40–60 лет, затем отмирает, и растение становится вегетативно-подвижным, распадаясь на парциальные кусты – многолетние системы побегов ветвления. Структура их остается прежней. Наиболее крупные 40–50-летние кусты длиной до 1,5 м имеют также три зоны. Первая зона имеет на краю сплошной ковровой заросли нарастающие удлиненные побеги парциальных кустов, благодаря чему кусты быстрее разрастаются. Вторая зона – скелетные оси, которые укоренены по всей длине корнями (до 5 см). Третья зона – основная скелетная ось, протягивается значительно (до 70 см) и в базальной своей части имеет несколько крупных (до 30 см) корней, ветвящихся обычно горизонтально. Весь

парциальный куст напоминает распластанное деревце с погруженным в грунт основанием стволика. Но боковые «ветви» такого «деревца» неравноценные. Одни из них быстро разрастаются в стороны, а другие – сжаты соседними, более короткие и отмирают быстрее.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений процессы жизнедеятельности замедляются. Старение проявляется в быстром отмирании побегов, ослаблении роста. Удлиненные побеги не формируются и сменяются укороченными, длительно нарастающими. Цветение прекращается. Побегов дополнения, хотя они продолжают возникать по всей длине системы побегов формирования, становится меньше, ветвятся они слабо и уже на 3–4-й год небольшие системы побегов дополнения отмирают. У стареющего куста сначала отмирает третья зона, затем вторая. На основных скелетных осях еще некоторое время возникают недолговечные системы побегов дополнения. В этом состоянии возможна партикуляция.

У СУБСЕНИЛЬНЫХ особей новообразований почти не происходит, преобладают процессы отмирания. Большинство парциальных кустов погибло.

СЕНИЛЬНЫЕ особи имеют только несколько живых побегов.

ОТМИРАЮЩИЕ растения представлены системой скелетных осей темно-коричневого, почти черного цвета. Отмершие листья сохраняются в течение нескольких лет.

Для толокнянки обыкновенной характерен В-тип онтогенеза (Жукова, 1995).

Работа выполнена при поддержке НИИР № 5.8479.2013.

ПОЛУКУСТАРНИЧКИ

5. Онтогенез астрагала Цингера (*Astragalus zingeri* Korsh.)

Astragalus zingeri Korsh. относится к подроду *Calycocystis* Bunge, секции *Cystodes* Bunge. Секция широко распространена от Испании, южной Франции и Австрии до предгорий южного Алтая. В пределах бывшего СССР она характерна для степной, полупустынной и лесостепной зон (Флора СССР, 1946; Флора европейской части СССР, 1987). Кроме *Astragalus zingeri*, в секцию *Cystodes* Bunge входит астрагал белостебельный (*A. albicaulis* DC.), достаточно близкий к *A. zingeri* по габитусу и произрастающий в Среднем Поволжье (Определитель растений Среднего Поволжья, 1994). Для *A. zingeri* характерно наличие 5–6 парных листьев (у *A. albicaulis* 2–3 (4) парные), а также отсутствие вздувающейся чашечки (у астрагала белостебельного она вздувается). Что же касается опушения чашечки двух видов, то оно, по результатам наших наблюдений, сильно варьирует, иногда совпадает.

Astragalus zingeri – многолетний стержневой полукустарничек от 15 до 55 см высотой. По данным Н. А. Спасской и Т. И. Плаксиной (1995), число хромосом равняется $2n = 28$. Вид имеет мощный, чаще подземный, реже короткий, покрытый бурой корой надземный каудекс. Годичные стебли тонкие, густо и мелко-прижато пушистые, прямостоячие, реже восходящие, длиной 10–15 см. Прилистники свободные, длиной около 2 мм. Лист непарноперистосложный, длиной 5–7 см. Листочки в числе 5–6 (8) пар, линейно-ланцетные, островатые, с обеих сторон рассеянно прижато-волосистые или сверху голые. Цветonoсы в 2–3 раза превышают листья, длиной от 15 до 25 см. Кисти головчатые, со сближенными цветами, продолговатые, длиной 2–5 см, плодоносящие до 10 см. Прицветники ланцетно-линейные. Чашечка трубчатая, длиной 9–11 мм, покрыта оттопыренными белыми волосками с примесью черных, ее зубцы в 4 раза короче трубки. Венчик белый, редко с фиолетовым флагом. Флаг длиной 20–23 мм, плоскость его продолговато-обратнояйцевидная, едва выемчатая. Крылья овально-продолговатые, закругленно-тупые. Лодочка полукруглая, туповатая, в 1,5–2 раза короче ноготка. Цветет в июне. Бобы сидячие, линейно-продолговатые, прямостоячие, почти в 2 раза превышающие чашечку, шириной около 3–4 мм, с боков сжатые, с коротким косым шиловидным носиком 2–3 мм в длину, двугнездные, покрытые оттопыренными тонкими белыми волосками, часто с примесью мелких, черных волосков (Флора СССР, 1948; Флора европейской части СССР, 1987; Определитель растений Среднего Поволжья, 1994).

A. zingeri является эндемиком Среднего Поволжья, занесен в Красную книгу РСФСР (1988) со статусом «уязвимый вид». По данным «Флоры европейской части СССР» (1987), вид распространен в Волжско-Донском, Нижне-Донском и Заволжском флористических районах. Ареал астрагала Цингера охватывает территории Ульяновской, Самарской, Саратовской областей и Республику Татарстан. По классификации Т. И. Плаксиной (1994), вид относится к средневожской группе ареалов.

Впервые вид описан С. И. Коржинским по сборам с Самарской Луки (Ширяевского оврага), окрестностей г. Сызрани и с. Царевщины Самарской области (Korshinsky, 1892). Вид имеет статус «редкий» и распространен по всем районам Предволжья и Высокого Заволжья (Красная книга Самарской области, 2007). В Ульяновской области *A. zingeri* распространен только в южной части Правобережья на востоке Николаевского района (Акуловская степь), в Новоспасском (Суруловская лесостепь), Старокулаткинском (северо-восточнее р. п. Старая Кулатка, восточнее с. Новое Зеленое) и Радищевском (урочища Малая Атмала, Шихан, гора Вотлама, восточнее ж/д ст. Рябина) районах (Масленников, 1993; Красная книга Ульяновской области, 2005). В Саратовской области вид встречается довольно редко (Чигуряева и др., 1984). В Республике Татарстан проходит северная граница ареала *A. zingeri*, включая районы Азнакаевский, Бавлинский, Бугульминский, Лениногорский, Новошешминский (Красная книга Республики Татарстан, 1995).

Жигулевская популяция *A. zingeri* достаточно полиморфна. На этот факт в 1937 году обратил внимание Л. М. Черепнин (Черепнин, 1941, с. 56–57): «... варьируют по опушению листьев, большинство имеет голые сверху листочки, у других хорошо заметно опушение; трубка чашечки или с примесью черных волосков, или без них; соцветие от сжатого, почти головчатого, до вытянутого. Последний признак нельзя считать абсолютным, ибо на одних и тех же экземплярах часто встречаются соцветия различной формы». Во «Флоре Юго-Востока» (1931) приводится характеристика следующих форм: *f. capicatus* Korsh. – соцветие очень сжатое, *f. spicatus* Korsh. – соцветие вытянутое, листочки линейно-продолговатые, *f. latifolius* Korsh. – соцветие вытянутое, листочки продолговатые, *f. albicaulis* Taliew – листочки 3–5 парные, эллиптические, цветки в меньшем числе.

Химический состав *A. zingeri* изучен недостаточно. Известно, что для астрагалов характерно накопление флавоноидов, алкалоидов, сапонинов, кумаринов, тритерпеноидов, обладающих высокой антиоксидантной активностью, что значительно увеличивает ценность видов в каче-

стве лекарственного сырья (Растительные ресурсы, 1987). Астрагалы – концентраторы таких микроэлементов, как Mo, V, Co, Li, Ba, Sr, Ni, Se, каждый из которых, в свою очередь, влияет на синтез биологически активных веществ различных групп физиологического действия. В случае хозяйственного использования *A. zingeri* представляет интерес как декоративное растение и закрепитель склонов.

Материалы по онтогенезу вида собраны автором в 1994–1999 годах (Родионова, 2000а, б, в; Родионова, Хмелев, 2000). В среднем течении реки Волги обследовано Правобережье Самарской области. Наиболее крупные популяции вида сосредоточены в Жигулевском заповеднике в каменистых степях гор Стрельная, Малая Бахилова, по западным склонам Молебного, Воровского и Зольненского оврагов, утесе Шелудяк. За пределами заповедника в Национальном парке «Самарская Лука» популяции астрагала находятся близ с. Ширяево на горах Поповой и Монастырской, в окрестностях г. Жигулевска на горах Лысой, Могутовой, Каменной, на курганах Усинском, Молодецком, по правому коренному берегу Усы и на Переволокской террасовидной равнине. В Левобережье Самарской области популяции вида изучены на Царевом кургане, в окрестностях с. Чубовка Кинельского района, в степных участках балки «Каменный овраг», находящейся на водоразделах реки Большой Кинель. В настоящее время территория исследования популяций рода *Astragalus L.* охватывает сопредельные с Самарской областью районы Оренбургской и Ульяновской областей (Родионова, 2011).

Экологический диапазон местообитаний *A. zingeri* на основе классификации растительных сообществ по экологическим шкалам богатства и увлажнения почв (Раменский и др., 1956) находится по шкале увлажнения в интервале от сухостепного до лугово-степного (37,12 до 51,0 балла), по шкале богатства почвы от мезотрофных до богатых (9,75 до 14,50). Ординация фитоценотической приуроченности вида и состояния его ценопопуляций показала (Родионова, 2000в), что экологический ареал фитоценозов с оптимальным состоянием вида смещен в сторону довольно богатых почв и среднестепного увлажнения. Экологический ареал сообществ с удовлетворительным состоянием *A. zingeri* занимает промежуточное положение по отношению к увлажнению и богатству почв. Экологический ареал ценозов, где состояние вида пессимальное, смещен в сторону луговостепного увлажнения и богатых почв.

Наблюдения за онтогенезом *A. zingeri* проводились как в природе на стационарных участках, так и на агробиостанции педуниверситета (ныне Поволжской государственной социально-гуманитарной академии). Изменения регистрировались в вегетационный период через каждые

7–10 дней в зависимости от развития растений, но не реже чем два раза в месяц.

По своей жизненной форме *Astragalus zingeri*, согласно классификации И. Г. Серебрякова (1962), относится к группе полукустарничков на том основании, что удлинённые ортотропные надземные оси на значительной части их длины остаются травянистыми и отмирают ежегодно. Сохраняются и одревесневают лишь базальные части надземных осей. Многолетние осевые органы с почками возобновления располагаются близ почвы (5–7 см), поэтому по классификации Раункиера вид является хамефитом. Стержневой корень сохраняется до конца жизни растения. Размножается только семенным путем. Вегетирующие побеги высотой 10–40 см.

На основании результатов наших исследований и анализа литературных данных по изучению полукустарничков (Стешенко, 1956; Рачковская, 1957; Беспалова, 1956, 1960, 1965; Кузнецова, 1974) можно утверждать, что основная структурная единица *A. zingeri* – *монокарпический побег*, являющийся моноциклическим. Значительная часть (на 2/3 и более) такого побега после плодоношения отмирает, поэтому прирост многолетней части медленный. Процессы отмирания вносят изменения в структуру куста. Многолетние ветви живут 5–8 лет.

При интродукции *A. zingeri* на агробиостанции педуниверситета в первый год жизни из семени образуется побег, который успешно перезимовывает и часто весной продолжает моноподиально нарастать, увеличивая число междоузлий. Со временем отмирает верхняя часть побега (обмерзает или обламывается) и начинается активное симподиальное ветвление. В базальной части побега первого года жизни закладываются 3–5 почек возобновления, из которых на следующий год образуется генеративный побег. В генеративную фазу особи вида переходят при интродукции на 2–3 год жизни.

В онтогенезе *A. zingeri* имеются (рис. 7) латентный подпериод, пре-генеративный, генеративный и постгенеративный периоды. Биометрические показатели онтогенетических состояний особей разных классов виталитета представлены в таблице 4.

Латентный подпериод представлен СЕМЕНАМИ. Семена почковидной формы, недозрелые желтовато-зеленые, зрелые темно-коричневого или черного цвета, размером 0,15–0,35 см. Зрелое семя астрагала, как и у большинства бобовых, представлено плотной семенной кожурой, тонким эндоспермом и зародышем, состоящим из овальных семядолей, гипокотила и корешка.

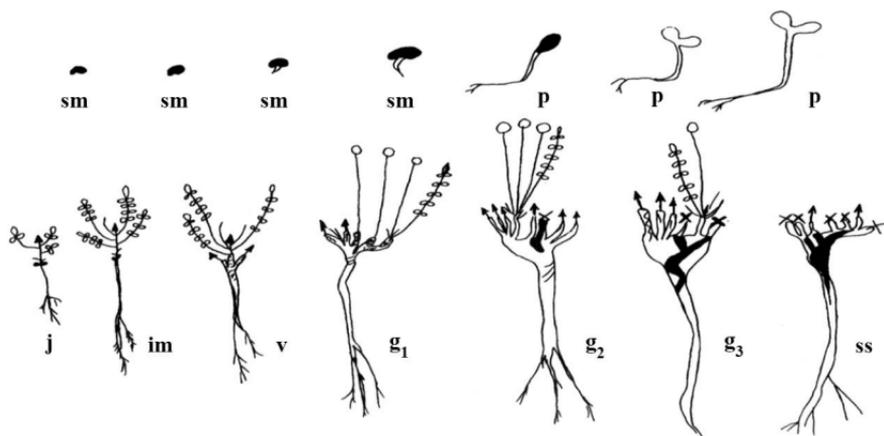


Рис. 7. Схема онтогенеза астрагала Цингера (*Astragalus zingeri* Korsh.)

Прегенеративный период начинается с прорастания семян, длится от года до 5–7 лет и охватывает четыре возрастных состояния: проростки, ювенильное, имматурное и виргинильное. Для этого периода характерны: моноподиальный рост в первый год, симподиальный рост растения со второго года жизни, усиление процессов дифференциации особи, выраженность гетерофилии. Верхушечная почка годичного побега сохраняется до ухода в зиму.

Вегетация *A. zingeri* начинается ранней весной, с середины апреля появляются первые ПРОРОСТКИ. Прорастание надземное, сначала появляется зародышевый корешок, длина которого у двухдневного проростка достигает до 7 мм, у трехдневного проростка главный корень удлиняется до 13–15 мм. Появляется гипокотиль белого цвета, длиной 5–7 мм. Для четырехдневного проростка характерны семядольные листья светло-зеленого цвета. У семидневного проростка длина главного корня увеличивается до 18–20 мм. Размер семядольных листьев 2,0 × 1,2 мм. У десятидневного проростка происходит дальнейший рост корня и семядольных листьев. Длительность состояния – от двух недель до месяца.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи *A. zingeri* имеют настоящие тройчатые листья, в количестве 2–4 штук. Их длина 25–45 мм, ширина 9–20 мм. По мере формирования листьев начинается медленный рост стебля. Высота побега – 4,5–6 см. Корень слабо разветвлен, длиной 8–12 см. Продолжительность состояния 1 месяц.

Биометрические показатели особей *A. zingeri* разных уровней жизненности

Морфологические признаки	v			g ₁			g ₂			g ₃			S _s		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Высота годовичного побега, см	23,5 ±0,7	15,0 ±0,5	10,1 ±0,4	32,3 ±0,7	22,5 ±0,6	14,4 ±0,8	37,8 ±0,5	25,2 ±0,3	17,3 ±0,4	35,7 ±0,9	27,4 ±0,6	18,1 ±0,4	27,0 ±0,7	17,6 ±0,3	10,3 ±0,4
Длина листа, см	5,3 ±0,3	3,8 ±0,5	2,9 ±0,2	5,5 ±0,5	4,1 ±0,3	3,1 ±0,4	6,5 ±0,5	4,5 ±0,3	2,9 ±0,3	5,5 ±0,4	5,0 ±0,3	2,7 ±0,8	5,3 ±0,7	4,0 ±0,3	3,0 ±0,5
Ширина листа, см	1,0 ±0,3	0,5 ±0,2	0,3 ±0,1	1,3 ±0,2	1,0 ±0,1	0,4 ±0,3	1,6 ±0,3	1,3 ±0,3	0,7 ±0,2	1,4 ±0,1	0,9 ±0,1	0,4 ±0,2	1,2 ±0,2	0,8 ±0,1	0,6 ±0,2
Среднее количество генеративных побегов, шт.	-	-	-	3,4 ±0,6	2,9 ±0,3	1,5 ±0,7	27,8 ±0,4	15,3 ±0,5	10,7 ±0,6	8,9 ±0,3	5,7 ±0,5	3,6 ±0,2	-	-	-
Среднее число цветков на побеге, шт.	-	-	-	13,9 ±0,3	10,8 ±0,5	7,2 ±0,6	23,6 ±0,8	14,2 ±0,4	10,9 ±0,5	18,2 ±0,3	12,4 ±0,6	10,1 ±0,5	-	-	-
Среднее число плодов на побеге, шт.	-	-	-	8,2 ±0,5	5,3 ±0,3	1,5 ±0,6	19,1 ±0,2	11,4 ±0,3	5,9 ±0,5	15,3 ±0,4	7,9 ±0,5	7,3 ±0,2	-	-	-

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются появлением, наряду с тройчатыми, непарноперистосложных листьев в количестве 4–5 штук, шириной 10–15 мм, длиной 30–40 мм, состоящих из 2–3 пар листочков. В пазухах листьев закладываются почки. Стебель высотой 9–13 см, не одревесневший, в диаметре достигает 1–1,5 мм. Главный корень длиной 12–14 см. Продолжительность состояния 1–2 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи характеризуются переходом от моноподиального роста к симподиальному, что наблюдается на втором (третьем) году жизни. Происходит нарастание вегетативной массы растения. Растения достигают высоты 10–20 см. Количество побегов увеличивается до 5–8. Количество листьев до 20 штук, длиной до 5 см, шириной до 1 см. В природе продолжительность состояния до 5 лет, при интродукции до года.

Далее растение вступает в *генеративный период* своего развития. Впервые *A. zingeri* зацветает в условиях интродукции на 2–3 год, в естественных условиях на 3–5 (7) год.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют 1 (3) генеративный неспециализированный побег. Он имеет как бы две сферы – вегетативную (нижняя половина побега с почками возобновления) и генеративную (занимает верхнюю половину побега). Число цветков в соцветии до 12. Вегетативная часть представлена 4–6 побегами, одревесневшими на 1–2 см. Листьев от 3 до 30 штук, длиной до 5 см, шириной до 1,5 см. Состарившись, после плодоношения генеративный побег отмирает, оставляя базальную часть в прирост куста. Формируется каудекс диаметром 2–3 мм. Продолжительность состояния 3(5)–5(7) лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают в высоту 20–30 (40) см. Наблюдается переход большинства побегов из вегетативных в генеративные. Характерно пышное развитие генеративных побегов в количестве 10 (25) штук. Цветков в головчатой кисти до 20 штук. В наиболее сухие годы преобладают вегетативные побеги, или генеративные побеги могут вовсе отсутствовать. Мощные стебли диаметром 2,5 мм несут более 25–30 листьев, состоящих из 6–8 пар листочков. У особой этой онтогенетической группы, по сравнению с другими, линейные размеры годичных побегов и их органов максимальные.

Многолетняя часть куста образована остающимися из года в год базальными частями годичных побегов, образующих отдельные многолетние ветви. Максимальная длительность жизни такой ветви 6–8 лет, после ее отмирания из спящих почек, заложенных на многолетней части, вырастают новые. Отмирание ветвей начинается с центра. Основания отмерших ветвей в дальнейшем образуют партикулы, нарастание кото-

рых происходит по периферии. Основой куста являются партикулы, форма растения плотнокустовая с компактным каудексом. Так как отмирает большая часть побега, то истинный прирост куста очень незначителен. Вся многолетняя часть взрослого куста составляет не более 5–10 (13) см. Длительность состояния 10–12 лет.

Для СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ особей характерно сокращение числа побегов в кусте, так как усиливаются процессы отмирания, уменьшается мощность побегов, снижается количество генеративных побегов до 3–8. Характерно расщепление компактного каудекса на несколько партикул, которые заметно удалены друг от друга, что приводит к преобразованию компактного каудекса в ветвистый, а куст при этом становится рыхлым. Листьев на побегах от 10 до 20 штук. Цветков в соцветии до 13 штук. Продолжительность жизни старых генеративных особей – 6–8 (10) лет. Весь генеративный период в общей сложности составляет 7–27 лет.

Постгенеративный период характеризуется старением растения. Старые отмершие части преобладают над живыми вегетирующими побегами.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения отличаются большим количеством засохших побегов. Особи в этом онтогенетическом состоянии сильно партикулируют. При подкопке особей можно наблюдать, как они распадаются на отдельные парциальные кусты, хотя внешне растение имело вид одного куста.

В настоящее время имеется три точки зрения на процесс партикуляции:

а) это форма вегетативного размножения растений (Радкевич, Шубина, 1935; Закржевский, Коровин, 1949);

б) следствие приспособления к условиям существования (Василевская, 1940);

в) признак старения и отмирания растений (Iost, 1890; Стешенко, 1960; Белостоков, 1954; Казарян, Балагезян, 1960; Шалыт, 1965).

Мы придерживаемся последней точки зрения и считаем, что у *A. zingeri* – стержнекорневого полукустарничка – партикуляция представляет собой признак старения растения, так как при образовании партикул последние отличаются слабой жизненностью и вскоре отмирают, не оставив после себя вегетативного потомства. Длительность состояния варьирует от 2–3 до 5–7 лет в зависимости от экологических условий и жизненности особей.

СЕНИЛЬНЫЕ особи представлены растениями последнего года жизни с очень ослабленной способностью развивать слабые вегетативные побеги. Партикуляция охватывает весь каудекс, что приводит к истончению партикул и постепенному разрушению каудекса. Возобновление побегов из почек на каудексе прекращается. Растение отмирает.

Длительность постгенеративного периода 2–4 года. Продолжительность жизни *A. zingeri* в среднем 15–40 лет.

Соотношение развития жизненной формы *A. zingeri* с морфологическими изменениями в ходе онтогенеза позволило выделить следующие фазы морфогенеза (рис. 8):

1. Первичный побег (р, j, im, v) – от начала прорастания до отмирания верхушки моноподиального побега. Особи однопобеговые с моноподиальным типом нарастания. Тип биоморфы – моноцентрический.

2. Первичный (плотный куст) ([v], g₁, g₂) – с момента симподиального нарастания до начала образования рыхлокустовой структуры. Особи многопобеговые с симподиальным типом нарастания. Тип биоморфы – моноцентрический. Каудекс расположен компактно.

3. Рыхлый куст ([g₂], g₃, ss, s) – особи многопобеговые, частичная поздняя неспециализированная дезинтеграция. Тип биоморфы – моноцентрический. Многоглавый каудекс расположен рыхло.

Таким образом, в результате изучения онтоморфогенеза *A. zingeri* выяснилось, что вид относится к группе биоморф моноцентрического типа, особь в течение большей части онтогенеза существует в виде компактного единого образования и с момента поздней неспециализированной дезинтеграции наблюдается партикуляция, не приводящая к омоложению. В результате этого процесса развивающиеся побеги перемещаются на периферию. Растения вегетативно неподвижные, размножение только семенным путем (Родионова, 2003в, 2004).

Цикл фенологического развития *A. zingeri* складывается (рис. 9) из ряда последовательно сменяющихся ростовых и формообразовательных процессов (Родионова, 2000б).

Вегетировать растение начинает в апреле. Весной происходит быстрое развитие *Astragalus zingeri*. На базальной части побега в пазухах листьев закладываются почки возобновления. Весной эти почки трогаются в рост, давая новые побеги (оси следующих порядков). Спящими остаются почки, заложившиеся в пазухах чешуй. Они обладают скрытым ростом.

К концу апреля длина побегов в природе достигает 10–18 см, на агробиостанции 14–24 см. В пазухах ассимилирующих листьев на уровне 4–9 междоузлия развиваются головчатые соцветия. Длина цветоноса 0,5–0,8 см. Длина самого соцветия 0,5 см.

В первой декаде мая прирост побегов резко увеличивается и в конце мая – первой неделе июня они достигают максимальных размеров. Вполне развитые побеги у средневозрастных генеративных особей имеют длину в природе 30–40 см, на агробиостанции 37–47 см и состоят более чем из 15 развитых междоузлий.

Морфогенез первичный побег первичный куст рыхлый куст
 Индексы p, j, im, v, g₁ [v], [g₁], g₂ [g₂], g₃, ss, s

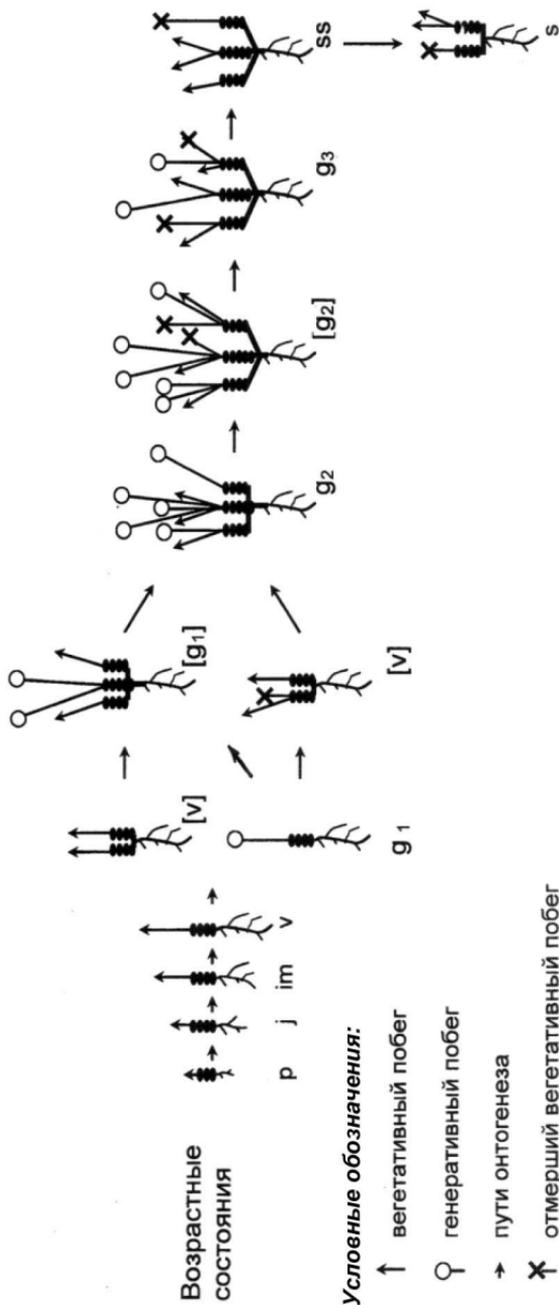


Рис. 8. Схема морфогенеза астрагала Цингера (*Astragalus zingeri* Korsh.)

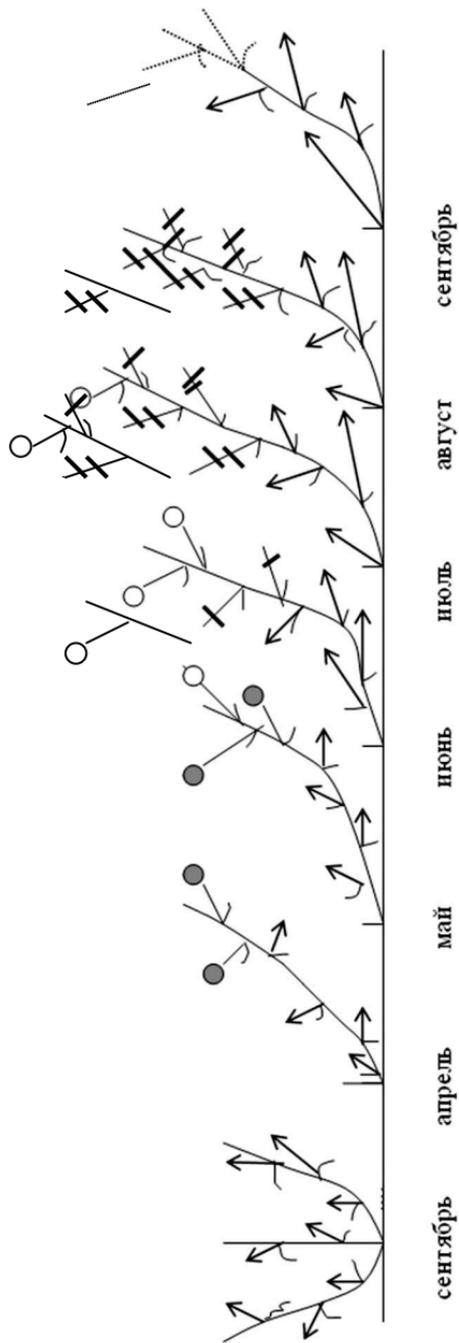


Рис. 9. Схема побегообразования астрагала Цингера (*Astragalus zingeri* Korsh.)

Условные обозначения: ↑ – побег; ● – бутонизация; ○ – цветущее соцветие; ⊥ – созревание плодов; ≡ – обсеменение плодов; └ – зеленый лист; └ – пожелтевший лист

Цветение *A. zingeri* происходит в июне. В отдельные годы, наиболее благоприятные в климатическом отношении, единичное зацветание наблюдается в конце мая (25–30/V) и массовое цветение приходится на начало июня (7–13/VI). По характеру цветения *A. zingeri* является раннелетним коротковегетирующим растением. Время цветения 25–30 дней.

В кусте можно выделить следующие типы побегов:

1) почки возобновления, которые закладываются на базальных частях материнских побегов в пазухах листьев. Почки возобновления пролептического типа. Для развития полностью сформированной почки возобновления необходимо не менее 33 месяцев. Активный рост и развитие почек наблюдается в вегетационный период, предшествующий их развертыванию и совпадает обычно с переходом материнского побега к цветению. По степени сформированности побега в почках возобновления *A. zingeri* следует отнести к первой группе (Серебряков, 1947), то есть у него генеративная сфера сформирована к концу лета на стадии генеративных примордиев;

2) генеративные побеги в зависимости от поведения почек можно разделить на зоны: а) почки остаются спящими; б) весной следующего года трогаются в рост и дают новые однолетние побеги; в) почки трогаются в рост в этом же году, полностью реализуя себя в боковые генеративные ветви; г) почки трогаются в рост в этом же году, но боковых побегов не образуют, а формируют генеративные органы;

3) скрытогенеративные побеги – удлиненные вегетативные побеги с неполным циклом развития. У таких побегов на верхушке или в пазухах верхних листьев могут образовываться редуцированные цветки, или же верхушечная почка вытягивается, дает несколько листочков, но затем точка роста оказывается отмершей. А. П. Стешенко (1956) при изучении полукустарничков Памира пришла к выводу, что это не случайное явление. В условиях недостатка влаги оно вполне закономерно. В наиболее засушливые годы недостаток влаги и питательных веществ лишает побег возможности развиваться нормально. А. П. Стешенко назвала эти побеги переходными;

4) укороченные вегетативные побеги (брахиобласты) появляются чаще у особей с небольшим количеством генеративных побегов в августе-сентябре. В увлажненных местах число зеленых укороченных побегов выше, чем в сухих.

Как уже отмечалось, для *A. zingeri* характерны монокарпические побеги, которые являются моноциклическими. Наиболее мощно развиты нижние побеги, то есть у *A. zingeri* имеет место базитонное нарастание.

Во второй декаде июня образуются зеленые плоды, однако цветение особой может продолжаться. В связи с акропетальностью цветения созревание плодов и семян тоже акропетальное. Этим и объясняется наличие семян различной спелости не только в пределах популяции, но и у отдельной особи. Крайне редко можно встретить вторично цветущие особи в конце июля. В начале июля начинают созревать семена, хотя часть плодов остаются еще зелеными. Некоторые плоды поражены насекомыми, которые еще в период бутонизации проникают внутрь почки и уничтожают соцветия. Повреждают они и семена, находящиеся на самых различных стадиях развития. Растения, у которых плоды завязались и плодоношение прошло удовлетворительно, переходят к обсеменению. Этому процессу способствует влажная погода в виде кратковременного дождя с последующим быстрым переходом к высоким температурам. При высыхании плоды дружно растрескиваются. Первыми осыпаются поврежденные плоды. По способу диссеминации плодов астрагалы относятся к группе автомеханохоров. Бобы *A. zingeri* при созревании семян растрескиваются не полностью, а только в верхней части. Семена долго удерживаются при основании бобов, а затем опадают. Рассеивание происходит при раскачивании репродуктивных побегов, которые к периоду массового созревания плодов становятся сухими. При порывах ветра из полуоткрывшихся бобов семена рассеиваются на расстояние до 1 м. Их распространение может осуществляться и на большие расстояния при соприкосновении генеративных побегов с животными или человеком.

В конце июля – начале августа растения полностью обсеменяются. В конце июля начинается процесс усыхания листовой поверхности *Astragalus zingeri*, который в основном заканчивается в середине августа. Отмирание отдельного непарноперистого листа начинается с верхушечного листочка. Полное отмирание надземной массы отмечается при сильных заморозках. Засохшие генеративные побеги долго держатся на кусте, отпадая полностью летом следующего года. Живые базальные части, несущие почки возобновления, сохраняются и ежегодно входят в истинный прирост куста. Отмирание верхней части побегов приводит к симподиальному ветвлению в кусте.

В результате исследования особенностей семенного самоподдержания *A. zingeri* было выявлено следующее (Родионова, 1996; 2003в):

1. Прослеживается смещение фенологических фаз развития астрагала в зависимости от географического положения популяций. Отрастание, цветение, плодоношение видов в Правобережье проходит на 5(7)–10(14) дней раньше, чем в Левобережье.

2. По способу диссеминации вид относится к автомеханохорам.

3. Семена приобретают твердосемянность, что является свойством органического покоя, наступление, поддержание и выход из которого регулируются целесообразным строением кожуры.

4. В качестве предпосевной обработки семян при интродукции *A. zingeri* можно рекомендовать протравливание концентрированной серной кислотой от 5 до 10 минут и механическую скарификацию песком в течение 20 минут.

5. Число семян в плодах является величиной относительно постоянной для вида и не зависит от условий произрастания, мало изменяется по годам.

6. Количество семян в плодах варьиabelно в зависимости от фитоценологического оптимума произрастания.

7. В изученных популяциях *A. zingeri* слабо использует потенциальные возможности в продуцировании семян. Значительный разрыв между ПСП и РСП объясняется высоким количеством невыполненных и нежизнеспособных семян.

8. Банк семян не является основным источником появления всходов. Основная масса проростков появляется из семян предшествующего года.

Наблюдения за фиксированными особями показали, что для *A. zingeri* характерен «пульсирующий онтогенез», то есть обратимые флюктуационные изменения онтогенетического состояния особи на любое другое в пределах взрослой части онтогенетического спектра. Широкое распространение «обратных» переходов в популяциях характерно для растений, произрастающих в экстремальных условиях обитания (Кияк, Кобиев, Сварнык, 1991). Темпы развития особей меняются в зависимости от воздействия экзогенных и эндогенных факторов. В качестве эндогенного фактора может выступать внутривидовая плотность, а в качестве экзогенного – погодные условия года. Как показали результаты наших наблюдений, при увеличении плотности особей астрагалов выше оптимальной происходит замедленное их развитие. Особи длительное время пребывают в виргинильном или временно не цветущем состоянии. Скорость прохождения онтогенетических состояний выше на склонах, чем на плакорных участках.

Относительно влияния на темпы развития погодных условий следует отметить, что 70 % особей астрагала Цингера на Малой Бахиловой горе в 1995 году вследствие жаркого лета предыдущего вегетационного сезона и сухой весны находились в состоянии вторичного покоя. В следующем вегетационном сезоне 1996 года 30 % растений скрытогенеративного состояния перешли в субсенильное, минуя средне- и старовозрастные генеративные состояния. Похожая тенденция сохранилась

в связи с засухой лета 2010 года в обследованной нами Каменноовражной популяции Самарского Высокого Заволжья.

Многолетние наблюдения за маркированными особями позволяют предполагать общую продолжительность онтогенеза особей вида. В караганово-разнотравно-злаковом сообществе горы Малая Бахилова полный онтогенез *A. zingeri* длится 15–27,5 и более лет, в разнотравно-ковыльном сообществе горы Стрельная – 14–24,5 и более лет. В условиях интродукции неполный онтогенез может быть пройден за 8–18 лет, при этом темпы развития особей в прегенеративном периоде значительно ускоряются, вместе с тем усиливаются процессы дезинтеграции и отмирания особей. Продолжительность пребывания *A. zingeri* в каком-либо онтогенетическом состоянии во многом зависит от эколого-фитоценологических условий его произрастания, плотности и жизненности особей (Родионова, 2001; 2003а; 2003б).

В границах изученных ценозов выявлены следующие классы динамической поливариантности темпов развития особей вида по Л. А. Жуковой (1995): нормальное, ускоренное развитие, состояние вторичного покоя, перерывов в цветении генеративных особей, омоложения и квазисенильности (Родионова, 2004). Согласно классификации типов онтогенеза цветковых растений (Жукова, 1995) онтогенез *A. zingeri* относится к I надтипу, А-типу, А₂-подтипу: индивидуальное развитие осуществляется в течение жизни одной особи, неспособной к вегетативному размножению при наличии постгенеративного периода.

Обследованные ценопопуляции *A. zingeri* нормальные (гомеостатические), полночленные и неполночленные. Динамические процессы, происходящие во взрослой части популяции стабильнее, по сравнению с динамикой подроста. Наблюдается изменение индекса возрастной и численности ценопопуляций то в сторону уменьшения, то в сторону увеличения, но структура их при этом не меняется, то есть популяции находятся в устойчивом состоянии, что позволяет представить тип динамики как флуктуационный (Родионова, 2001).

6. Онтогенез копеечника Разумовского (*Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm)

Копеечник Разумовского (*Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm) – полукустарничек высотой 20–50 см. По нашим данным, одревеснение затрагивает от 0,5 до 4 см, редко 8 (10) см нижней части стебля. От корня отходят многочисленные высокие прямые побеги с прижато-волосистым опушением. Листочки сложного листа 4–7-парные, линейные или линейно-ланцетные, линейно-продолговатые, по краям несколько загнутые вниз, сверху почти голые, снизу прижато-волосистые, длиной 10–25 мм, шириной 1,5–4 мм. Прилистники маленькие, сросшиеся, перепончатые. Цветonoсы длиннее листьев. Кисти удлиненные, цветки расположены плотно или несколько расставлены, с 8–20 цветками. Чашечка с прижатыми волосками, верхние зубцы короче трубки, нижние равны ей или немного длиннее. Венчик бледно-розовый или бледно-фиолетовый, флаг короче лодочки на 1/3, обратнойцевидный, на верхушке выемчатый. Завязь волосистая. Плоды с 2–4 (7) прижато волосистыми, широко-эллиптическими члениками, имеющими поперечные тонкие ребра (Флора СССР, 1948; Флора юго-востока европейской части СССР, 1931; Флора европейской части СССР, 1987).

Ареал *H. razoumovianum*, видимо, состоит из двух частей – азиатской (алтайской) и приуральской (Федченко, 1902). При этом Б. А. Федченко (1902) высказывает сомнение в видовой принадлежности сборов из азиатской части ареала. Исходя из этого, И. И. Спрыгин (1934) считал, что данными о нахождении *H. razoumovianum* в азиатской России можно пренебречь. По его мнению, приуральская часть ареала является единственным регионом, из которого известен этот вид. Однако в настоящее время численность вида в алтайской части ареала значительно превосходит таковую на юго-востоке европейской части России.

И. И. Спрыгин пишет, что копеечник произрастает от «Орского района, ст. Давлеканова и устья р. Наказа в Башкирии к западу до восточной части Приволжья, где он едва переходит Волгу» (Спрыгин, 1934, с. 67–68) – села Климовка и Маза к северу от Самарской Луки (ссылается на Беккера, по: Флора юго-востока..., 1931, с. 616). Далее он указывает, что наиболее северными являются местообитания в бассейнах рек Сок, Кондурча и Ик у г. Абдулино. В южной части копеечник распространен в бассейнах рек Большой и Малый Кинель, Дема, Ток, Малый Уран, Самара, а также на мелах южнее Самарской Луки. Наибольшая часть всех известных местообитаний (75 %) приурочена к выходам пород татарского яруса перми. В настоящее время вид по-прежнему регистрируется на обнажениях меловых и пермских карбонатных пород, но

его ареал заметно сократился. Ныне копеечник Разумовского встречается в Предволжье (Самарская, Ульяновская, Саратовская области), в Заволжье (Самарская, Саратовская, Оренбургская области, Татарстан, Башкортостан) и Казахстане (в пограничных районах с Саратовской и Оренбургской областями).

В Оренбургской области З. Н. Рябиной (1998) *H. razoumovianum* отмечен только в Зауралье (Светлинский, Акбулакский и Новотроицкий районы). По данным Т. И. Плаксиной (2001), он произрастает и в западных районах Оренбуржья. В Ульяновской области копеечник Разумовского указан только для Тереньгульского района (Благовещенский, Раков, 1994).

Ареал вида в бассейне Средней Волги довольно узок. Нами выявлено около 50 участков каменистых степей с копеечником Разумовского, в том числе в двух пунктах Больше-Черниговского района он отмечен впервые, что дополняет данные о распространении вида на южной границе ареала (Ильина, 2006). На территории Самарской области *H. razoumovianum* отмечается в Сызранском, Кинельском, Красноярском, Похвистневском, Сергиевском, Елховском, Исаклинском, Шенталинском, Кошкинском, Кинель-Черкасском, Больше-Черниговском административных районах. В указанных для копеечника Разумовского местах произрастания на Самарской Луке (гора Малая Бахилова) и в Шигонском районе (окрестности с. Новодевичье) нами данный вид не был выявлен.

Отмеченная И. И. Спрыгиным в работе «Выходы пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе калькофильных растений» (1934) возможность гибридизации копеечников подтверждается исследованиями М. С. Князева (2003). Им описан новый гибридогенный вид, названный *H. Tscherkassovae Knjazev*. В сборах Г. И. Черкасовой он был определен как *H. Razoumivianum*, но, по мнению предыдущего автора, он является результатом скрещивания *H. razoumivianum* и *H. cretaceum*. М. С. Князев (2003) указывает на его изолированный ареал и ряд оригинальных морфологических черт. В частности, от *H. razoumivianum* он отличается лодочкой, на 2–3 мм превышающей флаг, эллиптическими листочками, в 2–3 раза длиннее своей ширины, более короткими зубцами чашечки, длиной до 2–2,5 мм, гладкими бобами, в среднем более длинными и более широкими (длиной 15–20 мм, шириной 4–5 мм). К сожалению, до настоящего времени не были проведены биохимические и кариологические исследования, результаты которых могли бы подтвердить или, наоборот, опровергнуть факт нахождения нового для науки вида на Предуральском плато между реками Илек и Уил.

Исследования ценопопуляций *H. razoumovianum* проводились нами с 1998 по 2012 г. в бассейне Средней Волги в пределах административных границ Самарской, в западной части Оренбургской и восточной части Ульяновской областей по традиционным методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Жукова, 1995; Онтогенетический атлас лекарственных растений, 2000 и др.). Для вида нами выявлено 40 локальных мест произрастания и 11 по гербарным сборам других коллекторов в последние годы. Онтогенетические спектры определены для 300 ценопопуляций, пространственная структура – для 230 локусов. Сделано 380 описаний фитоценозов с участием копеечника Разумовского. Общая площадь исследованных популяций составила 28 000 м². Изучение динамики онтогенетической, пространственной и виталитетной структуры проведено на 5 стационарных площадках в течение 3–10 лет. Изменения онтогенетических состояний зафиксированы у 2 700 экземпляров копеечника. Измерения биометрических показателей и определение жизнеспособности проведено для 12 670 модельных особей. Фенологические наблюдения осуществлены за 600 растениями. Реальная и потенциальная семенная продуктивности учтены для 6 000 плодов (Ильина, 2006, 2007, 2009, 2010, 2012; Ильина, Матвеев, 2005).

Согласно классификации И. Г. Серебрякова (1964) копеечник Разумовского относится к полукустарничкам, что подтверждается в работах Ю. Р. Роскова с соавторами (1998) и Т. И. Плаксиной (2001). В некоторых источниках (Сосудистые растения Татарстана, 2000) он неверно характеризуется как травянистый многолетник. Вид является хамефитом (Raunkiaer, 1934).

Результаты морфологического анализа показывают наличие у взрослых особей полурозеточных побегов с одревесневающими базальными частями надземных осей. Корневая система стержневая. Нами выделены те же основные стадии морфогенеза при становлении жизненной формы вида.

1. Стадия первичного побега (p, j, im, v) длится от начала прорастания растения до образования типичной для взрослой особи жизненной формы, а именно до виргинильного периода. Особи многопобеговые, тип нарастания моноподиальный. Тип биоморфы моноцентрический. Каудекс отсутствует.

2. Стадия первичного куста ((v), g₁) отмечается от начала кущения до образования рыхлокустовой структуры растения. Особи многопобеговые с базисимподиальным типом нарастания. Характерен моноцентрический тип биоморфы.

3. Стадия рыхлого куста (g₂, g₃, ss, s) включает многопобеговые особи. Наблюдается базисимподиальный тип нарастания побегов. Тип их

биоморфы – моноцентрический или (реже) неявнополицентрический. Разветвленный каудекс несет 7–15 генеративных и 3–10 вегетативных побегов. Партикуляция проявляется в распаде куста на главки и перемещении зон активно развивающихся побегов на периферию.

Онтогенез *Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm включает 4 периода и 10 онтогенетических состояний.

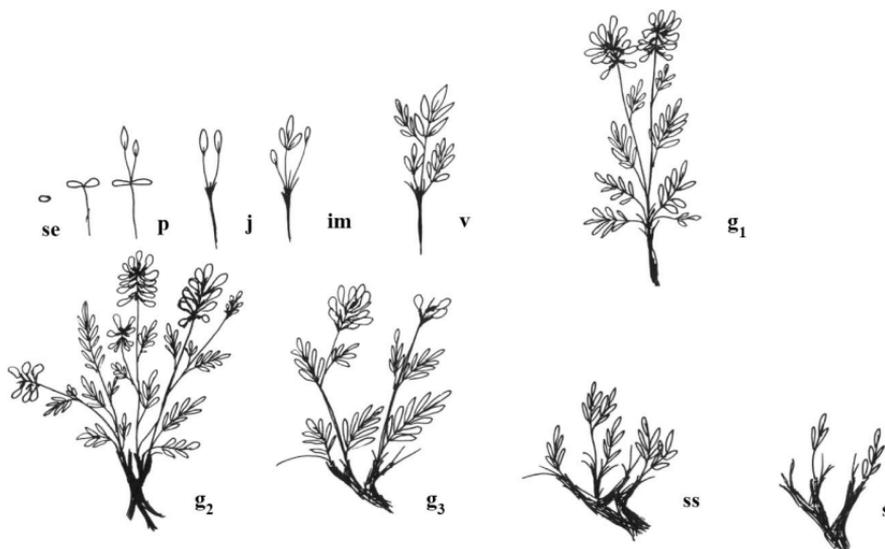


Рис. 10. Онтогенез копеечника Разумовского (*Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm)

СЕМЕНА округлой формы, сплюснутые в латеральном направлении, чаще серо-бурого цвета, размером 0,12–0,25 см. У незрелых семян окраска семенной кожуры светло-коричневая. Прорастание семян надземное. Продолжительность периода 1–6 лет. У *H. razoumovianum* способность к прорастанию у семян также значительно снижается ко второму году хранения.

ПРОРОСТКИ в лабораторных условиях появляются на 4–7 день. Сначала формируются 2 семядольных листочка светло-зеленого цвета длиной 0,35–0,55 см, шириной 0,3–0,35 см, слегка заостренные, без видимого опушения. Затем развиваются 1–3 (5) настоящих простых листа общей высотой до 3,5–7 см, длина листовой пластинки до 0,8–1,4 см, ширина не превышает 0,4 см. Корень удлиняется с 2–3,5 до 12–14 см. Длительность состояния редко превышает 1–3 месяца. В природных популяциях проростки появляются в конце апреля-мае.

Потерявшие связь с семенем ЮВЕНИЛЬНЫЕ (j) растения высотой до 6–8 см еще характеризуются отсутствием ветвления побега и моноподиальным нарастанием, листья простые (3–5 (6) шт.), листовая пластинка длиной до 1,35 см, шириной до 0,5 см. Длительность онтогенетического состояния до 2–4 месяцев.

Переходным этапом от начальных стадий онтогенеза к взрослым является ИММАТУРНОЕ состояние. У растений высотой 7–11 см развиваются корни и листья переходного типа; число 1–4-парных листьев около 3–5; длина листочков 1–3,5 см, ширина 0,6–1,2 см. Состояние характеризуется началом ветвления. Продолжительность его достигает одного года. В этом онтогенетическом состоянии *H. razoumovianum* может эффективно переживать неблагоприятные условия среды.

Типичный для вида габитус особи приобретают в ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии. Они достигают высоты до 15–20 см с 5–9 прикорневыми и 2–5 на побеге стеблевыми листьями. Листья сложные 3–9-парные, длиной 7–11 см; длина листочков – 2,5–3,2 см, ширина – 0,3–0,4 см. Развивается корневая система с мощным главным корнем толщиной до 0,5–0,7 см в верхней части. Число побегов с течением времени может возрастать от 1–2 до 8–10. Ветвление побега и его одревеснение отмечается в 1–2 см от поверхности почвы. Длительность состояния редко превышает 1–3 года.

Прегенеративный период продолжается в течение 1–6 лет.

Далее *H. razoumovianum* вступает в *генеративный период*, включающий три состояния, которые характеризуются базисимподиальным типом нарастания побегов. Длительность – 7–29 (50) лет.

У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений, высотой до 20–35 см, окончательно формируется габитус: появляются 1–3 вегетативных и 1–2 генеративных побега с 1–4 цветоносами; количество прикорневых листьев до 15 шт., длиной 12–17 см, 6–8-парные; на каждом побеге отмечается 2–4 стеблевых листа; длина листочков 1,4–3,2 см, ширина 0,3–0,6 см. Площадь основания куста 10–15 см². Развивается мощный главный корень и увеличивается количество боковых, каудекс в диаметре до 3,0 см, одревесневающий, без партикул. Молодое генеративное состояние характеризуется преобладанием процессов новообразования. Длительность его 1–8 (10) лет.

В дальнейшем особи переходят в СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ. Они имеют максимальные биометрические показатели: высота до 30–75 см, число побегов может превышать 30–50, обычно их 10–15, большая часть генеративные; количество цветоносов 23–38 (60), по 2–3 на побеге; прикорневых листьев не отмечается или их 1–2 на главке,

на каждом побеге до 4–6 стеблевых листьев, они 7–11-парные, длиной до 11–14 см; длина листочков – 2,0–3,6 см, ширина – 0,3–0,6 см; особи наиболее сильные, с высоким уровнем жизнеспособности. Площадь основания куста 40–70 см². Многолетний куст образован базальными частями ежегодно отмирающих побегов, высота одревесневшей части побегов колеблется в пределах от 1 до 6 (10) см. Побег отмирает полностью через несколько лет, процесс протекает в центробежном направлении. Длительность состояния 4–12 (26) лет. В онтогенетических спектрах большинства изученных нами ценопопуляций преобладают зрелые генеративные растения.

Для СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений характерно уменьшение числа побегов, переход их на периферию куста. Высота 15–30 см, количество цветоносов снижается до 6–13 шт., из них генеративных только 2–4; прикорневых листьев нет, на побегах до 3–5 стеблевых, длиной до 6–10 см; длина листовой пластинки 1,6–3,7 см, ширина 0,4–0,5 см. Площадь основания рыхлого куста 30–50 см². Преобладают процессы отмирания. Длительность состояния составляет 2–9 (15) лет.

В *постгенеративном периоде* наблюдается прекращение генеративной функции, быстрое старение особей, отмирание побегов. Продолжительность его не превышает 3–10 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения (высотой до 11–15 см) возвращаются к иматурному типу. Отмечаются только прикорневые 4–7-парные листья, длиной до 10 см; листочки длиной 0,6–1,9 см, шириной до 0,5 см. Куст весьма рыхлый, каудекс разделен на несколько партикул, слабо активная зона находится на периферии. Иногда партикуляция захватывает и главный корень до глубины 3–7 см, что вызывает разделение растения. Длительность онтогенетического состояния 1–5 лет.

В СЕНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ у растений накапливаются отмершие части. Мощные корни и одревесневающий каудекс (корень и нижняя часть побега) отмирают, листьев небольшое количество, они 1–3-парные. Длительность этого состояния 1–5 лет, после чего особь отмирает. По нашим данным, продолжительность онтогенеза *H. Razoumovianum* составляет 12–55 и более лет.

Для изученных ценопопуляций копеечника Разумовского отмечены онтогенетические спектры с максимумом, приходящимся на генеративную фракцию. Индексы восстановления и замещения имеют низкие значения, что связано с длительностью генеративного периода и высокой степенью элиминации проростков. Типы онтогенетических спектров изученных популяций копеечника Разумовского распределены следующим образом:

I. Одновершинные: с преобладанием виргинильных особей – 1,3 %; молодых генеративных особей – 2,0 %; средневозрастных генеративных – 67,2 %; старых генеративных – 3,6 % спектров.

II. Двухвершинные, с пиками: на виргинильных и средневозрастных генеративных особях – 22,5 %; на молодых и старых генеративных особях – 3,4 % спектров.

Такое распределение типов онтогенетических спектров ценопопуляций *H. razoumovianum* еще раз указывает на накопление в них особей в средневозрастном генеративном состоянии за счет длительности этого состояния.

В прямой зависимости от метеоусловий находится развитие особей копеечника Разумовского в прегенеративном периоде и их последующий переход в генеративное состояние. Процент перехода проростков в иматурное и виргинильное состояния за один вегетационный сезон определяется оптимальным температурным режимом почвы и достаточной увлажненностью почвенной и воздушной сред и не превышает 15 %. Засуха и, наоборот, обильные осадки повышают смертность молодых растений.

С периодичностью в 5 и более лет в популяциях наблюдается всплеск численности особей, что обеспечивает самоподдержание и нормальный темп их развития. Ценопопуляция является в целом жизнеспособной при достаточно большом количестве генеративных особей, обеспечивающих семенное размножение.

В онтогенезе копеечника скорость прохождения особями онтогенетических состояний различна и зависит от генетической информации вида и условий местообитания. Переход р-j-им-состояний быстротечен, v-состояние может быть продолжительным (1–2 года), генеративные особи (g_1 – g_2 – g_3) существуют наиболее долго. При этом ежегодно в ценопопуляции появляется большое количество прегенеративных особей, которые и пополняют ее. Таким образом, омоложение ценопопуляции представляет собой длительный процесс, так как велика элиминация молодых растений, а переход к более поздним стадиям растянут во времени.

Динамические процессы в ценопопуляциях видов рода *Hedysarum* L. проявляются в том, что наряду со старением особей происходит всплеск развития с увеличением числа прегенеративных растений. Такой тип динамики является флуктуационным. В действительности он представляет собой разнонаправленные, обратимые изменения состава и строения ценопопуляций, при которых периоды омоложения и старения сменяют друг друга без всякой последовательности.

Нормальные полночленные ценопопуляции с пиком на зрелой генеративной фракции являются типичными для копеечников в оптималь-

ных эколого-фитоценологических условиях. Это свидетельствует о высокой экологической пластичности модельного вида (Ильина, 2006). Заняв место в фитоценозе, популяции успешно увеличивают свою численность. В дефинитивных популяциях число особей и их соотношение по онтогенетическим периодам достигает равновесия. Для таких ценопопуляций характерна стабильность. В благоприятные годы увеличивается процент проростков, переходящих в другие состояния прегенеративного периода, за счет чего происходит сдвиг онтогенетических спектров влево. Но вскоре число особей приближается к исходному в связи с элиминацией. Регрессивные ценопопуляции отличаются невысокой численностью и ее сокращением из года в год. Особи испытывают сильное воздействие сопутствующих видов.

Тип размещения особей в ценопопуляциях *H. razoumovianum* является агрегированным. Агрегация растений в виргинильном состоянии около генеративных отмечена в меньшей степени, что является следствием низкой численности растений прегенеративного периода в ценопопуляциях. По нашим данным, благоприятным является нахождение 3–5 особей на 1 м². Наблюдается прямая зависимость между площадью питания и морфологическими особенностями у особей со структурой куста. На участках, где число генеративных особей на 1 м² достигает 10, жизненность особей копеечника резко снижается.

В пределах стационарных участков особи *H. razoumovianum* располагаются друг от друга на расстоянии 10–80 см, в среднем – 20–50 см. На 1 м² приходится в среднем от 0,6 до 12,3 особей. Копеечник Разумовского практически не выходит на доминирующие позиции в фитоценозе. Исключение составляют случаи произрастания вида на крутых эродированных склонах. Следует отметить, что вид является ценофобом, в основном проективное покрытие почвы сопутствующими видами колеблется в пределах 10–30 %.

Модельный вид произрастает в 6 вариантах сообществ.

I. Сообщества Разумовско-копеечниковые (*Hedysarum razoumovianum*) занимают крутые (до 30°) участки в средней части склонов южной и юго-восточной экспозиций. Поверхность почвы оголена, что является следствием эрозии и также способствует ее дальнейшему развитию. Проективное покрытие около 40 %, в том числе *H. Razoumovianum* – до 30 %. Общая флора всех описанных фитоценозов включает 46 видов растений.

II. Сообщества Разумовско-копеечничково-ковыльковые (*Stipa lessingiana* – *Hedysarum rasoumovianum*) занимают верхнюю часть склонов южной и близкой к ней экспозиций. Поверхность почвы значительно оголена. Аспект травостоя серебристо-зеленый от цветущего *Stipa*

lessingiana Trin. et Rupr. и вегетативных частей *Crinitaria villosa* (L.) Grossh. с вкраплениями синих соцветий *Echinops ritro* L. Травостой разрежен и имеет пятнистый характер. Проективное покрытие до 55–60 %. Совокупная флора сообществ содержит 41 вид растений.

III. Сообщества Разумовско-копеечниково-тимьянниковые (*Thymus mugodzaricus* – *Hedysarum razoumouianum*) располагаются в средней части крутых склонов южной и близких к ней экспозиций и имеют мозаичный характер. Эрозионные процессы проявляются в виде плоскостного смыва и струйчатых размывов. Общее проективное покрытие почвы не более 40 %. Общая флора включает 33 вида растений

IV. Сообщества Разнотравно-перистоковыльные (*Stipa pennata* – разнотравье). Участки данных сообществ занимают вогнутые и пологие склоны юго-западной и западной экспозиций. Они имеют высокую степень задернения, удовлетворительное развитие степного войлока. Аспект серо-зеленый, во время цветения *Stipa pennata* L. – белесый, позднее при цветении разнотравья ассоциация приобретает красочный вид. Проективное покрытие почвы надземными частями растений составляет 70–80 %. Высота травостоя в массе до 40 см. Совокупная флора насчитывает 51 вид растений

V. Сообщества Полынно-тырсовые (*Stipa capillata* – *Artemisia austriaca*) характерны для нижней трети склонов. Проективное покрытие почвы травостоем колеблется в пределах 40–90 %. Ярусность слабо выражена, первый ярус не сомкнут (*Stipa capillata* L., *Echinops ritro* L.), высотой 50–60 см; второй – более плотный, 30–40 см (*Artemisia austriaca* Jacq., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub). Во флоре фитоценозов отмечено 55 видов растений.

VI. Сообщества Тырсово-полынно-типчаковые (*Festuca valesiaca* – *Artemisia austriaca* – *Stipa capillata*) описаны на пологих слабоэродированных склонах сыртов. Общее проективное покрытие почвы составляет 50–55 %. Флора сообществ малочисленная – 20 видов растений.

Основными чертами местообитаний исследуемых видов копеечников являются значительная крутизна склонов, каменистость и трещиноватость выходящих на поверхность материнских пород, эрозионные и карстовые процессы, маломощный снежный покров в зимний период, низкая влажность почвы, перепады суточных и сезонных температур. Растительные сообщества с копеечником Разумовского отличаются мозаичностью, слабо выраженной ярусностью, редкой злаковой дерниной.

7. Онтогенез тимьяна енисейского (*Thymus jennisseensis* Pjin)

Thymus jennisseensis Pjin (тимьян енисейский) – полуподвижный полукустарничек с ветвящимися моно- и дициклическими генеративными побегами из семейства *Lamiaceae*. Для *T. jennisseensis* характерны приподнимающиеся цветоносные побеги высотой 5–15 (18) см, яйцевидные или широко-яйцевидные (длина 7–10 мм, ширина 4–8 мм) голые листья, черешок, равный половине длины пластинки; соцветие головчатое или (редко) с отодвинутым нижним кольцом из малоцветковых мутовок; чашечки зеленые или лиловатые, снизу слабо опушенные, сверху голые; зубцы верхней губы коротколанцетные, по краю голые (Доронькин, 1997).

Как и все близкие виды из сборного *T. serpyllum*, *T. jennisseensis* активно используют в медицине. Также применяют в консервной и парфюмерной промышленности (Полезные..., 1989). Активное вещество растительного сырья – эфирное масло, в состав которого входят тимол, карвакрол, терпинеол, кариофиллен, борнеол и др. Содержание эфирного масла в растении может меняться и зависит от условий местообитания. Так, например, установлено, что в природных условиях Республики Хакасия соотношение содержания эфирного масла к воздушно-сухой массе растения колеблется от 0,6 до 1,35 % (Полезные..., 1989).

В соответствии с системой, разработанной Г. А. Пешковой (2001), распространение *T. jennisseensis* североазиатское. Вид имеет равнинно-степную поясную приуроченность.

Онтогенез *T. jennisseensis* описан на основе материала, собранного на территории Республики Хакасия. В ходе полевых исследований установлено два местонахождения вида в Таштыпском районе: в окр. с. Большая Сея и в междуречье рек Абакан и Джебаш. Местообитания вида приурочены к нижней границе лесного пояса, небольшим открытым участкам петрофитных вариантов луговых степей, расположенных на склонах южных экспозиций холмов.

Периодизацию онтогенеза и выделение онтогенетических состояний проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). Выборка в каждом онтогенетическом состоянии составила 50 особей.

Данные об онтогенезе *T. jennisseensis* в литературных источниках отсутствуют. В развитии особей вида нами выделены: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое, средневозрастное, старое генеративное, а также субсенильное состояния (Колегова, Черёмушкина, 2010).

Онтогенез семенных особей

ПЛОД *T. jennisseensis* – ценобий, расположен на дне чашечки, которая вместе с генеративным побегом отмирает после плодоношения. При созревании плода отделяются четыре округлые светло-коричневые эрема (0,08–0,1 см в диаметре). Прорастание эремов происходит весной (апрель–май) следующего года на поверхности почвы или в верхних ее слоях. Прегенеративный период у *T. jennisseensis* проходит очень быстро, как правило, за один вегетационный период.

У ПРОРОСТКОВ формируются широкояйцевидные с сердцевидным основанием и выемчатой верхушкой семядоли на длинных черешках и пара черешковых листьев (рис. 11). Листья проростка мелкие, длиной до 2–3 мм, яйцевидной формы с хорошо выраженным черешком. Гипокотиль длиной 1–1,5 см, эпикотиль может достигать 0,8 см. К маю-июню проросток несет 2–3 пары супротивных настоящих листьев, которые отличаются размерами (длина листовой пластинки верхней пары листьев 3–4 мм).

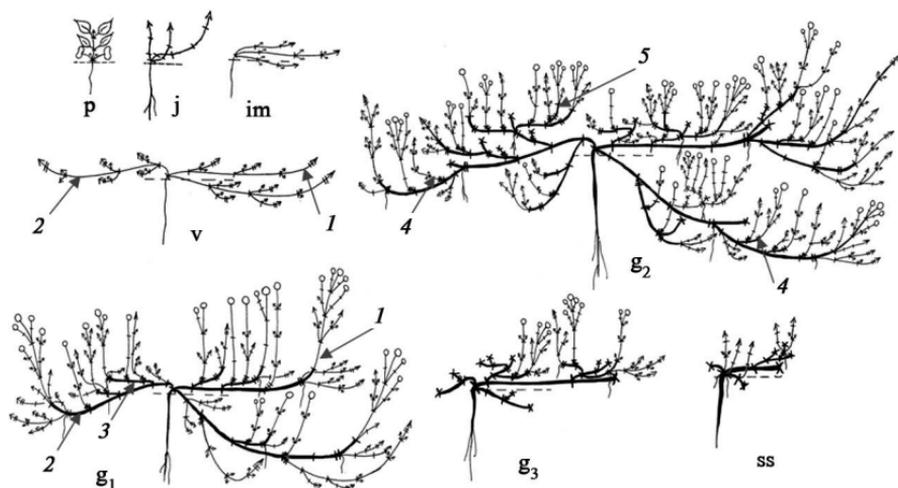


Рис. 11. Онтогенез тимьяна енисейского (*Thymus jennisseensis* Iljin) семенного происхождения

Условные обозначения: \uparrow – вегетативный побег; \bigcirc – генеративный побег,
 \times – отмерший побег; \blacksquare – одревесневший участок; $|$ – неодревесневший участок;
 \dagger – узел; \oplus – сближенные узлы; \hookrightarrow – придаточный корень; --- – уровень почвы.
 1 – главная СО; 2 – СО $n + 1$ порядка; 3 – СО $n + 2$ порядка; 4 – СО $n + 3$ порядка;
 5 – СО $n + 4$ порядка

Первичный побег ветвится. В пазухах семядольных листьев формируется 2 боковых побега, состоящих из 1 (2) удлиненных метамеров. Корневая система представлена главным корнем. К концу июня семядольные листья подсыхают, растение переходит в ювенильное состояние.

В ЮВЕНИЛЬНОМ состоянии растение переживает засушливый период в июле. В это время полностью подсыхают семядольные листья, первичный побег полегает. Рост первичного и боковых побегов незначительный. При этом боковые побеги сохраняют ортотропное положение. Фаза разветвленного первичного побега сохраняется. На главном корне появляются тонкие боковые корни.

В августе-сентябре засушливый период сменяется периодом с большим количеством осадков. Растение переходит в ИММАТУРНОЕ состояние. Боковые побеги полегают и впоследствии становятся CO_{n+1} порядка, а первичный побег главной CO . Для всех побегов характерны ветвление и интенсивный рост. Длина первичного побега в среднем составляет $3,3 \pm 0,1$ см. Фаза разветвленного первичного побега сохраняется.

В конце сентября – октябре растение переходит в ВИРГИНИЛЬНОЕ состояние, фаза разветвленного первичного побега также сохраняется. Рост первичного и всех боковых побегов на нем продолжается до глубокой осени. К этому времени в узлах всех побегов из силлептических почек развиваются розеточные побеги.

К середине осени все побеги имеют плагиотропное положение. Их рост заканчивается, в зиму растение уходит с зелеными листьями и имеет открытые почки. Годичный прирост CO и побегов ветвления полностью одревесневают. Диаметр растения в виргинильном состоянии может достигать 21,5 см.

На второй год растение переходит в МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние и представляет собой первичный куст. Из терминальных почек CO и побегов ветвления развиваются ортотропные годичные побеги. К июню их большая часть переходит к цветению. В структуре куста хорошо различимы восходящие дициклические генеративные побеги, сформированные на основе главной CO и CO_{n+1} -го порядка. Их первый годичный прирост и 1–2 междоузлия второго одревесневшие, а остальная часть остается травянистой. В результате интенсивного ветвления такой генеративный побег представляет собой разветвленную скелетную ось, а его одревесневшая часть составляет многолетнюю основу куста. В целом генеративных побегов на растении может быть до 19, вегетативных побегов – 132.

В основном для всех генеративных побегов характерно объединенное соцветие. Синфлоресценция образована главным соцветием и 2–4 паракладиями первого порядка. Соцветие, заканчивающее главный побег, и паракладии – кистевидный тирс, состоящий из супротивно расположенных расставленных дихазиев.

После плодоношения (в августе, сентябре) происходит вегетативное разрастание куста. Из пролептических почек на границе годичных приростов главной СО и СО $n + 1$ порядка образуются ветвящиеся (до 3-х порядков) вегетативные побеги, которые почти сразу лежат и становятся плагиотропными. Функционально данные побеги являются побегами формирования и впоследствии (в зависимости от того, где они образовались) становятся скелетными осями СО $n + 1$, $n + 2$, $n + 3$ порядков.

В молодом генеративном состоянии у особей появляются придаточные корни. Они образуются на границе годичных приростов главной СО и СО $n + 1$ порядка или могут развиваться в узлах розеточных частей побегов. В молодом генеративном состоянии на растении образуется до 9 придаточных корней. Но вегетативного размножения не происходит. Оно возможно лишь в тех случаях, когда происходит механическое повреждение СО. Образовавшиеся рамы могут находиться в виргинильном или молодом генеративном состоянии. Корневая система смешанная и представлена системой главного и придаточных корней. Диаметр растения достигает 32 см.

Особи в молодом генеративном состоянии находятся, как правило, 1 год. В природе они хорошо отличаются по моноподиальному нарастанию скелетных осей.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние растение переходит на 3-й год. В зимний период у побегов отмирают генеративная часть и весь прирост прошлого года. На растении сохраняются лишь одревесневшие части побегов и СО, а также плагиотропные побеги формирования. Смена моноподиального нарастания СО на симподиальное является отличительной чертой особей средневозрастного генеративного состояния.

Дальнейшее развитие особей связано с развитием побегов формирования, которые представляют собой СО $n + 1$, $n + 2$ и $n + 3$ порядков и в своем развитии повторяют развитие осей предшествующих порядков. Формируется симподиально нарастающая система скелетных осей.

Кроме того, побеги формирования принимают участие в образовании парциальных кустов. В своем развитии данные побеги также повторяют развитие главной СО и СО $n + 1$ порядков. За счет придаточных корней, которые образовались в прошлом году в розеточной части побе-

гов, парциальные кусты укореняются. У средневозрастных особей число придаточных корней чуть больше, чем у особей в предыдущем состоянии (до 10). Таким образом, в средневозрастном состоянии происходит смена фазы первичного куста на фазу рыхлого куста, состоящего из первичного и парциальных кустов.

У особей в данном состоянии максимальны следующие показатели: число генеративных (до 61 шт.) и вегетативных (до 152 шт.) побегов, диаметр куста (до 40 см).

Средневозрастное генеративное состояние может длиться 1–2 года. При отмирании скелетных осей, а также при их механическом повреждении происходит вегетативное размножение. Образовавшиеся рамыты находятся в разных онтогенетических состояниях: от виргинильного до средневозрастного генеративного. Несмотря на наличие вегетативного размножения, преобладающим по-прежнему остается семенное.

В СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние растение переходит на 4–5 год. Фаза рыхлого куста, как правило, сохраняется. В структуре куста преобладают отмершие СО (с 1 годичным приростом). Развитие вегетативных и генеративных побегов продолжается только на укоренившихся СО по периферии куста. Число генеративных и вегетативных побегов резко снижается до 25 и 85 соответственно. За счет отмирания и вегетативного размножения диаметр куста уменьшается и не превышает 28 см. Число придаточных корней не более 6. Образовавшиеся рамыты находятся на разных этапах онтогенеза: в виргинильном, молодом, старом генеративном или субсенильном состояниях.

У особей СУБСЕНИЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ сохраняются главный корень и 1–2 метамера главной СО и СО $n + 1$ порядка. В сохранившихся узлах скелетных осей трогаются в рост спящие почки, из которых формируются вегетативные безрозеточные побеги обогащения. В этом же месте образуется несколько придаточных корней (до 4), но вегетативного размножения не происходит. Диаметр куста не превышает 16 см. Из-за сохранившихся первичных структур (главный корень и 1–2 метамера первичного побега) особь в субсенильном состоянии напоминает первичный куст.

Особи СЕНИЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ нами не обнаружены.

Онтогенез вегетативных особей

Особи вегетативного происхождения отличаются от семенных наличием сохранившегося участка скелетной оси материнского растения. Особи в виргинильном состоянии имеют 1–2 разветвленных плагиотропных побега. Впоследствии они становятся побегами формирования

и образуют СО $n + 1$ порядка. Ветвление побегов может достигать III порядков.

Боковые побеги в базальной части СО $n + 1$ характеризуются интенсивным ростом и впоследствии, так же как и у виргинильных особей семенного происхождения, становятся побегами формирования и образуют СО следующего порядка. Особи виргинильного состояния представляют собой разветвленный парциальный побег. Их дальнейшее развитие повторяет развитие семенных особей.

Таким образом, онтогенез особей *T. jennisseensis* полный, сложный, состоит из онтогенезов семенной особи и рамет. Раметы омоложены до виргинильного состояния. По классификации Л. А. Жуковой (1995) онтогенез вида можно отнести ко II надтипу, типу В. Однако, учитывая то, что вегетативное размножение происходит в середине онтогенеза (в средневозрастном генеративном состоянии) и образовавшиеся раметы неглубоко омоложены, онтогенез *T. jennisseensis* в большей степени соответствует предложенному В. А. Черемушкиной и Т. В. Леоновой (2011) для моноподиально нарастающих короткокорневищных трав В₁-подтипу.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 12-04-00104-а.

8. Онтогенез тимьяна Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.)

Thymus marschallianus Willd. (тимьян Маршалла) представитель рода *Thymus* L. (сем. *Lamiaceae*). Жизненная форма вида – неподвижный полкустарничек с ветвящимися моно- и дициклическими генеративными побегами. Для вида характерны прямостоячие или приподнимающиеся вегетативные и генеративные побеги, высота последних может достигать 30 см. Листья продолговатые или ланцетные, тупо заостренные (длина 10–20 мм, ширина 5–6 мм), короткочерешковые или почти сидячие, голые. Соцветие от продолговато-яйцевидного до удлинённого, иногда с расставленными многоцветковыми мутовками; чашечки окрашенные, волосистые, зубчики по краю длиннореснитчатые (Доронькин, 1997).

T. marschallianus, как и остальные виды рода, активно используют в официальной и народной медицине (Верещагин и др., 1959). Источником лекарственного растительного сырья является надземная травянистая часть растения. Химические компоненты, входящие в состав растительного сырья вида, разнообразны и представлены алициклическими соединениями, моно- и сесквитерпеноидами, фенолкарбоновыми кислотами, флаваноидами, жирными кислотами и их производными и др. Активным веществом является эфирное масло, в надземной части растения его количество достигает 0,8 % (Растительные..., 2011).

Ареал *T. marschallianus* протягивается от Австрии и Чехии на западе до Алтая на востоке. Г. А. Пешковой (2001) вид отнесен к группе европейско-западно-центрально-азиатских видов. Для *T. marschallianus* характерна приуроченность к степной и лесостепной зонам.

Для описания онтогенеза использован материал, собранный в злаково-типчаковой настоящей мелкодерновинной степи в окрестностях оз. Кучукское Алтайского края.

Изучение онтогенеза проводили с использованием традиционных методов и подходов (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). Выборка в каждом онтогенетическом состоянии составила 50 особей.

ПЛОД *T. marschallianus* – ценобий. По данным Е. Е. Гогиной (1975), при созревании ценобия 4 эрема быстро отделяются. Созревание отдельного эрема происходит быстро, около четырех-пяти недель. Созревшие эремы некоторое время задерживаются в чашечке благодаря волосистому кольцу по ее зеву. Их высыпание происходит при резком сотрясении или раскачивании генеративного побега. При этом основная масса осыпавшихся эремов оказывается в непосредственной близости от

материнского растения. Прорастание семян в основном происходит в конце вегетационного периода.

У ПРОРОСТКОВ формируются почти округлые семядоли со слабо сердцевидным основанием, а также 2–3 пары настоящих листьев, без четко выраженного черешка. Побег проростка состоит из укороченных метамеров (зачастую 3-х), его рост завершается формированием зимующей терминальной почки. Высота побега достигает 0,3 см. Как правило, большинство проростков сохраняется на следующий год.

В ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние растение переходит на второй год. На розеточной части первичного побега сохраняются остатки прошлогодних листьев. Они защищают терминальную почку во время неблагоприятных условий. Годичный побег нарастает моноподиально и является верхнерозеточным. На годичном побеге образуется 3–4 пары супротивных листьев. Главный корень начинает ветвиться. На нем образуется несколько нитевидных боковых корней. К концу вегетационного периода первичный побег почти полностью полегает, что обеспечивает его сохранение в зимний период.

На третий год у особей в ИММАТУРНОМ онтогенетическом состоянии из терминальной почки развивается верхнерозеточный годичный побег. Таким образом, структура первичного побега представлена 3-мя годичными приростами: первый – розеточный, второй и третий – верхнерозеточные. Такой розеточно-верхнерозеточный (Колегова, Черемушкина, 2012) первичный побег имеет восходящее положение. Первые два годичных прироста расположены плагиотропно и к этому времени уже одревесневают, а третий имеет ортотропное положение и остается полностью травянистым. Последний годичный побег более мощный, его длина равна или превышает общую длину прошлогодних. Он ветвится в апикальной и средней частях. Ветвление происходит не только на третьем, но и на первом годичном приросте. В его узлах к концу вегетационного периода из спящих почек развиваются от 2 до 6 розеточных побегов. Также хорошо заметны спящие почки в узле базального междоузлия второго годичного прироста. Почки открытые, и за счет плагиотропного положения прироста они, как правило, сохраняются в зимний период. Корневая система также состоит из главного и боковых корней. Особи в имматурном состоянии представляют собой разветвленный первичный побег.

В зимний период отмирает весь прирост этого года. Базальная часть первичного побега, как правило, сохраняется и представлена первым годичным розеточным приростом и 1–2 удлинненными метамерами второго. Сохраняются также розеточные побеги в узлах первого годичного

прироста и иногда спящие почки в узле базального междоузлия второго верхнерозеточного прироста.

В начале вегетационного периода в ВИРГИНИЛЬНОМ онтогенетическом состоянии все почки трогаются в рост. Растение представляет собой первичный куст. В базальной части куста развиваются озимые розеточно-верхнерозеточные побеги. Розеточная часть озимых побегов сформировалась в узлах первого годичного прироста первичного побега прошлой осенью, остальная часть побега – верхнерозеточная, является годичным побегом. Как правило, озимые побеги имеют восходящее положение. При этом базальный участок – розеточный прирост – расположен плагиотропно и одревесневает полностью, а остальная часть побега располагается ортотропно и остается травянистой. Для розеточно-верхнерозеточных побегов характерно ветвление. Так, в узлах базальной розеточной части из пролептических почек развиваются розеточные побеги ветвления. Из силлептических почек в средней части побега развиваются безрозеточные (или розеточные) побеги обогащения.

В структуре куста имеются еще и однолетние верхнерозеточные побеги. Образуются они из спящих почек в сохранившихся узлах второго годичного прироста первичного побега. Верхнерозеточные побеги травянистые, в связи с этим полностью отмирают в зимний период.

Озимые розеточно-верхнерозеточные побеги являются побегами ветвления (ПВ) $n + 1$ порядка. Высота побегов ветвления в среднем составляет $5,3 \pm 0,7$ см. Их одревесневшие базальные части впоследствии входят в многолетнюю основу куста и способствуют его разрастанию. Стоит отметить, что разрастание куста незначительное в связи с тем, что длина базальных участков побегов ветвления не превышает 1 см. Диаметр куста в среднем составляет $5,1 \pm 0,1$ см. В базальной части ПВ формируются многочисленные придаточные корни. Корневая система у особей в виргинильном онтогенетическом состоянии смешанная и состоит из системы главного и придаточных корней.

В МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние растение переходит на следующий год. Фаза первичного куста сохраняется. В базальной части куста на сохранившихся многолетних участках ПВ $n + 1$ порядка развиваются ПВ $n + 2$ порядка. Часть ПВ $n + 2$ порядка переходит к цветению, образуются озимые генеративные побеги, а остальная часть остается вегетативной. Структура ПВ $n + 2$ порядка и место их образования соответствует структуре и локализации ПВ $n + 1$ порядка. Базальные части тех и других образовались прошлой осенью и представляют собой розеточный побег. Годичный генеративный побег по структуре безрозеточный. В средней и апикальной частях годичного побега происходит ветвление. Из силлептических почек в апикальной части развиваются

безрозеточные генеративные побеги, а в средней – безрозеточные вегетативные побеги обогащения. Последние могут ветвиться.

По структуре озимый генеративный побег полурозеточный. В базальной части озимых генеративных побегов к концу вегетационного периода, так же как и у озимых вегетативных побегов, из пролептических почек развиваются розеточные побеги, а в узле первого удлиненного междоузлия закладываются спящие почки. Кроме озимых генеративных побегов, в структуре куста обнаружены и моноциклические генеративные побеги, которые развиваются из спящих почек и представлены удлиненными метамерами. Для моноциклических генеративных побегов характерно акро- и мезотонное ветвление, аналогичное озимым генеративным побегам. Число генеративных побегов на растении не превышает 16, вегетативных побегов – 17. Куст незначительно разрастается, его диаметр в среднем $8,9 \pm 0,1$ см. Число отмерших побегов на растении может достигать 9. В зимний период вновь происходит отмирание побегов. Отмирает большая часть генеративного и вегетативного побегов.

Для генеративных побегов *T. marschallianus* всех типов характерна синфлоресценция. Она образована главным соцветием и 2–4 паракладиями I порядка. Соцветие, заканчивающее главный побег, и паракладии – кистевидный тирс, состоящий из мутовчато расположенных, расставленных дихазиев.

В молодом генеративном состоянии осуществляется семенное размножение. Данный способ у растений основной. Вегетативного размножения, несмотря на обилие придаточных корней, не происходит.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии растение представляет собой клон. Формирование клона происходит следующим образом. В базальной части первичного куста накапливаются многолетние части ПВ, куст разрыхляется. Начинается отделение укоренившейся системы ПВ. В результате образуется клон, состоящий из первичного куста и нескольких (часто 3) близко расположенных дочерних особей (кустящихся партикул). Первичный куст характеризуется наличием главного корня и первичного побега с 1–2 сохранившимися метамерами. Дочерние особи имеют сохранившиеся базальные остатки ПВ и придаточную корневую систему. Как правило, раметы находятся в том же онтогенетическом состоянии, что и материнская особь. Диаметр такого дезинтегрированного куста в среднем $22,1 \pm 0,8$ см. Число вегетативных побегов достигает 37, генеративных – 26. В средневозрастном генеративном состоянии клон может находиться несколько лет (3–5).

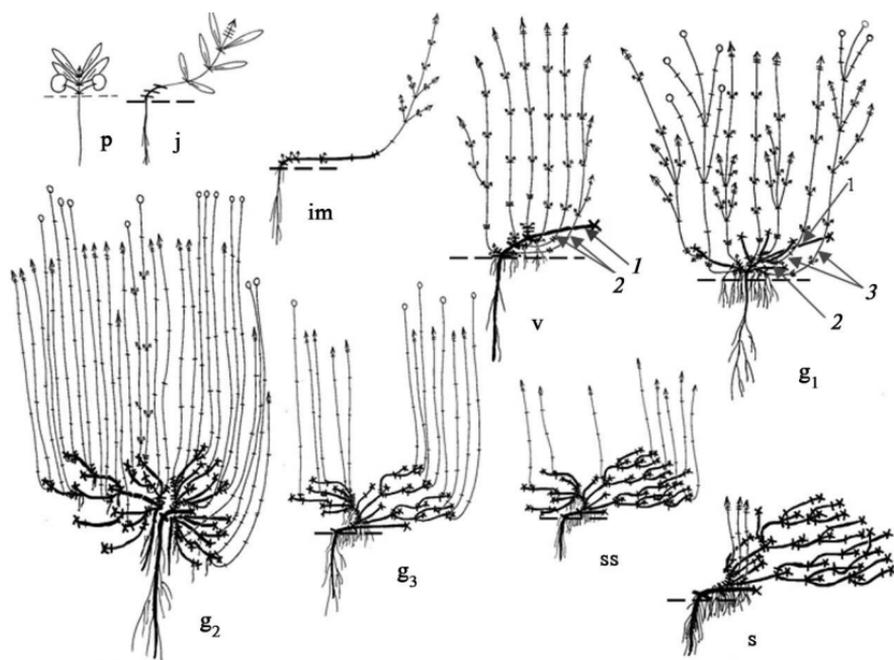


Рис. 12. Онтогенез тимьяна Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.)

Условные обозначения: \uparrow – вегетативный побег; \bigcirc – генеративный побег,
 \times – отмерший побег; \blacksquare – одревесневший участок; \square – недревесневший участок;
 \dagger – узел; \ddagger – сближенные узлы; f – придаточный корень; \diamond – почка;
 ---- – уровень почвы (у g_2 уровень почвы не показан).

1 – одревесневший участок первичного побега; 2 – ПВ $n + 1$ порядка;
 3 – ПВ $n + 2$ порядка; в g_3 –ss представлен первичный куст клона

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии происходит накопление отмерших частей ПВ в структуре каждой партикулы клона. Новые побеги развиваются в основном по периферии кустов. Центральная часть клона все больше разрыхляется. Одна из партикул может полностью отмереть: кустящиеся партикулы в компактном клоне угнетающе действуют друг на друга. В связи с этим диаметр особи уменьшается. Среднее значение этого показателя составляет $10,3 \pm 0,2$ см. Число генеративных побегов достигает 15, вегетативных – 26. В главном корне начинаются процессы разрушения.

Особи клона в СУБСЕНИЛЬНОМ и СЕНИЛЬНОМ состояниях характеризуются увеличением числа остатков сухих ПВ как по периферии кустов, так и в их базальной части. Число отмерших партикул увеличи-

вается. Среднее значение диаметра клона в субсенильном состоянии резко снижается до $3,1 \pm 0,6$ см. По периферии кустов развивается до 6 вегетативных побегов. В зимний период особь отмирает полностью, но иногда может переходить в сенильное состояние. Это зависит от наличия спящих нереализованных почек в базальной части куста. Из спящих почек развиваются вегетативные побеги, их число не превышает 3. Образовавшиеся побеги отличаются слабой мощностью, по сравнению с побегами в предыдущих состояниях. Такие побеги не ветвятся и, как правило, в зимний период полностью отмирают. В сенильном состоянии фаза клона сохраняется. Диаметр куста в среднем составляет $1,9 \pm 0,3$ см.

Таким образом, онтогенез особей *T. marschallianus* полный, сложный. По классификации Л. А. Жуковой (1995) соответствует Б-типу.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 12-04-00104-а.

9. Онтогенез шлемника приземистого (*Scutellaria supina* L.)

Шлемник приземистый – представитель рода *Scutellaria* L. семейства *Lamiaceae*. *Scutellaria supina* L. во «Флоре Сибири» описан как полукустарничек. Онтогенез полукустарничка *S. supina* описан ранее Т. В. Недосекиной (2002). В результате наших исследований было установлено, что в петрофитных вариантах настоящих степей шлемник приземистый формирует многолетнюю стержнекорневую травянистую жизненную формы. Это растение высотой 18–22 см с двумя типами побегов: моноциклическими удлинненными и моноциклическими удлинненными с геофильной косо-ортотропной частью. Листья черешковые, овальные с крупно городчато-зубчатым краем, длиной 1–3 см, опушенные длинными волосками. Соцветие – кистевидный тирс. Чашечка около 2 мм, с крупным придатком такой же длины, густо железисто-волосистая, венчик желтый, снаружи железисто-опушенный. Плоды – орешки размером 1,5 мм, трехгранные, покрытые звездчатыми волосками.

S. supina распространен в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии и Западной Монголии. Произрастает на каменистых и щебнистых склонах, скалах, лугах и степях. Материал для описания онтогенеза собран в Хакасии в петрофитном варианте настоящей степи.

Онтогенез шлемника приземистого описан с использованием периодизации онтогенеза Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1967) и их учеников (Пошкурлат, 1941; Ценопопуляции..., 1976). При описании побегов использовалась классификация И. Г. Серебрякова (1962) и Л. Е. Гацук (1974).

Прорастание семян надземное, весенне-летнее.

У ПРОРОСТКОВ формируется первичный розеточный побег с парой семядольных листьев 0,3–0,5 см и парой настоящих, зеленых, длинночерешковых овальных цельных с городчатым краем листьев длиной 0,3–0,7 см. Главный корень длиной от 2 до 3 см, на нем развивается большое число мелких боковых корней.

В ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние особи переходят в этот же год. Семядольные листья отмирают, междоузлия уже образованных метамеров удлиняются. Далее формируется 4–5 новых метамеров с укороченными междоузлиями, 2 метамера с удлинненными междоузлиями и верхний розеточный побег, состоящий из 5–6 метамеров. В пазухах всех листьев, в том числе семядольных, закладываются почки. Верхушечная удлиненная часть в конце года отмирает, базальная удлиненная и укороченная части втягиваются в почву и являются зоной возобновления. Главный корень достигает 4 см, сохраняется большое число мелких боковых корней.

На следующий год особи переходят в ИММАТУРНОЕ состояние. Моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. В зоне возобновления одна, реже две, закрытые почки трогаются в рост. Формируется годичный побег, имеющий в основании укороченную часть, состоящую из 4–6 метамеров с остатками почечных чешуй и заложенными в них почками, и удлиненную часть, состоящую из 4–5 удлиненных метамеров с листьями. После отмирания большей части годичного побега, оставшаяся часть втягивается в почву. Зона возобновления состоит из 4–6 укороченных и 2–3 удлиненных метамеров. Новые годичные побеги разворачиваются из почек 3–5 узла, нереализованные почки становятся спящими. В этом онтогенетическом состоянии формируется куст. Главный корень удлиняется, сохраняется большое число мелких корней. В имматурном состоянии особи находятся 3–4 года.

В ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии особи состоят из 5–6 вегетативных побегов. В этом состоянии особи находятся от 2 до 4 лет. Почки возобновления закрытые, крупные. Побег по всей длине ветвится. Формирующиеся побеги имеют структуру побега $n+1$ порядка, удлиненная их часть осенью отмирает, а базальная укороченная сохраняется и входит в зону возобновления. Побеги, располагающиеся по оси выше, удлиненные, являются побегами обогащения, отмирают вместе с удлиненной частью побега $n + 1$ порядка. Из спящих почек базальной части побегов I–II порядков формируются моноциклические побеги с хорошо выраженной геофильной косо-ортотропной частью. Она состоит из 4–9 укороченных метамеров с чешуевидными листьями и 2–4 удлиненных метамеров. Листья на удлиненной части побега с длинными черешками и недоразвитыми листовыми пластинками, в их пазухах закладываются почки. Далее формируется надземная ортотропная часть побега, имеющая типичную удлиненную структуру. Главный корень сохраняется, утолщается, на нем развиваются тонкие боковые корни, которые отмирают каждый год. На подземных частях побегов формируются мелкие придаточные корни, которые также каждый год отмирают.

В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии плотный куст состоит из 3–4 вегетативных и 2–3 генеративных побегов и достигает в высоту 15–20 см. Возобновление происходит за счет почек возобновления и спящих почек. Вегетативные и генеративные побеги ветвятся. На генеративных побегах формируются параклади I порядка. Соцветие – открытый кистевидный тирс, состоящий из одиночных монохазиев. Цветки бледно-желтого цвета. Сохраняется система главного корня, развивается много тонких придаточных корней. Длительность состояния 3–4 года.

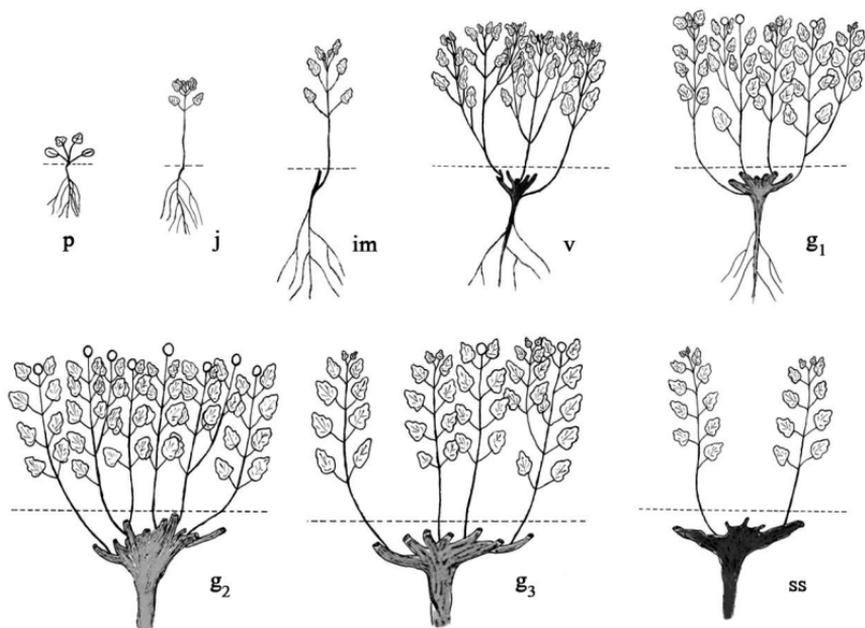


Рис. 13. Онтогенез шлемника приземистого (*Scutellaria supina* L.)

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии все побеги цветут. Куст увеличивается в диаметре за счет удлинения геофильной части побегов, развивающихся из спящих почек в базальной части куста. Куст состоит из 9–11 генеративных побегов высотой до 22 см. Побеги и листья опушены по всей длине. На всех побегах развиваются параклади. Главный корень утолщается, образуется много придаточных корней. Особи в этом состоянии находятся 5–7 лет.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии по периферии и в центре куста сохраняется много остатков от отмерших побегов. Возобновление происходит в основном за счет спящих почек. Развертываются 1–2 генеративных и 4–5 вегетативных побегов. Главный корень сильно перекрученный, с глубокими продольными складками. Развивается небольшое число придаточных корней.

В СУБСЕНИЛЬНОМ состоянии подземная многолетняя центральная часть куста разрушается. Побеги формируются из спящих почек, сохранившихся на периферии куста. Особи состоят из 1–2 невысоких вегетативных побегов с 5–7 парами листьев. Главный корень сохраняется, придаточные и боковые корни не развиваются.

Таким образом, онтогенез стержнекорневой жизненной формы *S. supina* L., формирующейся в петрофитных вариантах настоящих степей, простой, неполный, по классификации Л. А. Жуковой (1995) проходит по А-типу А₂-подтипу. Нарастание симподиальное. В имматурном состоянии формируется куст, состоящий из моноциклических побегов и побегов с геофильной косо-ортотропной частью. Возобновление особей происходит за счет почек возобновления и спящих почек, расположенных на многолетней подземной части, состоящей из базальных частей побегов прошлых лет. Главный корень сохраняется на протяжении всего онтогенеза.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 12-04-100104-а.

10. Онтогенез шиверекии подольской (*Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC.)

Шиверекия подольская (*Brassicaceae*) – горно-степной подушковидный полукустарничек, высотой 10–30 см, засухоустойчивый кальцефит, петрофит, ксерофит (Флора ботанического сада..., 2012). Корневищный (в природе) или стержнекорневой (в культуре) многолетник, образует декоративные розеточные побеги с короткочерешковыми листьями, в основании генеративных побегов покрыт серыми звездчатыми волосками, продолговато-обратноовальные или продолговато-обратноланцетные. Стеблевые листья овальные, несколько стеблеобъемлющие. Чашелистики отстоящие, длиной около 2,5 мм. Лепестки длиной около 5 мм широкие, с ноготком, белые. Нити длинных тычинок расширены и снабжены зубцом. Плоды – серо-войлочные эллипсоидные стручочки длиной 3–4 мм, сжатые со спинки, с плоскими створками; столбик удлинённый; гнезда с 4–8–10 семенами. Семена слегка сплюснутые. Цветет в мае-июне, плодоносит в июне-августе. Хорошо размножается семенами. Плейстоценовый реликт конца эпохи неогена (<http://www.plantarium.ru>). Является характерным представителем природных комплексов меловых обнажений – «сниженных альп». Циркумполярный арктоальпийский вид с дизъюнктивным ареалом. Дизъюнктивный ареал состоит из 4-х фрагментов: Подольская возвышенность, Среднерусская возвышенность, Жигули и Южный Урал. В культуре устойчив, сохраняется более 15 лет. Дает самосев. Растение занесено в Красные книги Белгородской (статус 2), Курской (статус 1); Липецкой (статус 2) и Воронежской (статус 2) областей (Флора ботанического сада..., 2012).

Онтогенез растений исследовали на примере особей, произрастающих в коллекции «Систематикум флоры Центрального Черноземья», а также на экспозиции «Сниженные альпы Среднерусской возвышенности». Семенной материал мобилизован из природных местообитаний заповедника «Галичья гора» Липецкой области. Онтогенез шиверекии подольской описан с использованием периодизации онтогенеза Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1967) и их последователей (Ценопопуляции..., 1976). Онтогенез растения представлен на рисунках 14–17.

СЕМЕНА мелкие, длиной 0,5–1,0 мм, коричневатые, морщинистые, высеваются в конце марта.

ПРОРОСТКИ высотой 0,7 см появляются на 8-й день после посева. Семядоли длиной 0,2 см, округлые цельнокрайние. Уже в состоянии проростка начинается формирование придаточных корней. Корневая

система проникает на глубину 1,3 см. Первые листья появляются на 23-й день после посева и на 16-й день после появления всходов.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений побег четко выражен и достигает высоты 2,3 см. Первичные листья слабо дифференцированы, продолговато-яйцевидной формы, цельнокрайние, длиной 0,8 см и шириной 0,5 см. Главный корень проникает на глубину до 4,0 см.

В ИММАТУРНОЕ состояние растения переходят к началу мая. Семядоли засыхают и опадают. Листья продолговато-обратнояйцевидные, длиной 2,1–4 см, шириной 0,6–0,8 см, сужены в крылатый черешок. Высота побега 2,6 см, длина главного корня – 5,5 см (рис. 14, 15).

К началу августа формируются взрослые ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи с первичными розетками высотой до 6,5–8,0 см на коротком лежачем стебле длиной 2,0 см. Длина листа 5,0 см. В этом состоянии растения зимуют и вступают в генеративный период на второй год жизни (рис. 16).

МОЛОДАЯ ГЕНЕРАТИВНАЯ особь представляет собой растение подушковидной формы высотой 2,0–4,5 см с тремя-четырьмя цветоносными побегами длиной 4,0–6,5 см. Листья собраны в розетку. Стеблевые листья очень мелкие, яйцевидно-ланцетные, сидячие. Соцветие уплощенно-головчатое, диаметром до 1,0 см, по мере отцветания вытягивается в кисть из 15–23 мелких, с белыми лепестками, цветков (Серикова, 2010) (рис. 17).

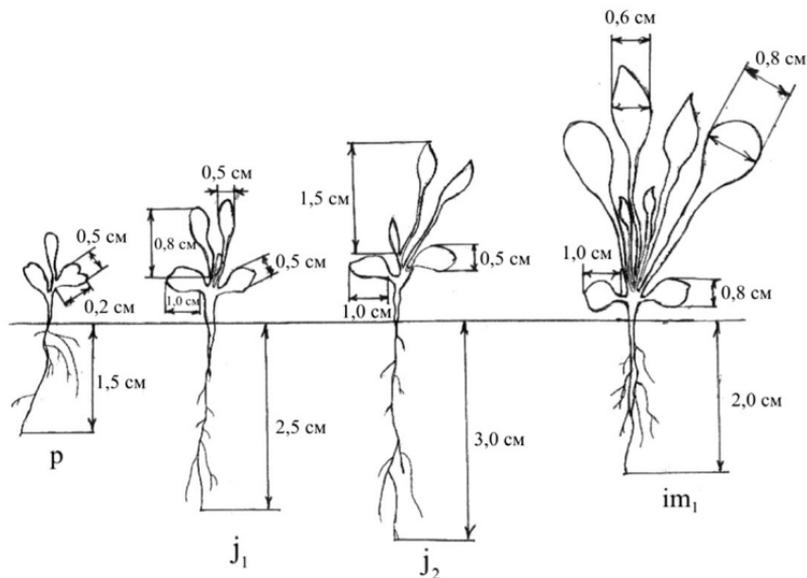


Рис. 14. Начальные этапы онтогенеза шивереки подольской (*Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC.)

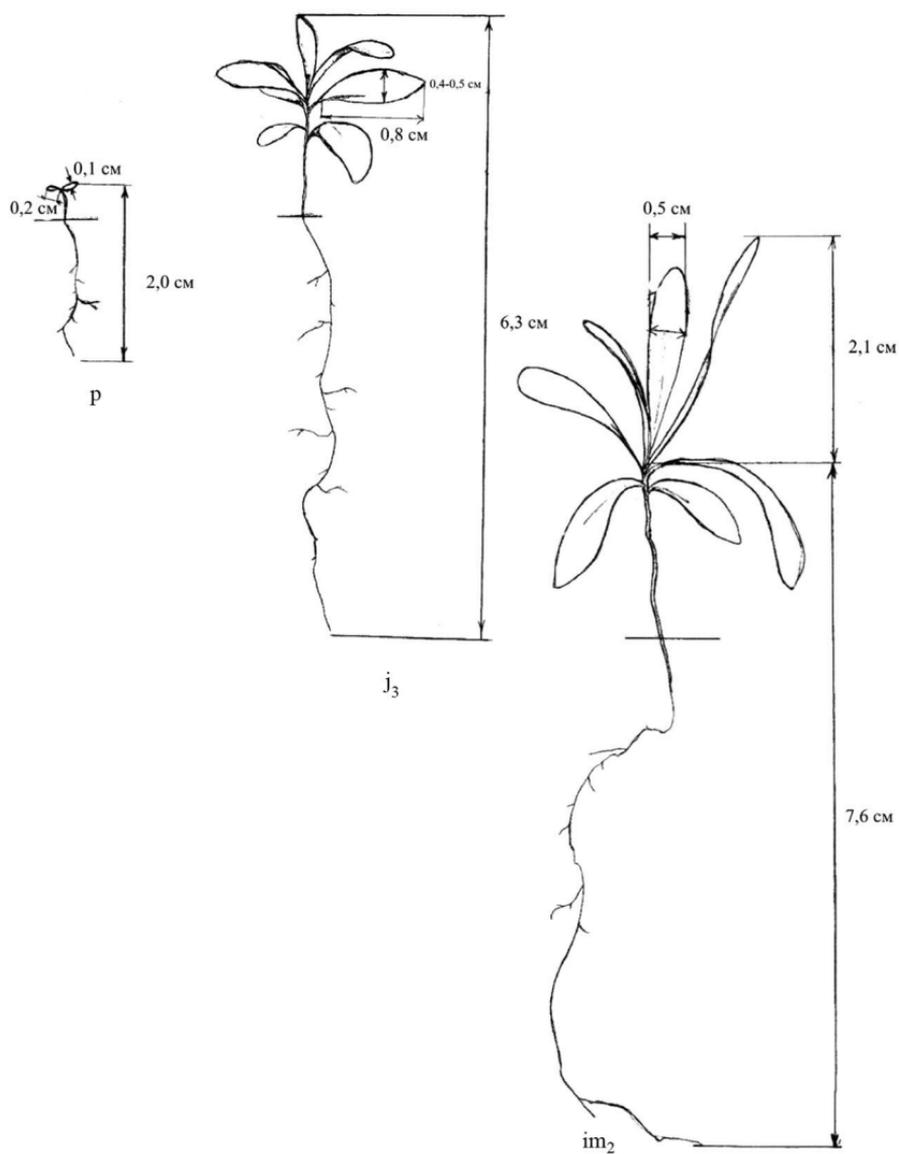


Рис. 15. Начальные этапы онтогенеза шиверекии подольской (*Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC.)

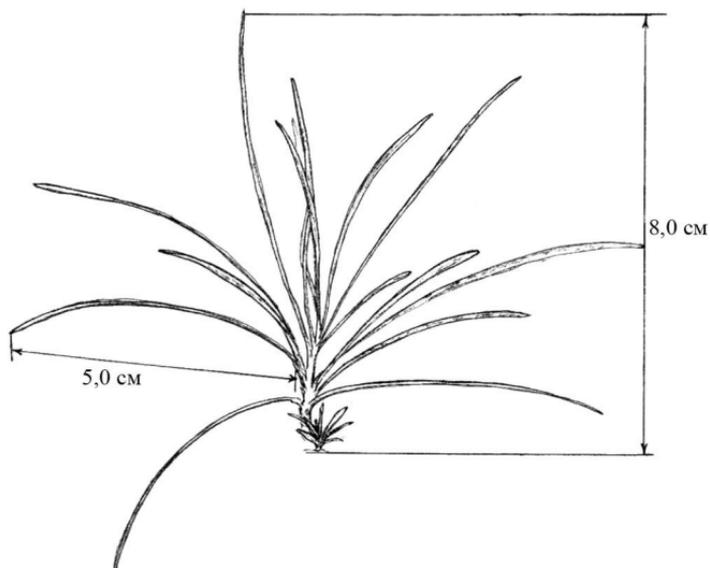


Рис. 16. Виргинильное состояние шиверекии подольской (*Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC.)

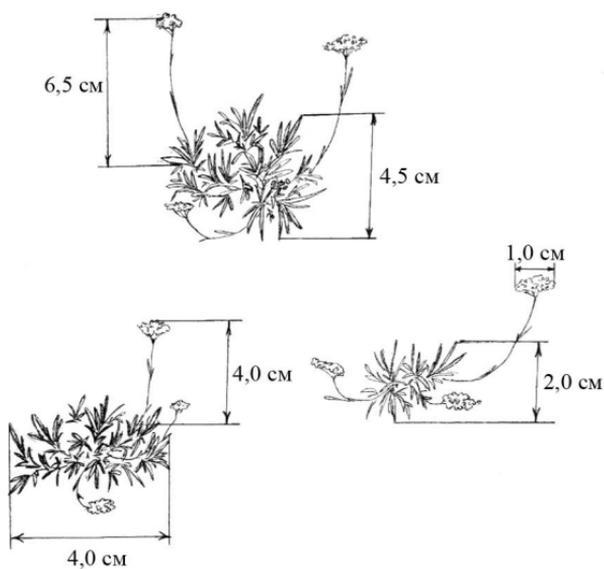


Рис. 17. Генеративные особи шиверекии подольской (*Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC.)

11. Онтогенез шлемника тувинского (*Scutellaria tuvensis* Juz.)

Scutellaria tuvensis Juz. (сем. *Lamiaceae*) – полукустарничек с многочисленными одревесневающими в базальной части побегами. Все растение густо серовато-войлочное. Листья овальные, глубоко надрезанно-зубчатые, на длинных черешках. Цветки с короткими цветоножками собраны в головчатые соцветия. Чашечка с крупным придатком такой же длины, густоволосистая. Венчик сине-фиолетовый. Орешки почковидные, черные, мелкобугорчатые. Главный корень толстый, разветвленный, толщиной до 1,5 см. *S. tuvensis* – эндемик Республики Тыва. Произрастает в опустыненных степях на каменистых склонах, скалах и осыпях (Зуев, 1997).

Онтогенез особей *S. tuvensis* описан на территории Республики Тыва в опустыненной степи с преобладанием *Artemisia rutifolia* Steph. ex Spreng., *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Stipa glareosa* P. Smirn.

При описании онтогенеза *S. tuvensis* использовали периодизацию онтогенеза, разработанную Т. А. Работновым (1950), А. А. Урановым (1967) и его учениками (Пошкурлат, 1941; Ценопопуляции..., 1976). При описании побегов опирались на классификацию И. Г. Серебрякова (1962), М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова (1977) и Е. Л. Нухимовского (1997).

Прорастание семян надземное и происходит весной.

ПРОРОСТКИ представлены первичным укороченным побегом и главным корнем. Побег несет пару овальных семядольных листьев и 4 пары настоящих ассимилирующих листьев. Ширина 0,3–0,4 см, длина 0,4–0,5 см.

В ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние особь переходит в этот же год. Побег продолжает нарастать моноподиально. Годичный побег верхнерозеточный: образуется 2 удлинённых междоузлия и 3 укороченных с листьями. Листья овальные, глубоко надрезанные с хорошо выраженной жилкой. Листовая пластинка длиной 0,5–0,6 см, шириной 0,4–0,5 см. В пазухах листьев, на укороченной (базальной) и удлинённой частях побега, формируются розеточные побеги с 2–3 парами мелких листьев. Осенью за счет контрактильной деятельности корня почка оказывается на поверхности почвы. Главный корень одревесневает, достигает 9 см, не ветвится.

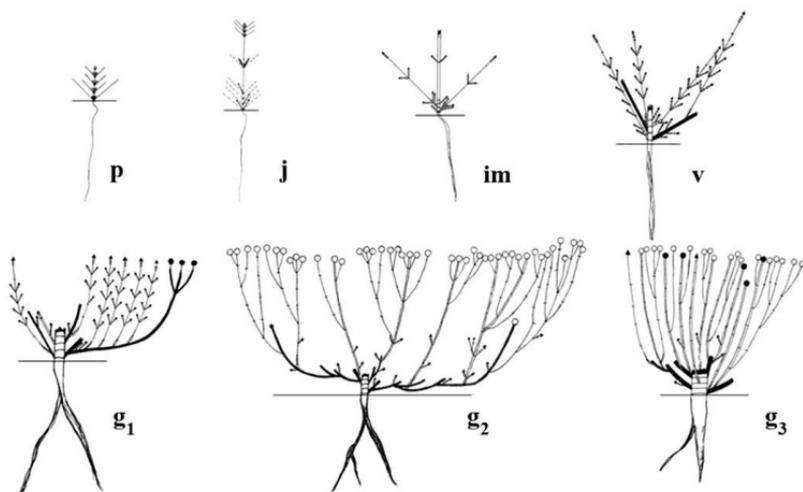


Рис. 18. Онтогенез шлемника тувинского (*Scutellaria tuvensis* Juz.)

Условные обозначения: \vee – зеленые листья; \circ – генеративный побег, — — — — — уровень почвы; \uparrow – прошлогодний генеративный побег; \cdots – отмершие листья; $|$ – однолетний участок побега; \uparrow – вегетативный побег; \blacksquare – скелетная ось

ИММАТУРНОЕ состояние наступает на 2 год жизни особи. Моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Особи достигают 5–7 см высоты. Побеги ветвления дициклические: в первый год формируется розеточная часть, на второй – верхнерозеточная. Часть побегов ветвления становится побегами формирования. Начинается формирование скелетных осей. Главный корень утолщается до 0,1–0,2 см.

В ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии скелетные оси состоят из базальных частей побегов II и III порядка, на них сохраняются спящие почки. Растение представлено 3–4 побегами, на верхушке развиваются 3–4 пары листьев длиной 1–1,2 см и шириной 0,6–0,9 см. Главный корень светло-коричневого цвета утолщается до 0,3 см, хорошо заметны продольные складки. Корень ветвится до боковых корней II порядка и достигает 10–12 см в длину.

В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии продолжается формирование составной скелетной оси (ССО). Побеги формирования развиваются из спящих почек, образуется 2–5 симподиально нарастающих разновозрастных скелетных осей. Число генеративных побегов (8–10) превышает число вегетативных (5–7). Листья (6–8) длиной 1,2–1,5 см, шириной 0,8–1,1 см. Главный и боковые корни утолщаются.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ особи число скелетных осей увеличивается до 5–7, каждая из них состоит из 4–6 составных частей. Генеративные побеги ветвятся, параклади повторяют структуру побега. Соцветие – кистевидный тирс, состоящий из супротивно расположенных сближенных монохазиев. Главный корень толщиной 0,5–1 см, боковые 0,3–0,4 см, ветвятся до III–IV порядков.

Особь в СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии представлена плотным кустом. Наблюдается отмирание скелетных осей. Ветвление происходит за счет спящих почек. Общее число живых побегов уменьшается до 10–15. Главный и боковые корни с сильно выраженными продольными складками и следами от отмерших мелких боковых корней.

В изученной ценопопуляции субсенильные и сенильные особи не были обнаружены, что связано с быстрым отмиранием особей.

Таким образом, онтогенез *S. tuvensis* простой, неполный, по классификации Л. А. Жуковой (1995) проходит по А-типу, А₂-подтипу. Нарастание особей происходит симподиально, кусты образованы многолетними скелетными осями. Побеги формирования дициклические, развиваются из спящих почек, прирост первого года розеточный, прирост второго года верхнерозеточный. Ветвление происходит за счет дициклических побегов ветвления. Главный корень сохраняется в течение всей жизни.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 12-04-100104-а.

ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

ОДНОЛЕТНИКИ И ДВУЛЕТНИКИ

12. Онтогенез колокольчика сибирского (*Campanula sibirica* L.)

Колокольчик сибирский (*Campanula sibirica* L.) – двулетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (жизненная форма определялась с учетом системы А. Б. Безделева и Т. А. Безделевой (2006)) семейства колокольчиковые (*Campanulaceae* Juss.). Произрастает в Европе, Западной Сибири, Средней Азии. Включен в Красную книгу Удмуртской Республики под статусом «3» (Красная книга..., 2001; Аллаярова, Миронова, 2011). В Республике Башкортостан встречается почти во всех районах, обычен в степях, среди кустарников, на степных склонах, сухих лугах. Применяется для озеленения населенных пунктов в миксбордерах.

Растение с веретеновидным твердым корнем, стебель ребристый, ветвистый, высотой $55,6 \pm 2,9$ см. Все растение покрыто жесткими волосками. Прикорневые листья черешковые, продолговато-лопатчатые, стеблевые – ланцетные. Цветки многочисленные, довольно мелкие ($2,1 \pm 0,1$ см), собраны в кистевидную метелку. Венчик узкоколокольчатый; по окраске фиолетовый с разными оттенками. Плод – поникающая серовато-бурая коробочка, округлая (высота $0,54 \pm 0,03$ см, ширина $0,46 \pm 0,02$), 5-гранная, вскрывающаяся у основания.

Период от завязывания плодов до их полного созревания составил 26–30 суток. Начало плодоношения приходится на конец июля – середину августа. Полное созревание семян отмечается в конце августа – начале сентября. Вегетация репродуктивных побегов заканчивается в период диссеминации.

Онтогенез *C. sibirica* изучали при культивировании в условиях Башкирского Предуралья.

В онтогенезе *C. sibirica* наблюдали 3 периода: латентный подпериод эмбрионального периода, прегенеративный, генеративный и 7 онтогенетических состояний (рис. 19). В прегенеративном периоде отмечали проростки (р), ювенильное (j), имматурное (im) и виргинильное (v) состояния; в генеративном периоде – молодое (g_1), средневозрастное (g_2) и старое состояния (g_3).

СЕМЕНА – мелкие узкояйцевидные, слегка сплюснутые, голые, коричнево-красной окраски. Характерно наличие блеска, «крыльев» и «носика».

На основе микроскопического изучения ультраструктуры поверхности семян выявлено, что они имеют короткобороздчатую поверхность. Длина семянки $0,85 \pm 0,04$ мм, ширина – $0,26 \pm 0,01$ мм. Масса 1 000 шт. семян – $0,04 \pm 0,01$ г. Массовое созревание семян и диссеминация происходят в августе-сентябре. Всходы появляются весной следующего года. Растения *C. sibirica* дают самосев регулярно и массово. Прорастание надземное. Посеянные в лабораторных условиях семена проросли на 15–20-е сутки.

ПРОРОСТКИ – это особи, имеющие розеточные побеги с семядолями и первым настоящим листом. Корневая система состоит из главного корня и небольших боковых корней. Семядоли овальные, слегка суженные к верхушке, голые, с одной срединной жилкой; верхушка тупая или с едва заметной выемкой. Размеры семядолей: длина листовой пластинки – $0,29 \pm 0,01$ см, ширина – $0,19 \pm 0,01$ см (табл. 5). Гипокотиль длиной $0,19 \pm 0,01$ см. Эпикотиль сильно укорочен. Первый настоящий лист развертывается непосредственно над семядолями на 9–12-е сутки после прорастания. Длина пластинки первого листа – $0,61 \pm 0,01$ см, ширина – $0,47 \pm 0,01$ см. Длина черешка первого листа – $0,29 \pm 0,01$ см. Главный корень в период массового перехода большинства растений в данное стояние имеет длину $1,40 \pm 0,07$ см. Продолжительность данного онтогенетического состояния 35 ± 2 суток.

Таблица 5

Биометрические показатели *C. sibirica* в прегенеративном периоде

Части растений	Признаки	Возрастное состояние			
		Проросток	Ювенильное	Имматурное	Виргинильное
Семядоли	длина, см	$0,29 \pm 0,01$	–	–	–
	ширина, см	$0,19 \pm 0,01$	–		
	черешок, см	$0,01 \pm 0,00$	–		
Гипокотиль	длина, см	$0,19 \pm 0,01$	$0,28 \pm 0,01$	–	–
Листья	число, шт.	1	2–4	5–8	9 и более
	длина, см	$0,61 \pm 0,01$	$1,20 \pm 0,06$	$3,0 \pm 0,4$	$6,1 \pm 0,3$
	ширина, см	$0,47 \pm 0,01$	$0,60 \pm 0,03$	$1,9 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,1$
Черешок	длина, см	$0,29 \pm 0,01$	$0,80 \pm 0,03$	$2,0 \pm 0,1$	–
Корень	длина, см	$1,40 \pm 0,07$	$9,20 \pm 0,46$	$20,6 \pm 1,1$	$24,9 \pm 1,4$

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения – однобеговые, розеточные, стержнекорневые. Особи в этом состоянии формируют 2–4 листа ювенильного типа. Второй и третий листья значительно крупнее (длина $1,20 \pm 0,06$ см; ширина $0,60 \pm 0,03$ см), форма такая же, как у первого листа. Листорасположение очередное. Длина черешка $0,80 \pm 0,03$ см. В пазухах семядолей и листьев закладываются почки. Гипокотиль утолщается и увеличивается в длину. Главный корень достигает $9,20 \pm 0,46$ см в длину и ветвится до III порядка. Ювенильное состояние особей продолжается 39 ± 2 суток.

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются отмиранием семядолей и первого настоящего листа и появлением 5–8 листовых пластинок «переходного» типа длиной $3,0 \pm 0,4$ см, шириной $1,9 \pm 0,1$ см. Черешок достигает $2,0 \pm 0,1$ см в длину. Гипокотиль втягивается в землю. Главный корень утолщается и ветвится до IV порядка, возникают придаточные корни на гипокотиле. Продолжительность имматурного состояния – 128 ± 6 суток (4 мес.).

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения характеризуются началом развития главного побега (стеблевание). Листья увеличиваются по своим размерам: длина листовой пластинки $6,1 \pm 0,3$ см, ширина – $1,3 \pm 0,1$ см. По форме они практически не отличаются от листьев генеративных особей. Базальная часть главной оси втягивается в землю. Корневая система остается стержневой. Продолжительность виргинильного состояния – 224 ± 8 суток. В виргинильном состоянии колокольчик сибирский вступает в период вынужденного зимнего покоя.

Продолжительность прегенеративного периода составляет 426 ± 15 суток.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. На второй год вегетации весеннее отрастание колокольчика сибирского начинается во второй декаде апреля, когда среднесуточная температура воздуха достигает $3–5$ °С. Розеточный побег сменяется полурозеточным ортотропным слабоветвящимся генеративным побегом. Бутонизация наблюдается в первой декаде июня и продолжается 10–14 суток. Начало цветения отмечается в третьей декаде того же месяца. Морфометрические показатели генеративных органов колокольчика приведены в таблице 6. Продолжительность данного состояния составляет 53 ± 2 суток.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются тем, что из почек обогащения по всей длине генеративных побегов интенсивно развиваются многочисленные параклади (боковые ответвления или боковые оси) (Аллаярова, Миронова, 2011). Значительно увеличивается длина побега с соцветием по сравнению с предыдущим состоянием (в среднем на 8,8 см); в 2,5–4,5 раза увеличивается количе-

ство цветков на особь (до $83,2 \pm 4,2$ шт.), начинается формирование плодов. Наблюдается также усложнение соцветий: от кисти к раскидистой метелке. Продолжительность средневозрастного генеративного состояния составляет 14 ± 1 суток.

В СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние растения переходят в первой декаде августа. В этом возрастном состоянии начинаются некротические процессы в главном корне, постепенно в прикорневой розетке накапливаются отмершие засохшие листья, созревают плоды. Высота генеративных побегов и соцветий достигает максимальных значений (55,6 и 39,8 см соответственно). Количество цветков на особь уменьшается до $52,6 \pm 2,6$ шт. Общий период цветения растений варьирует от 42 до 54 суток. Продолжительность данного возрастного состояния составляет 36 ± 2 суток. Вегетация заканчивается в третьей декаде сентября. После плодоношения растение отмирает.

Таблица 6

Морфометрические показатели генеративных органов колокольчика сибирского в разных онтогенетических состояниях

Вид	Состояние	Высота, см		Количество на особь, шт.	
		генеративного побега	соцветия	генеративных побегов	цветков
<i>C. sibirica</i>	г ₁	$38,6 \pm 1,9$	$17,3 \pm 0,8$	$1,0 \pm 0,0$	$18,1 \pm 0,9$
	г ₂	$46,1 \pm 2,3$	$21,6 \pm 1,2$	$1,0 \pm 0,0$	$83,2 \pm 4,2$
	г ₃	$55,6 \pm 2,9$	$39,8 \pm 1,9$	$1,0 \pm 0,0$	$52,6 \pm 2,6$

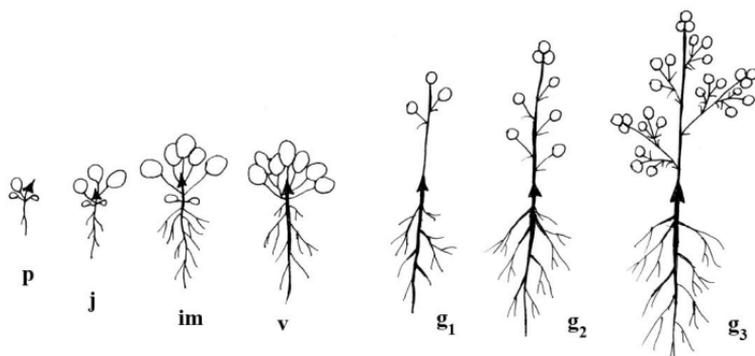


Рис. 19. Онтогенез колокольчика сибирского (*Campanula sibirica* L.)

Таким образом, онтогенез *C. sibirica* длится два вегетационных сезона и проходит по А-типу (Жукова, 1995). Постгенеративный период у данного вида не выражен.

13. Онтогенез торилиса японского (*Torilis japonica* (Houtt.) DC.)

Torilis japonica (Houtt.) DC. (сем. *Apiaceae*) является типичным представителем малолетних монокарпических растений с пластичным временным переходом к репродукции. С учетом классификации И. Г. Серебрякова (1962, 1964) его можно охарактеризовать как стержнекорневой длительно вегетирующий яровой или озимый однолетник или двулетник с удлинёнными или полурозеточными прямостоячими побегами.

Главный корень тонкий (2–4 мм в диаметре) веретеновидный, разветвленный до III порядка. Цветоносный побег высотой 30(11)–130 см, полурозеточный или удлинённый, почти от основания ветвящийся до IV–V порядков. Стебель тонкорёбрыстый, опушенный короткими, направленными вниз волосками, диаметром 0,3–0,7 см. До терминального двойного зонтика развивается 6–7 стеблевых листьев. Нижние – дважды или трижды перистосложные, в очертании продолговато-яйцевидные или треугольные, длиной 7,5–8 см, шириной 4,5–5 см. Листочки первого порядка яйцевидные, второго – продолговато-ланцетные перисто-раздельные, конечные элементы ланцетовидные, на верхушке оттянутые. Жилкование перисто-сетчатое. Черешок длиной до 1,4 см, желобчатый. Влагалище длиной 1,3–1,5 см, узкое, с белопленчатым краем. Все части листа (листовая пластинка преимущественно по жилкам) покрыты жесткими белыми прижатыми волосками. Самые верхние листья менее расчлененные, нередко тройчато-сложные, без черешков.

Соцветие – метелка из двойных зонтиков. Терминальный двойной зонтик около 2–5 см в диаметре, состоит из 5–12 неравных по длине, покрытых щетинистыми волосками лучей. Обертка и оберточка – из 4–10 линейных щетинисто-волосистых листочков. Простые открытые зонтики включают до 14 цветков, из них краевые – крупные, слабо зигоморфные. Цветки обоеполые или мужские. Чашелистики треугольно-ланцетные, длиной около 1 мм, опушенные. Лепестки белые или розоватые, с загнутой внутрь верхушкой, длиной 2 мм, на абаксиальной стороне опушенные. Пыльники розово-фиолетовые. Подстолбия коротко конические, стилодии расходящиеся или отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Плоды в очертании яйцевидные или эллиптические, длиной 2–4 мм, густо покрыты щетинками и шипами, карпофор наполовину двураздельный. Мерикарпии с первичными и вторичными слабо выступающими ребрами, покрытыми разной длины щетинками.

На территории России *T. japonica* встречается в европейской ее части, в Предкавказье и на Дальнем Востоке. Общее распространение:

Средняя и Атлантическая Европа, Средиземноморье, Кавказ, Малая Азия, Иран; в Северной Америке, Японии и Китае – как заносное (Шишкин, 1950; Флора Вост. Европы, 2004).

Вид произрастает в разреженных широколиственных, хвойно-широколиственных, сосновых и пихтовых лесах, осинниках, березняках, ольшаниках, среди кустарников, на лесных полянах и опушках, у дорог, в населенных пунктах (Зонтичные Средней России, 1997; Пименов, Остроумова, 2012).

Наблюдения за индивидуальным развитием растений и сбор материала проводили в г. Пущино Московской области в смешанном лесу на окраине города (Петрова, 2008), а также близ учебно-научного центра ВГУ «Веневетиново» (Воронежская область).

Периодизация онтогенеза торилиса японского проведена в соответствии с классическими работами Т. А. Работнова (1950) и А. А. Уранова (1974), а также с учетом современных данных (Онтогенетический атлас растений, 2007; 2011). Онтогенез представлен на рисунке 20.

СЕМЕНА небольших размеров (2,5–3,5 мм). Вес 1 000 семян составляет 1,5–2 г. (Рысина, 1973). Зародыш длиной около 0,30–0,42 мм, состоит из двух семядолей, приблизительно равной им по длине осевой части (гипокотиль, зародышевый корень) и верхушечной почечки, представленной группой меристематических клеток.

ПРОРОСТКИ. Прорастание начинается или осенью (почти сразу после опадения с материнского растения), или в конце весны и часто растягивается до середины июля. По данным Г. П. Рысиной (1973), в Подмосковье массовое прорастание семян наблюдается во второй половине апреля. Согласно исследованиям американских ученых (Baskin J. & Baskin C., 1975), при прорастании *T. japonica* в поле (штат Кентукки) и в лабораторных условиях установлено, что отрицательные зимние температуры обычно вызывают состояние покоя семян торилиса японского, которое снимается лишь весенне-летним режимом температур и увлажнения. В связи с этим наиболее активное образование всходов происходит либо осенью в год плодоношения, либо начиная с августа следующего вегетационного сезона, что ведет к развитию растений по озимому типу.

Семядоли с продолговато-ланцетной, длиной 10–18 мм и шириной 1–2 мм, гладкой, на верхушке с белым острием пластинкой, плавно переходящей в приблизительно равный ей по длине черешок. Жилкование перистое, боковые жилки слабо выражены. Гипокотиль длиной 10–17 мм, часто имеет фиолетовую окраску. Главный корень короткий, с непротяженной зоной корневых волосков, заглубляется в почву до 12 мм.

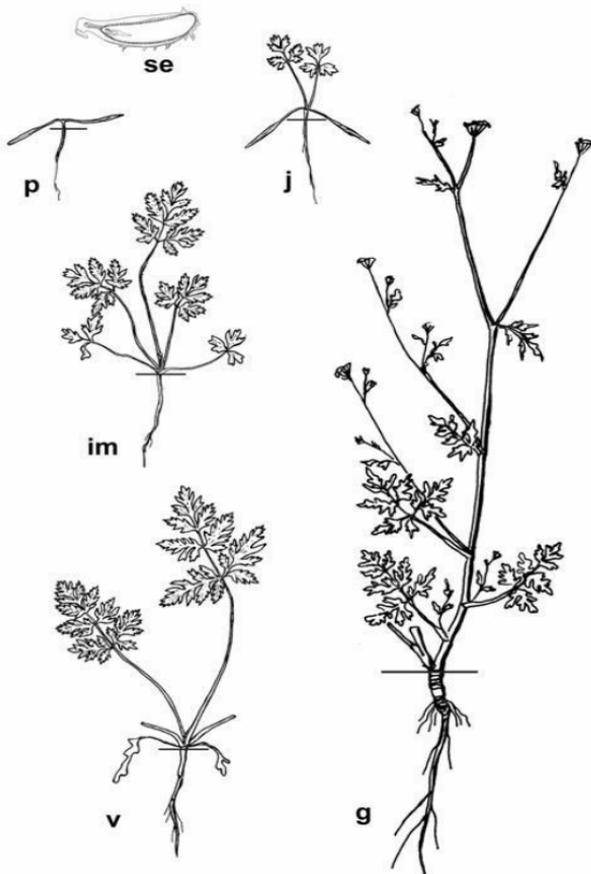


Рис. 20. Онтогенез торилиса японского (*Torilis japonica* (Houtt.) DC.)

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег. Пластинка первого листа трехраздельная, в очертании широко-яйцевидная, длиной 7–14 мм, шириной 12–20 мм, опушена немногочисленными белыми жесткими шиловидными волосками, поверхность которых покрыта округлыми протуберанцами. Центральный сегмент трехраздельный, боковые неравно двух-трехраздельные или лопастные. Черешок желобчатый, длиной 18–31 мм. Влагалище узкое. Второй лист длинночерешковый, тройчатосложный. Боковые листочки перистораздельные или рассеченные, в очертании яйцевидные; сегменты их по краю надрезанные. Центральный листочек трехраздельный, ромбовидный, с трехраздельными сегментами. Третий лист дваждыперистосложный, с двумя парами листоч-

ков первого порядка. Последующие листья напоминают структуру третьего, однако увеличивается количество пар листочков I и II порядков. Жилкование перисто-краебежное. Все части листьев опушены редкими белыми шиловидными волосками. Главный корень ювенильного растения тонкий, длиной 7–8 см, слабо ветвящийся (не выше II порядка).

ИММАТУРНЫЕ растения сохраняют розеточный тип побега, на котором наряду с 2–3 засыхающими ювенильными листьями имеется до 3–4 дваждыперистосложных листов с 3 парами боковых листочков. Семядоли отмирают. Главный корень удлиняется, однако интенсивность ветвления при этом не увеличивается.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения. У одних особей, обычно развивающихся по двулетнему циклу, побег сохраняет розеточность на протяжении всего прегенеративного периода. Такие растения уходят под снег с несколькими розеточными листьями, имеющими пазушные почки, и верхушечной почкой, прикрытой влагалищами редуцированных листьев. У других особей, онтогенез которых идет по типу яровых однолетников, побег становится полурозеточным за счет образования новых метамеров с удлиненными междоузлиями. Вскоре они переходят к репродукции. Особи с обоими типами развития встречаются в одной популяции, что, вероятно, уменьшает внутри- и межвидовую конкуренцию.

Гипокотиль виргинильных растений слегка разрастается и по всей длине опробковевает, из-за чего цвет его становится коричневым. Главный корень начинает интенсивно ветвиться, при основании утолщается; у озимых и двулетних форм в результате контрактильной деятельности он приобретает слабую поперечную морщинистость.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Отметим, что четких критериев для выделения генеративного периода торилиса японского выявить не удалось.

Яровые однолетники переходят к цветению в год прорастания, цветение начинается в июле – начале августа, плодоношение растягивается до конца сентября. Озимые и двулетние формы зацветают во втором вегетационном сезоне, в июне – начале июля, а плодоносят – в августе. Таким образом, *T. japonica* присущ неустойчивый средне-позднелетний ритм цветения. В гербарии нами был обнаружен интересный экземпляр цветущей особи, собранный в Касимовском районе Рязанской области 1 августа на опушке смешанного леса: растение в высоту достигало всего 11 см и до соцветия имело только 5 листьев ювенильного типа.

Для яровых форм характерен полурозеточный прямостоячий мезатонно ветвящийся моноциклический побег. Как правило, в пазухах нескольких нижних междоузлий формируются слабо развитые паракла-

дии. Ближе к терминальному зонтику параклади разветвленные, достигают большой репродуктивной мощи.

В побеговой системе озимых форм, наряду с весенним ростом главного монокарпического побега, начавшего развитие с осени, отмечается базитонное ветвление, при котором из пазушных почек розеточных листьев формируются 1–2 удлинённых генеративных моноциклических побега II порядка.

Подземная сфера у однолетних генеративных особей представлена слабо разветвленным главным корнем, у двулетних – укороченным ортотропным морщинистым прошлогодним приростом побега (резидом), на котором образуются тонкие придаточные корни, и системой главного корня, более разветвленной и мощной по сравнению с таковой у однолетних. В. Н. Голубев (1962), наблюдая за развитием корневой системы у растений данного вида в разнотравно-злаковой ассоциации, отмечает, что у особей, произрастающих в более сухих условиях, главный корень развит слабо и по своим размерам чаще не отличается от придаточных.

Постгенеративный период у одно- двулетних растений, как правило, не выделяют. Растения после плодоношения начинают засыхать и к началу зимы отмирают.

Онтогенез торилиса японского у яровых форм занимает 1 вегетационный сезон, при этом продолжительности прегенеративного и генеративного периодов приблизительно одинаковы. У озимых форм онтогенез растянут на 1,5, у двулетних – на 2 сезона, генеративный период у них значительно короче прегенеративного.

В надземных органах содержатся флавоноиды, сапонины. Плоды богаты эфирными и жирными маслами. В корнях обнаружены полиацетиленовые соединения. В китайской, корейской и японской медицине плоды торилиса японского используются как вяжущее, противовоспалительное и тонизирующее средство. Экстракт проявляет противоопухолевую активность (Растит. ресурсы СССР, 1988).

14. Онтогенез скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.)

Скерда кровельная (*Crepis tectorum* L.) – представитель семейства астровые (*Asteraceae*), однолетнее стержнекорневое травянистое растение, терофит (Серебряков, 1962; Raunkiaer, 1934).

Корневая система стержневая, хорошо развит вертикальный, силеноветвистый, главный корень (Фисюнов, 1984; Иллюстрированный..., 2004). Стебли одиночные, прямостоячие, утолщенные или тонкие, полые, ребристо-бороздчатые или продольно-полосатые, ветвистые, иногда внизу фиолетовые, опушенные, высотой 12–90 см (Фисюнов, 1984; Лияскин, 1993; Иллюстрированный..., 2004).

Листья очередные, продолговатые, опушенные, нижние выемчато-зубчатые или перистонадрезанные, черешковые, верхние цельнокрайние либо слегка зубчатые, сидячие, стреловидные. Первый лист длиной 10–20 мм, шириной 5–8 мм, эллиптический, последующие более крупные, продолговато-эллиптические, по краю с зубчиками, покрыты волосками. Всходы имеют горький вкус, при надломе выделяют млечный сок (Фисюнов, 1984).

Соцветия-корзинки длиной 7–10 мм, опушенные простыми и железистыми волосками, ветви столбика темно-зеленые, язычки шириной до 2,5 мм, трубка венчика короткоопушенная (Лияскин, 1993).

Цветки язычковые, желтые, в корзинках, собраны в щитковидное или метельчато-щитковидное соцветие (Фисюнов, 1984), на тонких цветоносах, которые под корзинками слегка утолщены. Обертка узкоколокольчатая, 7–10 мм длиной и 3–6 мм шириной, бледно-зеленая или зеленая; наружные листочки ее линейные, острые, отстоящие, в 2–3 раза короче внутренних, без перепончатой каймы, снаружи прижато и тонко серовато-паутиновые, покрытые короткими железистыми волосками, иногда с примесью щетинистых, бледноватых или реже черноватых волосков. Цветет в июне – сентябре (Иллюстрированный..., 2004).

ПЛОД – цилиндрическая, слегка изогнутая продольноребристая темно-коричневая или желтовато-бурая семянка, длиной 3–4 мм, шириной и толщиной 0,5 мм (Фисюнов, 1984).

Семянка веретеновидная, с 10 ребрышками, красно-коричневая, с белым хохолком. Семяздоли длиной 6–10 мм, шириной 2–4 мм, продолговато-эллиптические (Иллюстрированный..., 2004), 3,5–5,0 мм (Лияскин, 1993). Одно растение может давать до 16000 семян, засоряющих, главным образом, почву (Мальцев, 1936).

Скерда кровельная растет на пустырях, полях, суходольных лугах, в светлых лесах, на опушках, обочинах дорог, разнообразных сорных

местах (Губанов, 2004). По А. И. Мальцеву (1936), скерда кровельная повсеместно распространена среди посевов. Растение предпочитает плодородные легкие увлажненные почвы. Сильно засоряет посевы озимой ржи и яровых зерновых культур, часто в значительном количестве развивается в садах и огородах (Шептухов, 2009).

Используется в народной медицине при неврозах и как ранозаживляющее средство, а также при заболеваниях печени, туберкулезе легких и костного мозга, отеках ног (Иллюстрированный..., 2004).

На основе морфологических признаков у скерды кровельной выделены латентный, прегенеративный и генеративный периоды и пять онтогенетических состояний. Постгенеративный период отсутствует.

Онтогенез скерды кровельной представлен на рисунке 21.

СЕМЯНКА – цилиндрическая, слабоизогнутая, с 10 ребрышками, на верхушке удлинненно-утонченная. Поверхность поперечноморщинистая, в верхней части покрытая шипиками. Окраска семян темнокоричневая, почти черная. Длина 3–4 мм, ширина и толщина 0,5 мм. Масса 1000 семян составляет 0,5 г (Доброхотов, 1961).

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения высотой до 1,5 см, с двумя семядольными листьями обратнойцевидной формы, длиной 5–7 мм, шириной 2–3 мм. Стебель укороченный. Корневая система стержневая, главный корень тонкий, длиной до 2 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи высотой до 2–3 см. На розеточном побеге расположены 2–3 простых ассимилирующих листа обратнойцевидной формы, длиной до 1 см, шириной до 7 мм, с выемчатым краем. Семядольные листья длиной 5–7 мм и шириной 2–3 мм сохраняются. Корневая система стержневая, главный корень длиной до 3 см, от него отходят боковые корни.

У **ИММАТУРНЫХ** особей на розеточном побеге длиной до 4 см располагается от 4 до 6 ассимилирующих простых листьев, обратнойцевидной формы с выемчатым краем, длиной до 2 см, шириной до 9 мм. Семядольные листья сохраняются. Корневая система стержневая. Главный корень достигает длины до 4–4,5 см. Увеличивается число боковых корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют полурозеточный побег, высотой до 7 см. Нижние листья ланцетные, черешковые, с выемчато-зубчатым краем, длиной до 3 см, шириной до 1,5 см. Верхние листья удлинненные ланцетные либо продолговатые, цельнокрайние или слегка выемчатые, в числе 2–3 штук. Корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем длиной 5–5,5 см, от которого отходят боковые корни разных порядков.



Рис. 21. Онтогенез скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.)

Растения в МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии достигают длины 12–60 см. Листорасположение очередное. Листья продолговатые, опушенные. Нижние листья на удлинённом побеге ланцетные и продолговатые с выемчато-зубчатым краем, суженным в очень короткий черешок. Средние стеблевые листья сидячие, продолговатые со стреловидным основанием, выемчато-зубчатые, перистонадрезанные или струговидно-перистонадрезанные. Верхние стеблевые листья линейные по краю отдельно-зубчатые или цельнокрайние, шероховатые, со стреловидным основанием. Корзинки многоцветковые, на тонких слегка изогнутых под корзинкой утолщенных цветоносах, собранных в щитковидное соцветие. Цветки желтые, язычковые. Соцветия могут находиться в разных фенологических фазах: в виде бутонов, развернувшихся и отцветающих с образующимися плодами. Тип корневой системы не меняется.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения с 2–15 удлинёнными побегами, длиной до 50–75 см. Форма и длина листовой пластинки не отличается от таковых у особей молодого генеративного состояния. Происходит постепенное отмирание нижних листьев. Для растений этого онтогенетического состояния характерно обильное цветение и плодоношение. Соцветия так же, как и у растений молодого генеративного состояния, находятся в разных фенологических фазах.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ не обнаружены.

При изучении онтогенеза скерды кровельной была использована периодизация онтогенеза цветковых растений, предложенная Т. А. Работновым (1950) и А. А. Урановым (1975). По классификации Л. А. Жуковой (1995) онтогенез *C. tectorum* относится к А-типу, А1-подтипу, т. е. весь онтогенез протекает в течение одного года, отсутствует постгенеративный период.

15. Онтогенез циннии изящной (*Zinnia elegans* Jacq.)

Цинния изящная (*Zinnia elegans* Jacq.) относится к семейству астровые (*Asteraceae*).

Z. elegans – однолетнее, однодомное, стержнекорневое травянистое растение, мезофит, монокарпик (Ботаника с основами..., 2006). Родина циннии – Центральная Америка, где дико произрастает от Мексики до Панамы. На родине это растение вырастает до 1 м в высоту, имеет простые белые, розовые и оранжевые соцветия.

Стебель прямой, высотой 30–120 см, большей частью не ветвистый, в сечении округлой формы, снаружи зеленой или пурпурно-зеленоватой окраски, густо опушен крупными, жесткими, простыми бесцветными волосками. Побеги второго порядка значительно перерастают главный, так что он в дальнейшем после цветения становится почти незаметным. Все побеги оканчиваются соцветием – корзинкой (Агафонов, 2003).

Листья супротивные, сидячие, стеблеобъемлющие, удлинненно-яйцевидные, цельнокрайние, с 3–5 почти параллельными жилками, на верхушке короткозаостренные или тупые, длиной 5–7 см и шириной 3–4,5 см. Листовая поверхность шершавая от густо покрывающих ее жестких волосков. Волоски простые, двух видов: первые – мелкие, густо покрывающие пластинку листа, вторые – более крупные, редкие, саблевидно изогнутые, твердые, прижатые к поверхности листа. Верхние листья более мелкие и длинные заостренные (Ващенко, 1984).

Соцветия – корзинки, 5–16 см в диаметре, простые, одиночные, брактеозные, моноподиальные (ботрические), полумахровые или махровые (Аксенов, 2001). Цветки в соцветии трубчатые и язычковые. Немахровые соцветия имеют один ряд язычковых цветков, полумахровые – от двух до пяти рядов язычковых цветков, махровые – большее количество рядов. Махровость соцветий у циннии ложная, она не связана с превращением генеративных органов в лепестки, а зависит только от количества язычковых цветков в соцветии. Кроме того, не всегда соцветия одного растения имеют одинаковое число рядов язычковых цветков. При длительной засухе махровость падает (Колесникова, 2003).

Обертка из видоизмененных верхушечных листьев чашевидная, черепитчатая. Листья обертки, расположенные в несколько рядов, травянистые, продолговато-овальной формы длиной от 0,6 до 1,3 см, тупые с темной каймой в верхней части.

Генеративный побег под корзинкой утолщенный. Ложе корзинки тупоконическое, особенно заметно выступающее в конце цветения, с килеватыми ладьевидными чешуями.

Цинния зацветает через 55–65 дней (июнь-август) после посева и продолжает цвести до глубокой осени (до первых заморозков). У отдельных соцветий продолжительность жизни 34–35 дней (Стороженко, 1978).

Цинния изящная размножается семенами. Прорастание семян надземное. Плод – семянка, довольно крупная, ланцетовидная (Агафонов, 2003). Семянки созревают приблизительно через два месяца после начала цветения; они крупные, сильно сплюснутые (Тавлинова, 2001).. Форма их очень разнообразная – от узкоклиновидной до широкояйцевидной. Семянки трубчатых цветков преимущественно плоские, имеют, как правило, ровную поверхность и, по сравнению с другими сеянками в соцветии, более светлые. Поверхность семянки шероховатая, покрыта бугорками, на ее нижней стороне имеется килевидное ребрышко. Окраска – темно-серая, коричневая или бурая. Семянки сохраняют всхожесть 2–4 года. В культуре Европы с 1796 года. В 1 г содержится 100–170 семян (Соколова, 2006).

Цинния – свето- и теплолюбивое, быстрорастущее растение, не выносящее даже легких заморозков; предпочитает суглинистые и супесчаные, богатые гумусом почвы. Следует отметить, что цинния засухоустойчива. Она легче переносит некоторый недостаток влаги, чем избыток. При пересушивании земляного кома у рассады, листья быстро восстанавливают тургор при поливе (Агафонов, 2003).

Циннии используют для цветочного оформления клумб, альпийских горок, балконов, ящиков, срезки (Справочник цветовода, 1997). Наиболее распространенными видами для озеленения являются: цинния изящная *Z. elegans* Jacq. и цинния узколистная *Z. angustifolia* Н. В. К. (Аксенов, 2001).

Материал для описания онтогенеза был собран в посадках пригородной зоны п. Руэм Медведевского района.

У *Z. elegans* было выделено 3 периода и 6 онтогенетических состояний (Уранов, 1975; Онтогенетический атлас..., 2007).

СЕМЯНКИ средних размеров 8–9 мм. Относительно своей оси прямые, уплощенные, продолговато-яйцевидной формы с заостренным концом. Поверхность семянок голая, шероховатая, продольно-бороздчатая, коричневой, серо-коричневой и серовато-кремовой окраски.

ПРОРОСТКИ – зеленые или розовые однопобеговые растения высотой 55–60 мм и толщиной 1,5–2 мм (Пидотти, 1967). Формируют моноподиально нарастающий побег с двумя обратнойцевидными, на вер-

хушке закругленными, слегка притупленными, сужеными книзу семядольными листьями (длиной до 13 мм; шириной 9–10 мм); сверху темно-зеленые, снизу сизоватые. Корневая система стержневая, главный корень тонкий (10–15 мм). Боковые и придаточные корни встречаются редко.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи представлены однобогевыми, моноподиально нарастающими растениями, которые имеют неразветвленные, удлинённые, ортотропные побеги с супротивным листорасположением. В этом онтогенетическом состоянии высота побега составляет 70–85 мм. Первое междоузлие длиной 4–7 мм, густоволосистое. Листья первой пары длиной 25–35 мм, шириной 12–15 мм, овальные, на верхушке закругленные, с неясно выраженной выемкой у средней жилки (иногда этот признак отсутствует), по краям и жилкам с нижней стороны или по всей поверхности листа коротко опушенные, сидячие (Пидотти, 1967). Корневая система стержневая, главный корень хорошо выражен (длиной до 35 мм), имеются 6–10 боковых корней.

ИММАТУРНЫЕ однобогевые моноподиально нарастающие растения высотой 10–23 см. На побеге располагается 3–5 пар ассимилирующих листьев, продолговатой формы длиной 20–24 мм, шириной 6–10 мм. Листорасположение супротивное. Листья крупнее, чем у ювенильных особей, начинают отмирать семядольные листья. Корневая система стержневая с хорошо развитым главным корнем (длиной 35–40 мм), от которого отходят 4–5 боковых корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены также одним моноподиально нарастающим ортотропным побегом высотой 24–26 см. Стебель и листья опушены. Увеличивается количество и размеры листьев. На вегетативном побеге находится 5–9 пар листьев взрослого типа. Листья продолговатой и яйцевидной формы с заостренной верхушкой, сидячие, цельные (длина листовой пластинки 40–80 мм, ширина 15–26 мм), расположены на стебле супротивно. Корневая система стержнекорневая, представлена главным корнем (длина 11–14 см) от которого отходят боковые корни II–III порядков, длиной до 65 мм.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют один генеративный побег, заканчивающийся бутоном или раскрывающимся соцветием, есть боковые побеги II порядка. Соцветие простое – брактеозная корзинка, одиночное, относительно крупное, верхушечное, на длинных цветоносах или сидячее. Обертка корзинок многорядная, черепитчатая. Краевые цветки язычковые, разнообразно окрашены: желтые, красные, белые, розовые, пурпурные сиреневые. Они расположены плотно, с закругленным или выемчатым отгибом. Внутренние – мелкие, трубча-

тые. Высота растения – 28–32 см. Листья крупные, яйцевидной формы (длиной 80–95 мм, шириной 29–37 мм) в количестве 11–12 пар. Для данного онтогенетического состояния характерна морфологическая поливариантность в листорасположении (супротивное или мутовчатое). Происходит отмирание нижних листьев. В корневой системе главный корень прекращает свой рост и от него отходит система боковых корней II–III порядков длиной до 16,5 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ особи представлены разветвленным ортотропным побегом с моноподиальным нарастанием, высотой 47–55 см (до 76 см). Появляются побеги III порядка. Для данного онтогенетического состояния характерны обильное цветение и плодоношение. Плод – семянка. Соцветие может находиться в разных фазах: в виде бутонов, развернувшихся, отцветающих, с образующимися плодами. Длина соцветия составляет 55–65 мм. Продолжается отмирание нижних листьев. В корневой системе происходит интенсивный рост боковых корней III–IV порядков, длиной 20–22 см. Появляются первые признаки отмирания боковых корней (рис. 22).



Рис. 22. Онтогенез циннии изящной (*Zinnia elegans* Jacq.)

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ не были обнаружены.

Фенологические наблюдения – это основа всех экологических прогнозов. Каждое растение проходит определенную фенофазу в свой оптимальный срок, который для отдельной особи всегда представляет собой компромисс между наследственными признаками и теми условиями, в которых оно произрастает (Федорова, 2003). Фенологические спектры отражают взаимосвязь между развитием растений и факторами среды, обуславливающие это развитие. Главной целью фенологических наблюдений является определение возможностей адаптации растений к новым экологическим условиям и выявление способов этого приспособления (Карписонова, 1972). Кроме того, фенологический ритм является видовым признаком, связанным с биологией данного вида, поэтому в определенной степени может варьировать: отклоняться от средних показателей, так как непосредственно зависит от погодных условий каждого сезона вегетации.

В ходе фенологических наблюдений нами были выявлены 4 основные фазы развития для циннии изящной: вегетативная, бутонизация, цветение, плодоношение. Наиболее информативным суммарным признаком влияния антропогенных факторов среды является длина вегетационного периода. Для оценки декоративных растений немаловажной характеристикой является и длительность цветения. Следовательно, при оценке этого вида растений необходимо особое внимание уделить прохождению именно этих двух фаз развития (вегетации и цветения). Важно также оценить значимость отдельных фаз и их взаимообусловленность.

При анализе особенностей прохождения фенофаз у растений циннии изящной (рис. 23), произрастающих в *пригородной зоне* (контроль), нами было отмечено, что для данного вида характерна наиболее продолжительная фаза бутонизации (17 суток), что, скорее всего, связано с биологической особенностью сорта. Фаза вегетации (32 суток) и цветения (38 суток) у *Z. elegans* были практически одинаковы по времени. Тем не менее, растения этого вида в условно чистом районе (пригородная зона) характеризовались самым коротким периодом образования семян (16 суток).

У растений циннии изящной, произрастающих в *селитебной зоне* (район с низким уровнем загрязнения), происходило незначительное уменьшение периода вегетации (на 3 суток) и заметное снижение продолжительности фазы цветения (до 10 суток). Тем не менее, в данном районе исследования у растений происходило увеличение генеративного периода: фаз бутонизации (до 20 суток) и образования семян (до 26 суток). Так, фаза образования семян увеличилась почти в 2 раза по сравнению с пригородной зоной.

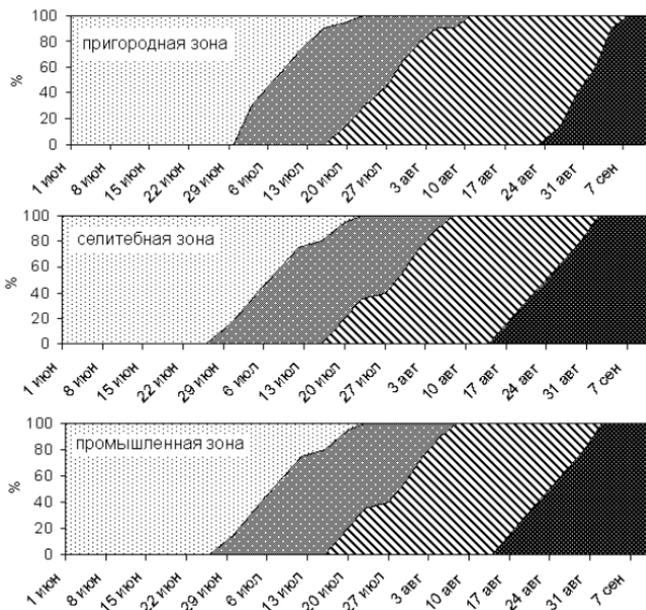


Рис. 23. Фенологические спектры у *Z. elegans*, произрастающей в районах с различной по степени антропогенной нагрузки

Анализируя феноспектры у растений циннии изящной, посаженных в промышленной зоне (район со средним уровнем загрязнения), было установлено, что, как и в селитебной зоне, для особей этого вида характерны кратковременные фазы вегетации (22 суток) и цветения (27 суток), что на 10–11 суток короче по сравнению с пригородной зоной. Следует отметить, что фаза образования семян в данном районе исследования была наиболее продолжительной и составила 38 дней, что почти в 2,5 раза больше, по сравнению с контролем, и в 1,5 раза дольше, чем у растений, выращенных в селитебной зоне.

Таким образом, анализируя особенности прохождения фенофаз у растений циннии изящной, выращенных в различных районах г. Йошкар-Олы, нами были выявлены следующие закономерности: по мере увеличения антропогенной нагрузки у данного вида происходило сокращение периода вегетации (32 суток→29 суток→22 суток) и фазы цветения (38 суток→28 суток→27 суток). Однако для данного вида была характерна достаточно продолжительная по времени фаза бутонизации (до 20 дней), а также в селитебной и промышленной зонах происходило увеличение фазы образования семян (от 10 до 22 суток).

Работа выполнена при поддержке НИР № 5.8479.2013.

16. Онтогенез череды облиственной (*Bidens frondosa* L.)

Черда облиственная – однолетнее травянистое растение семейства *Asteraceae* Dumort.

Побеги прямостоячие, ветвящиеся. Листорасположение супротивные, 3–5-раздельные. Боковые доли с черешками длиной 3–5 мм. Конечная доля листа длиннее, чем боковые, с черешком длиной 10–15 мм. Доли листа ланцетовидные или продолговато-ланцетовидные, крупнозубчатые. Желтые цветки собраны в корзинки. Зубцы коричневых или желтоватых семян с прямыми либо сильно отклоненными остями (Sherff, 1937; Scoggan, 1979). Корневая система мочковатая.

В норме *Bidens frondosa* имеет $2n = 48$ хромосом, однако отмечены отдельные экземпляры с $2n = 24, 36$ и 72 хромосомами (Löve, Löve, 1969; Scheerer, 1940; Crowe, Parker, 1981).

Всходы появляются в апреле-мае. Цветет и плодоносит в августе-сентябре (Виноградова и др., 2010).

B. frondosa содержит полиацетиленовые соединения, фенолкарбоновые кислоты и их производные (хлорогеновую кислоту), а также – флавоноиды (лютеолин), халконы (бутеин, кореопсин, оканин, мареин) и ауруны (маритимеин, сульфуретин, сульфареин), а также различные соединения кремния. Содержание простых полифенолов, фенолкарбоновых кислот и флавоноидов в ряду «листья-корзинки-стебли» снижается, а содержание дубильных веществ, напротив, возрастает. Более ценный для организма человека органический кремний в наибольшей мере (1,14 %) представлен в листьях, в меньшей степени (0,73 %) – в корзинках, минимальное его количество (0,50 %) отмечено в стеблях череды. Содержание минерального растворимого кремния, напротив, в этом ряду возрастает (листья – 0,15 %; соцветия – 0,20 %; стебли – 0,22 %) (Виноградова, Куклина, 2012).

В Северной Америке корни и листья *B. frondosa* используют при аритмии и кашле; припарки – при бронхите и ларингите. Плоды применяют при метроррагии. В экспериментальных условиях доказано, что растение оказывает спазмолитическое, потогонное и отхаркивающее воздействие. В России *B. frondosa* в списки лекарственных растений не входит. В народной медицине давно используют аборигенный вид *B. tripartita*, препараты из которой обладают потогонными, противовоспалительными, ранозаживляющими, мочегонными качествами. Настои из травы череды издавна практикуют при кожных раздражениях, особенно у детей. Полезны они и при болезнях печени, как общеукреп-

ляющее средство при рахите и при подагре (Виноградова, Куклина, 2012).

Bidens frondosa – североамериканский вид, произрастающий от Аляски до центральных штатов США от тихоокеанского до атлантического побережья. Интродуцирована в Европу в 1762 г., до начала XX в. встречалась единично и не дичала. После Первой мировой войны места ее заноса стали более многочисленными, а после Второй мировой войны началось взрывное расширение вторичного ареала. В европейскую часть России проникла из Литвы и Белоруссии в 1970-х гг. В настоящее время активно натурализуется и в Средней России практически вытеснила аборигенную *B. tripartita* (Виноградова и др., 2010).

Экологические условия, в которых обитает череда облиственная в естественном ареале, очень разнообразны. Чаще произрастает по берегам водоемов, иногда встречается в рудеральных местообитаниях или как сорняк в полях. Во вторичном ареале растет также по берегам рек и других водоемов, часто встречается около железнодорожных станций (Виноградова и др., 2010).

Материал для изучения был собран на территории Ярославской области в окрестностях г. Мышкин, а также на территории Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН в Москве. При подсчете средних значений использовалась выборка от 20 до 30 особей. Периодизация онтогенеза дана в соответствии с классической методикой (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976).

Онтогенез череды облиственной представлен на рис. 24.

СЕМЕНА яйцевидно-эллиптической формы, длиной от 5,0 до 6,9 ($6,2 \pm 0,1$) мм и шириной от 2,1 до 2,7 ($2,5 \pm 0,1$) мм. Их поверхность покрыта бородавочками и волосками. Степень опушения плодов определяли по числу волосков в поле зрения микроскопа размером 100×100 мкм, в среднем она составила 0,62 волоска. Волоски дуплексные двухклеточные, состоящие из длинной (от 158 до 405, в среднем – 247 ± 15 мкм,) и короткой (от 42 до 121, в среднем – 72 ± 5 мкм) клеток. Семянки всегда имеют только 2 ости, в отличие от некоторых других представителей рода *Bidens* (Галкина, Виноградова, 2012; Рябченко и др., 2013). Длина ости составляет от 1,7 до 3,2 ($2,6 \pm 0,1$) мм.

ПРОРОСТКИ появляются через 2 недели после посева семян. Семядоли серо-зеленые, без выемки на верхушке, линейные. Длина составляет от 15 до 24 ($20,9 \pm 1,6$) мм; ширина – от 2 до 3,5 ($2,9 \pm 0,2$) мм. Корневая система стержневая.

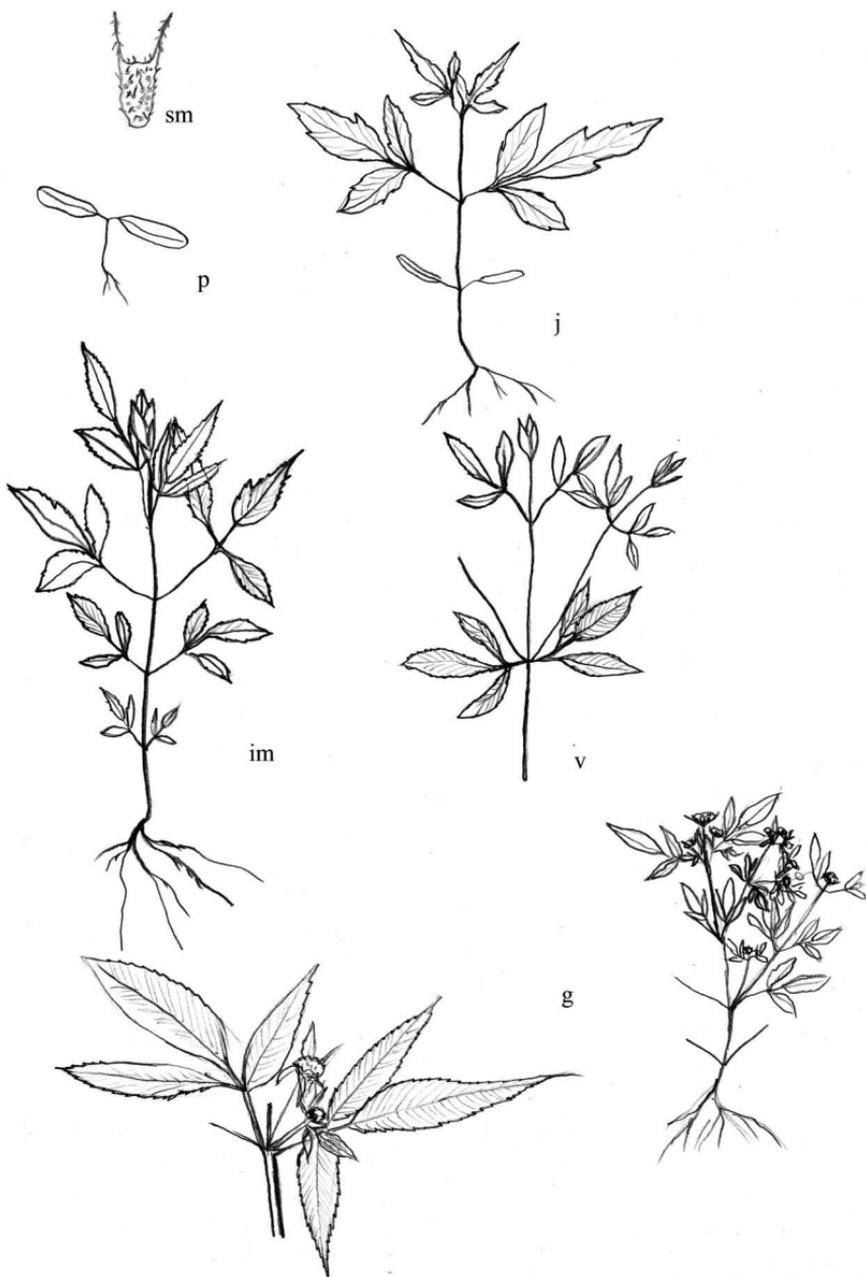


Рис. 24. Онтогенез череды облиственной (*Bidens frondosa* L.)

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения. Первая пара настоящих листьев появляется через две недели после прорастания семян. Лист состоит из трех цельных продолговато-яйцевидных долей практически равного размера: верхняя доля лишь немного крупнее остальных. Доли настолько выражены, что их главные жилки у основания практически не окружены листовой пластинкой и представляют собой подобие черешка, а лист выглядит не трехраздельным, а тройчато-сложным. Верхушка листа заостренная (угол $48 \pm 4^\circ$). Ювенильные растения имеют от 1 до 2 пар листьев длиной от 1,3 до 6,1 ($4,0 \pm 0,6$) см и шириной средней доли от 0,3 до 1,2 ($0,8 \pm 0,1$) см. Стебель голый, прямостоячий, нижняя сторона листовой пластинки опушена по жилкам. Высота ювенильных особей варьирует от 4 до 6 см. Корневая система смешанного типа, в формировании которой в равной степени участвуют как главный корень (и боковые корни), так и система придаточных корней.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют высоту в среднем $23,5 \pm 1,4$ см, чаще 5–6 пар листьев, боковые побеги отсутствуют. Формируется мочковатая корневая система.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения образуют боковые побеги, ветвление симподиальное. Высота растения достигает 40–50 см, листья срединной формации имеют длину 7,7–10,5 ($9,3 \pm 0,4$) см, ширина верхней доли составляет от 2 до 2,5 ($2,3 \pm 0,1$) см. Угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа, в среднем составляет $120 \pm 4^\circ$, угол, образованный краями верхней доли листа, – $44 \pm 3^\circ$. Корневая система мочковатая.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают высоты 1,2 м (но в среднем $88,2 \pm 4,0$ см) и могут образовывать до 25 боковых побегов. Число корзинок составляет в среднем 60 штук на особь. Корзинки узкояйцевидные. Длина верхушечной корзинки составляет 12–13 ($12,5 \pm 0,5$) мм, ширина – от 9 до 13 ($11,0 \pm 1,0$) мм. Листочки первого внутреннего круга обертки корзинки имели среднюю длину 7,0–8,4 мм. Листочки второго внутреннего круга обертки 8–10 мм. Листочки внешнего круга обертки превышают корзинку в 2,8 раз. Длина листочков наружной обертки $32,8 \pm 1,1$ мм, ширина – $6,7 \pm 0,7$ мм. Корневая система мочковатая.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 12-04-00965.

СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ РАСТЕНИЯ

17. Онтогенез астрагала ольхонского
(*Astragalus olchonensis* Gontsch.)

Astragalus olchonensis (секция *Hemiphaca*, сем. *Fabaceae*) – длинно-стержнекорневой многоглавокаудексовый травянистый поликарпик с монокарпическими удлинненными побегами плагиотропного направления роста, геофит. Вид подлежит государственной охране, включен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Красную книгу Иркутской области (2010) с присвоением – 1 (Е) категории редкости и находится под угрозой исчезновения, узколокальный эндемик.

Растение с хорошо развитыми тонкими, приподнимающимися побегами длиной 14–20 см, покрытыми белыми оттопыренными волосками. Листья перистосложные, состоящие из 5–7 (10) пар линейно-продолговатых листочков. Листочки длиной 9–15 мм и шириной 3–5 мм, с обеих сторон, особенно снизу, оттопыренно курчависто-мохнатые. Цветки в сжатых яйцевидных кистях. Прицветники ланцетные, длиной 3–4 мм, мелко бело- и черно-волосистые. Чашечка колокольчатая, длиной до 3 мм, густо полуоттопыренно-волосистая; зубцы ее длиной 1–2 мм, линейно-ланцетные, втрое короче трубки. Венчик белый, при сушке желтеющий. Флаг длиной 8–10 мм, овальный, на верхушке выемчатый. Крылья длиной 7–8 мм, на верхушке выемчатые. Лодочка длиной 5–6 мм, тупая, с фиолетовым пятном. Бобы сидячие, косо вверх торчащие, продолговато-яйцевидные, длиной до 1 см, с носиком до 1 мм, кожистые, голые, полудвухгнездные. Цветет в июне – июле, плоды созревают в конце июля – первой половине августа. Размножается семенами.

Морфологическое описание астрагала ольхонского приведено с учетом описаний вида во «Флорах»: Флора СССР (Род *Astragalus*, 1946), Флора Центральной Сибири (Пешкова, 1979), Флора Сибири (Выдрина, 1994), а также данных исследований вида в природе (Иванова, Семенова, 1989), в том числе собственных (Состояние популяции..., 2011) и при интродукции в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск (ЦСБС СО РАН) (Семенова, 2007).

Химический состав и полезные свойства вида не изучены. В листьях близкородственного вида – *Astragalus versicolor* Pall., выявлена 3-нитропропионовая кислота (Повыдыш и др., 2010), обладающая ток-

сичными свойствами. Вид представляет большой научный интерес как стенотопный, узколокальный эндемик.

Ареал астрагала ольхонского – эндемичный. Он произрастает на перевеваемых песках, характеризующихся псаммофитной растительностью, только на западном побережье о. Ольхон на оз. Байкал (Иркутская область). Для *A. olchonensis* характерен ленточный тип ареала, идущий узкой прерывистой прибрежной полосой, включающей окрестности сел Песчанка, Харалдай и Хужир, общей протяженностью примерно 15–18 км (Кривенко и др., 2010). Сведения, приводимые М. Г. Азовским (1993), о нахождении вида вне острова – на материковом побережье (долина р. Сарма, мысы Уюга и Ото-Хушун), как было установлено нами, относятся к сильно опушенной форме *Astragalus chorinensis* Bunge.

Материал для изучения онтогенеза астрагала ольхонского собран в локальной популяции в окрестностях урочища Песчанка, на западном побережье о. Ольхон в 2009 и 2011 гг. На территории произрастания вида общее проективное покрытие травостоя составляет около 10–15 %. В травостое спорадически встречаются *Thymus serpyllum* L. – сор. 1, *Oxytropis lanata* (Pall.) DC. – сор. 1, *Alyssum lenense* Adams – сол., *Bromopsis korotkiji* (Drobov) Holub – сол., *Carex sabulosa* Turcz. ex Kunth – сол., *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge – сол., *Festuca rubra* subsp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvel. – сол. и др. Обилие *A. olchonensis* в популяции – сор. 1.

Онтогенетические состояния выделены согласно методическим указаниям Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1967, 1975) и О. В. Смирновой с соавт. (Критерии выделения..., 1976). В 2009 и 2011 годах в популяции астрагала ольхонского проростки нами не обнаружены. Для полной характеристики онтогенеза используется описание проростков, полученных в культуре ЦСБС СО РАН (Семенова, 2007).

Онтогенез астрагала ольхонского представлен на рисунке 25.

СЕМЕНА почковидной формы, длиной $3,11 \pm 0,07$ мм (\pm SE, $n = 20$), шириной $2,17 \pm 0,03$ мм (\pm SE, $n = 20$). Они покрыты твердой кожурой, окраска коричневая, поверхность гладкая, блестящая. В полудвухгнезных бобах, раскрывающихся двумя створками по брюшному шву, количество семян в бобе – 2–4. Прорастание надземное.

ПРОРОСТКИ представлены однопобеговыми растениями с семядолями овальной формы, 1–3 длинночерешковыми тройчатосложными листьями, главным и боковыми корнями.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют один побег с 2–3 длинночерешковыми тройчатосложными листьями ювенильного типа и 1–3 листьями, имеющими по 5 листочков.

ИММАТУРНЫЕ особи характеризуются началом формирования и ветвления каудекса, в них насчитывается от 1 до 3 побегов, корень без признаков одревеснения. На побегах высотой 3–6 см формируются до 4 междоузлий и 4–6 листьев с мелкими листочками, не превышающими в длину 5 мм. Диаметр каудекса не более 2 мм.

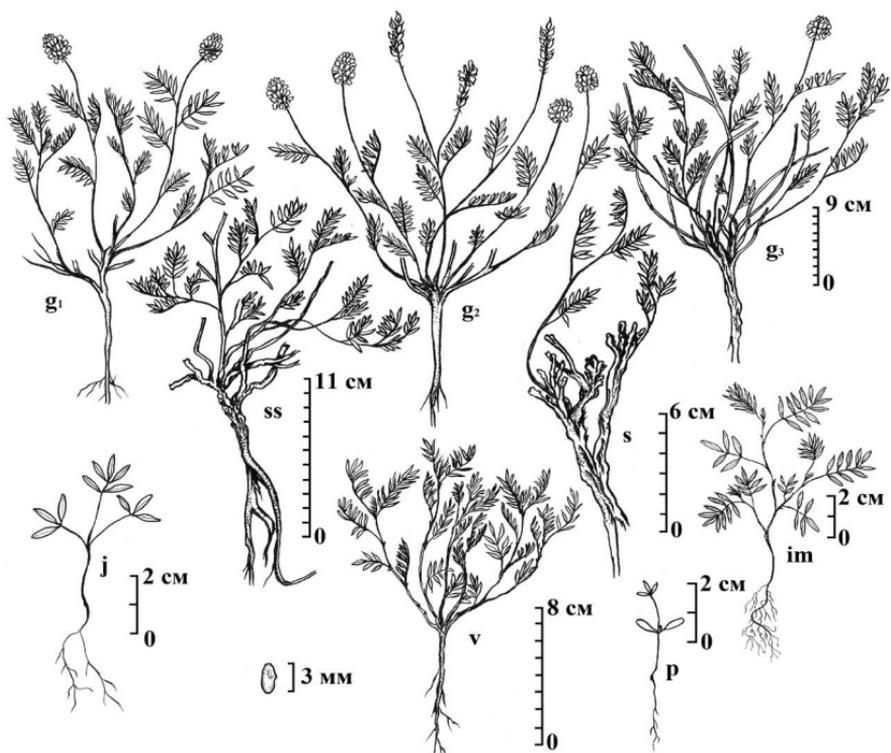


Рис. 25. Онтогенез астрагала ольхонского (*Astragalus olchonensis* Gontsch.)

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений отмечается начало одревеснения корня, появление на надземных годичных побегах по 2–3 боковых. Размеры побегов достигают 6–12 см, длина листочка 5–10 мм, число междоузлий на годичном побеге и листьев колеблется соответственно в пределах 5–9 и 4–10. Диаметр каудекса составляет около 3 мм.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются преобладанием числа вегетативных побегов над числом генеративных. Длина побегов колеблется в пределах 9–20 см, листочка – 5–12 мм, число листьев изменяется в пределах 7–10 на побег, соплодие достигает 1–3 см. На по-

беге формируется 1–2 соцветия, длиной 0,6–3 см. Диаметр каудекса составляет не более 5 мм.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются максимально развитыми побегами, длиной до 25 см, высокой облиственностью, 10–14 листьев на побег, наиболее крупными листочками, длиной 9–15 мм и шириной 3–6 мм. У особой преобладают генеративные побеги, которых больше (в среднем в 3 раза) чем вегетативных. На побеге формируется 3–5 соцветий. Длина соплодия достигает 4–6,5 см.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 1–2 генеративных побега на особь, их длина достигает 11–21 см, число соцветий колеблется в пределах 1–4, длина листочка составляет 5–8 мм, соплодия – 0,6–3 см.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются небольшими размерами вегетативных побегов, до 6–11 см. Листочки мелкие, величиной 3–7 мм в длину, в количестве от 1 до 3. Диаметр каудекса составляет 5–9 мм.

У особой в СЕНИЛЬНОМ онтогенетическом состоянии развиваются от 1 до 5 вегетативных побегов ювенильного типа, которые достигают 3–12 см в длину. На побеге формируется 3–5 междоузлий и не более 6 листьев с листочками длиной 3–7 мм. Каудекс имеет явные признаки разрушения и составляет 5–10 мм в диаметре.

Согласно классификации онтогенеза Л. А. Жуковой (1995), *A. olchonensis* относится к I надтипу, при котором полный онтогенез осуществляется в жизни одного поколения (одной особи семенного происхождения); А-типу, характеризующемуся завершением всей программы онтогенеза в жизни одной особи, при полном отсутствии вегетативного размножения; А₂-подтипу, при котором жизнь особи составляет достаточно продолжительный промежуток времени и присутствует постгенеративный период.

Химический состав и полезные свойства вида не изучены. В листьях близкородственного вида – *Astragalus versicolor* Pall., выявлена 3-нитропропионовая кислота (Повыдыш и др., 2010), обладающая токсичными свойствами.

Работа выполнена при поддержке РФФИ № 12-04-31151-мол_а.

18. Онтогенез астрагала шелковистоседего (*Astragalus sericeocanus* Gontsch.)

Astragalus sericeocanus (секция *Cenantrum*, сем. *Fabaceae*) – длинно-стержнекорневой травянистый поликарпик с многоглавым погруженным каудексом, с удлинёнными монокарпическими побегами плагиотропного направления роста; геофит.

Высокое растение с приподнимающимися побегами высотой 30–50 см дл., беловато-седое от густого полуоттопыренно-белоухнатого опушения. Листочки в сложных листьях в числе 10–14 пар, длиной 8–16 мм, шириной 4–9 мм, продолговато-овальные, закругленные, с обеих сторон густо отстояще-шелковисто мягковолосистые. Цветки немногочисленные, в коротких рыхлых кистях. Прицветники линейные, в 1,5–2 раза длиннее цветоножек, длиной 3–5 мм, черно- и бело-мохнатые. Чашечка колокольчатая, длиной 7–8 мм, рыхло и очень мелко прижаточерноволоосистая, зубцы ее ланцетно-шиловидные, в 5 раз короче трубки. Венчик желтый. Флаг длиной 14–15 мм, пластинка его широкообратнойцевидная, выемчатая, крылья длиной 13 мм, с тупой продолговатой пластинкой. Лодочка равна крыльям, островатая. Бобы повисающие, на тонкой ножке, в 1,5–2 раза длиннее трубки чашечки, почти полукруглые, длиной 17–20 мм, шириной 7–12 мм, с остроконечием до 2 мм, тонкоперепончатые, прижато черноволоосистые, одногнездные. Цветет в июне-июле, первой половине августа, плодоносит в августе. Размножается семенами.

Морфологическое описание астрагала шелковистоседего приведено с учетом основных «Флор»: Флора СССР (Род *Astragalus*, 1946), Флора Центральной Сибири (Пешкова, 1979), Флора Сибири (Выдрина, 1994), а также собственных данных, полученных при исследовании вида в природе (Состояние ценопопуляций..., 2012) и при интродукции в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск (ЦСБС СО РАН) (Семенова, 2007).

Химический состав астрагала шелковистоседего мало изучен. В листьях содержатся флавоноиды (рамноцентрин, кемпоферол, изорамнетин, кверцитин) (Сиднева, 2005), имеющие широкий спектр действия на организм человека: высокую Р-витаминную активность, диуретическое, гипозотемическое, гипотензивное, гипогликемическое, эстрогенное, спазмолитическое, желчегонное и др. (Ботанико-фармакогностический словарь, 1990). Также в семенах выявлены галактоманнаны (Оленников, 2012), которые находят применение в пищевой и косметической промышленности, фармацевтике и технике (как компоненты буровых растворов).

A. sericeocanus – редкий вид, эндемик северо-восточного побережья оз. Байкал, включен в Красную книгу Республики Бурятия (2002) с присвоением 3 (R) категории редкости. Он является молодым эндемичным видом, вероятно, плиоцен-плейстоценового возраста (Пешкова, Киселева, 1984; Бойков, 1999). Растет малочисленными популяциями, часто единичными экземплярами, на прибрежных переувлажненных песках между поселками Гремячинск и Турка, Ушканьих о-вах, а также на о. Ярки – север Байкала против устья р. Верхняя Ангара Республики Бурятия (Редкие и исчезающие..., 1980; Красная книга..., 2002; Аненхон, Пыхалова, 2010).

Материал собран в конце июля 2011 г., изучена популяция в пределах ее классического местообитания – окрестностях пос. Турка Прибайкальского района Республики Бурятия (Жмудь и др., 2012). На исследуемой территории астрагал шелковистоседей произрастает на песках в разнотравно-астроголово-шерстистоостролодочниковых псаммофитных сообществах, лишенных сомкнутого растительного покрова. Общее проективное покрытие травостоя составляет примерно 15–20 %. Здесь спорадически встречаются *Oxytropis lanata* DC. – сор. 1., *Alyssum lenense* Adams – sp.–sol., *Festuca rubra* L. s. l. – sp.–sol., *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Sprengel) Koso-Pol. – sp.–sol. *Artemisia ledebouriana* Besser – sp. и др. Обилие *A. sericeocanus* составляет – сор. 1.

В 2011 году в популяции астрагала шелковистоседего проростки и сенильные особи не обнаружены. Для описания более полного онтогенеза в работу были включены данные о проростках, полученные нами в лабораторных условиях и данные из культуры ЦСБС СО РАН (Семенова, 2007). Онтогенетические состояния выделены согласно методическим указаниям Т. А. Работнова (1950), А. А. Уварова (1967, 1975), О. В. Смирновой с соавт. (Критерии выделения..., 1976) и представлены на рисунке 26.

СЕМЕНА округло-почковидной формы, длиной $3,70 \pm 0,04$ мм (\pm SE, $n = 20$), шириной $2,82 \pm 0,03$ мм (\pm SE, $n = 20$), покрыты плотной кожурой, окраска коричневая, поверхность микроперфорированная, матовая. В одногнездных бобах, раскрывающихся двумя створками по брюшному шву, количество семян в бобе – 3–6. Прорастание надземное.

ПРОРОСТКИ представляют собой обнопобеговые растения с крупными семядолями, овальной формы, 1–5 тройчатосложными листьями. Листочки широкие, обратнойцевидные, наверху с выемкой.

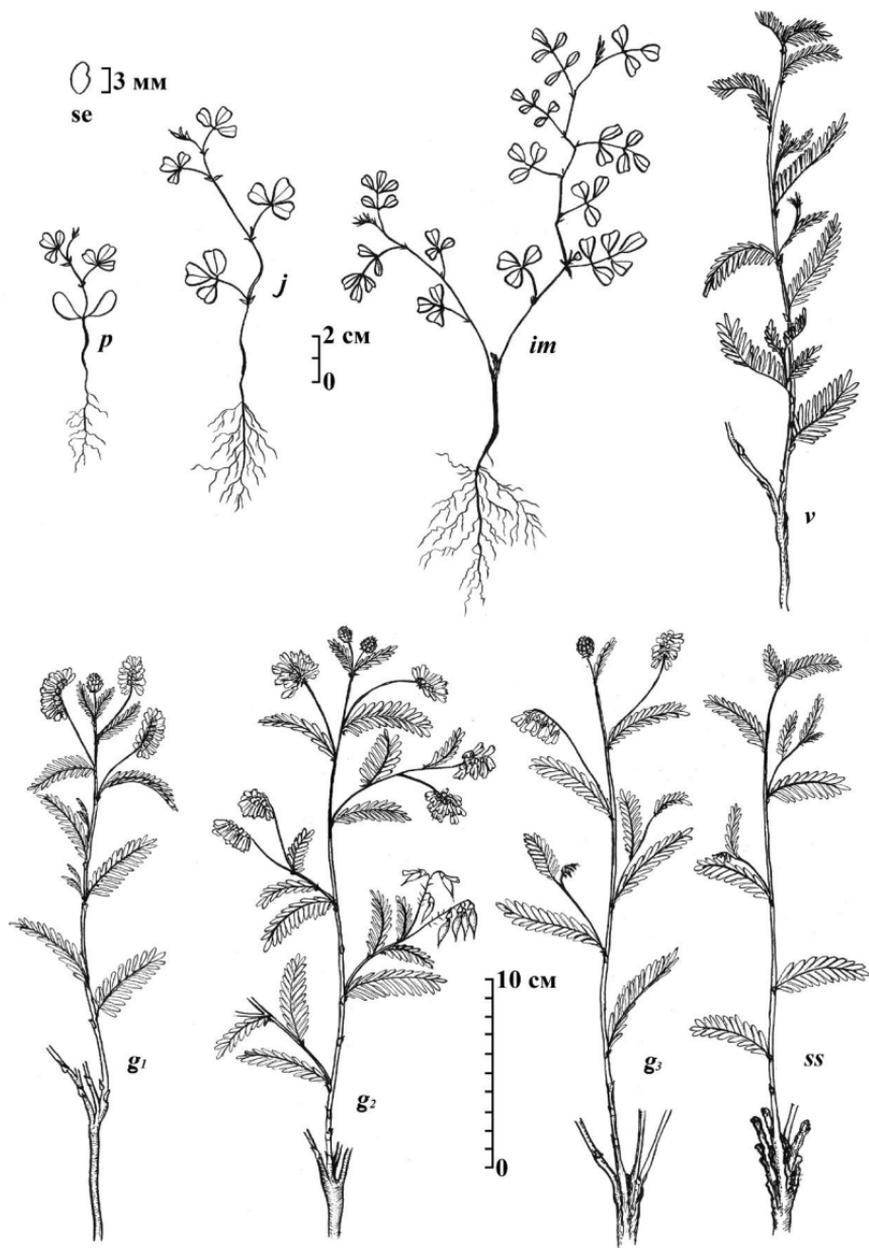


Рис. 26. Онтогенез астрагала шелковистоседего
 (*Astragalus sericeocanus* Gontsch.)

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представляют собой однопобеговые неветвящиеся особи, с небольшим числом междоузлий и тройчатосложными листьями с мелкими листочками обратояцевидной формы (табл. 7).

ИММАТУРНЫЕ растения представляют собой одно- или двухпобеговые особи, листочки в среднем вдвое более крупные, а листья в 3,5 раза крупнее по сравнению с ювенильными. От ювенильных особей отличаются началом ветвления, проявляющимся в развитии еще одного осевого побега или в появлении почек у его основания (табл. 7).

Таблица 7

Морфобиометрические показатели растений *A. sericeocanus* в прегенеративном периоде

Морфологические признаки		j	im	v
		M ± m	M ± m	M ± m
Длина	побега, см	2,2 ± 0,22	6,2 ± 0,73	18,57 ± 2,38
	листа, см	0,6 ± 0,03	2,2 ± 0,20	4,4 ± 0,38
	листочка, см	0,3 ± 0,06	0,2 ± 0,04	0,8 ± 0,05
Ширина	листа, см	0,5 ± 0,03	1,1 ± 0,10	1,7 ± 0,11
	листочка, см	0,2 ± 0,09	0,4 ± 0,04	0,5 ± 0,03
Число	междоузлий, шт.	4,0 ± 0,58	9,1 ± 1,06	14,5 ± 1,01
	порядков ветвления, шт.	—	—	1,1 ± 0,11
	листьев, шт.	4,7 ± 0,33	9,1 ± 1,03	13,3 ± 0,89

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют настоящие листья и более мощно развитые побеги по сравнению с имматурными. У особей развиваются, как правило, два побега, на которых отмечается появление в среднем до 6–8 побегов обогащения. Отмечено также в среднем в 1,5 раза большее число междоузлий и листьев по сравнению с имматурными особями (табл. 7).

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются более крупными размерами по сравнению с виргинильными особями. Их побеги в среднем в 2 раза выше, чем у виргинильных растений. На них сформированы в 1,5 раза более крупные листья, в 1,3 раза большее число метамеров и листьев. Молодые генеративные растения превосходят растения других онтогенетических состояний вида по размеру соцветий и количеству цветков в них (табл. 8).

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений в среднем развивается в 7–16 раз больше генеративных побегов, чем вегетативных,

что качественно отличает их от молодых генеративных растений, и они обладают максимально развитой надземной частью. Так, их побеги в среднем в 1,4 раза выше молодых генеративных растений. На их побегах формируется в 1,2 раза больше метамеров и листьев. Число соцветий в 1,5 раза больше у особей в средневозрастном онтогенетическом состоянии, чем у молодых генеративных растений. Кроме того, эти особи формируют на генеративных побегах в среднем в 1,4 раза больше побегов обогащения (табл. 8).

Таблица 8

Морфобиометрические показатели растений *A. sericeocanus* в генеративном периоде

Морфологические признаки		g ₁	g ₂	g ₃
		M ± m	M ± m	M ± m
Длина	побега, см	40,2 ± 2,36	57,1 ± 3,29	30,8 ± 2,12
	листа, см	6,6 ± 0,37	6,9 ± 0,35	6,2 ± 0,26
	листочка, см	1,3 ± 0,07	1,4 ± 0,06	1,1 ± 0,06
	соцветия, см	3,3 ± 0,64	1,8 ± 0,21	1,3 ± 0,16
Ширина	листа, см	2,65 ± 0,13	2,75 ± 0,12	2,4 ± 0,09
	листочка, см	0,65 ± 0,03	0,7 ± 0,03	0,7 ± 0,02
Число	междоузлий, шт.	19,25 ± 1,14	22,1 ± 0,72	18,7 ± 1,07
	порядков ветвления, шт.	1,25 ± 0,10	1,5 ± 0,09	1,3 ± 0,12
	боковых побегов, шт.	6,25 ± 0,53	8,7 ± 0,50	7,9 ± 1,05
	листьев, шт.	16,95 ± 1,04	19,9 ± 0,69	14,9 ± 1,15
	вегетативных побегов, шт.	0,6 ± 0,24	0,4 ± 0,16	1,3 ± 0,37
	генеративных побегов, шт.	1,4 ± 0,27	4,5 ± 0,61	3,3 ± 0,53
	соцветий, шт.	5,9 ± 1,00	8,9 ± 0,90	3,8 ± 0,79
	цветков в соцветии, шт.	6,6 ± 0,83	6,1 ± 0,73	2,7 ± 0,68

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются от средневозрастных появлением заметной дезинтеграции каудекса и возрастающей долей вегетативных побегов у особей. Так, у растений в данном онтогенетическом состоянии вегетативных побегов больше, чем у зрелых генеративных растений, их доля увеличивается в 3 раза (табл. 8). По сравнению со средневозрастными особями, они характеризуются меньшими размерами побегов и листьев. Среднее число метамеров и листьев на побеге старых генеративных растений сопоставимо с таковым у молодых гене-

ративных растений. Число цветков в соцветиях растений в данном онтогенетическом состоянии наименьшее.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения по большинству морфобиометрических показателей схожи с виргинильными особями (рис. 31). Однако у этих растений обнаружено наличие полостей в верхней части каудекса, появившихся в результате его разрушения, чего мы не наблюдали у виргинильных особей, каудекс которых характеризуется плотной структурой.

Согласно классификации онтогенеза Л. А. Жуковой (1995), тип онтогенеза у *A. sericeocanus* – I надтип, A-тип, A₂-подтип.

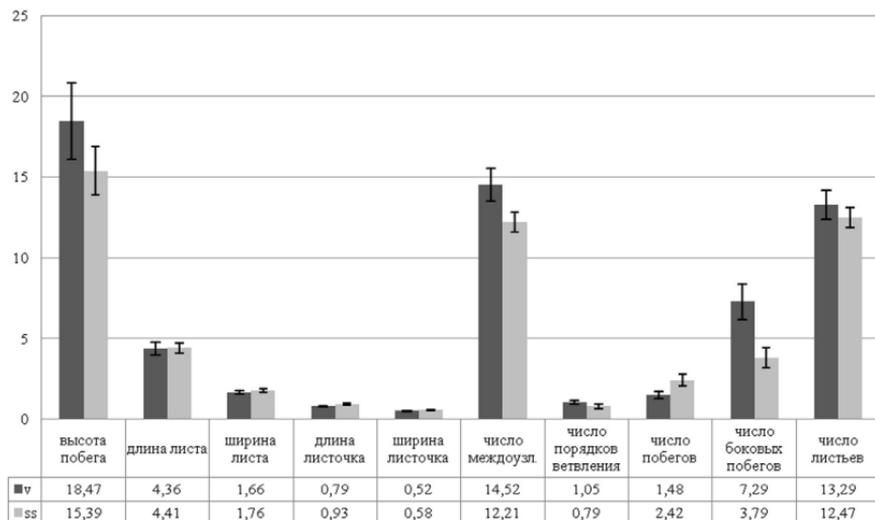


Рис. 27. Сравнительная характеристика морфобиометрических показателей особей *A. sericeocanus* виргинильного и субсенильного онтогенетических состояний. (Линейные размеры приведены в см, количественные – в шт.)

Работа выполнена при поддержке РФФИ № 12-04-31151-мол_a.

19. Онтогенез душиевки полевой (*Acinos arvensis* (Lam.) Dandy)

Acinos arvensis (Lam.) Dandy (душиевка полевая, или щербушка полевая) – травянистое стержнекорневое растение из семейства *Lamiaceae* (яснотковые).

Во флористических сводках (Борисова, 1954; Доронькин, 1997; Определитель растений..., 2003) *A. arvensis* определяется как одно- или двулетний вид. Наши исследования показали, что в условиях Сибири этот вид является многолетним травянистым растением.

Стебли прямые, высотой 10–30 см, простые или ветвистые, усажены короткими, серповидно изогнутыми и вниз отклоненными волосками. Листорасположение супротивное, листья черешковые, длиной 7–15 мм и шириной 3–8 мм, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, заостренные, при основании ширококлиновидные, цельнокрайные или в верхней части с каждой стороны с 1–2 зубчиками, голые либо слегка волосистые. Соцветие – колосовидный прерванный тирс, состоящий из дихазиев (Зернов, 2010). Цветки по 6–8 в пазухах листьев. Прицветники маленькие, остроугольные. Чашечки с изогнутыми трубками, опушенные, длиной 4–6 мм, двугубые: верхняя губа широкая, с тремя отклоненными назад шиповидными зубцами; нижняя губа сильно выпяченная, с двумя прямыми глубоко рассеченными шиповидными зубцами. Венчики фиолетово-пурпуровые, длиной 6–8 мм, верхняя губа прямая, на верхушке выемчатая, нижняя губа с 3 округлыми долями. Плод – орешек, гладкий, продолговатый, бурый, длиной 1,25 мм и шириной 0,5 мм. Цветет с июня по август (Борисова, 1954; Доронькин, 1997).

В надземной части *A. arvensis* содержится тритерпеноиды (бетулин), стероиды, фенолкарбоновые кислоты (розмариновая, хлорогеновая, криптохлорогеновая), флавоноиды (дидимин, понцирин, ацинозид) (Растительные ресурсы..., 2011). Надземную часть растения используют в народной медицине в виде настоек и отваров при нарушениях деятельности желудочно-кишечного тракта, как средство, смягчающее кашель при катарах верхних дыхательных путей. Наружное применение оказывает обезболивающее, бактерицидное действие (Алексеев, Якимова, 1975).

Acinos arvensis – это европейско-кавказский вид. Распространен в Скандинавии, Средней и Атлантической Европе, в Средиземноморье, заходит в Малазию. На территории Российской Федерации вид встречается в европейской части от степной до южнотаежной зоны, во всех районах Кавказа, как заносное – в Западной Сибири, на Дальнем Востоке и в Северной Америке. В европейской части России вид произрастает

на опушках, сухих и остепненных лугах, в сосновых лесах, редко сорничает на полях и у дорог (Мельников, 2001). В Западной Сибири вид заносной, сорничает и произрастает на заброшенных полях. Предпочитает песчаные почвы, меловые склоны и известняки (Доронькин, 1997).

Материал собран в Алтайском крае в конце июля на остепненной залежи около дороги Краснощеково – Курья. Онтогенез описан по общепринятой методике (Работнов, 1950; Уранова, 1967). Всего обработано более 150 особей вида. Онтогенез вида представлен на рис. 28. В конце июля (время сбора) проростки вида не обнаружены.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи – это однобогевые растения высотой 0,9–3,1 см. Удлиненный побег состоит из 1–3 метамеров. На первом метамере располагаются семядольные листья с пазушными почками. Семядольные листья к этому времени опадают. На 2–3 метамерах находятся супротивно расположенные листья на коротких черешках. Листья ювенильного типа: листовая пластинка яйцевидной формы длиной 0,4 см и шириной 0,2 см. Длина первых междоузлий составляет 0,3–0,8 (до 1,2) см, длина гипокотилия – 0,5–0,7 см, а главного корня – 1,5–3 см. Главный корень слабо ветвится до I порядка.

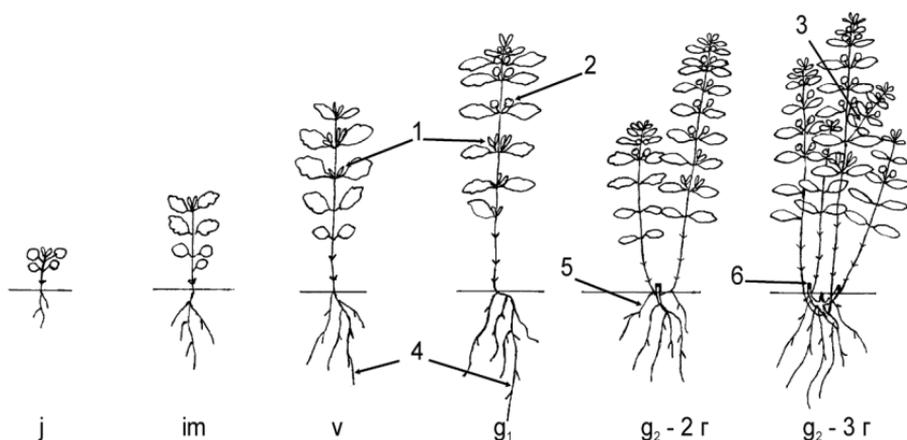


Рис. 28. Онтогенез душивки полевой (*Acinos arvensis* (Lam.) Dandy)

Условные обозначения: 1 – укороченный побег, 2 – цветки, 3 – удлиненный побег, 4 – главный корень, 5 – придаточный корень, 6 – отмерший побег, j–g₂ – онтогенетические состояния, g₂-2 г – растение второго года жизни, g₂-3 г – растение третьего года жизни

ИММАТУРНЫЕ растения представлены удлиненным побегом высотой 1,8–5,5 см, имеющим 4–7 метамеров. Длина междоузлий в средней части побега составляет 0,6–1,2 см. Яйцевидная форма листовой пластинки сохраняется, несколько вытягиваясь до 0,6 см в длину и 0,3 см в ширину. На листьях, начиная с 3–4 метамера, по краю появляются неглубокие редкие зазубринки. На расположенных выше листьях зазубринки становятся более заметными. В первых трех метамерах располагаются почки в пазухах супротивных листьев. Главный корень длиной до 6 см активно ветвится, образуя 8–10 боковых корней I порядка, слабо разветвленных до II порядка. На гипокотиле появляются короткие придаточные корни.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи – чаще однопобеговые растения высотой 3,5–6 см, побег из 7–12 метамеров. Длина междоузлий увеличивается до 1,6–2 см. Яйцевидные листья (имматурного типа) в нижней части побега сохраняются. С 6–7 метамера меняется форма листовой пластинки на эллиптическую за счет низбегающего основания листа. Край листа с заметными 3–4 зазубринками и заостренной вершиной. Лист на коротком черешке (0,2 см) достигает взрослых размеров – до 1 см в длину и 0,4 см в ширину. У части особей возможно появление укороченных побегов в пазухах листьев, начиная с 4–6 метамера. Развитие корневой системы идет не за счет роста главного корня, а за счет удлинения боковых и придаточных корней, особенно в области корневой шейки, которые достигают здесь 8 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – чаще однопобеговые растения высотой 4,5–17,5 см, побег из 8–14 метамеров. Иногда возможно появление и второго побега, который развивается из почки в пазухе семядольного листа и быстро догоняет по развитию первичный побег за счет усиленного роста (длина междоузлий 1,2–1,6 см). Второй побег зацветает чуть позже первичного. У большей части особей отмечаются укороченные, длиной 0,1–0,2 мм, пазушные побеги, начиная с 4–6 метамера. Цветки в числе 1–3 появляются в пазухе листа, начиная с 5–9 метамера, т. е. на каждом метамере формируются 2–6 цветков. В подземной части сохраняется главный корень, но из-за активного развития придаточных и боковых (в сумме до 20–25) корней теряется в их массе. В результате развития придаточных корней в базальной части корневой системы происходит втягивание в почву основания побега на длину первых двух метамеров и образование характерного колена в базальной части главного корня (рис. 28). На этой стадии развитие первичного побега заканчивается в связи с концом вегетационного периода, но сохраняются живыми пазушные почки двух первых метамеров в подземной части

растения. В результате становится возможным дальнейшее развитие особи. Оно продолжается в следующем вегетационном сезоне.

СРЕДНЕВОЗРАСТНАЯ ГЕНЕРАТИВНАЯ особь – одно- или двупобеговое растение высотой 7,5–24 см, побеги из 9–21 метамеров. Побеги II порядка развиваются из почек 1-го или 2-го метамера, что определяется сохранностью почек 2-го метамера. Если они вымерзают, то новые побеги развиваются из пазушных почек семядольных листьев (1 метамер). Длина междоузлий побегов II порядка колеблется от 0,3 до 0,5 см на первых двух метамерах, выше увеличивается до 1,5–2 см. Часть побегов II порядка ветвится, образуя 1–4 розеточных или удлинённых пазушных побега. Удлиненные побеги (1–7,5 см) состоят из 2–7 метамеров, из которых 1–6 с цветками в числе 2–6. Если побег не ветвится, то цветки на нем образуются, начиная с 5–10 метамера. Число цветков на метамере составляет от 2–4 на нижних и до 6–7 на выше расположенных метамерах.

В подземной части происходит утолщение гипокотыля до 0,2 см. На нем образуются крупные придаточные корни длиной до 13 см. Придаточные корни появляются и на первых двух метамерах побегов II порядка. В результате происходит дальнейшее втягивание в почву подземной части растения. Главный корень сохраняется, но рост его прекращается, в отличие от придаточных корней, которые достигают 7–13 см в длину. С окончанием вегетационного периода побеги II порядка отмирают, но их первое междоузлие оказывается в приземном слое, и в пазухе листьев сохраняются жизнеспособными почки, из которых на следующий год развиваются побеги следующего порядка.

На третий вегетационный сезон наземные побеги III порядка образуются из почек первого метамера побега предыдущего года. Из почек первого метамера первичного побега, если они еще не были задействованы особью на второй год жизни, появляются побеги II порядка. В результате особь в наземной части может иметь 2–7 побегов высотой 14–28 см. Характер роста побегов не меняется. Первые два междоузлия длиной 0,3–0,6 см, последующие – до 1,5 см.

Побеги могут ветвиться, образуя в нижней части розеточные побеги, в средней части формируются параклади длиной 5–7 см, состоящие из 4–6 метамеров, на 3–5 из которых развиваются по 2–6 цветка. Генеративная функция усиливается также и за счет увеличения числа цветков в пазухе одного стеблевого листа до 5, что на 1 метамер составляет до 10 цветков.

В подземной части растения сохраняется система главного корня, но главный корень начинает отмирать с конца и теряется в массе крупных слабо ветвящихся боковых и придаточных корней, достигающих в дли-

ну 7–15 см. На первых метамерах прошлогодних побегов образуются придаточные корни.

В течение последующих лет особь развивается за счет сохраняющихся пазушных почек первых узлов побегов, наземная часть которых отмирает в конце предыдущего вегетационного периода. Появляющиеся из них побеги $n+1$ порядков в числе 1–6 (до 11) не превышают в высоту 20–24 см, по степени развития не отличаются от побегов предыдущего года.

Подземная часть растения представлена симподиальной системой из 2–5 базальных частей побегов разных лет длиной 1–1,5 (до 3,5) см (рис. 29). Главный корень постепенно отмирает с дистального конца, и питание особи осуществляется только придаточными корнями. Особи старше 6 лет не обнаружены, что связано с отмиранием главного корня и, видимо, с недолговечностью придаточных корней. Старое генеративное состояние и постгенеративный период не выделены.

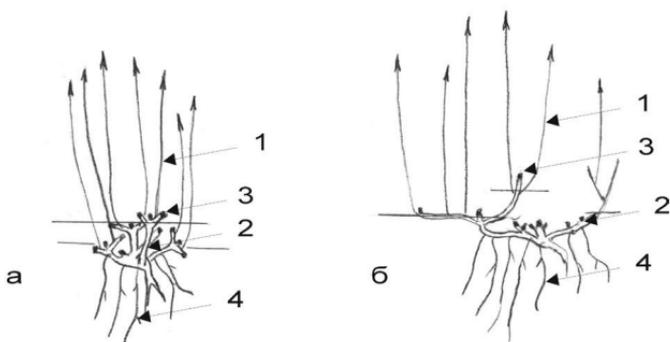


Рис. 29. Шестилетние особи *Acinos arvensis*

Условные обозначения: а – растение с короткими ризидами; б – растение с удлиненными ризидами; 1 – живой побег; 2 – базальная часть побегов прошлых лет; 3 – отмерший побег; 4 – придаточный корень

Таким образом, душевка полевая относится к малолетним видам, старше 6 лет особи не обнаружены.

Онтогенез вида простой, сокращенный: включает два периода (прегенеративный и генеративный), постгенеративный период отсутствует. Прегенеративный период включает следующие онтогенетические состояния: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное. В этот период особь представляет собой однопобеговое растение с моноподиальным типом нарастания и системой главного корня.

Выделение онтогенетических состояний проводится на основании изменения формы листовой пластинки и формирования боковых пазушных побегов.

В первый вегетационный период растение достигает молодого генеративного состояния. В течение последующих нескольких лет происходят появление новых однолетних побегов, более развитых и активнее цветущих.

По классификации В. Н. Голубева (1962) душевка полевая представляет собой короткостержнекорневое растение со смешанной корневой системой. Надземная часть состоит из 2–6 (до 11) однолетних побегов, подземная часть – из главного корня и симподиальной системы базальных частей побегов прошлых лет, покрытых придаточными корнями. После 5–6 лет особь полностью отмирает.

По классификации Л. А. Жуковой (1995) онтогенез *A. arvensis* относится к А-типу, А₁-подтипу.

20. Онтогенез копеечника дагестанского (*Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss.) в условиях культуры

Копеечник дагестанский из семейства бобовые (*Fabacea* Lindl.). Род Копеечник – *Hedysarum* L., секция *Subacaulia* (Boiss.) В. Fedtsch. *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss. 1872, Fl. Or. 2: 514; Б. Федч. 1948, Фл. СССР, 13: 311; Гроссг. 1952, Фл. Кавк. 5: 353; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2: 163; Муртазалиев, 2009; Консп. фл. Даг. 2: 102.

Копеечник дагестанский является стержнекорневым каудексовым многоглавым базисимподиальным травянистым поликарпиком с монокарпическими побегами полурозеточного типа, верхушечная почка которых до конца остается вегетативной и функционирует около 5 лет.

H. daghestanicum – растение высотой 20–25 см. Побеги укороченные, прилистники сросшиеся, прижато шелковисто-волосистые. Листочки непарноперистосложные, продолговатые, на верхушке заостренные, длиной 15–18 мм и шириной 5–8 мм. Верхушечный листочек нередко более крупный, с обеих сторон листочки шелковисто-волосистые. Генеративные побеги чуть длиннее листьев, кисти немногочетковковые, густые. Чашечка в четыре раза короче венчика, зубцы ее ланцетно-шиловидные, в 4–5 раза длиннее трубки. Венчик желтый, реже пурпурно-фиолетовый, длиной 13–16 мм. Лодочка короче флага, вдвое длиннее крыльев, завязь верхняя, войлочная. Бобы в 2–6 члениках. Членики чечевицеобразные, бородавчатые, ребристые, иногда бугорчатые (Федченко, 1948).

H. daghestanicum узколокальный эндемик Дагестана. Распространен прерывисто, так как тесно связан с каменистым субстратом и продуктами выветривания горных пород. Обычно встречается на известняковых склонах, от 500 до 1200 м н. у. м. в пределах Предгорного и Внутреннегорного Дагестана (Муртазалиев, 2009). В настоящее время по литературным сведениям (Гроссгейм, 1952; Галушко, 1980; Литвинская, Муртазалиев, 2009), гербарным образцам (DAG, LENUD, LE, MHA, MW, MOSP, ERE, BAK, TBI) и по нашим данным известно около 15 местонахождений (Зубаирова, Анатов, 2012). Вид внесен в Красную книгу РФ (2008) и Красную книгу Республики Дагестан (2009).

H. daghestanicum имеет определенное практическое значение. Благодаря строению корневой системы, растения копеечника дагестанского способствуют закреплению склонов. Симбиоз растений копеечника дагестанского с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями приводит к обогащению почвы азотом, что делает возможным поселение и других видов растений. Высейнные растения копеечника дагестанского с мас-

сой ярких цветов создают красивый аспект в весенне-раннелетний период. После отцветания они до заморозков остаются достаточно декоративными из-за серебристо опушенных листьев. Рекомендуются для выращивания на альпийских горках (Зубаирова, 2011). Химический состав копеечника дагестанского не изучен. Лекарственные свойства, по видимому, сходны с таковыми у близкородственных видов: в вегетативных частях растений содержатся сердечные гликозиды.

Онтогенетическое исследование *H. daghestanicum* проходило в рамках интродукционного испытания, проводившегося с целью разработки методов охраны данного вида. Публикации об изучении онтогенетических особенностей *H. daghestanicum* в литературе отсутствуют.

Интродукционная работа проводилась в течение 2009–2012 гг. в питомнике редких и исчезающих растений на Цудахарской экспериментальной базе (ЦЭБ) Горного ботанического сада ДНЦ РАН. Цудахарская экспериментальная база расположена во Внутреннегорном Дагестане на высоте 1100 м над у. м. Среднее количество осадков – 440 мм, средняя годовая температура – +6,9°C. Относительная влажность воздуха – 72 %. В почвенном покрове преобладают известковые почвы.

Объектом исследования послужили растения, выращенные из семян, собранных в природных популяциях в Предгорном и Внутреннегорном Дагестане в 2009 году.

Онтогенетические состояния были выделены согласно периодизации онтогенеза растений, предложенной Т. А. Работновым (1950), уточненной и дополненной А. А. Урановым (1975) и учениками его школы (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Жукова, 1995, 2001 и др.). В качестве критериев выделения онтогенетических состояний приняты следующие признаки: наличие семядолей, строение листьев, их количество, начало образования каудекса, соотношение процессов нарастания и разрушения в каудексе, а также вегетативных и генеративных побегов.

Онтогенетические состояния копеечника дагестанского представлены на рисунке 30.

Семена перед посадкой проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге. Для опытов были заложены варианты со скарифицированными и нескарифицированными семенами. Посев семян проводили с февраля по апрель.

Проростки высаживали в стаканчики, в качестве субстрата использовали песок. Растения высаживали в открытый грунт в конце апреля, проростки после пересадки в грунт погибли. После этой неудачной попытки нами был проведен посев семян под зиму. В конце сентября были посеяны скарифицированные и не скарифицированные семена. Скари-

фицированные семена дали всходы, при этом всхожесть не превышала 20–35 %. Проростки находились в угнетенном состоянии и имели высоту 1,5–2 см. На следующий год после зимы осталось 5–15 % растений. Не скарифицированные семена дали всходы 10–20 %. В условиях культуры данный вид проходит шесть онтогенетических состояний: покоящиеся семена, проростки, ювенильные растения, имматурные растения, виргинильные растения, молодые генеративные растения.

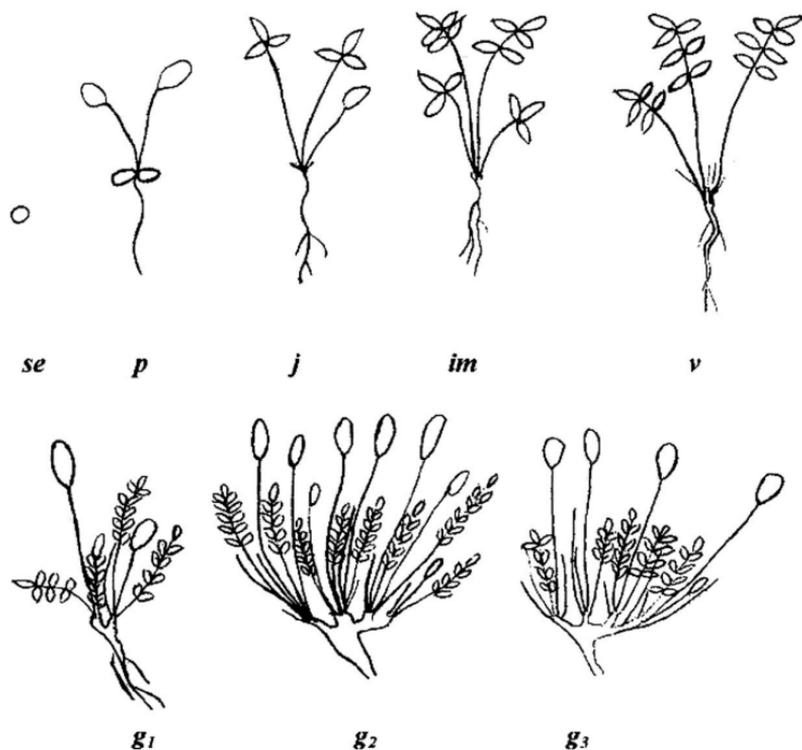


Рис. 30. Онтогенез копеечника дагестанского (*Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss.):

se – семена, p – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное растение

СЕМЕНА округлой формы, сплюснутые в латеральном направлении, длиной 2,1 мм и шириной 1,8 мм. Незрелые семена имеют бурюю или сероватую окраску, созревшие – коричневого цвета. В лабораторных условиях после 6 месяцев хранения скарифицированные семена прорастают при 18–20 °С в течение 5–6 дней (всхожесть 99 %), а прорастание

не скарифицированных семян растянуто: начинается на 3-е сутки, за 20 суток проросло только 25 % семян, за 40 – около 45 %, за 60 суток – 55 % семян. Различий по всхожести семян в разных ценопопуляциях не замечено.

У ПРОРОСТКОВ в первый день развития длина корешка составляет 2–3 мм. На 2–3 день проростки освобождаются от семенной кожуры. В момент выхода из семенной кожуры семядольные листья сложены вместе, округлой формы, длина пластинки 2–2,5 мм, ширина 1,5–2,5 мм.

На 4-й день после замачивания семян проростки с развернувшимися семядольными листьями высаживали в стаканчики с песком.

На 14-й день начинает развиваться первый настоящий лист, длина листа с черешком около 1,8 см, ширина листовой пластинки 0,30 см. К этому времени семядольные листья достигают максимальных размеров: ширина семядольных листьев 4 мм, длина 5 мм; длина главного корня составляет 4–5 см. На 19-й день начинает появляться второй настоящий лист, длина листа с черешком 2,0 см, диаметр листовой пластинки 0,35 см. На 39-й день растения имеют 4–5 простых настоящих листьев.

В ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние растения переходят через два месяца после прорастания, когда отмирают семядольные листья. Высота растения составляет 5,5–6,5 см, длина листа с черешком 5 см, длина листочка 0,5–0,7 см и ширина 0,4–0,5 см. Длина корня достигает 6–8 см.

Ветвление начинается на 49-й день, растения переходят в ИММАТУРНОЕ состояние. Главный корень достигает 9–11 см, начинают появляться боковые корни. Высота растения 9–12 см, длина листа с черешком 8–11 см, длина листовой пластинки 1,2–1,8 см, ширина – 0,7–0,9 см. На 62-й день растения имеют 4–6 простых листьев и 1–2 двойчатых и тройчатых листьев.

Через 90 дней растения переходят в ВИРГИНИЛЬНОЕ состояние. Высота растения 11–12,5 см, длина листа с черешком 9–11 см, длина листовой пластинки 1,2–2,5 см, ширина – 0,7–1,1 см.

Растения были высажены в открытый грунт в имматурном и виргинильном состояниях. Несмотря на то, что в течение сезона проводили необходимый уход, все растения обычно погибали к концу августа. Лишь незначительное число особей перезимовывает и продолжает свое развитие на следующий год.

Достижение *H. daghestanicum* генеративного состояния происходит на третий сезон развития. У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ высота 11–20 см, имеют один укороченный вегетативный и один удлинённый генеративный побег с 7–9 сложными листьями: длина листа

с черешком 11–19 см. Но после цветения и обсеменения растения часто отмирают. Несомненно, это связано с различием условий экотопа в естественных и искусственных местообитаниях.

Пересаженные из природных популяций молодые растения (имматурные, виргинильные, молодые генеративные) на Цудахарскую экспериментальную базу в скором времени также элиминировали. Возможно, это объясняется, в первую очередь, особенностями корневой системы. У виргинильных особей она не вполне сформирована, и растение не выдерживает пересадки. У более взрослых корни при выкапывании сильно повреждаются (нами растения выкапывались на глубину лопаты, т. е. около 20–25 см), при пересадке не восстанавливают подземные органы, вследствие чего растения быстро погибали.

Таким образом, в результате проведенных нами исследований выяснилось, что онтогенез копеечника дагестанского при интродукции укороченный, неполночленный, отсутствовали растения в субсенильном и сенильном состояниях. Тип онтогенеза по классификации Л. А. Жуковой (1995) проходит по типу А, подтипу А₁.

Размножение копеечника дагестанского семенное, результаты наших исследований структуры популяции подтверждают, что партикуляция не способствует вегетативному размножению, так как партикулы не приживаются (Зубаирова, Муртазалиев, 2010).

21. Онтогенез лапчатки бедренцеволистной (*Potentilla pimpinelloides* L.)

Лапчатка бедренцеволистная, или донская (*Rosaceae*) – степной стержнекорневой травянистый многолетник, высотой 20–50 см, мезоксерофит, мезотроф, светолюбивый. Цветет в мае-июле. Эндемичный реликт ледникового периода (днепровско-донское оледенение конца неогена). Встречается по каменистым и известняковым склонам и степям Орловской, Липецкой, Воронежской областей. Растение занесено в Красные книги Липецкой (статус 2) и Воронежской областей (статус 1). Размножается семенами. В культуре устойчив, дает самосев. Иногда после затяжных зим часть растений выпадает. На одном месте может расти до 20 и более лет. Лекарственное и декоративное растение, содержит дубильные вещества (Флора ботанического сада..., 2012).

Онтогенез лапчатки бедренцеволистной исследовали на примере особей, произрастающих в коллекции «Систематикум флоры Центрального Черноземья», а также на экспозициях «Степи Центрального Черноземья» и «Сниженные альпы Среднерусской возвышенности». Семена репродукции заповедника «Галичья гора» Липецкой области высевали в конце марта. Изучение онтогенеза и структуры ценопопуляций проведено согласно работам Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1967, 1975) и его учеников (Ценопопуляции..., 1976; 1988). Онтогенез лапчатки представлен на рисунках 31–34.

ПЛОД – многоорешек. СЕМЕНА с крупным зародышем, окруженным тонким слоем эндосперма (Николаева и др., 1985).

ПРОРОСТКИ появляются на 4–5 день после посева. Семядольные листья длиной 0,4–0,5 см, эллиптические, цельнокрайние, опушенные многочисленными мелкими волосками.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений первый настоящий лист появляется на 10 день, длиной 0,6 см, шириной 0,5 см. Главный корень хорошо выражен и разветвлен, проникает на глубину 2,5 см.

У ИММАТУРНЫХ растений в первый год жизни формируется розеточный побег. Семядоли сохраняются. Вторые листья округлые, городчатые. Третий, четвертый, пятый листья перисто-рассеченные, сильно опушенные, длиной 0,9–1,6 см, шириной до 1,5 см. Главный корень проникает на глубину 2,9–3,5 см, у основания имеет буро-желтый оттенок. Через месяц после появления проростков высота надземной части растения составляет 3,0 см, корень уходит на глубину 8,7 см (рис. 31–32).

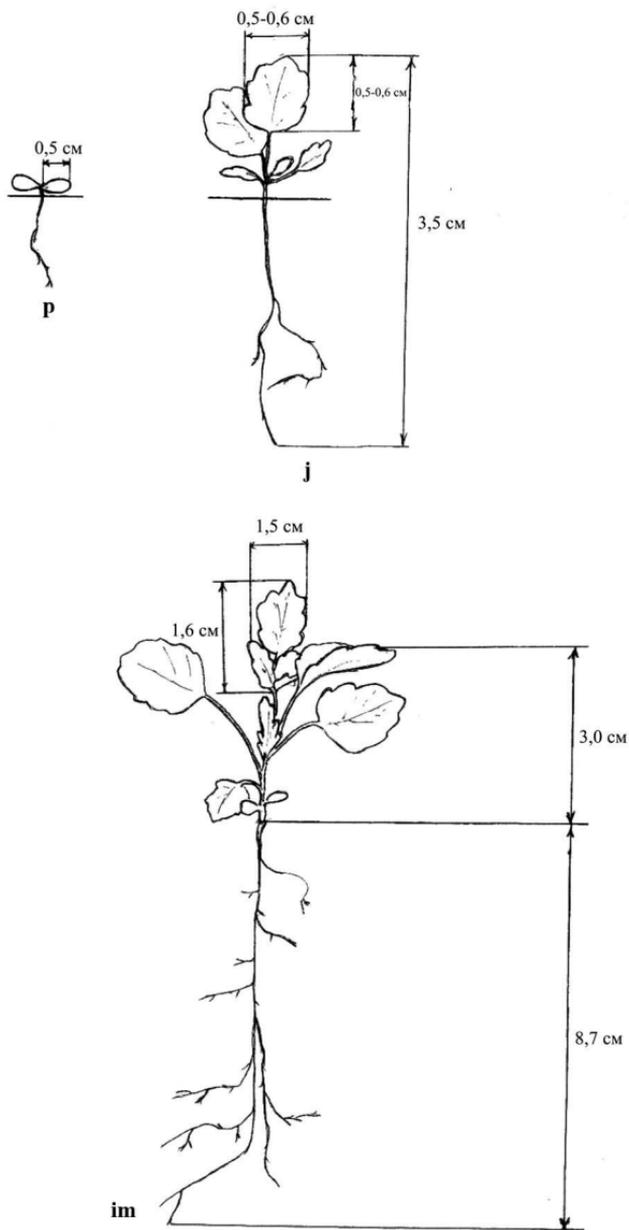


Рис. 31. Начальные этапы онтогенеза лапчатки бедренцеволистной (*Potentilla pimpinelloides* L.)

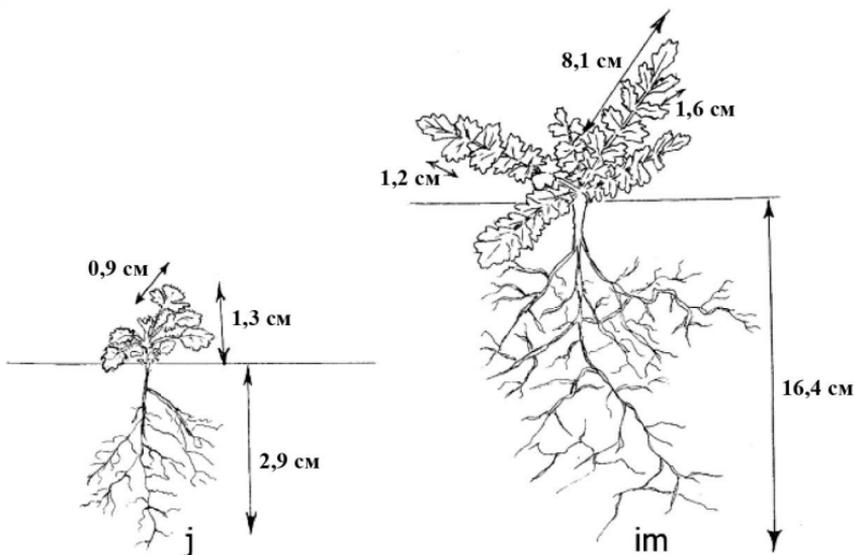


Рис. 32. Ювенильная и иматурная особи лапчатки бедренцеволистной (*Potentilla pimpinelloides* L.)

В начале июня ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения приобретают характерный для вида внешний облик: листочки в числе 6 пар, яйцевидные, городчатые, длиной 8,1 см. Главный корень у основания заметно утолщен, достигает длины 16,4 см и сильно разветвляется на глубине 15,0 см. В течение первого года жизни полностью формируется вся вегетативная сфера растения. На этом этапе виргинильные особи зимуют (рис. 33).

На второй год жизни лапчатка бедренцеволистная переходит в МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние. Главный корень становится более мощным и разветвленным, формируется аллоризная корневая система. Молодое генеративное растение по своим параметрам сходно с виргинильным, отличаясь лишь наличием генеративного побега. Формируется прямостоячий побег высотой 23,5 см, выше середины разветвляющийся. Черешки листьев постепенно удлиняются до 18,9 см. Соцветие щитковидное, насчитывает до 15 цветков золотисто-желтого цвета диаметром 2,1 см. *P. tanaitica* цветет с начала июля до середины августа. Односеменные плоды созревают в конце сентября (рис. 34).

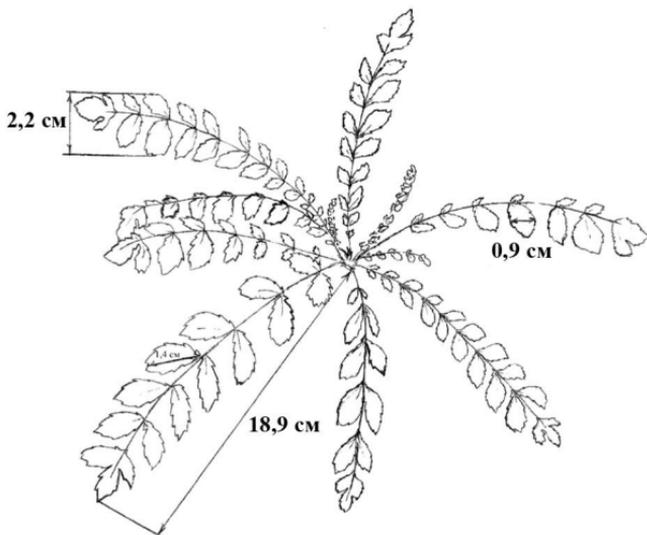


Рис. 33. Виргинильная особь лапчатки бедренцеволистной (*Potentilla pimpinelloides* L.)

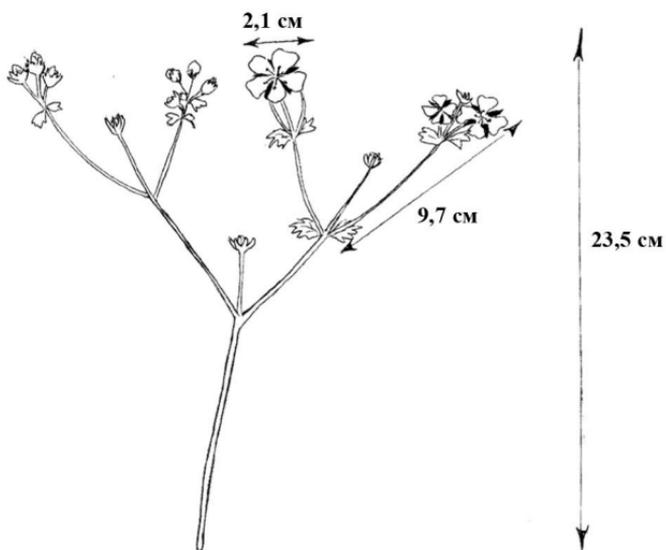


Рис. 34. Соцветие лапчатки бедренцеволистной (*Potentilla pimpinelloides* L.)

22. Онтогенез козелеца гладкого (*Scorzonera glabra* Rupr.)

Scorzonera glabra Rupr. (*S. ruprechtiana* Lipsch. et Krasch.) – козелец гладкий (козелец Рупрехта), семейство *Asteraceae*, реликтовый вид плейстоценового флористического комплекса, относящийся к группе скальных и петрофитно-степных реликтов южносибирского происхождения, подгруппе петрофитно-степных и скальных видов с преимущественным распространением в полосе лесостепи восточного макросклона Южного Урала (Горчаковский, 1969). Редкий вид, занесенный почти во все Красные книги (КК) Урала: Челябинской области – III статус редкости (2005), Республики Коми – II (2009), Республики Башкортостан – III (2001), Свердловской области – III (2008), Пермского края – III (2008).

Ареал *S. glabra* вида охватывает Северную Монголию, Северный Китай и Россию. В нашей стране встречается отдельными фрагментами в северных, центральных и восточных районах европейской части, в горных районах юга Средней и Восточной Сибири (КК Республики Коми, 2009). На Урале произрастает от р. Иляч на севере (Республика Коми) до хребтов Крака и Крыкты на юге (Республика Башкортостан). В Челябинской области он распространен, главным образом, по восточному склону Южного Урала в окрестностях гг. Кыштым, Карабаш, Миасс. Он произрастает в горных каменистых степях, в остепненных сосновых и сосново-лиственничных редколесьях, на основных и ультраосновных подстилающих горных породах (Куликов, 2005; Золотарева, 2007; Лесина, Коротева, 2011).

S. glabra – стержнекорневой травянистый летнезеленый многолетник, с мощным корнем до 2 см в диаметре и многоглавым каудексом. Побеги неветвистые, одиночные или многочисленные, высотой 25–40 см. Прикорневые листья – от широколанцетных до продолговатояйцевидных, сужены в черешке, голые. Нижние стеблевые листья широколанцетные, верхние – мелкие, чешуевидные. Корзинки цветков одиночные, крупные, 3,5–4 см в диаметре. Цветки язычковые, желтые. Семянки длиной 10–13 мм, голые, гладкие, ребристые, с грязно-белым хохолком. Размножается семенами (Флора европейской части СССР, 1989).

Материал собирали в степных сообществах Южного Урала (Челябинская область). В основном вид встречается на серпентинитовых обнажениях Ильмено-Вишневогорского горного комплекса. *S. glabra* произрастает на вершинах гор в каменистой степи, изредка встречается в остепненном сосново-лиственничном редколесье, в кустарниковых

и настоящих стеблях с низким проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса.

В онтогенезе *S. glabra* выделено 4 периода: латентный (семена), предгенеративный (проросток, ювенильная, имматурная, виргинильная стадия), генеративный (генеративная стадия), постгенеративный (сенильная стадия). Большой жизненный цикл вида представлен следующими стадиями (рис. 35).

ПЛОДЫ у *S. glabra* продолговатые, ребристые, бежевые, крупные семянки до $2 \pm 0,24$ см в длину и $0,2 \pm 0,10$ см в ширину, со светлым ржаватым хохолком.

ПРОРОСТКИ появляются в начале вегетационного сезона, непосредственно после схода снега. На начальном этапе формирования особи проростки имеют семядольные листья длиной 0,3 см и шириной 0,15 см. Они функционируют не более одного вегетационного периода, к концу которого закладывается верхушечная почка. Главный корень 3–3,4 см с многочисленными корневыми волосками и коротким подсемядольным коленом. Растения в этом состоянии – стержнекорневые, однопобеговые. Прорастание и появление проростков происходит чаще всего в начале вегетационного сезона, но иногда в конце сезона (в августе).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения – стержнекорневые, однопобеговые, небольшие, высотой $2,3 \pm 0,1$ см. Побег с одним листом, длина которого $1,7 \pm 0,2$ см, ширина $0,3 \pm 0,1$. Листовая пластинка ланцетной формы. Главный корень тонкий, диаметром $0,2 \pm 0,1$ см, с небольшими боковыми корнями. В этом и последующих онтогенетических состояниях высоту особи определяли размером самого длинного листа, занимающего вертикальное положение.

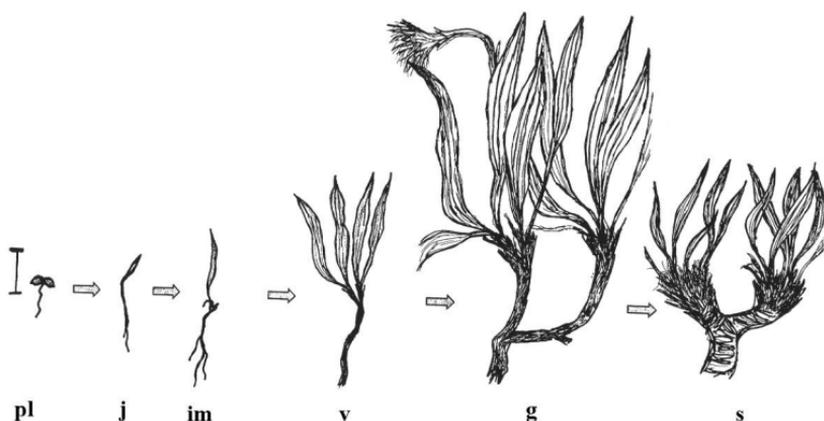


Рис. 35. Онтогенез козельца гладкого (*Scorzonera glabra* Rupr.)

Критерии выделения ювенильного состояния *S. glabra* – отсутствие семядолей и появление первого настоящего листа.

ИММАТУРНЫЕ растения – стержнекорневые, однопобеговые, небольшие. Главный побег с двумя листьями – одним большим (длиной $6,2 \pm 0,2$ см; шириной $0,4 \pm 0,1$ см), вторым развивающимся – маленьким. Нарастание побега моноподиальное, начинает формироваться каудекс. Главный корень длинный и тонкий (диаметром $0,4 \pm 0,2$ см), разветвленный.

Критерии выделения имматурного состояния – начало ветвления побегов и корней, появление второго листа.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения – стержнекорневые, двухпобеговые. На этом этапе особи имеют 2–4 вегетативных розеточных побега. Листья ланцетные длиной $14,2 \pm 1,2$ см, шириной $2,4 \pm 0,3$ см. Главный корень диаметром $0,6 \pm 0,1$ см. За счет дихотомического ветвления побега начинают формироваться новые оси каудекса.

Критерий выделения виргинильного состояния у особей *S. Glabra* – формирование многоглавого каудекса.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают наибольшего развития и имеют многоглавый каудекс с диаметром каудикул $2,8 \pm 0,6$ см. На каждой каудикULE формируются розеточные вегетативные побеги с листьями взрослого типа длиной $15,6 \pm 0,8$ см, шириной $2,5 \pm 0,4$ см и один генеративный побег высотой до $25 \pm 0,3$ см, также сохраняются остатки листьев и генеративных побегов прошлых лет. Главный корень достигает наибольшей толщины до $3,2 \pm 0,3$ см, его длина превышает 1,5 м.

Критерий выделения генеративного состояния – формирование одного или нескольких генеративных побегов. В данном онтогенетическом состоянии растение может находиться довольно долго, образуя генеративные побеги каждый год, но иногда, при неблагоприятных условиях, может генеративных побегов не образовывать.

СЕНИЛЬНЫЕ растения не имеют генеративных побегов. Они образуют 2–4 вегетативных побега с малочисленными ланцетными листьями (2–4) имматурно-виргинильного типа, длина листа $12,4 \pm 1,3$ см, ширина $2,3 \pm 0,4$ см. Каудекс многоглавый, с многочисленными остатками отмерших листьев, диаметр каудикул $4,5 \pm 0,9$ см. На каудексе видны пеньки от отмерших побегов. Отдельные главы каудекса отмирают. Частично главный корень разрушается. В этой стадии наблюдается фрагментарная старческая партикуляция.

Критерий выделения сенильного состояния – многоглавый каудекс с многочисленными остатками отмерших листьев. Растения в этом состоянии пребывают длительный период времени (более 30 лет).

Для особей *S. glabra* характерно последовательное прохождение всех этапов онтогенеза в одном поколении. Наибольший период в онтогенезе занимают генеративное и постгенеративное состояния.

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований № 4 Президиума РАН, проект 12-П-5-1026 «Структурно-динамические и хронологические закономерности формирования растительного покрова антропогенно-трансформированных территорий Южного Урала».

23. Онтогенез котовника кокандского (*Nepeta kokanica* Regel)

Nepeta kokanica Regel – вид из секции *Spicatae* (Benth.) Pojark., семейство *Lamiaceae* Hindli. (Пояркова, 1954; Буданцев, 1993).

Котовник кокандский – стержнекорневое каудексовое, поликарпическое травянистое растение с удлинненным типом побегов. Ксеромезопетрофит. Гемикриптофит.

Многопобеговое растение высотой 5,0–40,0 см. Стебли сероватые или беловатые, густо опушены. Каудекс темно-бурый, перекрученный, сильно партикулирующий. Листья широкие округлые или ромбически-яйцевидные с зубчатыми или городчатыми краями. Чашечка с сильно косым зевом, зубцы ее узкотреугольные суженные в остроконечие. Верхняя губа венчика рассечена на тупые обратнояйцевидные лопасти. Эремы темно-бурые, к основанию слегка суженные.

В растении содержатся зола, белки, жиры, клетчатка, биологические активные вещества. Это кормовое, эфиромасличное растение. Вид распространен в пределах Памиро-Алая, Западного Китая (Кашгари). Встречается в микротермных арчовниках, субальпийских лугах, крупнотравных полусаваннах, в степях и криофитонах. Произрастает на щебнистых и каменистых склонах и россыпях, расщелинах скал, осыпях (Пояркова, 1954; Кочкарева, 1986).

Онтогенез особей *N. kokanica* изучен на Анзобском перевале (Республика Таджикистан) в верхней части склона на осыпи в разнотравно-змееголовниковом сообществе (рис. 36).

При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза, впервые предложенная А. П. Пошкурлат (1941), Т. А. Работновым (1950), в дальнейшем уточненная и детально разработанная А. А. Урановым (1967, 1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1995, 2001 и др.).

СЕМЕНА *N. kokanica* эллиптические, трехгранные, темно-коричневые, голые, гладкие (Кочкарева, 1986). Прорастание семян надземное и приходится на начало-середину июля.

ПРОРОСТОК *N. kokanica* –двусемядольное растение с хорошо выраженным гипокотилем и главным корнем. Семядольные листья округлоромбической формы длиной (с черешком) 0,3–0,4 см, шириной 0,2 см. В пазухах семядольных листьев закладываются открытые почки. Главный корень начинает ветвиться до II порядка. Длительность состояния 2–3 недели.

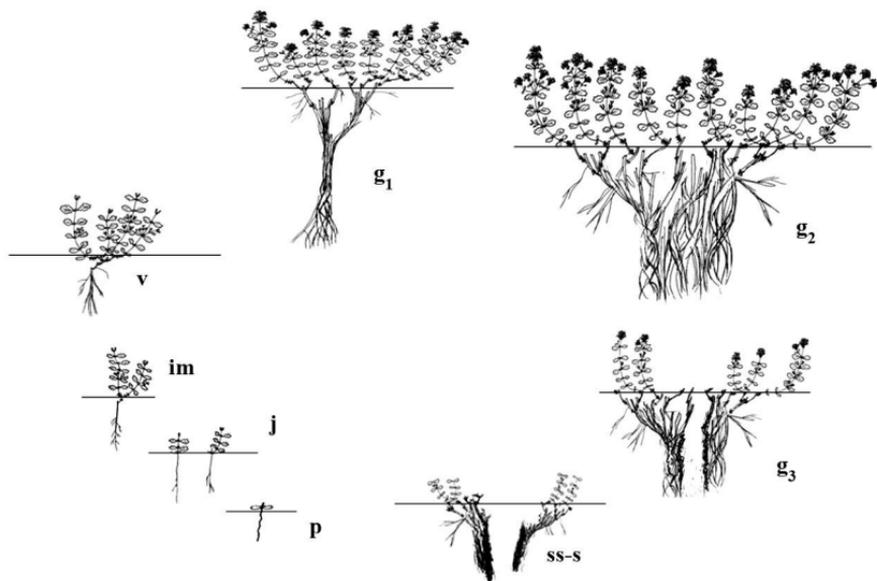


Рис. 36. Онтогенез котовника кокандского (*Nepeta kokanica* Regel)

В год прорастания семян растения переходят в ЮВЕНИЛЬНОЕ онтогенетическое состояние. В данном состоянии разворачивается один удлиненный побег высотой 2,5–3,0 см, на котором формируются 3–4 пары накрест супротивно расположенных зеленых листьев. Пластинка листа округлая с городчатым краем. Длина листа не более 1,0 см (размеры указаны с черешком), ширина 0,4–0,5 см. В пазухах всех листьев закладываются закрытые почки. В конце вегетационного сезона большая часть надземной оси побега отмирает. Сохранившийся участок представлен семядольным узлом и 2–3 удлиненными метамерами. Верхние по положению почки становятся почками возобновления, нижние оказываются спящими почками. За счет контрактильной деятельности корня осевая часть главного побега втягивается в почву. Начинает формироваться каудекс. Главный корень веретенообразный, ветвится до III порядка. Длительность состояния 1 год.

На второй год особи переходят в ИММАТУРНОЕ состояние. Они представляют собой куст, состоящий из двух удлиненных вегетативных побегов, одноглавого каудекса и ветвящегося главного корня. Моноподальное нарастание особи сменяется на симподиальное. Побеги разворачиваются из двух верхних почек возобновления. Высота побегов достигает 4,0–5,0 см. В структуре вегетативного побега четко выделяет-

ся его базальная часть, состоящая из сближенных узлов с 2–3 парами чешуевидных листьев и одного удлинённого метамера с переходными листьями. Лежащие выше метамеры – с удлинёнными междуузлиями и настоящими зелеными листьями. Зеленых округло-ромбических листьев насчитывается от 6 до 8 пар. Длина листа составляет 0,6–0,7 см, ширина – 0,5 см. В пазухе каждого зеленого листа, помимо основной почки, формируется одна сериальная. Вегетативный побег в надземной части ветвится. Удлиненные побеги II порядка с 2–3 парами листьев, силлептические, развертываются из основных почек, сериальные почки всегда остаются нереализованными. В конце вегетации побег отмирает до первого удлинённого междуузлия. Сохранившийся остаток втягивается в почву и входит в симподиальную систему одноглавого каудекса. Главный корень утолщается и достигает в длину 10,0 см и более. Продолжительность онтогенетического состояния 1 год.

На третий год у ВИРГИНИЛЬНЫХ особей в надземной сфере формируется 3–4 побега высотой 8,0–10,0 см. Побеги возобновления развиваются из одной (реже двух) почек, сформированных в предыдущем году в пазухах переходных листьев. В данном и последующих онтогенетических состояниях характер отмирания надземной части побега относительно постоянен. Сохранившаяся базальная часть чаще всего состоит из 2–3 сближенных метамеров с чешуевидными листьями и 1–2 удлинённых метамеров с переходными листьями. Почки возобновления, как правило, закладываются в пазухах переходных листьев, почки в чешуевидных листьях становятся спящими. Настоящие зеленые листья в очертании широкояйцевидные, в числе 5–9 пар, достигающие в длину 1,0 см и в ширину 0,5 см. Побеги в надземной части также ветвятся за счет основных боковых почек, сериальные почки не реализуются. В подземной сфере происходит разрушение центральной части каудекса, что приводит к образованию расщелин. Каудекс удлинённый, его структура сформирована осевыми остатками побегов. Главный корень веретенообразный, длиной более 20,0–30,0 см. Он начинает расщепляться, в результате чего образуются тяжи. Боковые корни II и III порядков усиливают процесс расщепления подземных органов. Продолжительность онтогенетического состояния 1–2 года.

Особи *N. kokanica* зацветают на 4–5 год. МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой распластанный куст, в котором насчитывается от 5 до 15 моноциклических удлинённых косоортотропных генеративных побегов. Длина побегов не превышает 10,0 см. Зеленые листья в числе 4–6 пар, они становятся более широкими (длина 1,0 см, ширина 0,8 см), в их пазухах закладываются основная и одна сериальная почки. Соцветие представляет собой плотный фрондозно-фрондулозный

/открытый тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев – «мутовок», каждый из которых развивает односторонний монохазий по типу извилины. Число «мутовок» в соцветии 2–3. Генеративный побег ветвится за счет роста основных пазушных почек, в результате образуются силлептические паракладии и вегетативные побеги. У некоторых особей монокарпический побег может представлять собой целиком синфлоресценцию, слагающуюся из главного соцветия и паракладий. В подземной сфере каудекс состоит из удлинённых стелющихся резидов («репторезидов» – терм. Е. Л. Нухимовского, 1997), веретенообразно переплетённых между собой. На репторезидах образуются придаточные корни I порядка. У особей происходит глубокое расщепление каудекса и корня, что приводит к частичной партикуляции. Главный корень достигает в длину более 50,0 см. Длительность данного и последующих состояний из-за партикуляции и разрушения целостности каудекса и главного корня установить невозможно.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии особи полностью партикулируют. В результате распада формируется клон, состоящий из близко расположенных кустящихся и некустящихся партикул. Партикулы не омоложены и стареют вместе с клоном. В кустящейся партикуле насчитывается 12–18 моноциклических генеративных побегов высотой 10,0–15,0 см. Побеги развиваются как из почек возобновления, так и из спящих почек. Форма и размеры зеленых листьев не превышают размеров листьев предыдущего онтогенетического состояния. В этом состоянии в пазухе одного зеленого листа образуются две сериальные почки. Формирование каждой из них происходит после разворачивания пазушного и сериального побегов. Сериальные побеги функционально могут быть вегетативными, скрытогенеративными или паракладиями. Подземная сфера партикул образована перекрученными репторезидами разного возраста и порядка, придаточными корнями I–III порядков с эфемерными корешками и обособленным участком главного корня. Интенсивное расщепление и отслаивание покровных тканей приводит к гибели спящих почек. Глубокое расщепление каудекса может привести к образованию неветвящихся партикул, имеющих собственную придаточную корневую систему. Такие партикулы живут недолго, однако в случае их жизнеспособности они могут куститься.

Особи в СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии представляют собой кустящуюся партикулу, в которой насчитывается 6–10 генеративных побегов, высотой 3,0–5,0 см. На оси цветоносного побега разворачиваются от 4 до 6 пар зеленых ромбовидных в очертании листьев. Длина листьев не превышает 1,5–1,7 см, ширина – 1,0–1,2 см. Паракладии, если таковые имеются, в числе 1–2, и развиваются из «основных» боко-

вых почек. Вегетативные боковые побеги, как правило, полностью не разветвляются. Серийные почки на побегах закладываются только в верхних метамерах, но они не реализуются. Число «мутовок» в соцветии уменьшается и не превышает двух. Каудекс парциального куста образован веретенообразными близкорасположенными репторезидами и несет придаточные корни I и II порядков.

Особи СУБСЕНИЛЬНОГО состояния – кустящаяся партикула, состоящая из 5–7 вегетативных побегов высотой не более 3,0 см, разрушенного каудекса и придаточных корней. На вегетативных побегах расположены от 3 до 5 пар зеленых листьев имматурного или виргинильного типа. В этом состоянии характер отмирания побегов меняется. В конце вегетации побег отмирает до участка со сближенными 2–3 метамерами, несущими чешуевидные листья. Таким образом, почками возобновления становятся боковые почки, сформированные в пазухах чешуевидных листьев. Многолетние репторезиды всех порядков и укороченные участки побегов большей частью разрушены и расщеплены.

СЕНИЛЬНЫЕ особи *N. kokanica* – некустящиеся партикулы. Одиночный вегетативный побег смещен на периферию. Побег формируется из почки, расположенной в пазухе чешуевидного листа. Появившийся побег имеет облик имматурной особи. В подземной сфере структура каудекса разрушена, а сохранившиеся его участки несут укороченные основания от прошлогодних побегов.

Таким образом, онтогенез *N. kokanica*, изученный в условиях Анзобского перевала (Республика Таджикистан) в разнотравно-змееголовниковом сообществе, полный сложный. По классификации Л. А. Жуковой (1995) относится к В-типу.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 12-04-100104-а.

24. Онтогенез котовника ножкоколосого (*Nepeta podostachys* Benth.)

Nepeta podostachys Benth. принадлежит к секции *Spicatae* (Benth.) Pojark., семейство *Lameaceae* Hindli. (Пояркова, 1954; Буданцев, 1993).

N. podostachys – многолетнее поликарпическое с удлинённым типом побегов стержнекорневое каудексовое травянистое растение. Ксеро-, мезоксерофит. Гемикриптофит.

Котовник ножкоколосый высотой 30,0–70,0 см. Растения с многочисленными побегами. Стеблевые листья на черешках, ланцетные или продолговатые, заостренные, по краю с острыми или туповатыми зубцами. Соцветие плотное, густое, продолговато-цилиндрическое. Прицветные листья ланцетные, цельнокрайние. Верхняя губа прямостоящая, до середины разрезанная на лопасти. Задние тычинки равны верхней губе венчика. Эремы черные, блестящие (Пояркова, 1954).

Это кормовое, эфиромасличное растение, в котором содержатся растворимые сахара, крахмал, гемицеллюлоза, клетчатка, белки, жиры, зола, каротин, эфирное масло. Сырье часто используют в парфюмерной промышленности (Флора Таджикской ССР, 1954).

По мнению А. И. Поярковой (1954), вид имеет большой полиморфный ареал, однако в его изменчивости, как отмечает автор, не удалось обнаружить какой-либо географической закономерности. *N. podostachys* распространен в Средней Азии, в основном на Памиро-Алае, встречается в Иране, восточной части Афганистана, Кашмире. Обитает в поясах чернолесья, арчовников, субальпийских лугов, крупнотравных полусаванн, степей, трагакантов, полынных и высокогорных пустынь и криофитона, на галечниках, осыпях, щебнистых склонах, на высотах от 1 200 до 4 100 м (Пояркова, 1954; Кочкарева, 1986; Буданцев, 1993).

Онтогенез особей *N. podostachys* изучен в условиях Дарвазского хребта (Республика Таджикистан) на крупнокаменисто-щебнистом склоне в разнотравном эремуросово-зопниково-котовниковом сообществе и представлен на рисунке 37.

При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза, впервые предложенная А. П. Пошкурлат (1941), Т. А. Работновым (1950), в дальнейшем уточненная и детально разработанная А. А. Урановым (1967, 1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Жукова, 1995, 2001 и др.).

Семена крупные, слегка приплюснутые, бурые, продолговато-эллиптической формы. Прорастание семян надземное и приходится на начало лета.

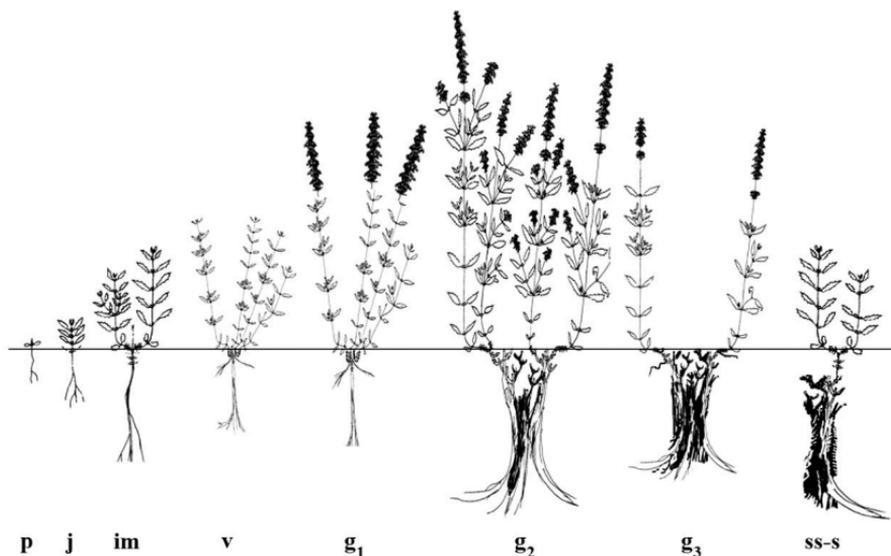


Рис. 37. Онтогенез котовника ножкоколосого (*Nepeta podostachys* Benth.)

ПРОРОСТОК *N. podostachys* представляет собой двусемядольное растение с хорошо выраженным гипокотилем. Семядольные листья на черешках. Листовая пластинка лопатчатой формы длиной (с черешком) 0,3–0,4 см, шириной 0,2–0,3 см. Главный корень 2,5–3,0 см, ветвится до I порядка.

В год прорастания семян особи переходят в ЮВЕНИЛЬНОЕ онтогенетическое состояние. Нарастая моноподиально, у растений формируется 8–10-метамерный удлиненный побег высотой 3,5–4,0 см. Зеленые листья расположены накрест супротивно и имеют пластинку продолговато-эллиптической формы. Край листа волнистый или слегка городчатый. Длина листа 0,8–0,9 см, ширина 0,3 см. Боковые почки закладываются в пазухах всех листьев. Осенью главный побег отмирает до базальной части, на которой сохраняются 2–3 метамера. Контрактильная деятельность главного корня приводит к погружению основания побега с боковыми почками в почву. Главный корень ветвится до II порядка и достигает длины более 7,0 см.

На второй год особи переходят в ИММАТУРНОЕ онтогенетическое состояние. Особи ветвятся. Побеги возобновления разворачиваются из двух верхних по положению почек, расположенных на сохранившейся укороченной базальной части прошлогоднего побега. Нижележащие

почки становятся спящими. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Куст состоит из 2 (реже более) вегетативных побегов, длиной 7,5–12,5 см. В структуре вегетативных побегов четко выделяются базальная укороченная часть, состоящая из 2–4 сближенных метамеров с чешуевидными листьями, и удлиненная часть, состоящая из 8–13 метамеров с зелеными листьями. Листовая пластинка зеленых листьев ланцетной формы с городчатым или зубчатым краем, длина листа 1,0–1,2 см, ширина 0,3–0,4 см. Пазушные почки закладываются во всех листьях. Боковые почки, находящиеся в пазухах чешуевидных листьев, оказываются почками возобновления. В пазухах зеленых листьев, помимо основной почки, закладываются сериальные почки. Как правило, в пазухе одного листа формируется одна сериальная почка. Она появляется после роста основной почки и в данном состоянии остается нереализованной. Побеги возобновления в надземной части ветвятся. Побеги II порядка появляются из основных боковых почек, они силлептические, удлиненные, на их осях разворачиваются 2–4 пары зеленых листьев. В подземной сфере особи начинает формироваться каудекс. Он состоит из базального участка первичного побега и нижних осевых частей побегов текущего года. Главный корень ветвится до III порядка. За счет контрактильной деятельности корней базальные части побегов втягиваются в почву. Длительность состояния – один год.

На третий год растения переходят в ВИРГИНИЛЬНОЕ состояние. В кусте насчитывается от 4 до 6 вегетативных побегов высотой 10,0–15,0 см с 2–3 парами чешуевидных и 9–14 парами зеленых листьев. Зеленые листья увеличиваются в размерах, их длина достигает 1,5–1,6 см, ширина 0,4–0,5 см. Боковые побеги I порядка, как и в предыдущем состоянии, разворачиваются только из основных пазушных почек, сериальные почки закладываются, но не реализуются. Каудекс продолжает ветвиться и увеличиваться в длину за счет базальных участков побегов. Главный корень веретенообразный и ветвится не более III порядка.

На следующий год особи зацветают. МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние длится 3–4 года. У кустящихся молодых генеративных особей формируются 4–8 моноциклических удлиненных генеративных побегов, которые разворачиваются из почек возобновления. На базальном участке побега разворачиваются 3–4 пары чешуевидных листьев. Удлиненная коортотропная часть побега несет 9–14 пар зеленых листьев и заканчивается соцветием. Зеленые листья ланцетной формы с зубчатыми краями, длиной не превышающие 1,7 см, шириной – 0,5 см. Высота генеративного побега достигает 17,0–20,0 см. Соцветие верхушечное и представляет собой открытый фрондулозный колосовидный тирс длиной 2,5–3,0 см, состоящий из супротивно расположенных редуцирован-

ных дихазиев. Число супротивных дихазиев в соцветии 4–6. На оси генеративного побега формируются силлептические вегетативные боковые побеги. Каудекс ветвистый, образован серией симподиальных резидов разной длины, возраста и порядка. У каудекса и главного корня отмечено продольное расщепление.

На 6–7 год жизни растения переходят в СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние. Куст состоит из 7–15 генеративных побегов высотой 25,0–35,0 см. Цветоносный побег имеет 3–4 метамера с чешуевидными листьями. Число метамеров с зелеными листьями уменьшается до 10–14. Зеленые листья продолговато-ланцетной формы. Генеративные побеги по всей длине ветвятся, формируются паракладии и силлептические вегетативные побеги. В этом состоянии из сериальных почек разворачиваются вегетативные побеги, также II порядка, такие побеги мы предлагаем называть *сериальными*. Сериальные побеги удлиненные, с 2–3 парами зеленых листьев. Главное соцветие длиной 4,0–11,0 см с 6–9 парами дихазиев. На различных генеративных побегах число паракладий насчитывается от 2 до 6, их длина 10,0–25,0 см. У некоторых особей монокарпический побег может представлять собой синфлоресценцию, слагающуюся из главного соцветия и паракладий. В подземной сфере каудекс многоглавый, состоит из 3–5 каудикул длиной до 5,0–7,0 см. За счет акронекроза тканей происходят разрушение центральной части каудекса и продольное расщепление корня. Покровные ткани многолетних частей каудекса и корня разрушаются и отслаиваются. Ветвление главного корня не превышает III–IV порядков. Установить продолжительность состояния и точный календарный возраст особи из-за сильного разрушения куста не представляется возможным.

Особи *N. podostachys* в СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии также представлены кустом. Многолетняя центральная часть куста с большим числом отмерших остатков. В кусте насчитывается 3–7 генеративных побегов высотой 15,0–20,0 см, часть из которых могут быть скрытогенеративными. Побеги возобновления разворачиваются, как правило, из спящих почек, сохранившихся на многолетней части каудекса. На оси текущего побега разворачиваются 2–4 пары чешуевидных листьев, а число метамеров с зелеными листьями уменьшается и составляет 5–9 пар. Форма, длина и ширина зеленых листьев не меняются и составляют 1,5–1,7 см и 0,2–0,3 см соответственно. Главное соцветие имеет длину 3,0–10,0 см и несет 7–11 пар дихазиев. Генеративный побег в надземной части продолжает ветвиться, образуя паракладии и силлептические вегетативные побеги. Паракладии в числе 2–4 длиной до 10,0 см. Сериальные почки закладываются, но остаются нереализованными. Главный корень перекручен и частично расщеплен. Поверхност-

ные и внутренние ткани каудекса и корней большей частью разрушены, но связь между каудексом и корнем сохраняется.

Особь постгенеративного периода (СУБСЕНИЛЬНОЕ и СЕНИЛЬНОЕ состояния) в надземной сфере имеют облик виргинильных или имматурных растений. Центральная часть куста большей частью разрушена и глубоко расщеплена. Живые участки смещены на периферию. Вегетативные побеги в числе от 2 до 4 разворачиваются чаще всего из спящих почек. Осевые части многоглавого каудекса и главного корня продолжают разрушаться. Число каудиккул уменьшается до 1–2.

Таким образом, онтогенез особей *N. podostachys*, изученный в условиях Таджикистана в разнотравном эремуросово-зопниково-котовниковом сообществе, простой полный. По классификации Л. А. Жуковой (1995) онтогенез относится к типу А₂.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 12–04–100104–а.

25. Онтогенез остролодочника башкирского (*Oxytropis baschkirensis* Knjasev)

Вид остролодочник башкирский *Oxytropis baschkirensis* Knjasev (*Fabaceae*) был выделен М. С. Князевым (2001) из широко распространенного в Восточной Европе (Высокое Заволжье), Западной и Средней Сибири, Северо-Восточном Казахстане и Северной Монголии остролодочника сходного *O. ambigua* (Pall.) DC. (Флора..., 1994; Князев, 2001). Морфологически этот вид отличается от типового *O. ambigua* в узком смысле формой флага и бобов, характером опушения, длиной прицветников и др. (Князев, 2001). Южноуральские популяции *O. baschkirensis* выделены в особую разновидность – var. *skvortsovii* (Knjasev) Knjasev, отличающиеся от типовой разновидности главным образом более бледной окраской венчика цветков (Князев, 2005).

O. baschkirensis – заволжско-южноуральский горно-лесостепной эндемик. Спорадически встречается от юга Республики Татарстан и лесостепной зоны Южного Предуралья до восточного макросклона Южного Урала (Князев, 2001). В Республике Башкортостан (РБ) известен в 8 пунктах: в Башкирском Предуралье – в Ишимбайском (гора Тратау), Буздякском (окр. с. Канлы-Туркеево), Стерлитамакском (окр. г. Стерлитамака) р-нах; на Южном Урале – в Учалинском р-не (горы Микагир, Туйтубе, Куркас и др.) (Кучеров и др., 1987; Князев, 2001; Красная..., 2011; UFA). В результате горных разработок исчез на горе Шахтау в Ишимбайском р-не, где гербаризировался в последний раз в 1963 г. (UFA).

Редкое растение Южного Урала (Кучеров и др., 1987). Под названием *O. ambigua* был включен в Красную книгу РБ (2001). Включен в новое издание Красной книги РБ (2011), 3 категория – редкий вид; в Красную книгу Челябинской обл. (2005), где известен только из 1 пункта. Территориально в РБ охраняется в границах памятника природы только одна популяция на горе Тратау (Красная..., 2011).

O. baschkirensis – многолетнее стержнекорневое каудексообразующее травянистое розеточное растение, слабоопушенное, высотой (7)15–25(40) см. Прилистники удлинненно-яйцевидные, прирастающие к черешку. Листья по оси и черешку оттопыренно-волосистые, длиной (7)10–20(21) см. Листочки (7)12–16(21)-парные, продолговато-яйцевидные или ланцетные, длиной 10–20 мм, шириной 3–8 мм. Цветоносы длиннее листьев, цветочные кисти укороченные, после отцветания удлиненные, многоцветковые. Прицветники в 1,5–2 раза короче чашечки. Чашечка трубчато-колокольчатая, длиной 10–12 мм, пушистая от длинных белых отстоящих и коротких черных прижатых волосков, зубцы ее

в 2 раза короче трубки. Венчик пурпурный. Боб продолговатойцевидный, длиной 15–20 мм, шириной 5–10 мм, с широкой брюшной перегородкой. Цветет в июне-июле. Опыляется насекомыми. Плодоносит в июле-августе. Размножается семенами (Князев, 2001; Красная..., 2011; данные авторов).

Жизненная форма вида по К. Раункиеру – гемикриптофит. Произрастает в каменистых степях на склонах сопок на породах различного состава (в Предуралье – на известняках, на Южном Урале – на туфах). Мезоксерофит (Красная..., 2011).

Вид встречается на Южном Урале в сообществах ассоциации *Diantho acicularis-Orastachetum spinosae* Schubert et al. 1981, а в Предуралье – *Trinio muricatae-Centauretum sidiricae* Yamalov et al. 2011. Обе ассоциации относятся к союзу степных сообществ на каменистых почвах *Helictotricho desertori-Stipenion rubentis* порядка *Helictotricho-Stipetalia* класса ксеротермных и полуксеротермных травяных сообществ *Festuco-Brometea*. Сообщества в основном произрастают на сильно каменистых органогенно-щебнистых почвах, характеризуются большой разреженностью растительности. В таких сообществах обычны *Alyssum tortuosum* Walds. et Kit. ex Willd., *Centaurea sibirica* L., *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Echinops crispus* S. Majorov, *Gypsophila altissima* L., *Onosma simplicissima* L., *Veronica spicata* L. и др. (данные А. А. Мулдашева).

Выращивается в культуре с 1999 г. в интродукционном питомнике редких и исчезающих видов растений Южного Урала лаборатории геоботаники и охраны растительности Института биологии УНЦ РАН, который находится на территории Ботанического сада-института г. Уфы (3 образца) (Маслова, Кучеров, 2001). Характеризуется как перспективное растение (Маслова и др., 2009). Рекомендуются в качестве декоративного растения для выращивания на альпийских горках (Минина, 2000; Маслова, Кучеров, 2001).

Периоды и возрастные состояния выделяли согласно периодизации онтогенеза растений, предложенной Т. А. Работновым (1950) и дополненной А. А. Урановым (1975) и его последователями (Жукова, 1995), с использованием методических рекомендаций по выделению возрастных состояний луговых растений (Диагнозы..., 1983). Лабораторную всхожесть семян определяли по методике М. К. Фирсовой (1959).

Наблюдения проводили в 2002–2009 гг. в 3-х популяциях: в Учалинском р-не Башкортостана на горах Туйтюбе и Микагир, в Ишимбайском р-не Башкортостана на горе Тратау. Вид здесь произрастает в каменистых степях и на выходах скальных пород. Было проанализировано 260 особей (корневая система не изучалась).

В онтогенезе *O. baschkirensis* выделены 4 возрастных периода и 11 возрастных состояний (рис. 38) (Куватова, 2011; Маслова и др., 2011).

СЕМЕНА. Возобновление осуществляется только семенным путем. Семена созревают в конце июля – в августе, плоды опадают недалеко от материнского растения. ПЛОД – боб продолговато-ланцетный, длина 9,5–25,0 мм, ширина 2,0–10,2 мм, толщина 2,0–4,9 мм, длина носика 2,5–8,0 мм, прижато опушенный, с широкой брюшной перегородкой, без спинной перегородки. Семена почковидные, коричневые и оливковые (с темными пятнами и без пятен); длина 1,3–2,4 мм, масса 1 000 семян составляет 1,6–2,1 г.

Семена в течение длительного срока могут сохраняться в почве и прорасти через несколько лет, поскольку для *O. baschkirensis*, как и для других видов сем. *Fabaceae*, характерна твердосемянность. Свежесобранные семена таким качеством не обладают (лабораторная всхожесть 90 %). При хранении увеличивается доля твердых семян: твердосемянность через 2 месяца хранения составляет 12 %, через 11 месяцев хранения – 31 %. На 7–8-й год (94 месяца) хранения всхожесть семян составляет лишь 6 %.

ПРОРОСТКИ в природных условиях появляются после схода снега, увлажнения и прогревания почвы. Основная масса проростков появляется в начале июня, но в зависимости от погодных условий и условий обитания этот процесс может начинаться в мае или в начале июля. Семядоли овальные и зеленые, длина 4–10 мм, ширина 2–5 мм. Первый лист тройчато-сложный, листочки продолговато-эллиптические, эллиптические, цельнокрайние. Пластинки длиной 0,5–0,7 см, шириной 0,4–0,7 см, длина черешка – 0,9–2,4 см. После появления 2–3 листа семядоли отмирают, что свидетельствует о переходе особи в новое возрастное состояние.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения однобоговые, 2,8–6,0 см высотой, несущие 4–5 листа ювенильного типа – тройчатые, в пазухах которых закладываются боковые почки. Начинают появляться единичные непарноперистосложные листья с 2 парами листочков.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены первичным побегом, достигают высоты 4,5–10,0 см, имеют 4–8 непарноперистосложных листьев с 3–6 парами листочков. Первые листья отмирают, сохраняются 1–2 ювенильных листа. Начинает формироваться каудекс. В конце состояния пазушные почки на базальной части главной оси, втянутые в почву, трогаются в рост и образуют 2–3 розеточных побега.

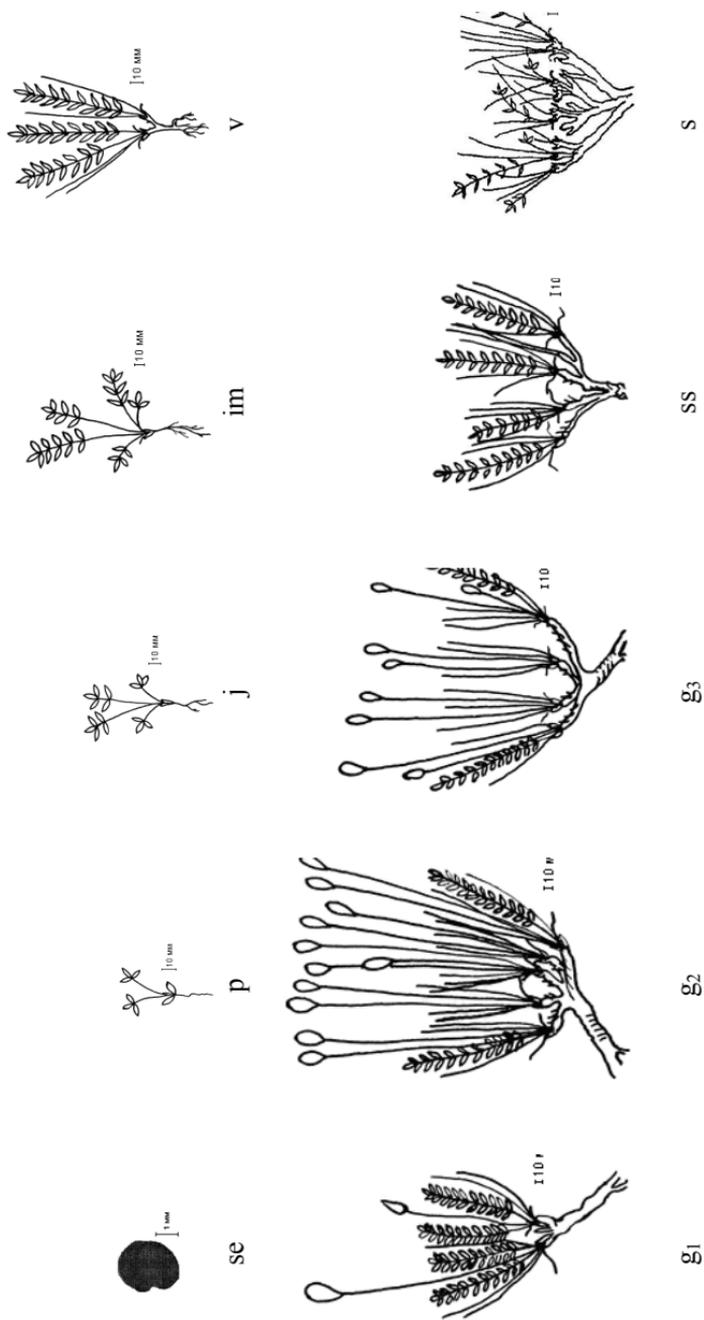


Рис. 38. Схема онтогенеза остролодочника башкирского (*Oxytropis bashkirensis* Knjasev) в местах естественного произрастания

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений происходит кущение. Растения имеют 1–5 побегов 4,0–15,0 см высотой, с 2–23 листьями взрослого типа: непарноперистосложные листья с 7–12 парами листочков. Продолжается формирование компактного подземного каудекса, основными элементами которого являются базальные части побегов с почками возобновления. Растения приобретают вид взрослых нецветущих особей, имеющих несколько розеточных побегов.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются началом формирования многоглавого каудекса в результате развития боковых розеточных побегов; высота растений 9,5–34,0 см, имеют 1–9 розеточных вегетативных побегов, 1–8 безлистных генеративных (соцветий) побегов; высота «сложной» розетки 7,0–21,0 см, диаметр «сложной» розетки 6,3–29,0 см; размеры непарноперистосложного листа: длина 7,2–18,8 см и ширина 1,3–4,0 см, число пар листовых пластинок 7–18.

Начало цветения приходится на июнь. В июле – августе на растениях можно наблюдать соцветия с бутонами, цветками, зелеными и зрелыми плодами, что свидетельствует о проявлении ритмологической поливариантности. Например, в популяции на горе Тратау 24.08.2004 г. наблюдалось следующее количество соцветий по фенофазам: бутонизация – 3,1 % соцветий; цветение – 5,7 %; начало роста завязи – 4,4 %; зеленые плоды – 36,4 %; побурение плодов – 3,1 %; полная спелость плодов – 27,6 %; 19,7 % соцветий оказались с опавшими бутонами, цветками и плодами (Куватова, 2011).

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются наибольшей мощностью. Растения этого возрастного состояния достигают высоты 13,0–40,0 см; число побегов (4–34 вегетативных и 6–39 генеративных), листьев (11–221), цветков (5–26) в соцветии, размеры листа (длина 8–21 см, ширина 1,2–5,3 см) и число пар листовых пластинок (8–21) достигают максимума, каудекс становится многоглавым.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются уменьшением размеров растений (высота особей 9,5–37,0 см, число вегетативных побегов 5–20), сокращением элементов в репродуктивной сфере (число соцветий уменьшается до 1–7). Особи отличаются крупными размерами каудекса. С возрастом усиливается процесс отмирания тканей (более 50 %), у некоторых особей начинается частичная партикуляция каудекса.

ВРЕМЕННО НЕ ЦВЕТУЩИЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения по морфологическим признакам сходны с виргинильными растениями, это возрастное состояние наступает в пределах возрастных состояний g_1 и g_2 или после их прохождения и может быть вызвано рядом причин: интенсив-

ным плодоношением в предшествующем году, неблагоприятными погодными условиями прошлого года в сроки закладки генеративных органов и др. Так, в популяции на горе Микагир в 2004 г. было зафиксировано 19,5 % временно не цветущих растений (в прошлом году g_1) от общего числа виргинильных особей, в 2008 г. – 1,7 % (в прошлом году g_2).

Субсенильные и особенно сенильные растения встречаются крайне редко. В отдельные годы наблюдений они не были обнаружены. Так, не отмечены сенильные растения в популяциях на горе Туйтюбе в 2004, 2007–2009 гг., на горе Микагир в 2006, 2008 гг.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения имеют 5–9 розеточных вегетативных побегов высотой до 15 см, и расположены они в основном по периферии каудекса. Число побегов и листьев уменьшается по мере отмирания отдельных глав каудекса. Происходит сильная общая партикуляция.

СЕНИЛЬНЫЕ растения со слабыми побегами, несущими 2–5 листа с несколькими парами листочков. Иногда остается одиночный розеточный вегетативный побег с 3–4 измельчавшими листьями. Отмершие главы каудекса сохраняются частично, на живых – много мертвых участков, и они сильно разрушены (описание по нескольким особям).

Анализ возрастных спектров показал, что популяции характеризуются как нормальные полночленные и неполночленные. Возрастные спектры одно- и двухвершинные левосторонние с максимумом на особях прегенеративного периода. Необходимо отметить, что прегенеративные растения (v) на протяжении всего периода исследования преобладают над растениями репродуктивной (g) и состарившейся (s) фракций (в популяциях на горе Микагир и горе Туйтюбе). На долю прегенеративной фракции приходится от 31,4 до 85,3 % особей, следствием чего является стабильное поддержание популяций на уровне молодых и переходных по классификации Л. А. Животовского (2001) (Мулдашев и др., 2008; Маслова и др., 2009; Куватова, 2011; Куватова, Елизарьева, 2012).

26. Онтогенез шалфея мутовчатого (*Salvia verticillata* L.)

Шалфей мутовчатый (семейство *Lamiaceae* Lindl.) – многолетнее травянистое поликарпическое растение с ортотропными полициклическими побегами высотой 30–60 см и стержневой корневой системой, проникающей вглубь до 1,5 м и более. Листья вместе со стеблем шершавоволосистые, нижние продолговато-яйцевидные, тупые, длинночерешковые с двумя ушками, верхние – почти треугольные, острые, короткочерешковые, все – неравногородчатозубчатые, сердцевидные при основании. Цветки по 20–40 в густых ложных мутовках, нижние из которых несколько отдалены друг от друга, а верхние сближены. Чашечка фиолетовая, колокольчато-трубчатая; венчик длиной около 10 мм, фиолетово-синий, вдвое превышает чашечку. В процессе развития *S. verticillata*, начиная с виргинильного состояния, формируется каудекс, диаметр которого у взрослых особей может достигать 10–15 и более см.

Надземная часть растения (главным образом листья) содержит эфирное масло (до 2,5 %), дубильные вещества, алкалоиды и фитонциды. В состав масла входят различные терпены, цинеол, борнеол, камфора. В плодах содержится 19–25 % жирного масла, представленного в основном глицеридами линолевой кислоты (Гаммерман и др., 1983; Растительные ..., 2011). Благодаря высокому содержанию эфирных масел шалфей обладает пряно-ароматическим, лекарственным и антисептическим действием, с древних времен используется в парфюмерии, кулинарии, народной и официальной медицине (Брем, 2004).

На территории России шалфей мутовчатый встречается в европейской части, на Северном Кавказе и Алтае; в Воронежской области вид широко распространен в степных, луговых, опушечных и вторично-разнотравных сообществах, реже отмечен на слабозадернованных мелах и каменистых осыпях. Материал для исследований собран в Воронежской области в 2008–2011 гг. Для выделения онтогенетических состояний *S. verticillata* были использованы общепринятые методики (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). Фазы морфогенеза предложены в соответствии с представлениями И. Г. Серебрякова (1962) и А. П. Хохрякова (1981).

Анализ полученного материала позволил нам впервые для Средней России описать онтоморфогенез вида (Олейникова, 2012). Следует обратить внимание на реализацию у шалфея в процессе развития интересного биоморфологического явления – временной розеточности (Марков, 1986). Как известно, побеги травянистых растений в зависимости от

длины междоузлий и расположения листьев подразделяют на розеточные, полурозеточные и безрозеточные, причем у растений с полурозеточными побегами в генеративном периоде онтогенеза имеются и прикорневая розетка листьев (одна или несколько), и ортотропные цветonoсные побеги, тогда как до и после генерации особь представлена укороченными розеточными побегами. Эта же закономерность наблюдается у *S. verticillata*. У ювенильных, иматурных, виргинильных и сенильных растений все листья собраны в прикорневые розетки, такие же розетки формируются весной при отрастании генеративных особей. Однако у последних в дальнейшем розетка (которая образована очень сближенными междоузлиями супротивно расположенных листьев) за счет быстрого вставочного роста дает начало ортотропному олиственному цветonoсному побегу, нижняя часть которого представлена лишь парой черешковых листьев. Такие побеги формируются до конца вегетационного сезона. Следующей весной, если особь остается в генеративном периоде, подобное отрастание повторяется. Если же наступает сенильное онтогенетическое состояние, то вновь образуется лишь прикорневая розетка. У растений в старом генеративном состоянии наряду с цветonoсными безрозеточными на отдельных главах каудекса формируются вегетативные розеточные побеги. Учитывая, что пре- и постгенеративное развитие, как и начало каждого сезона генеративного периода, протекает с присутствием розеточного побега, мы относим шалфей мутовчатый к поликарпическим полурозеточным длинностержнекорневым растениям (Олейникова, 2010; 2012). Онтогенез шалфея представлен на рисунке 39.

ПЛОДЫ – овальные, сдавленные с боков орешки длиной до 2 мм, со слабозаметными полосками и темным плодовым рубчиком, окраска от светло-коричневой до темно-бурой. Вес 100 орешков – около 2 г (Доброхотов, 1961).

ПРОРОСТКИ. Гипокотиль зеленоватый, мелковолосистый, развит слабо. Семядоли яйцевидные, с закругленной верхушкой и небольшой выемкой. У основания коротколопатообразные и как бы срезанные перпендикулярно к черешку. Длина 4–6 мм, ширина 5–7 мм. Первые листья супротивные, по краю мелкогородчатые, опушенные мелкими простыми волосками. Главный корень тонкий, длиной до 5 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи представлены розеточным побегом с 3–5 овально-эллиптическими листьями, с редкими мелкими волосками и городчатым краем. Черешки длиной до 10 мм с отстоящими волосками. Хорошо заметна лишь срединная жилка. Корень длиной 5–10 см, с боковыми корнями I–II порядков.

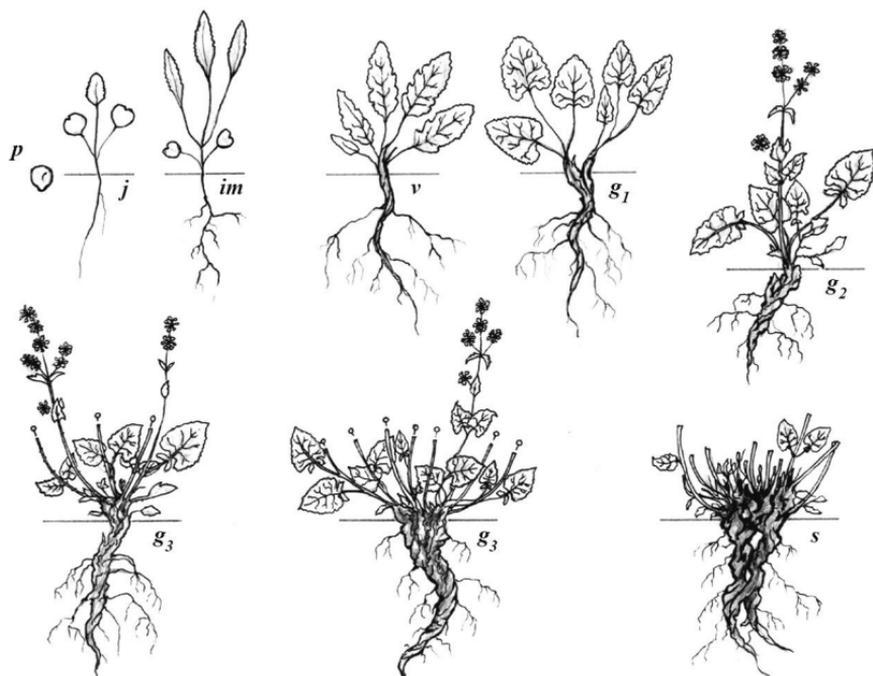


Рис. 39. Онтогенез шалфея мутовчатого (*Salvia verticillata* L.)

ИММАТУРНЫЕ растения имеют до 5–8 листьев, от овально-эллиптических до почти почковидных, с сероватым опушением и городчатым краем. Как и форма, размер листьев сильно варьирует: от 2,5–5 см в длину до 0,5–3 см в ширину. Длина черешка 3–4 см. Диаметр корня – до 3 мм, он слабо сбежист, проникает в почву на глубину до 30 см. Корень образован мягкими, склонными к гниению тканями, и уже в этом онтогенетическом состоянии на нем могут образовываться мелкие полости и продольные косые складки, которые в дальнейшем сильно изменяют его структуру. Формирующийся каудекс *S. verticillata* рано начинает ветвиться.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ особей может быть до 3 розеток с черешковыми листьями, длина черешка обычно чуть превышает длину листовой пластины. Листья по краю крупногородчатые, в очертании треугольно-сердцевидные, длиной 4–13 и шириной 3–10 см, острые, с одной-двумя парами небольших супротивных долей, избегающих на черешок. Листовая пластина опушена длинными волосками, на нижней стороне опушение гуще и резко проступают жилки. Диаметр базальной части корня

до 10–15 мм. Он формирует большое количество скелетных и тонких боковых корней, которые активно ветвятся, проникает в почву на глубину до 70–80 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 2–3 и более простых или с 2–3 боковыми побегами ортотропных побега высотой 30–50 см, густо опушенные сероватыми волосками. Нижние листья длинночерешковые, стеблевые – сидячие или на коротком черешке. Мутовки соцветия содержат по 15–20 цветков. Цветки двугубые. Чашечка трубчатая, обычно лилового цвета, опушена белыми волосками. Венчик фиолетовый, вдвое длиннее чашечки, снаружи покрыт короткими толстыми сочковидными волосками. Диаметр каудекса до 10 см, он сильно ветвится. Базальная часть корня 1,5–2 см в диаметре, на всем протяжении коры хорошо заметны продольные косые складки, сама кора одревесневает, окраска корня от черно-коричневой до черной.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения могут иметь до 10 цветonoсных побегов высотой до 80–90 см, число цветков в каждой мутовке возрастает до 20–40 штук, они сближены на концах ветвей. Подземная часть шалфея мутовчатого представлена каудексом и стержневой корневой системой, особенности анатомического и морфологического строения которых делают их облик очень специфичным: уже у g_2 -растений отмирают отдельные главы каудекса, что ведет к образованию большого количества полостей. Одновременно на других главах каудекса трогаются в рост спящие почки, поэтому его диаметр больше, чем у молодых генеративных (до 15–20 см). Длина главного корня превышает 1 м.

Жизнеспособность **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений снижается, они способны образовывать не более 5 генеративных и 2–3 розеточных вегетативных побегов. Отмирает часть скелетных и боковых корней, оставшиеся разрастаются вширь, на главном корне чередуются участки живых и мертвых тканей, гниение последних может привести к постепенному отмиранию главного корня. Однако, несмотря на явные признаки старения особей, продолжительность данного онтогенетического состояния может длиться до 3–4 лет.

СЕНИЛЬНЫЕ особи имеют 2–3 розеточных побега. Листья сохраняют треугольно-сердцевидную форму, ширина их может превышать длину, длина черешков до 5–7 см. Диаметр каудекса не более 5–10 см, как и главный корень, он сильно разрушен. Продолжительность сенильного состояния – 1–2, редко 3 года.

В онтогенезе *S. verticillata* нами отмечено возможное обособление дочерних партикул от материнской особи вследствие перегнивания тка-

ней в месте присоединения главы каудекса. Сама партикула при этом не разрасталась. В отдельных случаях происходит образование корневых отпрысков и вегетативное разрастание особи. Наблюдения показывают (Олейникова, 2012), что подобное развитие возможно только при произрастании шалфея на рыхлом почвенном субстрате и в отсутствие конкуренции с другими видами. Прежде всего, это относится к облигатно вегетативно-подвижным луговым злакам. Гораздо чаще, чем отделения дочерних розеточных побегов, мы наблюдали обособление отдельных глав каудекса на глубину до 15–20 см.

В процессе становления и развития жизненной формы в онтогенезе особи *S. verticillata* претерпевают ряд морфологических изменений. Соотношение этих изменений соответствует основным периодам онтогенеза травянистых растений (Ценопопуляции..., 1976), что позволило проследить поливариантность развития данного вида и выделить несколько качественно различных фаз морфогенеза.

1. Первичный побег ($p-v$) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков.

2. Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы характеризуются моноподиальным нарастанием и моноцентрической биоморфой.

3. Первичный куст (g_2 или g_2-g_3) – от начала симподиального нарастания до возможного окончания генерации или появления неспециализированной дезинтеграции. Особи многопобеговые, тип биоморфы – моноцентрический. Каудекс расположен компактно. Далее в течение онтогенеза шалфея мутовчатого нами выявлено четыре варианта развития особей.

При первом варианте окончание генерации совпадает с гибелью особи, т. е. фаза первичного куста является заключительной. Обычно такое развитие наблюдается у особей низшего уровня жизнеспособности или в нетипичных для вида условиях обитания.

При втором – третьем вариантах наступает 4 фаза морфогенеза – рыхлый куст (g_3-s или s) – от образования вторичных вегетативных розеточных побегов до гибели; при этом в случае второго варианта развития старое генеративное состояние не наблюдается, особи сразу вступают в краткий постгенеративный период. Обычно подобное развитие отмечалось нами также у особей низкого уровня жизнеспособности. В случае третьего варианта отмечается g_3 -состояние, но не очень продолжительное. Особи многопобеговые с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Тип биоморфы – моноцентрический. Многоглавый каудекс расположен рыхло.

Четвертый вариант развития особей также предполагает наступление 4-й фазы морфогенеза – рыхлого куста, но более длительной

во времени и сопровождающейся еще большим разрыхлением каудекса. Высота его отдельных глав может увеличиваться до 5–8 см. Однако в течение всей жизни особи сохраняется целостность структуры, что позволяет говорить о частичной поздней неспециализированной дезинтеграции, под которой применительно к стержнекорневым видам мы понимаем частичную партикуляцию особи, выраженную в обособлении отдельных глав каудекса. Тип биоморфы – моноцентрический.

Четвертый вариант развития особей шалфея мутовчатого предполагает вслед за фазой рыхлого куста наступления еще 2 фаз морфогенеза – кустящейся и некустящейся партикул. Кустящаяся партикула (g_3) формируется в начале прегенеративной вегетации и существует до окончания генерации. Особи многопобеговые с многоглавым, рыхло расположенным каудексом. Возможно усиленное разрастание боковых скелетных корней вследствие полного или частичного отмирания главного корня. Тип биоморфы – неявнополицентрический с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией особи. Центры разрастания особи находятся очень близко и обычно не обособляются друг от друга в течение всего онтогенеза. В редких случаях нами было отмечено отделение дочерних партикул от материнской особи вследствие перегнивания тканей в месте присоединения главы каудекса.

Некустящаяся партикула – от завершения генерации до гибели растения. Все структурные характеристики сохраняются с учетом морфологических изменений, свойственных постгенеративному периоду. Подобный вариант развития отмечался нами примерно у 20–30 % особей *S. verticillata*.

**27. Онтогенез валерианы очереднолистной
(*Valeriana alternifolia* Ledeb.)**

Валериана очереднолистная – многолетнее травянистое кистекорневое растение с монокарпическими, ди- и трициклическими побегами, гемикриптофит из семейства *Valerianaceae* Batsch. Удлиненная часть полурозеточного монокарпического побега высотой до 77–112 см. Прикорневые и нижние стеблевые листья простые, продолговатые, непарноперисторассеченные, черешковые, а верхние стеблевые – сидячие. Листья на стебле расположены поочередно, супротивно или мутовчато. В подземной части развивается придаточная кистекорневая система с почти невыраженным коротким корневищем. Лиловые цветки собраны в дихазии, образующие щитковидную закрытую кисть (Кузнецова, Пряхина, Яковлев, 1992) или плейотирс со слабо разветвленными паракладиями до I–II порядка (Нухимовский, Семенихин, Шугаев, 1989; Горбунов 2002). Семена созревают в июле-августе.

Химический состав валерианы очереднолистной в отличие от валерианы лекарственной полностью не изучен. Известно, что из подземных органов выделены действующие вещества: валепотриаты – 1,87 % и эфирные масла – 1,73 % (Коновалова и др., 1984). В якутских образцах валерианы очереднолистной в фазе плодоношения из корней и корневищ выделены до 0,1–2,57 % эфирных масел, в фазе цветения из листьев – до 702 мг % аскорбиновой кислоты, а также в надземной части обнаружены флавоноиды и кумарины (Егоров, 1954; Макаров, 1989).

Валериана очереднолистная входит в цикл «лекарственных валериан» и в медицине применяется наравне с валерианой лекарственной. Препараты валерианы применяют при нервном возбуждении, хронических функциональных расстройствах центральной нервной системы, мигрени, бессоннице, невралгии, неврозах сердечно-сосудистой системы, гипертонической болезни, при пороках сердца, хронических расстройствах коронарного кровообращения, спазмах органов желудочно-кишечного тракта, функциональных нарушениях эндокринных желез, дизентерии, некоторых видах авитаминоза и т. д. (Турова, Сапожникова, 1984; Ломагина, Данчул, 1990; Телятьев, 1991).

В народной медицине валериану используют как успокаивающее средство при нервных расстройствах, бессоннице, расстройствах желудочно-кишечного тракта, при метеоризме, болях в животе, особенно у детей (Телятьев, 1991). В якутской народной медицине настоем из корневищ и цветков принимали внутрь при болях в сердце и нервных возбуждениях, настоем из подземных органов промывали глаза или делали примочку при заболеваниях глаз (Макаров, 1989).

В пределах России валериана очереднолистная встречается в Западной, Средней, Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России валериана очереднолистная распространена в Монголии, Японии и Китае (Атлас ареалов и..., 1976; Флора Сибири, 1996; Горбунов, 2002).

Валериана очереднолистная растет на лесных, пойменных, сухих, сырых, заболоченных лугах, в разреженных лесах и по их опушкам, кустарниковых зарослях, по каменистым, открытым склонам, в расщелинах скал (Курбатский, 1996).

Материал для изучения онтогенеза валерианы очереднолистной в естественных условиях произрастания был собран в долине р. Виллой и в условиях культуры – в питомнике лекарственных растений Якутского ботанического сада Института биологических проблем криолитозоны СО РАН. Онтогенетические состояния и жизненную форму определяли по критериям онтогенетических состояний, разработанных во многих трудах (Работнов, 1950а; Серебряков, 1962; Серебряков, Серебрякова, 1965; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976; Нухимовский, Семенихин, Шугаева, 1989; Жукова, 1995; Жукова, Илюшечкина, Минина и др., 1997). В условиях природы изучена динамика онтогенетической структуры 7 природных ценопопуляций валерианы очереднолистной. Данные показали, что ее ценопопуляции были молодыми нормальными неполночленными (Семенова, 2006).

Онтогенез валерианы очереднолистной представлен на рисунке 40.

ПЛОД – семянка с хохолком, коричневый, матовый, яйцевидной формы с жилками. Прорастание семян надземное. Дружные всходы получают при посеве семян в свежесобранном виде. Высокую лабораторную всхожесть на свету имеют свежесобранные семена в природе – до 49, в культуре – до 90 %. При хранении семян в течение 1 года лабораторная всхожесть на свету снижается до 35 и 59 %.

ПРОРОСТКИ представлены первичным побегом, несущим 2 семядоли продолговато-яйцевидной формы на длинных черешках (3–7 мм). Корневая система смешанная и состоит из главного корня и 1–2 придаточных корней. В этом состоянии особи находятся от нескольких дней до месяца, до появления первых настоящих листьев. В культуре наблюдается растянутое появление проростков вплоть до сентября.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи имеют один розеточный побег, на котором разворачиваются 1–2 простых, длинночерешковых листа яйцевидной формы. Семядольные листья не сохраняются. Главный корень функционирует, число придаточных корней увеличивается до 4. В культуре при нормальном темпе развития ювенильное состояние продолжается от нескольких дней до месяца.



Рис. 40. Онтогенез валерианы очереднолистной (*Valeriana alternifolia* Ledeb.)

В ИММАТУРНОМ состоянии особи представлены одним розеточным побегом с 2–4 тройчаторассеченными и малосегментными непарноперисторассеченными листьями. Листовая пластинка имеет от 1 до 3 пар боковых сегментов. Главный корень не сохраняется. Корневая система состоит из 3–7 придаточных корней. В этом состоянии в условиях интродукции особи находятся около 2 месяцев.

В ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии образуется первичный куст, состоящий из 2–4 розеточных побегов. Пластинка непарноперисторассеченного листа приобретает взрослые черты, число сегментов достигает до 4–8 пар листочков. Розеточный побег несет 2–6 длинночерешковых непарноперисторассеченных листьев. У виргинильных растений выделяется короткое эпигеогенное корневище толщиной 0,5–1,5 см. В корневой системе число придаточных корней увеличивается (от 7 до 30). Продолжительность этого состояния в культуре 9–10 месяцев.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения состоят из единичного генеративного удлинённого и нескольких вегетативных розеточных побегов. Корневище утолщается до 0,8–2,5 см, на нем насчитывается от 6 до 54 придаточных корней. После цветения репродуктивный побег отмирает, а в корневище развивается некроз, который в последующем ведет к его разрушению. В этом состоянии особи могут находиться до 2 лет.

Ю. Н. Горбунов (2002) валериану очереднолистную относит к кистекорневым группам видов валерианы, которые могут образовывать столоны. Кроме того, он выделяет группу видов валерианы, имеющих короткие корневища и способных формировать в условиях рыхлого грунта рыхлодерновинную жизненную форму. В условиях культуры в легком черноземно-луговом супесчаном грунте у некоторых особей валерианы очереднолистной в этом состоянии происходит изменение жизненной формы с кистекорневой на короткокорневищно-кистекорневую. Из почек на базальных частях побегов могут развиваться ди-, трициклические короткокорневищно-полурозеточные монокарпические побеги (термин Л. Е. Гатцук, 1974). Геофильная плагиотропная часть таких побегов состоит из 1–3 относительно длинных метамеров (длина междоузлия в среднем 1 см), несущих чешуевидные листья. Длина геофильной части колеблется от 1 до 5 см. В пазухах чешуевидных листьев располагаются почки, развертывание которых приводит к образованию новых подобных побегов. На розеточной части побега развертывается 1–3 зеленых листьев ювенильного или имматурного облика. После отмирания розетки или генеративного побега осевая часть побега становится корневищем. На нем в узлах образуются придаточные корни, число которых колеблется от 5 до 20 шт.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют до 3 репродуктивных и до 6 вегетативных розеточных побегов. Имеется большое число отмерших листьев, а на корневище обнаруживаются отмершие остатки генеративных побегов и рубцы. Е. Л. Нухимовский с соавторами (1989) отмечает, что у валерианы лекарственной после обособления партикул многие клонисты ослабевают из-за сближенного расположения друг к другу. Из них небольшая часть достигает репродуктивного состояния, многие погибают в вегетативном состоянии. Средневозрастное генеративное состояние валерианы лекарственной может продолжаться до 6–10 лет.

Семенная продуктивность валерианы очереднолистной на 1 генеративный побег в среднем составляет 1 230,88 семязачатков, из которых развиваются 631,40 семян.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений уменьшаются морфологические параметры: высота удлиненного побега и размеры листьев. Имеется большое число отмерших листьев и остатков генеративных побегов. На разрушающемся корневище ясно заметны рубцы. Некроз захватывает все большую часть корневища и приводит к их разрушению и партикуляции клонистов.

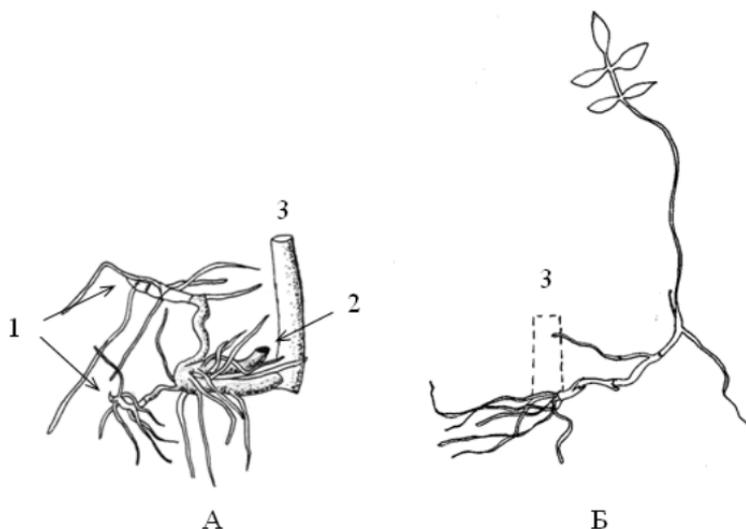


Рис. 41. Развитие рыхлодерновинной биоморфы валерианы очереднолистной (*Valeriana alternifolia*):

А – формирование подземных плагиотропных побегов; Б – развитие надземного розеточного побега. 1 – подземные побеги с почками возобновления; 2 – подземный побег с дуплом от репродуктивного побега; 3 – материнский надземный монокарпический репродуктивный побег

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи образуют до 1–5 розеточных вегетативных побегов, несущих 2–3 длинночерешковых непарноперисторассеченных листьев. Продолжается партикуляция компактного клона с образованием партикул: наряду с перистыми листьями развиваются листья ювенильного состояния. Также продолжается угнетение партикул их плотным расположением в клоне и влиянием некроза корневища и придаточных корней. На корневище имеется большое количество рубцов, остатков генеративных побегов и отмерших листьев. Часть корневища полуразрушена.

СЕНИЛЬНЫЕ растения не обнаружены. Единично встречались полуразрушенные «трупы» отмерших растений (субкадабра).

28. Онтогенез касатика низкого (*Iris pumila* L.)

Касатик низкий (*Iridaceae*) – степной короткокорневищный светолюбивый травянистый многолетник, высотой 5–15 (20) см, геофит, компонент типчаково-ковыльных степей. Листья удлинненно-ланцетные, шириной 6–11 мм, длиной 8–16 см, с сизоватым налетом. Цветет в апреле–мае. Генеративный побег короткий (до 4 см). Цветки крупные, одиночные, до 4–6 см в диаметре, ярко окрашенные: беловато-желтые, синие, фиолетовые. На верхней стороне отогнутых наружных долей венчика имеется продольная густая бороздка из волосков, внутренние доли почти равны наружным, но шире их и выемчатые. Трубка околоцветника тонкая, длиной 6–8 см, в 3–4 раза длиннее завязи. Рыльца цельные, расширенные, почти сидячие. Плод – крупная (до 5 см) трехгранная коробочка (*Iris pumila* L., <http://www.plantarium.ru/page/view/item/20803.html>). В культуре его размножают делением корневищ и семенами. Самосев не отмечен.

Ксерофит, мезотроф с восточноевропейско-западноазиатским ареалом. В регионе не указывается для Курской области. *I. pumila* является декоративным растением. Этот красивоцветущий вид активно истребляется в природе. Сокращаются площади его естественного произрастания. Растение занесено в Красную книгу России (статус 2), а также в региональные Красные книги: Белгородской (статус 3), Воронежской (статус 3), Липецкой (статус 0), Орловской (статус 0), Тамбовской (статус 1) областей (Флора ботанического сада..., 2012).

Онтогенез касатика низкого исследовали на примере особей, произрастающих в коллекциях «Систематикум флоры Центрального Черноземья» и «Растения Красной книги флоры Центрального Черноземья», на экспозиции «Степи Центрального Черноземья» и в питомнике размножения. Семенной материал мобилизован из природных местообитаний (окрестности с. Краснофлотское Петропавловского района Воронежской области). Изучение онтогенеза и структуры ценопопуляций проведено согласно работам Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1967) и их учеников (Ценопопуляции..., 1976; 1988). Онтогенез касатика представлен на рисунках 42 и рис. 43.

СЕМЕНА длиной около 5 мм, морщинистые, темно-бурые, неправильно яйцевидные, на одном конце слегка оттянуты в короткий тупой носик. Семенная кожура толстая. Зародыш прямой, окружен твердым эндоспермом (Николаева и др., 1985). Посев семян осуществляется в грунт летом, сразу же после окончания плодоношения.

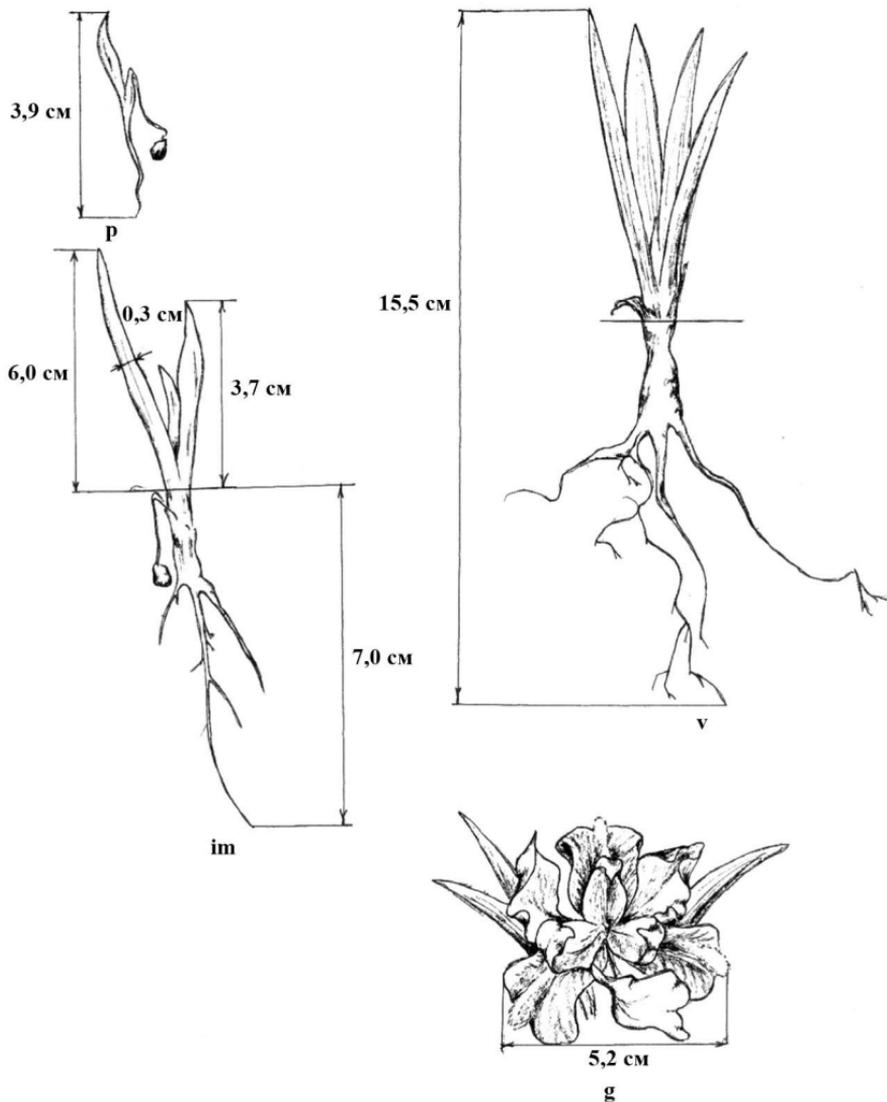


Рис. 42. Онтогенез касатика низкого (*Iris pumila* L.)

ПРОРОСТКИ длиной 3,9 см появляются в конце апреля, вегетируют в течение лета и в середине сентября уходят под землю. На этой стадии растения первого года жизни заканчивают свое развитие.

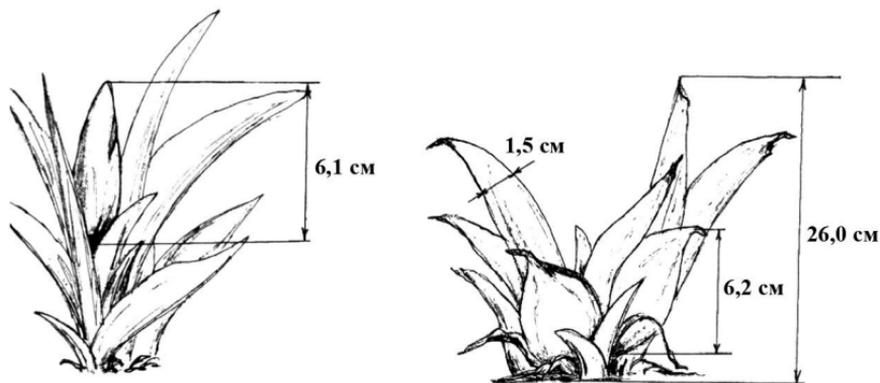


Рис. 43. Молодые генеративные особи касатика низкого (*Iris pumila* L.)

Переход особей в ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние сильно растянут во времени, но зафиксировать его не всегда возможно. Особи по своим характеристикам во многом совпадают с описанием проростка.

В ИММАТУРНОЕ состояние касатик низкий переходит на второй год после прорастания семян, и молодые растения к концу мая достигают 13,0 см вместе с подземной частью. Развиваются три листа длиной 3,7–6 см и шириной 0,3 см.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения формируются на третий год жизни. К середине-концу апреля формируются взрослые виргинильные особи с листьями длиной 6,4–7,3 см и шириной 0,4–0,7 см. Растения на данном этапе развития достигают 15,5 см вместе с подземной частью, которая получает значительное развитие и представляет собой молодое эпигенное корневище (Шафранова и др., 2009). В этом состоянии (см. рис. 42) растения находятся два года.

В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии, на пятый год жизни, происходит окончательное становление жизненной формы, характерной для вида. В этом состоянии касатик низкий представляет собой растение высотой 26,0 см. Ширина листа – 1,5 см. Бутонизация начинается в апреле, к концу месяца формируется бутон удлинненно-яйцевидной формы длиной 6,1 см. Цветение наступает в начале мая. Диаметр цветка в полном раскрытии – 5,2 см. К началу июня молодое растение завязывает корбочки длиной 6,2 см и шириной 3,0 см (см. рис. 42–43).

29. Онтогенез солонечника двуцветкового (*Galatella biflora* (L.) Nees)

Солонечник двуцветковый – один из видов рода Солонечник (*Galatella* Cass.) семейства астровые (*Asteraceae* Dumort.).

Galatella biflora (L.) Nees – поликарпическое травянистое растение, с ортотропными удлинёнными моноциклическими генеративными и вегетативными побегами, формирующее гипогеегенное, плагиотропное, короткое корневище. Ксерофит. Гемикриптофит.

Растения высотой 25–80 (100) см, покрытое короткими сосочковидными волосками с примесью мелких шипиков, слабошероховатое. Соцветия – корзинки, собранные в щиток. Цветки бледно-желтые. Листья на побегах линейно-ланцетные с тремя жилками, покрытые точечными железками (Тамамшян, 1959).

В растениях обнаружены алкалоиды, кумарины, флавоноиды, три-терпеновые сапонины, выделены также эфирное масло и каучук. В медицине используют в качестве вяжущего, противовоспалительного средства и применяют при заболеваниях пищеварительной системы (Дикорастущие..., 2001).

Вид имеет широкий ареал: распространен в европейской части России, в Крыму и на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, заходит в восточную часть Каспия. Произрастает на солонцеватых и солончаковых лугах, а также в луговых понижениях. Встречается в солонцеватых степях, кустарниковых сообществах, иногда на обнажениях мела и известняка (Тамамшян, 1959).

Материал по описанию онтогенеза особей *G. biflora* был собран в условиях солонцеватой мелкодерновинной степи Алтайского края (рис. 44).

При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза, впервые предложенная А. П. Пошкурлат (1941), Т. А. Работновым (1950), в дальнейшем уточненная и детально разработанная А. А. Урановым (1967, 1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Жукова, 1995, 2001 и др.).

Прорастание семян *G. biflora* надземное, всходы появляются в середине лета (июнь-июль). У ПРОРОСТКА *G. biflora*, за счет хорошего развития гипокотилия, на поверхность почвы выносятся два бесчерешковых семядольных листа округло-ланцетной формы и с вытянутой верхушкой. Длина семядолей менее 0,5 см, ширина 0,1 см. В основании листьев закладываются боковые почки. Главный корень длиной 3,5–4,0 см.

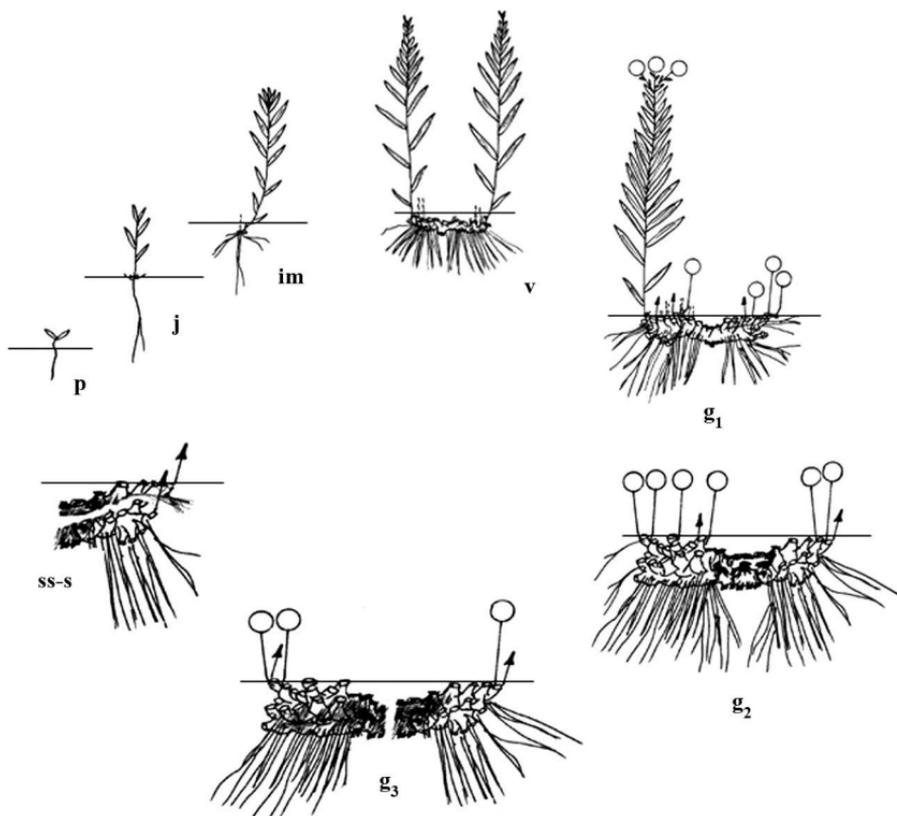


Рис. 44. Онтогенез солонечника двуцветкового (*Galatella biflora* (L.) Nees.)

Через 1–2 недели растения переходят в ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние. Продолжая нарастать моноподиально, у особей формируется один удлиненный побег высотой 6,0–8,0 см. На побеге поочередно расположены 14–17 зеленых листьев ланцетной формы, достигающих длины 0,6–1,0 см, ширины 0,1–0,2 см. За счет контрактильной деятельности главного корня базальная часть удлиненного побега втягивается в почву. К концу вегетации главный побег высыхает до базальной части и остается до следующего года. В этом онтогенетическом состоянии у особей формируются два гипокотильных придаточных корня, длина которых сравнима с длиной главного корня (6,0–8,0 см).

На второй год особи *G. biflora* переходят в ИММАТУРНОЕ состояние. Из почек, сохранившихся в основании побега, разворачиваются по-

беги возобновления. Как правило, формируется один удлинённый побег. Нереализованные почки со временем отмирают. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Побег возобновления достигает высоты 10,0–16,0 см и несет 2–3 сближенных метамера с чешуевидными и 40–50 удлинённых метамеров с линейно-ланцетными листьями. Длина зелёных листьев увеличивается в два раза и достигает 1,5–2,0 см, ширина листьев составляет 0,2 см. Укороченная базальная часть побега с чешуевидными листьями расположена в почве. На этом участке побега самая нижняя по положению почка оказывается наиболее крупной, она становится почкой возобновления. Сохранившаяся базальная часть от первичного побега составляет первое звено короткого корневища. Начинает формироваться гипогеогенное корневище. Число придаточных корней на молодом корневище увеличивается, их насчитывается 4–7 длиной 6,0–8,0 см. Они формируются в узлах и междоузлиях укороченной части побега. Главный корень среди придаточных корней практически не заметен. Данное состояние может длиться от 1 до 2 лет.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ особей формируется куст, увеличиваются длина и толщина корневища. Побег возобновления формируются в почках, расположенных в пазухах первых чешуевидных листьев в подземной укороченной части прошлогоднего побега, нереализованные почки со временем отмирают. В кусте развиваются 2–4 вегетативных побега высотой 15,0–20,0 см. На них образуются 2–3 чешуевидных и от 15 до 45 зелёных листьев. Листовая пластинка зелёных листьев увеличивается в размерах и приобретает продолговато-ланцетную форму. У некоторых экземпляров она может достигать 3,0 см длины и 0,4 см ширины. Симподиальное нарастание системы побегов приводит к формированию плагиотропного корневища. Его длина достигает 1,5–2,0 см. Придаточные корни образуются на всем протяжении корневища, их длина более 10,0 см, а число может колебаться от 15 до 25. Главный корень отмирает, и на его месте образуется рубец, который со временем становится едва заметным. Продолжительность виргинильного состояния 3–4 года.

На 6–7 год особи *G. biflora* зацветают. В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии особи представляют собой рыхлый куст, состоящий из 2–4 ортотропных генеративных побегов высотой более 20,0 см и 1–2 вегетативных побегов высотой 10,0–15,0 см. В базальной части монокарпического побега, так же как и у вегетативных побегов, находится 2–3 метамера с чешуевидными листьями. Стоит отметить, что в течение всего онтогенеза число чешуевидных листьев на побегах возобновления остается постоянным (2–4). Удлиненная часть генеративных побегов

состоит из 50–60 метамеров с зелеными листьями. Форма, длина и ширина зеленых листьев не отличаются и не превышают размеров виргинильных растений. В пазухах всех листьев формируются почки. Удлиненная часть побега заканчивается верхушечным одиночным фрондулозно-брактеозным соцветием – корзинкой. Под главным соцветием междоузлия побега укорачиваются. На сближенном участке побега из пазушных почек развиваются паракладии I (реже II) порядка: образуется синфлоресценция – щиток из корзиночек. Число корзиночек, в пересчете на один побег, составляет 5–10. В данном онтогенетическом состоянии в средней части генеративного побега из пазушных почек могут разворачиваться вегетативные побеги. Они, как правило, недоразвиты, с 2–3 зелеными листьями ювенильного типа. В подземной сфере корневище разветвленное, достигает 2,0–3,0 см длины. На корневище увеличивается число придаточных корней (35–40), их длина не более 10,0 см. Данное онтогенетическое состояние может длиться 4–5 лет.

Особи в СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии характеризуются рыхлым кустом диаметром 10,0–15,0 см, в котором центральная часть образована большим числом отмерших осевых частей побегов. В кусте развиваются 14–17 генеративных и 5–7 вегетативных побегов. Нижняя боковая почка, сохранившаяся на укороченной части побега прошлого года, становится почкой возобновления, остальные почки базального участка не реализуются и, как и в предыдущих состояниях, становятся спящими. На генеративном побеге разворачиваются 60–80 зеленых листьев. Листовая пластинка продолговатой формы длиной 3,2–3,4 см и шириной 0,4 см. Высота генеративных побегов составляет 20,0–28,0 см, вегетативных – 10,0–15,0 см. На вегетативном побеге разворачиваются листья, подобные листьям на побеге имматурного или виргинильного состояний. Число корзиночек в объединенном соцветии увеличивается, их насчитывается от 15 до 22. Паракладии ветвятся до II порядка. Разветвленное корневище продолжает нарастать осевыми базальными частями побегов. Число живых придаточных корней I порядка достигает более 200, часть из них ветвится до II порядка. Длина корней может достигать до 15,0 см. На многолетней части корневища корни отмирают. Длительность данного состояния составляет более 10 лет.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии особи партикулируют. В результате распада куста образуется клон, состоящий из 2–3 кустиащихся партикул. Появившиеся партикулы не омоложены и стареют одновременно со стареющим клоном. Побегообразование осуществляется за счет деятельности как почек возобновления, так и спящих почек.

В структуре монокарпического побега отмечается сокращение числа метамеров с зелеными листьями, их насчитывается 45–50. Число генеративных побегов в клоне 6–10, их высота составляет 18,0–20,0 см. Вегетативных побегов 2–4, они чаще оказываются скрытогенеративными. Генеративные побеги в области соцветия ветвятся, образуя параклади I и II порядков. Число корзинок в щитке сокращается и находится в пределах 10–12. На корневище появляется большое число рубцов от отмерших придаточных корней. Живые корни, как правило, не ветвятся, в числе 30–50, длиной не превышающие 15,0 см. Из-за разрушения базальной части корневища установить возраст клона и продолжительность данного и последующих онтогенетических состояний не представляется возможным.

Особи в СУБСЕНИЛЬНОМ состоянии представляют собой клон, состоящий из кустящихся и некустящихся партикул, расположенных по периферии клона. В кустящейся партикуле формируются 2, реже больше, вегетативных побегов. Вегетативные побеги иматурного или виргинильного облика развиваются, как из спящих почек, так и из почек возобновления. Корневище расширенное и образовано осевыми остатками от побегов прошлых лет. На корневище от 10 до 20 неветвящихся придаточных корней длиной 6,0–10,0 см. Новые корни не появляются.

СЕНИЛЬНОЕ онтогенетическое состояние завершает онтогенез особи. Партикулы теряют способность куститься. Единственный вегетативный побег имеет облик иматурных особей и развивается из почки возобновления, реже из спящей почки. В подземной сфере корневище представляет собой фрагмент, имеющий расширенную базальную часть с незначительным числом (2–5) придаточных корней.

Таким образом, онтогенез *G. biflora*, изученный в солонцеватой мелководновинной степи Алтайского края, сложный полный, по классификации Л. А. Жуковой относится к типу Б.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы президиума РАН № 16. Подпрограмма «Проблема опустынивания». Проект № 14

30. Онтогенез пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.)

Пион тонколистный (*Paeoniaceae*) – опушечно-степной короткокорневищный травянистый многолетник, высотой 15–40 см, с крупными одиночными цветками диаметром 7,0–10,0 см и дважды тройчатыми листьями, рассеченными на отдельные линейно-нитевидные сегменты, придающие растению дополнительную декоративность. Корневище с продолговатыми шишками, сидящими на коротких ножках; стебель простой, одноцветковый, реже двухцветковый, голый, высотой 10–50 см, листья дважды-трижды-тройчатые или тройчато-перистые, рассеченные на линейные или линейно-нитевидные, цельнокрайние доли шириной 1–2 мм, свисающие и расходящиеся по краям. Цветки с 8–10 лепестками, крупные, до 8 см в диаметре, ярко-красные или темно-пурпурные; нити тычинок пурпурные, пыльники желтые; плоды из 2–3, реже из 4–5 прямых или слегка согнутых отклоненных, густо опушенных буро-пурпурными волосками листовок; семена удлинненно округлые, буро-черные, блестящие. Цветение в апреле-мае (Шипчинский, 1937). Мезоксерофит с юго-восточноевропейским ареалом. В природе встречается также на Балканском полуострове и Кавказе. Произрастает по степям, склонам степных балок, полянам и опушкам среди кустарников. В Центральном Черноземье не указывается для Тамбовской и Орловской областей. В культуре устойчив, хорошо размножается семенами и делением куста, дает обильный самосев. Является лекарственным, ядовитым и декоративным растением. Пион как красивоцветущий вид активно истребляется в природе. Сокращаются площади его естественного произрастания. Растение занесено в Красную книгу России (статус 2); в региональные Красные книги: Белгородской (статус 2), Воронежской (статус 2), Липецкой (статус 1) областей (Флора ботанического сада..., 2012).

Онтогенез пиона тонколистного исследовали на примере особей, произрастающих в коллекции «Растения Красной книги России флоры Центрального Черноземья» и на питомнике размножения. Изучение онтогенеза и структуры ценопопуляций проведено согласно работам Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1967) и их учеников (Ценопопуляции..., 1976; 1988). Онтогенез пиона представлен на рисунках 45–47.

СЕМЕНА черно-коричневые, довольно крупные, длиной около 7 мм, блестящие, округлой формы, с плотной кожурой и очень маленьким зародышем, окружены мощным эндоспермом (Николаева и др., 1985). Посев семян осуществляется в грунт летом, сразу же после окончания плодоношения. Семенной материал репродукции Ботанического сада.

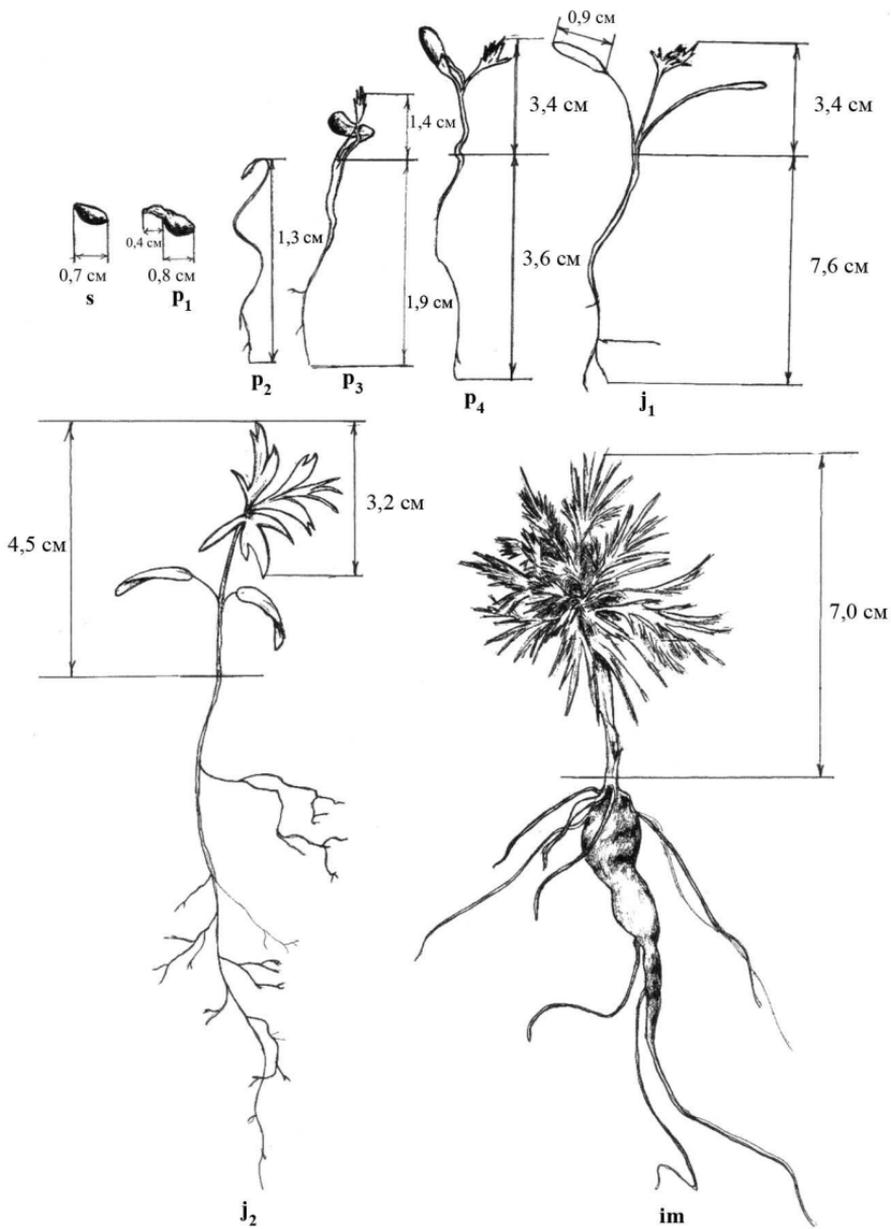


Рис. 45. Начальные этапы онтогенеза пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.)

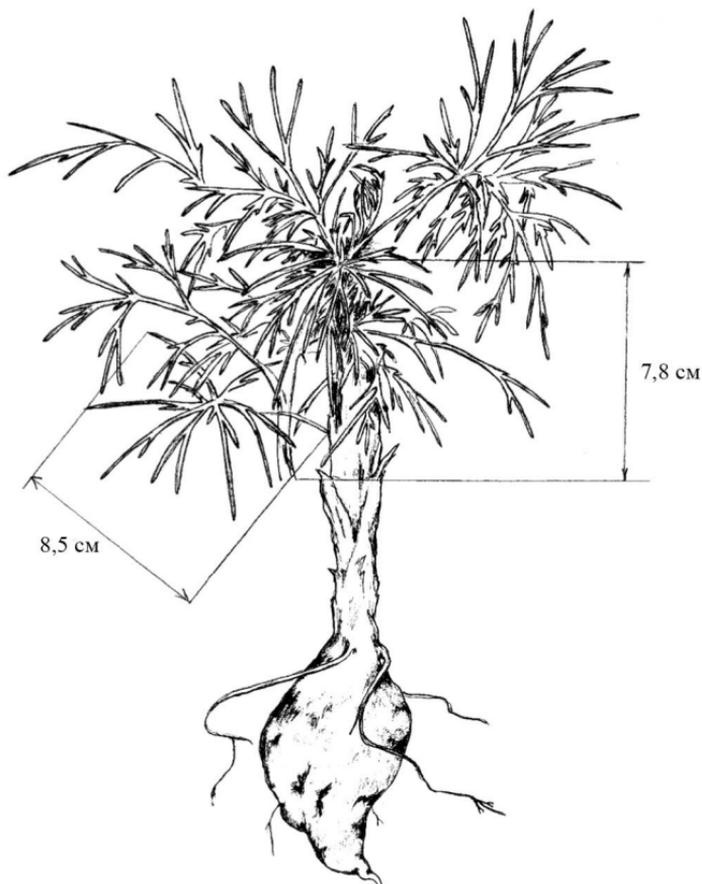


Рис. 46. Особь пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.)
в виргинильном состоянии

ПРОРОСТКИ высотой 0,4 см появляются в конце марта после посева в грунт летом прошлого года. Через две недели проростки достигают высоты 2,5 см. Семядоли длиной 0,9 см. Главный корень не разветвлен, длиной 3,6 см. Через несколько дней появляется первый лист. Высота побега 3,4 см, длина корня 7,6 см.

Через месяц после появления проростков растения достигают высоты 4,5 см и переходят в ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние. Полностью разворачивается первый лист – тройчатый с рассеченными сегментами шириной 3,2 см. На этом этапе растения первого года жизни заканчивают свое развитие.

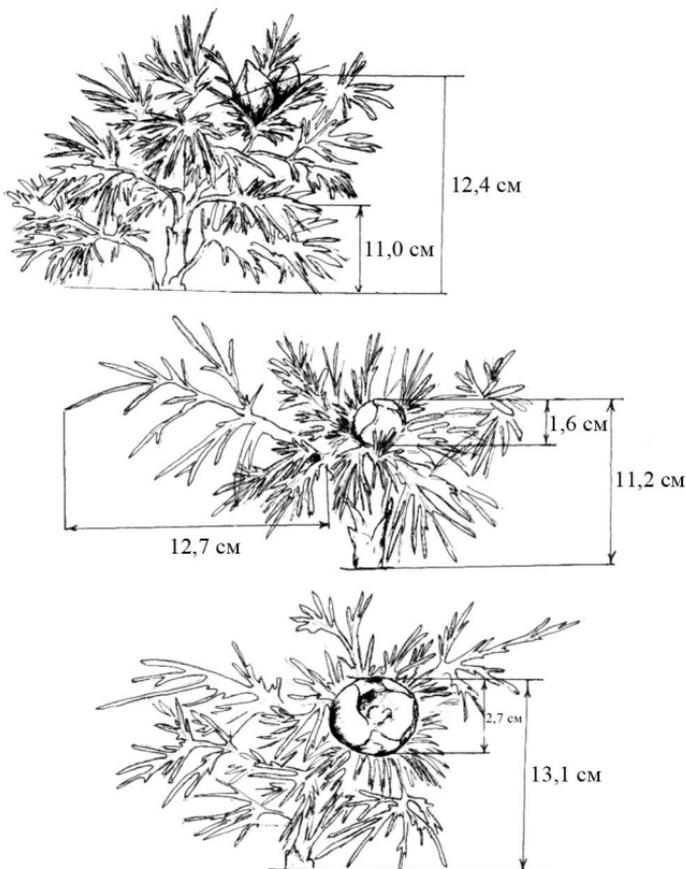


Рис. 47. Генеративные особи пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.)

На второй год ИММАТУРНЫЕ растения достигают высоты 7,0 см и образуют весной пышную розетку из 5–6 тройчато рассеченных листьев. В подземной части отмечается формирование клубневидного утолщения. Вегетируют до середины лета (Серикова, 2010).

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения появляются на 5–6 годы жизни особей. К середине-концу мая формируются взрослые виргинильные особи с листьями длиной 11,2 см и шириной 8,5 см. Высота надземной части растения на данном этапе развития 7,8 см. В подземной части клубневидное утолщение получает значительное развитие и приобретает веретеновидную форму. В этом состоянии растения заканчивают вегетацию.

В МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ пион тонколистный переходит на пятый-шестой год после посева и представляет собой растение высотой 11,2 см с длиной листа 12,7 см. Происходит окончательное становление жизненной формы, характерной для вида. Бутонизация начинается в апреле, к концу месяца формируется бутон диаметром 1,6 см. Цветение наступает в середине мая. Высота надземной части растения составляет 13,1 см, диаметр цветка в полном раскрытии – 2,7 см. К концу июня молодое растение начинает плодоносить. Длина листовки при этом – 2,1 см, ширина 1,3 см.

**КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ
НАЗЕМНО-СТОЛОНООБРАЗУЮЩИЕ РАСТЕНИЯ**

**31. Онтогенез фиалки душистой
(*Viola odorata* L.)**

Фиалка душистая из семейства фиалковые (*Violaceae* Batsch.) – многолетнее розеточное растение с надземными легко укореняющимися столонами, с толстым, коротким, вертикально расположенным эпигеогенным корневищем. Т. И. Серебрякова и Т. В. Богомолова (1984) отнесли *V. odorata* к III модели побегообразования – моноподиально-розеточной, с пазушными цветками. В пазухах розеточного побега формируются также и надземные столоны. Фиалка душистая – зимне-зеленое растение. Листья темно-зеленого цвета с прилистниками. Прилистники цельные, яйцевидно-ланцетные, цельнокрайние или по краю коротко железисто бахромчатые. Форма листовой пластинки почти округлая, реже бывает почковидной формы. При основании листовые пластинки глубоко сердцевидной формы и слегка заостренные на верхушке. Листья черешковые, по краю зубчатые. Листовые пластинки опушены короткими волосками (Рябинина, Князев, 2009). В. П. Махляк (1992) напротив, считает, что края листовой пластинки городчатые. В Иллюстрированном определителе... (2003) отмечено, что края листовой пластинки *V. odorata* городчато-пильчатые. У основания листьев имеются два прилистника зеленого или буроватого цвета.

Цветки развиваются в пазухах прикорневых листьев скелетного побега. Цветки одиночные, на цветоножках, примерно равных по высоте листьям. Цветоножки несут два прицветника посередине или обычно выше середины. Цветки фиалки душистой фиолетовые, с приятным сильным ароматом. Они бывают хазмогамными и клейстогамными. Хазмогамные цветки с фиолетовым венчиком, а клейстогамные – с редуцированным венчиком. При различных условиях вегетации хазмогамные и клейстогамные сменяют друг друга. В середине лета формируются почки с зачатками листьев и цветков, а осенью они раскрыты и видны зачатки листьев весенней генерации и бутоны хазмогамных цветков. Осенью закладываются клейстогамные цветки. Зимует растение с нормально развитыми зелеными листьями, что характерно только для фиалки душистой. После созревания слабые плодоножки опускают коробочки на землю, зрелые семена лежат под материнским растением (Подымов, Суслов, 1990). Хазмогамные цветки зигоморфные, обоопольные, с двойным околоцветником. Чашечка из 5 голых чашелистиков, на верхушке притупленных. Венчик из 5 неравных свободных лепестков,

фиолетового цвета. Нижний лепесток немного шире остальных продолжен в шпорец, где скапливается нектар, выделяемый изогнутыми шпорцевидными придатками двух самых нижних тычинок. Боковые лепестки направлены вниз. Андроцей из 5 тычинок. Тычинки короткие плотно окружают завязь. Крупные перепончатые придатки связников, плотно смыкаясь друг с другом и сжимая столбик ниже рыльца, образуют полый конус, в который высыпается пыльца. Крючковато изогнутая верхушка столбика с рыльцем находится выше конуса и закрывает вход в цветок. Пробираясь к нектару и обратно, насекомое отодвигает столбик, при этом выделяется слизь на рыльце и оно «заглатывает» находящуюся на нем пыльцу. В конце цветения пыльца высыпается из конуса на нижний лепесток, и она становится более доступной для насекомых (Брем, 2004). Гинецей ценокарпный из 3 сросшихся плодолистиков, завязь верхняя.

Цветет растение в апреле – начале мая, плодоносит в июне. Может цвести и второй раз, в конце лета.

Плод – паракарпная трехгранная локулицидная коробочка, опушенная короткими волосками. Зеленоватая коробочка 3–5 мм в диаметре, одногнездная с постенным расположением семян (Иллюстрированный определитель..., 2003). Семена мелкие, имеют сочные маслянистые придатки (элайсомы), которые любят муравьи. Объединенные муравьями семена прорастают быстрее, чем целые (Брем, 2004).

М. В. Матвеев (2006) считает, что *V. odorata* – гемикриптофит, сильвант, мезофит. Мирмекохор. Мезотерм. Сциогелиофит.

Фиалку душистую используют как медоносное, декоративное, эфирномасличное, лекарственное растение. Ее широко применяют в парфюмерии для изготовления различных духов. В этом качестве она очень популярна во Франции, Италии, Испании и Алжире. Она используется и в кулинарии для ароматизации различных сладостей и напитков (Лесные травянистые растения, 1988).

С лекарственной целью (в народной медицине) используется наземная часть растения (трава). Сбор сырья производят во время цветения и сушат на воздухе. Действующими веществами являются сапонины, горечи, гликозиды, витамины С и А, эфирное масло, метиловый эфир салициловой кислоты и одоратин. Траву фиалки душистой применяют при воспалениях горла, острых и хронических бронхитах, коклюше, туберкулезе легких, а также при почечно-каменной болезни, подагре, полиартрите и некоторых сердечных заболеваниях, сопровождающихся отеками, и различных кожных заболеваниях. Кроме того, ее используют при истерии, сердцебиении, нервном возбуждении и бессоннице. Известны случаи успешного лечения онкологических заболеваний.

Принимают внутрь в виде чая, настоя, а также используют в виде примочек на кожу (Палов, 1988; Растения для нас, 1996; Брем, 2004). Из свежего цветущего растения готовят гомеотический препарат, который применяют при боли в ушах, при ревматических суставных заболеваниях и астме. Побочных действий можно не опасаться (Палов, 1998). Однако В. П. Махлаюк (1992) считает, что это растение ядовитое и внутреннее применение требует осторожности.

Фиалка душистая – евро-юго-западноазиатский вид. Растение обитает в Европе (преимущественно в западных и центральных районах) и на Кавказе. В России встречается в европейской части, тяготея к черноземной полосе. Фиалка душистая произрастает во многих среднероссийских областях. Она встречается в широколиственных лесах, разрастаясь на полянах и проталинах, а также как одичалое – в старых садах и парках, заброшенных усадьбах, близ дорог. Иногда разводится в цветниках (Палов, 1998; Иллюстрированный определитель..., 2003).

На территории Республики Марий Эл встречается 24 вида из семейства фиалковые (Абрамов, 2008).

При определении онтогенетических состояний была использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Шестакова, 1991; Нухимовский, 1997; Жукова, 1995).

Онтогенез *V. odorata* изучали на территории двух парков в г. Йошкар-Оле.

СЕМЕНА обратнойцевидной формы гладкие и мелкие, длиной 1,25–1,75 мм, шириной и толщиной 0,75–1 мм. Элайсомы крупные, их длина может достигать половины длины семени. Семена распространяются исключительно муравьями – облигатная мирмекохория. Прорастание надземное. Контрольное прорастание на 8-й день после посева составило 61,6 %.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения высотой до 1 см, имеют два семядольных листа овальной формы. Семядольные листья короткочерешковые, светло-зеленые и голые. Длина семядольных листьев составляет 2–3 мм, ширина – 1–1,2 мм. Главный корень выражен четко, тонкий и светлый, длиной до 1–2 см. От главного корня отходят очень тонкие и светлые боковые корни I и II порядков.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения формируют розеточный побег. Высота растения от 2,5 см до 5,5 см. Растения имеют 2–4 листа почковидной формы. Средняя длина листовой пластинки – 0,95 см, ширина – 1,15 см. Листовые пластинки имеют пильчатые края. Средняя длина черешка составляет 2,3 см. Листовые пластинки и черешки опушены короткими волосками. Хорошо выражен главный корень. Он светлый и плотный и имеет боковые корни II порядка.

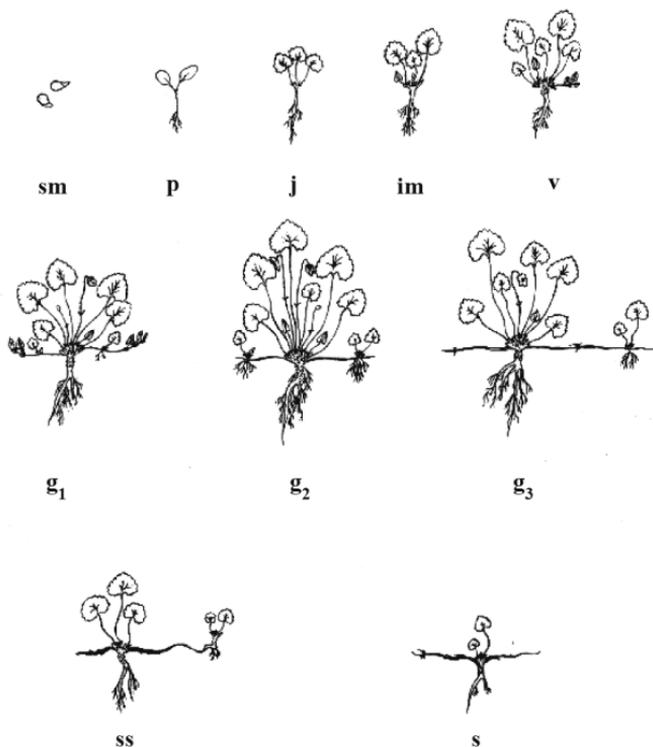


Рис. 48. Онтогенез фиалки душистой (*Viola odorata* L.)

ИММАТУРНЫЕ растения имеют розеточный побег высотой 5–6 см, с 3–5 листьями сердцевидной формы. Средняя длина листовой пластинки – 1,46 см, ширина – 1,83 см. Листовые пластинки на длинных черешках длиной до 4 см. По краям листовые пластинки пильчатые, но немного отличаются от ювенильных листьев тем, что края зубцов на листе немного закруглены. Черешки и листовые пластинки хорошо опушены короткими волосками. Опушены и зеленые или коричневые по краям железисто бахромчатые прилистники. У особей в этом состоянии начинает формироваться короткое эпигеогенное корневище, от которого отходят 2–3 придаточных корня. Главный корень хорошо выражен, его длина до 6 см, боковые корни ветвятся до II и III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены розеточным вегетативным побегом высотой от 6–9 см. Количество листьев колеблется от 6 до 8. Листья на длинных черешках с прилистниками. По краям листовые пластинки городчато-пильчатые. Средняя длина черешка 5 см. В этом со-

стоянии у некоторых особей появляются столоны, но укоренения не происходит. Продолжает формироваться эпигеогенное корневище, от которого отходят хорошо развитые придаточные корни длиной около 7 см. Главный корень отмирает.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения высотой 6–9 см имеют 1–2 фиолетовых цветка. На цветоножках (5,64–5,94 см) располагаются примерно посередине пара узких линейно-ланцетных прицветников. Количество листьев варьирует от 6 до 11. Листовые пластинки сердцевидной формы на черешках длиной около 5 см с прилистниками. Средняя длина листовой пластинки – 2,21 см, ширина – 2,71 см. Средняя длина корневища составляет 1,2 см. Растения в данном онтогенетическом состоянии характеризуются образованием полицентрических систем. Такие системы образуются с помощью надземных столонов, которые укореняются. Иногда на столонах появляются хорошо развитые листья, а на 1–2 последних междоузлиях перед укоренившейся дочерней розеткой появляется множество придаточных корней, отходящих не только от узлов, но и междоузлий. Полицентрические системы у молодых генеративных особей состоят из 1–2 вновь укоренившихся особей. Длина междоузлий на столонах варьирует от 3,92 до 6,68 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения высотой до 19 см, образуют до 5 генеративных побегов высотой до 12 см. Количество листьев может достигать 18. По форме листья такие же, как и у растений в молодом генеративном состоянии, но более крупные. Длина листовой пластинки в среднем 3,12 см, ширина – 3,84 см. Характерно обильное цветение. У особей в данном онтогенетическом состоянии удлиняется корневище до 1,3 см и хорошо развивается сеть тонких светлокоричневых придаточных корней. Растения в g_2 -состоянии развивают полицентрические системы, состоящие из 3–4 укоренившихся особей как генеративных, так и вегетативных. Длина междоузлий на столонах варьирует от 6,09 до 9,29 см.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений наблюдается преобладание процессов отмирания над процессами новообразования. Высота растения варьирует от 6 до 12 см. У растений может быть от 1 до 3 генеративных побегов высотой до 10 см. Листья такие же, как и у растений в предыдущих генеративных состояниях. У основания розеточного побега листья отмирают. Корневище темнеет, его длина составляет 1,63–1,75 см. Придаточные корни утолщаются и темнеют. Растения развивают полицентрические системы, состоящие из 4–10 укоренившихся особей как генеративных, так и вегетативных. Длина междоузлий на столонах варьирует от 7,69 до 10,89 см.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются присутствием большого количества отмерших листьев. Средняя высота растения – 7,8 см. Количество листьев варьирует от 2 и до 5. Наблюдается разрушение подземных и надземных органов растения. Корневая система представлена корневищем более темного цвета и с меньшим количеством придаточных корней.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены вегетативными побегами с листьями ювенильного типа высотой около 5 см. Количество листьев варьирует от 2 и до 4. Наблюдается разрушение подземных и надземных органов растения. Корневище короткое, разрушающееся, темного цвета, с небольшим количеством придаточных корней.

Таким образом, основными признаками-маркерами онтогенетических состояний *V. odorata* являются: форма и размеры листовой пластинки, степень развития корневища и его состояние, появление столонов, цветков, отмерших листьев.

Онтогенез *V. odorata* можно отнести к Г₂- типу (Жукова, 1988).

Работа выполнена при поддержке НИИР № 5.8479.2013.

32. Онтогенез лука густого
(*Allium condensatum* Turcz.)

Allium condensatum Turcz. (семейство *Alliaceae*) – лук густой, восточноазиатский вид.

A. condensatum – многолетнее поликарпическое корневищно-луковичное растение, геофит. Взрослые особи представляют собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических побегов. Побеги моно-, реже дициклические, с полным циклом развития, розеточные, единственное удлинённое междоузлие – цветочная стрелка. Цветонос имеет 40–53 см в высоту, выполненный. Соцветие – шаровидный тирс. Листья в числе 5–8 (10), вверх направленные, полуцилиндрические, на верхушке остроконечные, в 2 раза или немного короче цветоноса, содержат запасные вещества. Базальная часть листовых влагалищ образует луковичу, она продолговато-яйцевидная 1,2–2,2 (2,7) см толщиной. Влагалища отмерших листьев являются покровами луковичи, они красновато-бурые, кожистые, цельные. Развитие моноциклического монокарпического побега возобновления у *A. condensatum* сходно с развитием побега у *A. obliquum* L. (Черемушкина, 2004). Он закладывается уже в середине июля в фазу цветения. Время заложения связано с погодными условиями года вегетации. В течение осени отчлняются катафилл и 1–2 зачатка зеленых листьев. На следующий год к середине лета в почке образуется максимальное число листовых зачатков и формируется цветонос, на конусе нарастания которого начинают дифференцироваться элементы соцветия. В соцветии хорошо развиты обертка и бугорки цветков. В течение осени формируются зачатки околоцветника. Почка достигает 5,0–6,0 см и окружена покровами побегов предыдущих лет. После отмирания листьев и цветоноса междоузлия и узлы розетки монокарпического побега входят в состав апогеотропно растущего корневища, отмирающего с базального конца. Соцветие представлено многоцветковым головчатым тирсом. Для особой вида возможны перерывы в цветении. В этом случае побег возобновления – дициклический. Корневая система мочковатая. Корни до 1,0 мм в диаметре, слабо ветвящиеся. Направление их роста сначала геотропное, затем они растут параллельно поверхности почвы. Основное количество корней располагается на глубине 10,0–15,0 см.

Ареал *A. condensatum* приурочен к Восточно-Азиатской области и включает юг Забайкалья, Дальний Восток, Приханганскую и Восточную Монголию, некоторые северо-восточные районы Китая и Корейский полуостров (Введенский, 1935; Ху, 2000). Особи *A. condensatum* в пре-

делах основной части ареала растут на луговых и степных склонах сопкок, на осыпях и скалах, поднимаясь до высоты 2000 м над уровнем моря

Онтогенез *A. condensatum* изучены в пади Дайка в окрестностях рудника Абагайгуй (Краснокаменский район Забайкальского края) в 2008 году в разнотравно-нителестниковом степном сообществе. При описании онтогенеза использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Ценопопуляция растений, 1976; Черемушкина, 2004).

ПЛОД – трехгнездная коробочка. Семена трехгранные, амфитропные, с эндоспермом (Гранкина, 1990), созревают в августе и прорастают осенью, либо весной следующего года.

Прорастание надземное. ПРОРОСТОК имеет одну зеленую семядолю, округлый лист, слабо ветвящийся главный корень и один, редко два, придаточных корня. Основания семядолей и листьев не утолщены, т. е. луковича еще не образуется (рис. 49).

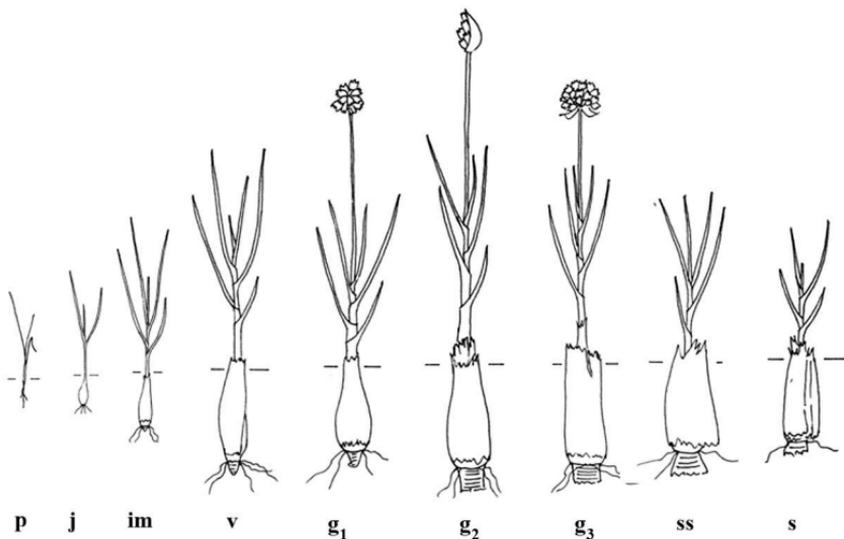


Рис. 49. Онтогенез лука густого (*Allium condensatum* Turcz.)

После отмирания семядоли растение в этот же год переходит в ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние, которое длится 2–3 года. Ежегодно на розеточном побеге развивается 3–5 листьев длиной от 11,0 до 18,0 см. Главный корень отмирает на 2-м году жизни. Корневая система становится придаточной, состоящей из 7–10 корней. Влагалища листьев утолщаются и формируют продолговатую луковичу около 0,3–0,5 см в диаметре. Покровы луковичи существуют не более года, затем они полностью отмирают, а узлы и междоузлия остаются живыми и формируют гипогейное короткое корневище.

У ИММАТУРНЫХ особей на розеточном побеге разворачивается 4–6 (7) листьев длиной до 16,0–23,0 см. Корневище обратно конусовидное вертикальное, его годичный прирост около 1,0 мм. Длительность онтогенетического состояния 3–4 года.

В ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии *A. condensatum* приобретает черты взрослого растения. Разворачиваются 5–8 листьев длиной от 22,0 до 32,0 см. Луковича становится узкояйцевидной, достигает 1,0–1,5 см в диаметре. Годичный прирост корневища не превышает 0,3 см.

На 10–13 год *A. condensatum* зацветает. После отмирания стрелки первичного побега моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Возобновление осуществляется за счет бокового побега, развившегося в пазухе верхнего ассимилирующего листа. У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ особей на розеточном моноциклическом монокарпическом побеге возобновления последовательно разворачиваются катафилл и 5–8 ассимилирующих листьев. Высота побега составляет 33–48 см. Диаметр луковичи увеличивается незначительно и достигает в среднем 1,45 см. Корневище сохраняет обратноконусовидную форму. Длительность состояния не превышает 3–4 лет.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии происходит отмирание базальной части корневища, оно приобретает цилиндрическую форму. Определить календарный возраст невозможно, условный возраст особей 5–6 (10) лет. Высота генеративного побега колеблется от 32,0 до 53,0 см. Луковичи крупные, продолговато-яйцевидные, их толщина (от 1,4 до 2,2 см) обусловлена большим количеством отмерших влагалищ листьев побегов прошлых лет. Живыми остаются только влагалища листьев предыдущего годичного побега. Корневая система состоит из 10–22 придаточных корней, развивающихся по всему периметру корневища. Иногда наиболее мощные особи способны ветвиться. В этом случае образуется 1, реже 2, боковых побега, чаще вегетативных.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии луковича покрыта большим количеством остатков влагалищ листьев побегов предыдущих порядков,

самые верхние из которых часто расщеплены. Корневище сильно разрушено, трухлявое, начинает уменьшаться в диаметре. Высота генеративного побега уменьшается до 40,6 см.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи характеризуются маленькой луковицей, окруженной большим числом отмерших остатков. На побеге разворачиваются 5–7 листьев длиной до 30,0 см. Число придаточных корней сокращается до 8–10. Корневище приобретает форму усеченного конуса.

СЕНИЛЬНЫЕ особи встречаются в ценопопуляции очень редко и характеризуются уменьшением параметров всех органов особи.

Таким образом, онтогенез особей *T. marschallianus* полный простой. По классификации Л. А. Жуковой (1995) соответствует А-типу, А₂-подтипу.

33. Онтогенез лука Ледебуря (*Allium ledebourianum* Schult. et Schult. fil.)

Лук Ледебуря (сем. *Alliaceae* J. Agardh.) – многолетнее поликарпическое плотнодерновинное короткокорневищно-луковичное растение, геофит.

Лук Ледебуря имеет корневищно-луковичную, партикулирующую моноцентрическую, горизонтально нарастающую жизненную форму (Черемушкина, 2004). Взрослые особи представляют собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических розеточных побегов. Запасные вещества откладываются во влагалищах зеленых листьев. При этом базальная часть побега утолщается и формируется луковица. После отмирания листьев метамеры побега становятся частью корневища и живут от 3 до 12 лет (Василевская, 1939; Филимонова, 1966).

Луковицы по несколько прикреплены к короткому корневищу, цилиндрические или удлинненно-яйцевидные, длиной до 3 см, диаметром до 1,5 см. Корневая система состоит из тонких придаточных корней. Стебель прямой, дудчатый, гладкий, высотой 40–90 см, диаметром 0,4–0,8 см, до половины одет гладкими влагалищами листьев. Листья в числе 1–2 шт., цилиндрические, дудчатые, короче стебля. Чехол соцветия коротко-заостренный, в 1,5–2 раза короче зонтика, остающийся. Соцветие – зонтиковидный тирс, многоцветковый, пучковатый или полушаровидный. Цветоножки в 2–3 раза длиннее околоцветника, при основании без прицветников. Околоцветник простой, цветоножки в 2–3 раза длиннее околоцветника, при основании без прицветников. Цветок актиноморфный, венчик из 6 розово-лиловых лепестков, с более темной центральной жилкой. Они продолговато-ланцетные, острые, длиной 0,7–1,2 см. Тычинок 6, нити тычинок равны листочкам околоцветника или немного длиннее их, сросшиеся при основании между собой и с околоцветником, цельные. Гинецей синкарпный, образован 3-мя плодолистиками; завязь верхняя, трехгнездная, содержит 6 семязачатков, столбик пестика сильно выдается из околоцветника (Введенский, 1935; Фризен, 1988). Плод – трехгнездная коробочка.

Ареал распространения – Западная Сибирь (Черепанов, 1995). Лук Ледебуря – это узколокальный эндемик, распространенный только на Западном, Центральном и Южном Алтае. Он гигрофит, встречается в поймах рек, на влажных болотистых лугах в среднем поясе гор, вплоть до субальпийского пояса. Иногда его сообщества занимают значительные площади вдоль рек на десятки километров (Фризен, 1988).

Лук Ледебура является декоративным и пищевым растением. Его листья широко используются в пищу местным населением. При изучении пищевой ценности у лука Ледебура в условиях интродукции выявлено высокое содержание аскорбиновой кислоты – 77 мг/ %, сахаров – 8,2 %, каротина – 31,2 мг/кг, протеина – 12,37 %, жира – 6,04 %, крахмала – 2,16 %, азота – 1,98 %, сухого вещества – 14,55 %. Из макроэлементов преобладает калий. В воздушно-сухой навеске содержится калия 2,49 %, кальция – 1,06 %, фосфора – 0,39 %, магния – 0,37 %, серы – 0,22 %. Из микроэлементов преобладает железо – 83,52 мг/кг. Цинка содержится 44,46 мг/кг, меди – 20,5 мг/кг, марганца – 11,6 мг/кг, кобальта – 0,13 мг/кг (Тухватуллина, Абрамова, 2012).

Онтогенез лука Ледебура изучался в Ботаническом саду г. Уфы, материалом послужили растения, выращенные из семян, полученных в 1987 году из Центрально-Сибирского Ботанического сада (г. Новосибирск).

Феноритмотип лука Ледебура: длительновегетирующий, летнезеленый с вынужденным зимним покоем и летним полупокоем, раннелетнецветущий. Лук Ледебура ежегодно проходит полный цикл развития генеративных побегов и формирует семена. Фенологический ритм развития устойчивый. По длительности созревания семян лук Ледебура – быстро созревающее растение. Период от начала отрастания побегов весной до полного созревания семян по годам составляет от 77 до 96 дней. Семена созревают в первой-второй декаде июля. Vegetация лука Ледебура продолжается до установления низких температур.

При изучении онтогенетических состояний у особей лука Ледебура использовали методику описания онтогенеза Т. А. Работнова (1950). Онтогенетические группы выделены с учетом дополнений А. А. Уранова (1975) и его учеников (Ценопопуляции..., 1976; 1988).

Размножение семенное и вегетативное. Онтогенетические состояния лука Ледебура показаны на рисунке 50.

В онтогенезе лука Ледебура выделены следующие 4 периода и 10 онтогенетических состояний: латентный период (семена); прегенеративный период (проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное состояния); генеративный период (молодое, средневозрастное и старое генеративные состояния); постгенеративный период (субсенильное, сенильное состояния).

Латентный период представлен СЕМЕНАМИ трехгранной продолговатой формы с округлой спинкой, черного цвета длиной 3,3–3,4 мм, шириной 1,65–1,81 мм.

Семена не имеют периода покоя, прорастают непосредственно после опадения либо весной следующего года, прорастание надземное.

Свежесобранные семена в лабораторных условиях начинают прорасти на 2–4-й день, всхожесть семян после 6 месяцев хранения составляет до 81 %. Абсолютный вес семян – 1,5–1,8 г.

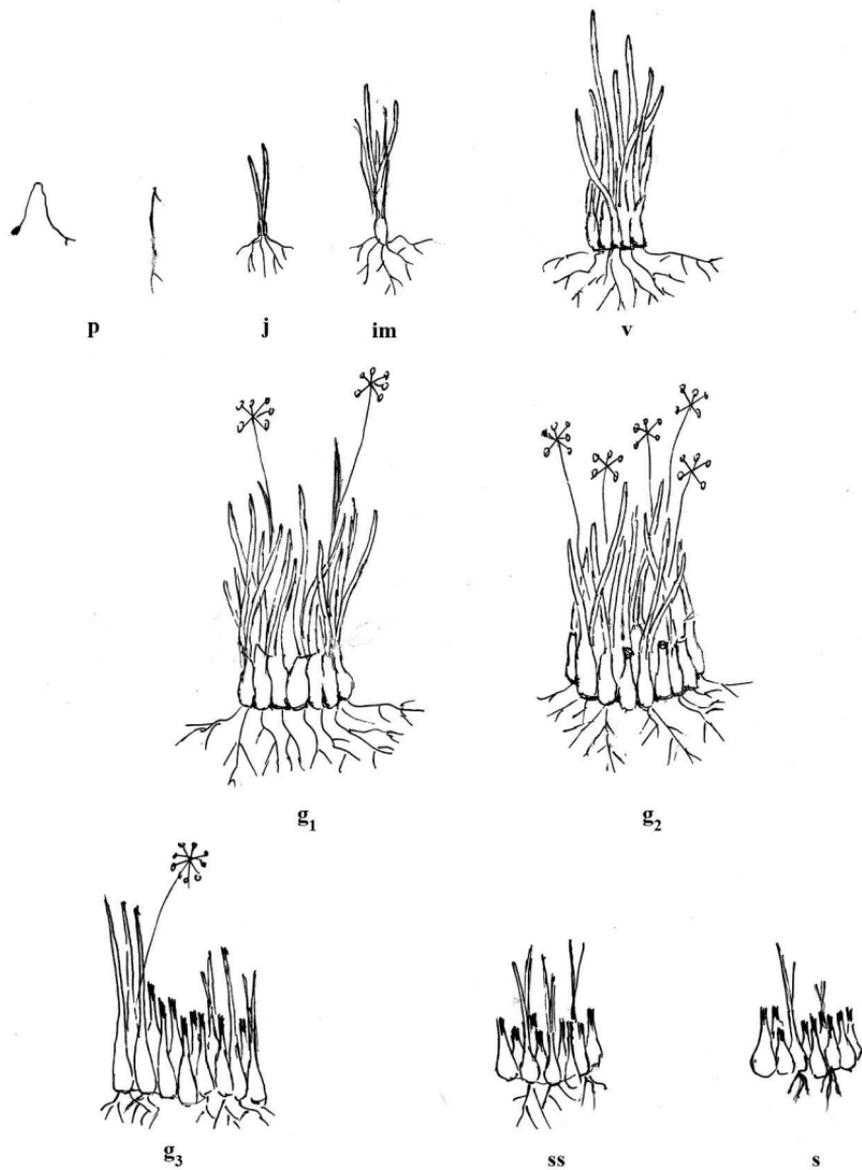


Рис. 50. Онтогенез лука Ледебуря (*Allium ledebourianum* Schuit. et Schuit. fil.)

ПРОРОСТОК имеет один семядольный округлый лист, главный корень и 2–4 придаточных корней. Проросток функционирует примерно 22–30 дней. После отмирания семядоли растение переходит в ювенильное состояние.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений на первичном побеге развиваются 2 шиловидных листа (длиной от 7 до 12 см, шириной до 0,15 см) и придаточных корней от 12 до 15 шт., зародышевые и первые придаточные корни также сохраняются. Фаза первичного неразветвленного побега продолжается примерно 1,5–2 месяца. Затем растения переходят в следующее состояние.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены первичным разветвленным побегом. Разветвленный побег состоит из главного и 1–2 боковых побегов. Главный корень отмирает, придаточные корни интенсивно ветвятся. Материнский и дочерний побеги нарастают моноподиально. Дочерний побег одет влагалищами листьев материнского растения. Разветвленный побег первого года жизни имеет 6–8 листьев длиной от 10 до 27 см, шириной от 0,2 до 0,3 см. Число придаточных корней от 22 до 30 шт., длиной 12–17 см, с многочисленными тонкими волосками. Основание разветвленного побега утолщено за счет влагалища листьев боковых побегов, луковица конусовидной формы, высотой до 1,8 см и толщиной до 0,8 см.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены первичным кустом, т. к. влагалища отмирают, боковые побеги освобождаются от материнских покровов, но побеги связаны корневищем. Боковые побеги образуют собственную луковицу, впоследствии формируется первичный куст. Базальные части годичного побега дают начало гипогеогенному корневищу. Дальнейшее ветвление побегов приводит к образованию небольшой дерновины. К осени число разветвленных и неразветвленных побегов составляет от 4 до 9 шт. На годичном побеге материнской особи разворачиваются 2 цилиндрических листа длиной от 13 до 39 см, шириной 0,3–0,45 см. Число корней колеблется от 19 до 37 шт., длиной от 14 до 19 см. Размеры луковицы меняются незначительно. Годичный прирост корневища составляет 0,3–0,5 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Цветение материнского побега наступает на 2-й год, боковых побегов – на 3–4-й год. После отмирания генеративной стрелки моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Высота цветоноса составляет 30–45 см, число цветоносов – от 2 до 5 шт., число листьев – 2 шт., длиной 24–43 см, в диаметре до 0,8 см. Размеры луковицы увеличиваются: высота составляет до 3,5 см, ширина – до 1,5 см. Ежегодное ветвление побегов возоб-

новления способствует формированию плотной дерновины. Число побегов составляет от 13 до 16 шт. Прирост корневища незначителен.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены большой дерновиной, в этом состоянии дерновина имеет наибольшее число вегетативных и генеративных побегов – от 25 до 30 шт. высотой от 38 до 54 см и множество корней, луковицы толщиной до 1,5 см, тесно соприкасаются друг с другом. Интенсивность ветвления, увеличение размеров луковиц и малые годовые приросты приводят к механическому разрыву корневища и взаимному угнетению побегов. Часто из-за нехватки свободного пространства по периферии дерновины луковицы боковых побегов несколько приподнимаются в почве над материнскими и дают начало второму ярусу корневища.

К окончанию средневозрастного генеративного состояния начинают отмирать корневища, и в дальнейшем нарушается целостность дерновины.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются малым габитусом. Число генеративных побегов снижается до 1–2, увеличивается число вегетативных побегов. Высота генеративного побега несколько уменьшается и составляет 35–40 см. Связь между партикулами прерывается, увеличивается диаметр отмершей части дерновины.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены нецветущими партикулами, число вегетативных побегов – от 3 до 7 шт. Луковицы выглядят дряблыми, также с отмершими покровами и небольшой живой частью. Ветвление происходит очень редко.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены 1–2 побегами, они внешне сходны с побегами ювенильных растений.

34. Онтогенез лука неравного (*Allium inaequale* Janka)

Лук неравный семейства луковые (*Alliaceae* L.) – многолетний травянистый корневищно-луковичный моноцентрический партикулирующий косовертикально нарастающий вид. В генеративном состоянии формирует плотнодерновинную биоморфу, представляющую собой первичный куст из двух-трех разновозрастных луковиц, компактно сидящих на одном неразвитом коротком восходящем корневище. В случае произрастания в условиях высокой межвидовой конкуренции порядок ветвления корневища значительно увеличивается (до 6 рамет), растения приобретают рыхлодерновинную жизненную форму.

Побеги высотой 13,93–59,02 см несут 2–7 полуцилиндрических желобчатых нитевидных листьев (4,93–58,51 см), увядающих ко времени цветения. Пучковатый рыхлый зонтик состоит из 7–31 бледно-розовых с пурпурной жилкой цветков на неравных цветоножках. Первыми зацветают цветки, сидящие на более длинных наружных цветоножках. Чехол в 2–3 раза короче зонтика, до основания разорванный.

ПЛОД – трехгнездная коробочка с округлыми, едва выемчатыми створками, в каждом из трех гнезд которой развивается до двух семянчатков. Яйцевидная луковица, высотой 1,34–2,53 см и 0,81–1,54 см в диаметре, покрыта несколькими слоями внешних бурых сетчато-волоконистых и внутренних кожистых чешуй (Чадаева, 2011; Шагапсов и др., 2011). После отмирания листьев и цветоноса, междоузлия и узлы розетки входят в состав неразвитого, очень короткого восходящего корневища (Немирова, Троцкая, 2004).

Химический состав лука неравного мало изучен. Как и большинство других дикорастущих многолетних видов луков, *Allium inaequale* содержит сахара, белки, эфирные масла, свободные органические кислоты, витамины (Селютина, 2007).

Лук неравный – пищевое, лекарственное и в то же время довольно редкое реликтовое растение, занесенное в региональные Красные книги и охраняемое государством (IV). Этот вид встречается в пределах европейской части России, Кавказа, Крыма, Средней Азии (Введенский, 1935). Лук неравный – каменисто-степной ксеромезофит, кальцефил, обитающий на песчаном, щебнисто-каменистом, известковом субстратах полупустынной или степной зоны (Немирова, Троцкая, 2008). На территории ряда республик Северного Кавказа (Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкессия, Северная Осетия – Алания) отмечен нами преимущественно на остепненных лугах на высоте от 400 до 1 060 м над уровнем моря.

Сбор материала проводился в естественных условиях на территории указанных республик в течение вегетационных сезонов 2008–2012 годов. Онтогенетические состояния растений выделены в соответствии с методикой Т. А. Работнова (1950) и А. А. Уранова (1975). Все биометрические показатели обработаны статистически (Лакин, 1990). На основании изучения более 300 разновозрастных особей в онтогенезе вида они разделены нами на 4 периода (эмбриональный (подпериод латентный), прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 11 онтогенетических состояний.

СЕМЕНА черные, неправильно-овальные, трехгранные с матовой морщинистой поверхностью. Средняя длина семени $0,25 \pm 0,02$ см, ширина $0,15 \pm 0,01$ см. Зародыш, окруженный эндоспермом, нитевидный, изогнутый, занимает периферическое положение. Прорастание эпигальное.

ПРОРОСТКИ – небольшие, однопочковые растения, несущие один нитевидный лист длиной в среднем 4,23–4,64 см, шириной 0,04 см (рис. 51).

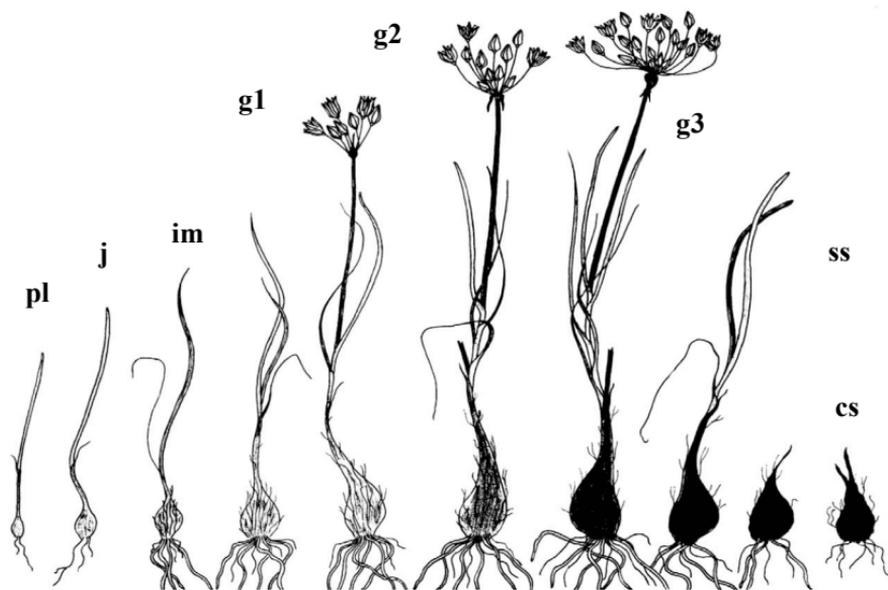


Рис. 51. Онтогенез лука неравного (*Allium inaequale* Janka)

Тонкая гладкая пленчатая с жемчужным отливом чешуя покрывает светлую овально-яйцевидную луковицу высотой до 0,41 см и до 0,02 см в диаметре. Корневая система развита слабо и состоит из 1–3 тонких корней длиной до 2,24 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения развивают 1–2 ассимилирующих нитевидных листа несколько большего размера (длиной около 3,77–7,35 см). Бурая оболочка приобретает кожисто-сетчато-волоконистое строение, покрывает яйцевидную луковицу высотой 0,71–0,72 см и 0,39–0,41 см в диаметре, высоко охватывая влагалища листьев. Корневая система представлена 2–3 тонкими, нередко на порядок ветвящимися корнями.

ИММАТУРНЫЕ растения несут до двух разновеликих нитевидных листа, в среднем в 1,13 раза превосходящих по длине листья ювенильных особей. Луковица (высота 0,89–0,97 см, диаметр 0,61–0,65 см, индекс 1,62) равномерно покрыта защитной бурой оболочкой, состоящей из нескольких слоев внешних сетчатых и внутренних кожистых чешуй, образующихся при отмирании влагалищ зеленых листьев предыдущих поколений. В ткани донца развивается 3–6 толстых контрактильных корней и несколько тонких питающих.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи развивают 2–4 крупных листа, параметры которых (средние длина и ширина нижнего листа – 7,46–11,85 и 0,08–0,09 см, верхнего – 5,42–8,82 и 0,06–0,07 см соответственно) нередко превышают параметры листьев растений двух последующих онтогенетических состояний. Наблюдаются также значительное увеличение размеров луковицы (высота 1,25–1,31 см, диаметр 0,86–0,91 см, индекс 1,43) и разрастание ее темнеющей сетчато-волоконистой оболочкой.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются дифференциацией конуса нарастания в соцветие, сменой типа нарастания побеговой системы с моноподиального на симподиальное. Годичный побег особи обладает тонким, до 0,07–0,11 см, цветоносом, более чем на треть одетым гладкими влагалищами 2–5 полуцилиндрических желобчатых листьев. Пучковатый рыхлый зонтик состоит из 7–13 колокольчатых бледно-розовых с пурпурной жилкой цветков на очень неравных цветоножках длиной около 0,58–1,61 см. Характерно дальнейшее разрастание внешних темно-серых и внутренних буроватых луковичных оболочек. Иногда заметен одеревеневший цветонос предыдущей генерации.

Растения в данном онтогенетическом состоянии обнаруживают способность к вегетативному размножению, образуя небольшое, ветвящееся корневище, одна из ветвей которого несет дочернюю омоложенную на 1–2 онтогенетических состояния луковицу, нередко покрытую внеш-

ними слоями темно-серой сетчато-волокнутой оболочки материнского растения.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений порядок ветвления и степень омоложения рамет остаются прежними. Годичный побег материнского растения отличается значительным накоплением биомассы подземных органов: высота и диаметр луковицы 1,47–2,09 и 0,99–1,29 см соответственно (индекс возрастает до 1,62), длина корневой системы 6,31–7,22 см. Значительно увеличиваются параметры генеративной сферы: число цветков в крупных рыхлых соцветиях варьирует от 11 до 21, длина цветоножек 0,58–2,39 см, длина и ширина долей околоцветника 0,23–0,26 и 0,64–0,71 см соответственно. Листья в числе 2–5 ко времени цветения увядают, но сохраняются на побеге. Сохраняется также одревеневший цветонос прошлого года.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи несут 3–7 мощных (длина и ширина нижнего – 6,97–18,84 и 0,11–0,14 см, верхнего – 11,79–17,63 и 0,09–0,11 см) желобчатых листов. Характерно также максимальное значение биометрических показателей высоты (1,78–2,46 см) и диаметра (1,21–1,6 см) луковицы, покрытой мощной отслаивающейся оберткой, высоты и диаметра побега (17,63–32,21 и 0,24–0,31 см соответственно), диаметра цветоноса (0,11–0,16 см), числа цветков (20–31) и параметров рыхлого полушаровидного соцветия. Индекс луковицы уменьшается до 1,44. Отмечено до 4 цветоносов прошлых лет. Увеличивается порядок ветвления: образуется компактный клон из 2–4 особей, одна из которых в g_2 -состоянии, остальные представлены старыми генеративными растениями.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются переходом к моноподиальному нарастанию побегов и угнетением размеров надземных генеративных органов: число листьев уменьшается до 3–6, их длина не превышает 13,12 см, ширина – 0,12 см. В то же время размеры луковицы, если и уступают показателям предыдущей генерации, то незначительно. Так, средняя высота луковицы, покрытой многочисленными отслаивающимися оболочками, составляет 1,67–2,07 см, ее диаметр – 1,09–1,32 см. Корневая система развита слабо, иногда заметны остатки цветоноса прошлых лет.

СЕНИЛЬНЫЕ особи представлены покрытыми многослойной оберткой некрупными луковицами со слаборазвитой корневой системой, не образующими надземного побега. В редких случаях старческая партикуляция приводит к образованию диаспоры в средневозрастном генеративном состоянии.

ОТМИРАЮЩИЕ растения – мелкие мертвые луковицы с трухой внутри и остатками сухой корневой системы.

Таким образом, признаками-маркерами онтогенетических состояний являются: строение и толщина покровных оболочек луковицы, степень развития корневой системы, тип нарастания побеговой системы, активность вегетативного размножения, наличие одревеневших цветоносов предыдущих генераций.

Сопоставление возрастных спектров пяти ценопопуляций из разных местообитаний выявило преобладание молодых (16,9 %) и зрелых (29,7 %) генеративных растений при низкой представленности младших и старших возрастных групп. Резкие отклонения от базового спектра наблюдаются при высокой межвидовой конкуренции (элиминация проростков, снижение скорости прохождения начальных этапов онтогенеза), антропогенной нагрузке и внутривидовой конкуренции (накопление особей постгенеративного периода).

35. Онтогенез монарды двойчатой
(*Monarda didyma* L.)

Монарда двойчатая, или парная (*Monarda didyma* L.) – многолетнее корневищное растение семейства *Lamiaceae* Lindl.

Родиной монарды являются леса Северной Америки, где она произрастает вдоль рек на сырых почвах, в горах до 1560 м (Полетико, 1967), в зарослях и на сухих холмах (Britto, Broun, 1970). На территории России в естественных условиях этот вид не встречается. В культуре монарда известна с 1656 года. Она культивируется на европейской части России (до таежной зоны включительно), в Сибири, Средней Азии (Головкин и др., 1986).

Стебли монарды двойчатой прямостоячие, облиственные, голые, в сечении четырехгранные. В естественных условиях произрастания растения достигают высоты 150 см (Головкин и др., 1986; Britto, Broun, 1970), в Крыму – до 100 см (Капелев, 1984). В условиях подзоны средней тайги, в культуре ботанического сада Сыктывкарского госуниверситета, растения вырастают до 85 см.

Листья супротивные, короткочерешковые, овальные, на конце заостренные, по краю зубчато-городчатые, длиной до 8 см.

Цветки длиной 1–3 см собраны в монохазии типа завитков: главная ось соцветия заканчивается цветком и на ней, ниже верхушечного цветка, возникает только одна боковая ветвь, тоже заканчивающаяся цветком (Борзова и др., 1972). В свою очередь, 16–18 монохазиев расходятся радиально от главной оси на верхушке цветоноса. В одном монохазии содержится 8–12 цветков, а общее количество цветков в одном соцветии колеблется от 65 до 200. Густое конечное мутовчатое соцветие в диаметре достигает 5–6 см. У некоторых особей формируются двухэтажные мутовки. Цветки розовато-фиолетовые с сильным запахом мяты. Прицветники крупные, листовидной формы, нередко одной окраски с цветками. Чашечка трубчатая, пятизубчатая, трубка внутри волосистая. Венчик двугубый, верхняя губа прямая, нижняя изогнутая, с тремя неравными лопастями. Цветет монарда в условиях севера с третьей декады июля до конца сентября.

ПЛОД монарды сухой, распадающийся на 4 орешка. Семена с крупным зародышем, окруженным слоем эндосперма (Николаева и др., 1985; Головкин и др., 1986). Оптимальная температура прорастания – 20 °С

(Капелев, 1984). Плодоношение растянутое. Семена в небольшом количестве созревают в сентябре (Волкова и др., 2002).

Все растение с сильным запахом. Основное количество эфирного масла содержится в соцветиях и листьях; в стеблях его очень мало. Содержание тимола в масле составляет 72,1 % (Капелев, 1984).

Монарда двойчатая является высокодекоративным видом. Она подходит для групповых посадок, миксбордеров, рабаток. Можно использовать монарду и на срезку (Немченко, 2001; Волкова и др., 2002). В букетах она сохраняет свежесть в воде более 20 дней. Интерес к монарде повышает также общее увлечение пряно-вкусовыми травами и другими ароматическими растениями, так как листья монарды очень душисты. Из красных цветков дикорастущей монарды двойчатой коренные жители Северной Америки заваривали чай, вкус которого напоминал мяту, использовали этот чай при болях в желудке и как жаропонижающее. Листья *M. Didyma* и *M. citriodora* входят в состав бергамота, который применяется в производстве чая, духов, в качестве мягкого возбуждающего и ветрогонного средства (Немченко, 2001).

Материал по онтогенезу собран в культуре ботанического сада Сыктывкарского государственного университета (подзона средней тайги Республики Коми). Морфологический анализ проводили на 10 модельных нормально развитых растениях в фазу цветения. Количественные данные обрабатывали с помощью пакета программ Microsoft Excel и Microsoft Word. Начальные этапы онтогенеза изучали в лаборатории кафедры ботаники и на базе ботсада. Периодизация онтогенеза дана согласно классификации Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975) с дополнениями (Жукова, 1995).

Онтогенез монарды двойчатой представлен на рисунке 52.

СЕМЕНА мелкие, овальные, поверхность шероховатая. Длина $1,55 \pm 0,02$ мм, ширина $0,71 \pm 0,01$ мм. Окраска зрелых семян коричневая. Проращивали семена в теплице ботсада. Прорастание семян надземное.

У **ПРОРОСТКОВ** сначала появляется корешок, затем гипокотиль, который выносит семядоли на поверхность. Первые всходы появились через 5 дней после посева семян. Высота проростков на 7 день развития достигала 2–3 мм, семядоли длиной 4 мм, шириной 3 мм. Семядоли округлые по форме, с ровным краем, имеют короткий черешок. Окраска семядолей ярко-зеленая, с нижней стороны имеются красно-бурые крапинки. Примерно через месяц все растения переходят в ювенильное состояние.

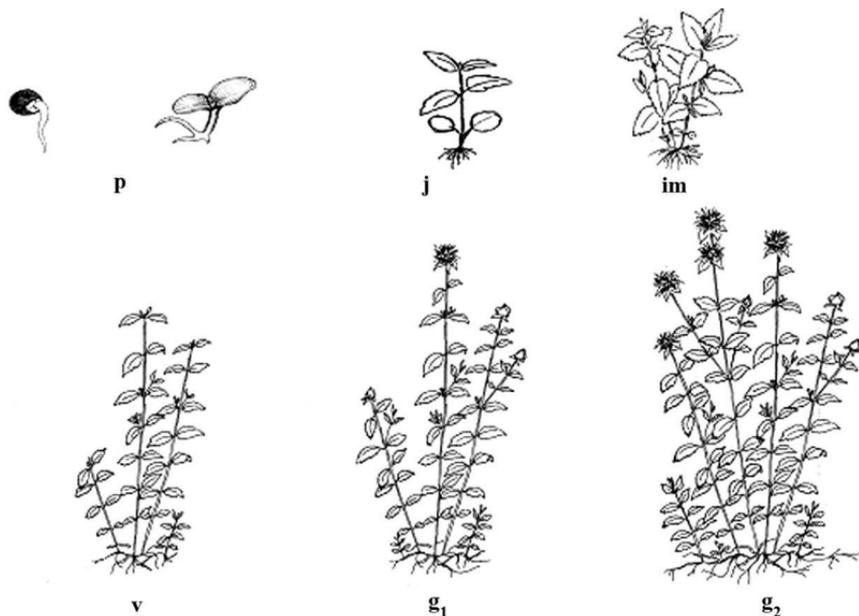


Рис. 52. Онтогенез монарды двойчатой (*Monarda didyma* L.)

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются появлением настоящих листьев широкояйцевидной формы с заостренной верхушкой и зубчатым краем. Максимальная высота ювенильных растений достигает 6 см, средняя – $3 \pm 0,2$ см. В ювенильное состояние растения начинают вступать с середины июля и остаются в этом состоянии до конца августа – начала сентября. Продолжительность ювенильного возрастного состояния колеблется в зависимости от времени появления всходов и составляет в среднем 40–50 дней.

ИММАТУРНЫЕ растения отличаются от взрослых формой листа: у некоторых из них сохраняется широкояйцевидная форма листа, однако у большинства она яйцевидная. В каждом кусте насчитывалось от 3 до 12 ветвящихся побегов. Причем побеги II порядка формировались в пазухах не только верхних (как это наблюдается у взрослых растений), но и самых нижних листьев. Максимальная высота имматурных растений составляла 42 см, а средняя – $17,2 \pm 1,4$ см, у них сохранялись и продолжали функционировать семядоли. Имматурное состояние у монарды длится с конца августа – начала сентября до конца вегетационного периода и составляет 60–65 дней.

Первый год жизни растения заканчивают в имматурном состоянии: формируют кусты, содержащие до 12 побегов. Они сильно ветвятся, имеют крупные листья, несколько отличные по форме от листьев взрослых растений. На зиму надземные части монарды отмирают, остаются горизонтальные корневища, от которых весной отрастают новые побеги.

В ВИРГИНИЛЬНОЕ состояние растения вступают в начале второго вегетационного периода. Виргинильные растения имеют характерные для взрослых особей овальные листья, заостренные на конце с зубчатым краем. Продолжительность этого онтогенетического состояния составляет 45–50 дней. В конце июня – начале июля около 60 % растений монарды двойчатой в наших условиях переходят в генеративный период.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются от виргинильных по высоте (выше на 4–8 см). Бутоны вначале формируются на главном побеге, а затем на побегах II порядка. Первые цветки появляются во второй декаде июля. Именно в этот период растения достигают наибольшей высоты (у молодых генеративных растений она составляет 80 см), причем их рост продолжается и после появления цветков. Количество цветков может достигать 10–12 шт. на один побег.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ генеративные растения достигают в наших условиях до 85 см. К этому возрастному состоянию могут быть отнесены растения 3–7 года жизни. В фазе массового цветения средневозрастные растения формируют от 1 до 10 генеративных побегов. На побегах сохраняется до 22 стеблевых листьев длиной 4,5–8 см и шириной 2,3–4,5 см. В пазухах формируются побеги II–IV порядков длиной до 24 см.

Старые генеративные и сенильные растения в культуре ботанического сада не обнаружены.

36. Онтогенез подмаренника трехцветкового (*Galium triflorum* Michx.)

Подмаренник трехцветковый – многолетнее поликарпическое явноплицентрическое длиннокорневищное травянистое растение, гемикриптофит семейства *Rubiaceae* Juss. Плагитропные побеги слабые, простертые, длиной 15–80 см, иногда ветвящиеся, четырехгранные, на ребрах с рассеянными тонкими шипиками, направленными вниз; более густыми на узлах, с немногочисленными придаточными корнями. Нижние и верхние листья – простые, цельные, по четыре в мутовке, средние – по шесть, продолговато-ланцетные, длиной 15–45 мм и шириной 6–15 мм, на верхушке коротко заостренные, к основанию постепенно оттянутые в короткие черешки или почти сидячие, с одной жилкой. Листья голые или сверху на верхушке с рассеянными, направленными к верхушке волосками, снизу по жилке – с направленными вниз шипиками. Соцветия – полузонттики, обычно только пазушные, трехцветковые (Победимова, 1958). Прицветные листья шиловидно-ланцетные. Цветоножки короткие, околоцветник двойной. Чашечка, сросшаяся с завязью, состоит из 4 лепестков. Венчик спайнолепестной, белый, до 4 мм в диаметре, с четырьмя ланцетными лопастями, постепенно длинно заостренными. Андроцей состоит четырех тычинок, прикрепленных между лопастями венчика. Пыльники желтые. Гинецей состоит из четырех плодолистиков, которые чередуются с лопастями венчика. Завязь нижняя, двухгнездная. Плод у подмаренника трехцветкового – нижний, дробный, распадающийся на две части, именуемые мерикарпиями: цепокарпий (двусемянка) (Левина, 1987) или фрагмокарпий (Бобров и др., 2009). У этого вида фрагмокарпии округлые длиной 1,4–1,7 мм, шириной 1,7–1,9 мм, продолговато-вытянутые в поперечном сечении, темно-коричневые. Мерикарпии почковидной формы, шаровидные, длиной 1,4–1,7 мм, шириной 0,7–0,8 мм, соприкасаются только верхней и нижней частями, с многочисленными длинными торчащими крючковатыми шипами (Балде, 2011). Растения цветут в июне-августе, плоды созревают в июле-августе (Победимова, 1958; Иллюстрированный определитель..., 2004).

Ареал этого вида северо-восточноевропейско-сибирско-восточноазиатско-американский (Бакин и др., 2000). В России этот вид произрастает в европейской части, в Сибири, на Дальнем Востоке (Победимова, 1958; Иллюстрированный определитель..., 2004). Общее распространение: Евразия, Япония, Китай, Северная Америка.

G. triflorum распространен в сырых тенистых местах в хвойных, смешанных и березовых лесах, среди мха – в северных регионах.

Подмаренник трехцветковый – редкое, исчезающее растение, включено в региональные Красные книги (Красная книга Республики Бурятия, 1988; Красная книга Нижегородской области, 2005; Красная книга Республики Беларусь, 2006; Красная книга Республики Татарстан, 2006 и др.)

Химический состав: надземные части содержат иридоиды и асперулозид. Листья: иридоиды, асперулозид, алкалоиды, фенолкарбоновые кислоты и их производные: п-кумаровую, ванилиновую (Растительные ресурсы..., 1990).

Материал для описания онтогенеза собран в различных фитоценозах в национальных парках «Кенозерский» (Архангельская область), «Марий Чодра» (Республика Марий Эл), заказнике «Кленовик» Нижегородской области, в Сернурском районе Республики Марий Эл.

Онтогенетические состояния подмаренника трехцветкового представлены на рисунках 53 и 54.

ПЛОД у подмаренника трехцветкового – нижний дробный ценосарпий (двусемянка) (Левина, 1987), длиной 1,5 мм, шириной 2 мм, усаженный длинными, белыми, блестящими, крючковидно загнутыми волосками. Семянки не раскрываются, и прорастание семян начинается после разрушения покровов плодов.

ПРОРОСТКИ – небольшие растения высотой 1–1,5 см с двумя семядольными листьями. Семядольные листья овальные, длиной 0,4–0,8 см, шириной 0,6–0,8 см. Корневая система представлена тонким слабым главным корнем, длиной до 0,8 см и немногочисленными (1–2) светло-коричневыми боковыми корнями.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений удлиненный вегетативный побег достигает длины 5 см. Главный корень короткий, длиной до 1,5 см. Боковые корни немногочисленные, тонкие, хрупкие, длиной до 1–1,5 см. В результате втягивающей роли боковых корней происходит сокращение главного корня, а гипокотиль и семядольный узел погружаются в почву. Побег полегает, иногда на нем сохраняются семядольные листья. В нижней части побега образуются одна-две пары чешуевидных листьев. На этом побеге располагаются две-три мутовки с двумя-тремя зелеными листьями. Эти листья простые, овальные или округлые, тонкие, светло-зеленые, цельнокрайние, длиной 0,6–0,8 мм, шириной 0,4 см с едва заметной срединной жилкой.

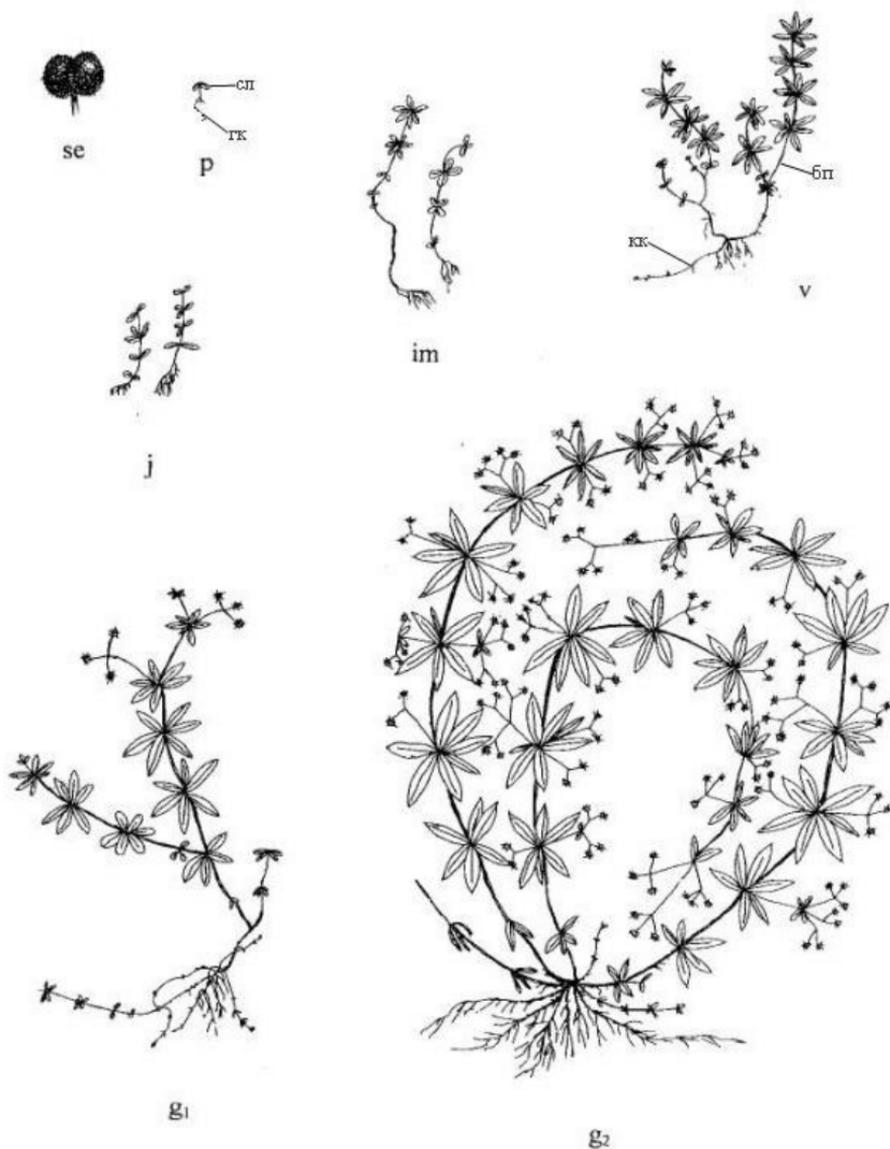


Рис. 53. Онтогенез генет подмаренника трехцветкового (*Galium triflorum* Michx.)

Условные обозначения: гк – гипокотиль; сл – семядольные листья; бп – боковой побег;

к – корневище

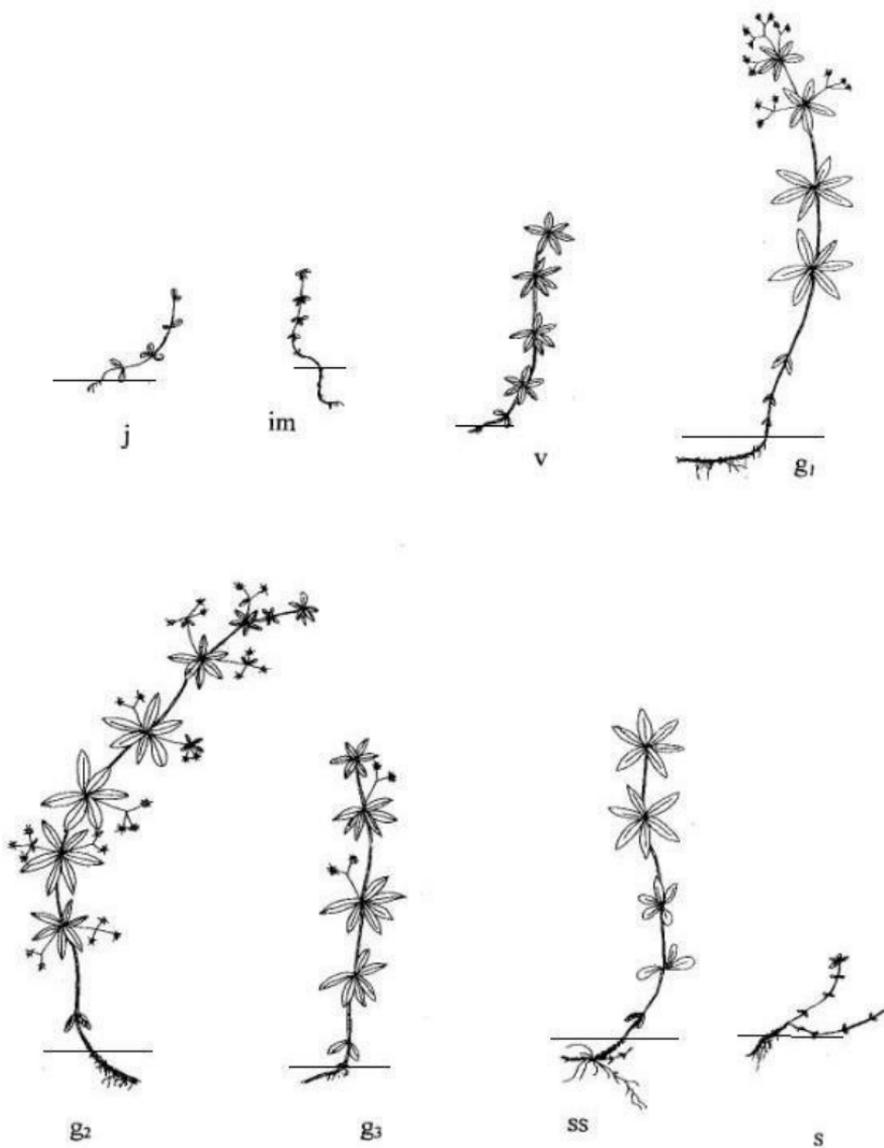


Рис. 54. Онтогенез рамет подмаренника трехцветкового (*Galium triflorum* Michx.)

ИММАТУРНЫЕ растения. Удлиненный вегетативный побег продолжает моноподиальное нарастание и достигает длины 9–10 см. Формируется короткое эпигеогенное корневище. От первых узлов побега отходят тонкие небольшие придаточные корни длиной до 3 см. Вегетативные побеги имеют три-четыре мутовки листьев с разным количеством взрослых ланцетных или округлых, иногда заостренных листьев. В мутовке от двух до шести листьев. Главный корень короткий – до 1 см. Эти растения обычно зимуют и продолжают моноподиальное нарастание на следующий год.

ВИРГИНИЛЬНОЕ онтогенетическое состояние характеризуется началом симподиального ветвления первичных побегов и образованием явнополицентрической системы. Придаточные корни на корневище многочисленные, ветвящиеся, тонкие, длиной до 4–5 см. За счет образования новых побегов из пазушных почек на корневище происходит дальнейшее развитие полицентрической системы. Зона возобновления располагается в приземной части побега при переходе его из вертикального положения в горизонтальное. В результате этого растение из моноцентрического становится явнополицентрическим и приобретает вид куртины.

Виргинильные полицентрические системы имеют в своем составе один-два ювенильных или один иматурный парциальный побег. Симподиальное нарастание удлиненных вегетативных побегов наблюдается только в благоприятных условиях, в местах достаточного увлажнения. В других экологических условиях эти растения сохраняются в виде одиночных побегов. Они достигают длины 20 см, имеют три-четыре пары чешуевидных листьев и шесть-семь мутовок настоящих листьев. Количество листьев в мутовках меняется незначительно.

В условиях достаточного увлажнения **МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения представляют собой полицентрическую систему, состоящую из одного генеративного и одного-двух вегетативных побегов. Корневая система представлена многочисленными тонкими, ветвящимися придаточными корнями длиной до 5 см. В местообитаниях со средним увлажнением это одиночные генеративные побеги, высотой до 25 см, ветвящиеся, с 6–8 мутовками продолговато-ланцетных простых листьев на главном побеге. На верхушке этих побегов из пазушных почек образуются полузонттики с тремя-шестью цветками. Генеративные побеги моноциклические – после цветения они отмирают и не перезимовывают.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой полицентрические системы, состоящие из разного количества удлиненных вегетативных и трех-пяти удлиненных генеративных побегов

высотой до 80 см. Тонкие беловатые придаточные корни многочислен-ные, их длина 5–6 см. Количество мутовок листьев на парциальном по-беге доходит до 10–12 шт., длина листьев 4 см, ширина 1 см. Общее ко-личество цветков на всем растении достигает 100 шт. и более. Нами обнаружены различные проявления морфологической поливариантно-сти расположения генеративных органов на побеге у подмаренника трехцветкового. В этой полицентрической системе появляются призна-ки старения: отмирают старые придаточные корни и появляются остат-ки отмерших побегов. В результате отмирания коммуникационных кор-невищ происходит распад полицентрической системы на отдельные парциальные побеги и куртины, существующие самостоятельно.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют со-бой полицентрические системы, состоящие из разного количества удли-ненных вегетативных и трех-пяти удлиненных генеративных побегов высотой до 80 см. Тонкие беловатые придаточные корни многочислен-ные, их длина 5–6 см. Количество мутовок листьев на парциальном по-беге доходит до 10–12 шт., длина листьев 4 см, ширина 1 см. Общее ко-личество цветков на всем растении достигает 100 шт. и более. Нами обнаружены различные проявления морфологической поливариантно-сти расположения генеративных органов на побеге у подмаренника трехцветкового. В этой полицентрической системе появляются призна-ки старения: отмирают старые придаточные корни и появляются остат-ки отмерших побегов. В результате отмирания коммуникационных кор-невищ происходит распад полицентрической системы на отдельные парциальные побеги и куртины, существующие самостоятельно.

Вегетативные и генеративные раметы, образовавшиеся в результате распада полицентрической системы, схожи по своему внешнему виду с семенными растениями, но быстрее проходят свое развитие. Из спящих почек на корневище образуются новые побеги, которые ведут к образо-ванию клона.

37. Онтогенез ломкоколосника дернистого
(*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova)

Ломкоколосник дернистый – травянистый, плотнодерновинный многолетний злак с интравагинальными боковыми побегами, растущими почти параллельно друг к другу, формирующий компактную дерновину. По классификации Т. И. Серебряковой (1971) *Psathyrostachys caespitosa* относится к розеткообразующим травянистым многолетникам, дерновинным (плотнокустовым) злакам. Вегетативные побеги – розеточные, генеративные – полурозеточные. Особи данного вида обладают мощной корневой системой, превосходящей многие злаки по глубине проникновения в почву и интенсивности корнеобразования (Бекмухамедов, 1975; Аникин, 1969, 1977; Павлов, 2002; Павлов и др., 2006). По мере роста и развития эти корни подобны густой паутине, которая почти полностью занимает весь поверхностный слой почвы, формируется густая глубокопроникающая корневая система, в том числе и в Якутии (Дохунаев, 1988). Дерновина представлена системой симподиально возобновляющихся ди-, полициклических монокарпических побегов.

Генеративные побеги слабо облиственные. Влагалища стеблевых листьев в нижней части немного замкнутые, а листья вегетативных побегов имеют по всей длине замкнутые влагалища, обычно с ланцетными ушками. Стебли 60–90 см высотой, под колосом шероховатые или бархатисто опушенные. Соцветие – прямой, длинный, узкий, линейный прямостоячий колос, в большинстве случаев ломкий, с распадающейся при плодах на членики остью. Колоски одно-, реже двухцветковые. Колоски сидячие и располагаются на оси колосьев группами по 2–3 правильными продольными рядами (Флора Сибири, 1990). У якутских особей колосы очень ломкие; колоски, сидящие на узле, чаще 2–3-цветковые; колосковые чешуи шиловидные, волосистые, с короткой остью длиной 1–2 мм (Определитель высших растений Якутии, 1974). Зерновки длинные, опушенные, с коротким остевидным заострением, недостаточно сыпучие (Новоселова, 1978).

Ломкоколосник дернистый – это перспективный пастбищный злак. Помимо ценности как кормовая культура он перспективен для укрепления склонов как дернообразующая культура, хорошо противостоит эрозии почв. Устойчивость вида к низким температурам делает его незаменимой пастбищной культурой в условиях короткого якутского лета, его использование продлевает пастбищный сезон в весенне-осенний период на месяц (Павлов, 1982, 2002; Павлов и др., 2006).

P. caespitosa – евроазиатский степной вид, распространен в степях, на солонцах и солончаках, на каменистых (особенно меловых и известняковых) склонах и галечниках, у дорог до среднего горного пояса. Он распространен в степных частях Западной и Восточной Сибири (Флора Сибири, 1990; Конспект флоры Сибири, 2005). В Якутии *P. caespitosa* произрастает в центральных районах в бассейне Лены, южнее 64 ° с. ш., и в бассейнах Яны и Индигирки, южнее 68 ° с. ш. (Савкина, 1982). Ломкоколосник дернистый произрастает на безлесных степных и каменистых склонах, скалах и сухих террасах (Иванова, 1986; Дохунаев, 1988), на эродлируемых склонах коренного берега долины р. Лены (Гоголева, 1999). По принятому флористическому районированию Якутии (Разнообразие растительного мира Якутии, 2005) *P. caespitosa* распространен в Центрально-Якутском и Яно-Индигирском флористических районах.

Материал собран на территории трех долин среднего течения р. Лены в пределах Центральной Якутии. Долины располагаются в 3-х административных районах республики – Хангаласском, Намском и городском округе «Город Якутск». Степи для Якутии являются экстраординальным уникальным типом растительности. Сообщества с доминированием *P. caespitosa* были ранее описаны как ассоциация *Psathyrostachetum junceae* – ломкоколосниковая настоящая дерновинная степь союза *Psathyrostachion junceae* Gogoleva et al. 1987 порядка *Festucetalia lenensis* Gogoleva et al. 1987 (Синтаксономия..., 1987; Гоголева, 1996). Обычно ломкоколосник дернистый доминирует именно в этих сообществах. Сообщества ассоциации *Psathyrostachetum junceae* распространены на байджерахах и по склонам южной экспозиции булгунняхов изучаемого региона. В изучаемом регионе нами он встречен и изучен в большей степени на остепненных склонах коренного берега р. Лены различной экспозиции. Помимо участия в сложении фитоценозов ассоциации *Psathyrostachetum junceae*, ломкоколосник встречается также в сообществах ассоциаций *Stipetum krylovii* (ковыльные степи), *Carici duriusculae-Festucetum lenensis* (осочково-овсяницева степь), *Agropyretum cristatii* (житняковая степь).

Анализ исследованных 18 ценопопуляций *P. caespitosa* по экологическим шкалам флоры Якутии (Экологические шкалы..., 2010) показал, что по фактору увлажнения исследованные ЦП относятся к сухолуговым (занимают ступени 53–63), а по богатству-засоленности почв занимают ступени как довольно богатые почвы (10–13 баллов).

При проведении ценопопуляционных исследований были использованы методики и терминология, приведенные в работах Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975) и их учеников (Ценопопуляции растений..., 1976, 1977, 1988; Жукова, 1978, 1983, 1995; Критическое состоя-

ние..., 1992; Заугольнова и др. 1993). У растений выделены следующие онтогенетические состояния: семена (se), проросток (p), ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), генеративное (g), сенильное (s) и субсенильное (ss). Для описания онтогенеза *P. caespitosa* опирались на диагностические признаки онтогенетических состояний, выделенных для злаков (Жукова, 1995; Диагнозы и ключи..., 1997; Онтогенетический атлас..., 1997, 2000). Учитывали 8–17 биометрических параметров особей в прегенеративном и постгенеративном периодах онтогенеза, таких как высота побега, число листьев и побегов на растении, число листьев на главном побеге, число побегов II, III и далее порядков, параметры листьев на вегетативном побеге, число корней, длина корней и т. д. Также учитывали 15 параметров в генеративном периоде (длина генеративного побега, число генеративных и вегетативных побегов в дерновине, длина соцветия, число листьев на генеративном побеге, число колосков в соцветии, число корней, длина корней, параметры 3-го листа сверху на генеративном побеге, размер дерновины).

В целом по каждому онтогенетическому состоянию обработано 30–50 особей. Для характеристики ЦП изучали следующие ценопопуляционные признаки: плотность, онтогенетический состав, выявляли индекс возрастности (Δ) (Уранов, 1975), индекс восстановления ($p+j+im+v/g$), долю генеративных особей от общего числа всех взрослых растений ($g/v + g$) (Жукова, 1995). Изучение плотности и онтогенетического состава ценопопуляций проводили на учетных площадках размером 25 м².

Онтогенез ломкоколосника дернистого представлен на рисунке 55.

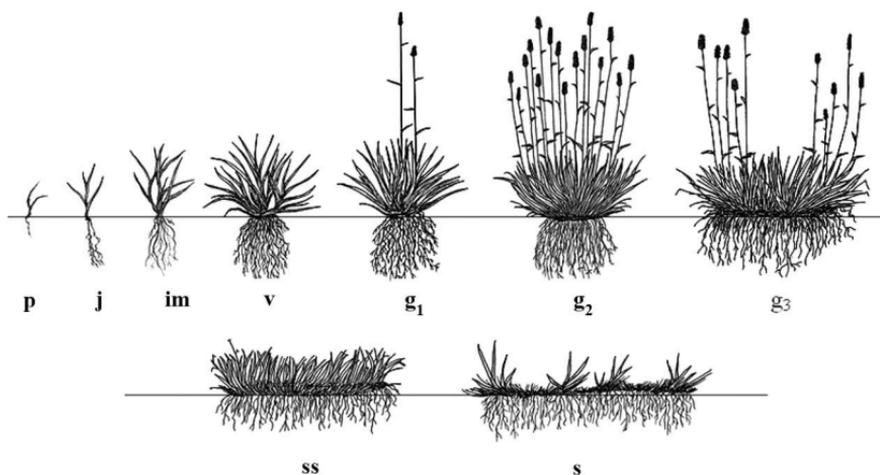


Рис. 55. Онтогенез ломкоколосника дернистого (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova)

ПЛОД представлен зерновкой длиной 3–5 мм, более-менее слипающейся с цветковой чешуей. Зерновки мелкие, опушенные, с коротким остевидным заострением.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения 2,0–2,5 см высоты. Проростки обычно появляются ранней весной, и во второй половине (в конце) июля, после опадания созревших зерновок.

Первый лист узкий, длиной 1,8 см и шириной 0,2 см, колеоптиле – длиной 0,5–1,2 см. Количество листьев 1–2. Корневая система состоит из зародышевого корня длиной 1,4 см. Связь с зерновкой сохраняется. Самыми изменчивыми признаками в данном состоянии являются число листьев на главном побеге ($CV = 34,2\%$), число и длина корней ($CV = 35,4; 35,7\%$). Из общего числа проростков, возникших из зерновок нынешнего урожая, выживает малая часть. Процент конкурентноспособных проростков зависит от условий осеннего периода вегетации, обилия осадков, характера рельефа, травостоя.

ЮВЕНИЛЬНОЕ онтогенетическое состояние отличается от предыдущего дальнейшим развитием корневой системы, увеличением числа листьев и удлинением листовых пластинок. Так, растение состоит из одного розеточного побега, у которого в это время образуется в среднем 4–5 листьев. Высота растения достигает 3,4–4,4 см, в среднем 3,9 см.

На побеге закладывается от 1 до 3 почек. Длина первого листа варьирует от 0,8 см до 2,0 см, второго – от 2,2 см до 2,7 см, третьего – от 1,5 до 3,8 см. Самым стабильным признаком является длина второго листа ($CV = 7,9$), Ширина листьев меняется от 0,1 до 0,25 см. Более изменчива ширина первого листа ($CV = 23,6\%$). Число придаточных корней увеличивается до 3–5, длиной 2,0 см.

В ИММАТУРНОЕ онтогенетическое состояние растение вступает, когда начинается первичное кущение, т. е. образование первых 1–2 боковых побега. Особь представлена 1–3 побеговым растением высотой 8,6 см. На главном побеге образуется 5–6 листьев. Листья вегетативных побегов почти по всей длине замкнутые, обычно с ланцетными ушками. В отличие от ювенильных растений, на имматурных появляются побеги II порядка (побеги, появившиеся из пазушных почек первых трех и более листьев главного побега – I). Число побегов II порядка изменяется от 1 до 2 шт. На побеге II¹ порядка образуется в среднем 2–3 листа, на побеге II² – 1–2 листа. В имматурном состоянии на растении находится в среднем 4,3 пазушных почек, их число меняется от 3 до 6 шт.

Растение образует в целом 5–14 листьев. Длина первого листа 3,7 см, второго – 2,9 см, третьего – 3,9 см, четвертого – 5,7 см, пятого – 4,5 см. Корневая система хорошо развита и состоит из 4–14 придаточных корней. Самыми вариабельными оказались такие параметры, как количест-

во побегов и листьев у особи, побегов второго порядка, параметры первого и пятого листьев, число корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи представлены растениями с хорошо развитой корневой системой, побегами разных порядков, большим числом листьев. Листья в отличие от имматурных растений имеют взрослые размеры и формы. В кусте насчитывается от 8 до 16 вегетативных побегов высотой 14,7 см. На главном побеге образуется в среднем 8,5 листьев. Всего листьев на растении от 23 до 56. Длина последнего развернувшегося листа на главном побеге варьирует от 5,6 до 11,7 см.

Побег второго порядка Π^1 состоит из 4–5 листьев, побег Π^2 образует 2–3 листа. Почка листьев побегов Π порядка дают развитие побегов Π порядка, которые имеют по 2 листа. В этом состоянии на растение приходится 7–12 пазушных почек. Число корней увеличивается до $23,8 \pm 3,5$ шт., достигших длины $10,1 \pm 1,6$ см.

На особи насчитывается от 4 до 7 побегов Π порядка (в среднем 5,5), от 2 до 8 побегов Π порядка (в среднем 4,8 шт.), побегов Π порядка образуется единично (0,3 шт.).

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены дерновинами размером 4,7 см в длину и 3,9 см в ширину. За этот период растение образует в среднем 9,8 генеративных побегов, число их изменяется от 1 до 24 шт. Высота генеративного побега в среднем равна 76,3 см. Процесс образования зачаточного соцветия начинается с главного побега во время виргинильного состояния, затем зацветают побеги второго порядка, которые появились из пазух первых трех-пяти листьев главного побега.

Число вегетативных побегов на растении равно 39,3 шт. (от 11 до 113 шт.). Вегетативная часть преобладает над генеративной, генеративные побеги в дерновине не превышают 19 %.

Генеративный побег представляет собой побег полурозеточной формы, стебель – соломина с малым числом узлов. На удлиненной части генеративного побега образуется в среднем 3 листа. Длина листовой пластинки достигает от 1,8 до 12,4 см (в среднем 6,0 см), ширина – от 0,2 до 0,4 см (в среднем 0,3). Длина соцветия равна в среднем 4,9 см и образуется в нем 33,0 колоска. Корневая система состоит в среднем из 32,5 придаточных корней и имеет длину 11,9 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой дерновину (средние размеры – 22,7 см длина и 15,5 см ширина), состоящие в среднем из 26,0 генеративных побегов и 112,0 вегетативных побегов. Как известно, в этом состоянии наблюдается максимальное количество генеративных побегов. Генеративная часть в дерновине не превышает 20 %. Число генеративных побегов варьирует от 11 до 54. Высота генеративных побегов в среднем достигает 83,0 см, максималь-

ная высота их равна 100,0 см и выше. Соцветия достигают 6,0 см в длину. Число колосков на соцветии насчитывается от 17 до 55. Корневая система состоит в среднем из 54,0 корней длиной 14,2 см. Высокая изменчивость наблюдается у таких признаков, как число вегетативных побегов ($CV = 43,1\%$), число колосков в соцветии ($CV = 40,9\%$), длина листа на генеративном побеге ($CV = 64,1\%$), число корней ($CV = 36,8\%$), а также размер дерновины ($CV = 44,1\%$).

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Переход к старому генеративному состоянию выражается в увеличении числа отмерших побегов на дерновину. Размер дерновины в этом состоянии достигает 32,6 см в длину и 22,2 см в ширину. У старых генеративных растений в среднем насчитывается 14,0 (от 2 до 54 шт.) генеративных побегов, средняя высота – 91,3 см. Число вегетативных побегов от 45 до 480. Соцветие достигает в среднем 7,2 см в длину и состоит из 47,1 колосков. Корневая система представлена в среднем 42,2 придаточными корнями (максимальное число 285 шт.), длиной 17,8 см. Структура дерновины на в этом состоянии становится рыхлой, с отмершей частью в центре. Отмершая часть в дерновине составляет 20–30 %.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи представлены дерновинами с отмершей центральной частью подковообразной формы. Генеративные побеги полностью отсутствуют. Размер дерновины в этом состоянии изменяется от 21 до 28 см в длину и от 24 до 34 см в ширину. Дерновина в целом состоит из 44,5 вегетативных побегов высотой 20,9 см. Всего листьев на дерновине насчитывается в среднем 81,3 шт. Отмершая (лысая) часть дерновины занимает в среднем 50–60 % от всей площади. Процессы отмирания преобладают над новообразованием.

СЕНИЛЬНОЕ онтогенетическое состояние характеризуется большим размером дерновины и малым числом побегов. Дерновина распадается на «полукольца». Живая часть дерновины может существовать на одной половине, а другая часть дерновины полностью отмирает. Размер дерновины в этом состоянии в среднем 18,6 см (длина) и 32,3 см (ширина). Дерновина состоит из 13,8 живых вегетативных побегов высотой 17,7 см. Отмершая часть дерновины занимает в среднем 70–80 % от всей площади.

Ломкоколосник дернистый относится к II надтипу онтогенеза (полный онтогенез осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей), В-типу, т. е. онтогенез семенной особи несколько сокращен и завершается старческой партикуляцией в старом генеративном и субсенильном состояниях, партикулы при этом не омолаживаются (Жукова, 1995).

Проведено структурно-морфологическое исследование особей *P. caespitosa* в первый год жизни на базе модульного подхода. Использовали три категории модулей – элементарный (фитомер побега), универсальный (одноосный побег) и основной модуль (пространственно-временная структура) (Савиных, 2002; 2007). Элементарный модуль включает короткое междоузлие, узел с листом на его верхнем конце и боковую почку возобновления, расположенную на нижнем конце междоузлия супротивно листу (рис. 56).

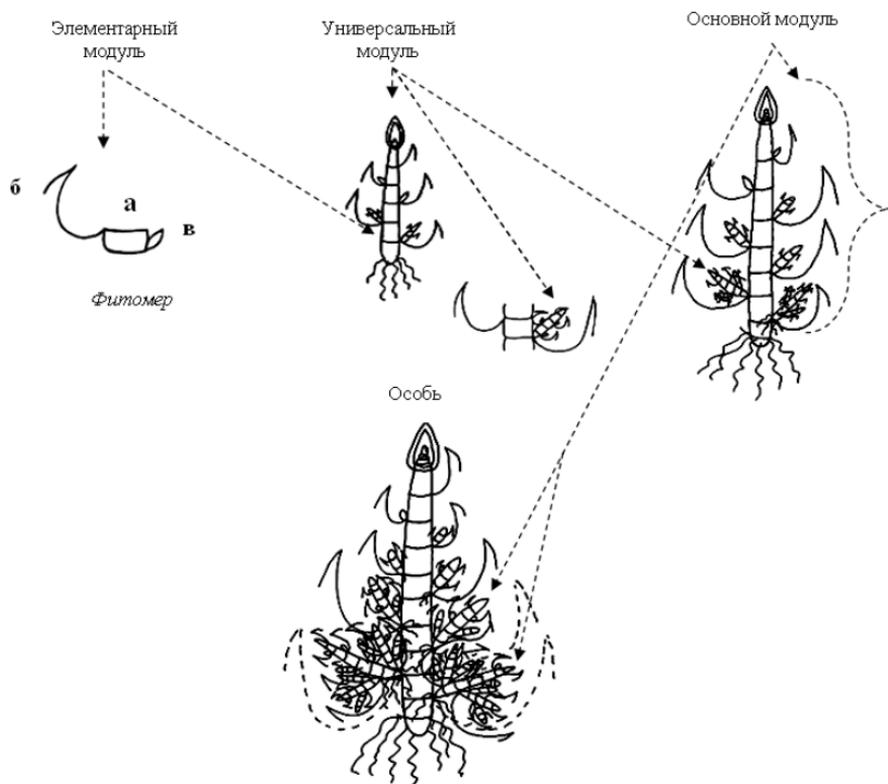


Рис. 56. Модульная организация ломкоколосника дернистого:

а – узел; б – лист; в – почка

Изучение модульной структуры ломкоколосника дернистого в условиях интродукции показало, что универсальный модуль в 1-й год жизни представлен укороченным (розеточным) вегетативным побегом. Универсальные модули любого порядка образуют собственные корни на базальной части и приступает к кущению, формируя собственную зону

кушения, при разворачивании своего 4–5-го листа. Тип развития побегов внутривлагалищный. На основе целого универсального модуля или его части формируется модуль высшего ранга – основной модуль. У *Psathyrostachys caespitosa* на 1-ом году жизни основные модули образуются на основе побегов II порядка и включают побеги III–IV порядков. Они, имея собственную корневую систему, функционируют как целостная система. Между главным побегом и боковыми побегами II–IV порядков, а также между побегами разных порядков существует тесная взаимосвязь, влияющая на их развитие (Скобелева, 2011).

В целом модель побегообразования ломкоколосника дернистого представлена в виде полурозеточной симподиальной системы побега кушения. Побег как универсальный модуль может быть или розеточным вегетативным, или полурозеточным монокарпическим, ди-, полициклическим генеративным (Модульная организация..., 2011).

Большинство изученных ценопопуляций *Psathyrostachys caespitosa* являются неполночленными, т. к. проростки были обнаружены единично и не во всех ценопопуляциях. Выявлено 4 типа онтогенетического спектра: бимодальный, левосторонний, правосторонний и центрированный. Из рассмотренных 18 ценопопуляций с левосторонним спектром было отмечено 38,9 %, с бимодальным спектром – 33,3 %, с правосторонним – 16,7 %, с центрированным – 11,1 %. Для *P. caespitosa* в данном диапазоне условий базовым спектром является бимодальный спектр с абсолютным подъемом на старых ss и локальным – на молодых im-v. Этот тип характерен для плотнoderновинных злаков с семенным возобновлением (Скобелева, 2012). Изучение виталитетного состава показало, что в большинстве ценопопуляций преобладают особи промежуточного класса В, что говорит о хорошем состоянии особей *P. caespitosa* в исследованных ценопопуляциях. Анализ виталитетной структуры показал, что структура ценопопуляций представлена 3 типами: преобладающей процветающей (69,2 %), депрессивной (23,1 %) и равновесной (7,7 %) (Злобин, 1989). Результат анализа оценки жизнеспособности ценопопуляций *P. caespitosa* по размерному спектру особей показал, что в наиболее благоприятных условиях находятся растения в асс. *Psathyrostachetum junceaе*. Индекс виталитета (IVC) высокий от 1,27 до 1,38. Также благоприятные условия отмечены в асс. *Agropyretum cristati* (IVC от 1,04 до 1,14). В ценопопуляциях с высокими показателями IVC сумма баллов по организменным и популяционным признакам высокая. В наименее благоприятных условиях (с низкими показателями суммы баллов от 21 до 29) находятся особи *P. caespitosa*, где IVC низкий от 0,61–0,86. Как правило, эти ценопопуляции относятся к депрессивным.

Для выживания и устойчивого развития *P. caespitosa* в процессе эволюции выработал комбинированный защитно-стрессовый тип онтогенетической стратегии. По системе оценки эколого-фитоценологических стратегий Л. Г. Раменского – Дж. Грайма (Миркин и др., 1999), характеризующей основные направления конкурентной стратегии растений на выживание при стрессе и нарушениях, *P. caespitosa* обладает смешанным типом жизненной стратегии с сочетанием черт виолентности и пациентности – конкурентно-стресс-толерантным (CS). В благоприятных условиях усиливается С-составляющая, и злак проявляет виолентность – С-стратегию. В условиях сильного стресса вид проявляет себя как S-стратег, т. е. пациент. Проявлением черт виолентности (С) является доминирование или содоминирование в степных сообществах. Черты виолентности проявляются и в том, что вид имеет крупный габитус, много побегов и относительно большую общую листовую поверхность. Показателями пациентности (S) являются засухоустойчивость и солевыносливость.

38. Онтогенез ковыля перистого (*Stipa pennata* L.)

Ковыль перистый (*Poaceae*) – это опушечно-степной плотнодерновинный злак, травянистый многолетник, очень декоративный в фазе плодоношения, высотой 30–100 см, ксерофит, мезотроф, гелиофит (Флора ботанического сада., 2012) с интравагинальными (внутривагинальными) побегами. Пазушная почка в таком случае растет вертикально вверх внутри влагалища своего кроющего листа (Жизнь растений, 1984). Листья шириной 0,5–2,0 мм, свернутые вдоль, реже плоские, на верхушке короткозаостренные, у молодых листьев – с кисточкой из волосков длиной до 3 мм; язычок длиной 0,7–3 мм; влагалища голые или реснитчатые. Соцветие – метелка (*Stipa pennata*, <http://www.plantarium.ru>) длиной 3,0–5,0 см, сжатое, из 6–20 колосков. Колоски беловатые; колосковые чешуи длиной 3–5 см, длиннозаостренные; цветковые чешуи длиной (15)16–17(21) мм, внизу сплошь, а выше с 7 рядами волосков, с остью длиной 25–35 см, ость коленчато-согнутая, в нижней скрученной части каштанового цвета голая, выше перистая, с волосками длиной около 5 мм (*Stipa pennata*, <http://www.plantarium.ru>). Цветет в апреле-мае, плодоносит в мае-июне. Плоды – зерновки, ими размножается. Дает самосев. Устойчив в культуре

Европейско-среднесибирско-древнесредиземноморский вид. В России распространен на юге европейской части и на юге Сибири. Растет по степям, на остепненных лугах и полянах, по обнажениям мела и известняка. Сокращаются площади его естественного произрастания, поэтому растение занесено в Красную книгу России (статус 2), а также в региональные Красные книги: Белгородской (статус 2), Воронежской (статус 3), Курской (статус 3), Липецкой (статус 2) областей. Декоративное, кормовое и фитомелиоративное растение (Флора ботанического сада., 2012).

Онторморфогенез ковыля перистого исследовали на примере особей, произрастающих в коллекции «Систематикум флоры Центрального Черноземья» и на экспозиции «Степи Центрального Черноземья». Семенной материал репродукции заповедника «Галичья Гора» высевался в закрытый грунт весной (конец марта). Изучение онтогенеза проведено согласно работам Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1967) и их учеников (Ценопопуляции..., 1976; 1988). Онтогенез ковыля представлен на рисунках 57–59.

ПЛОД – узкоцилиндрическая, заостренная зерновка, длиной 1,0–1,2 см. Завязь одногнездная, с одним семязачатком (Жизнь растений..., 1984). Зародыш хорошо дифференцирован, с мощным эндоспермом (Николаева и др., 1985).

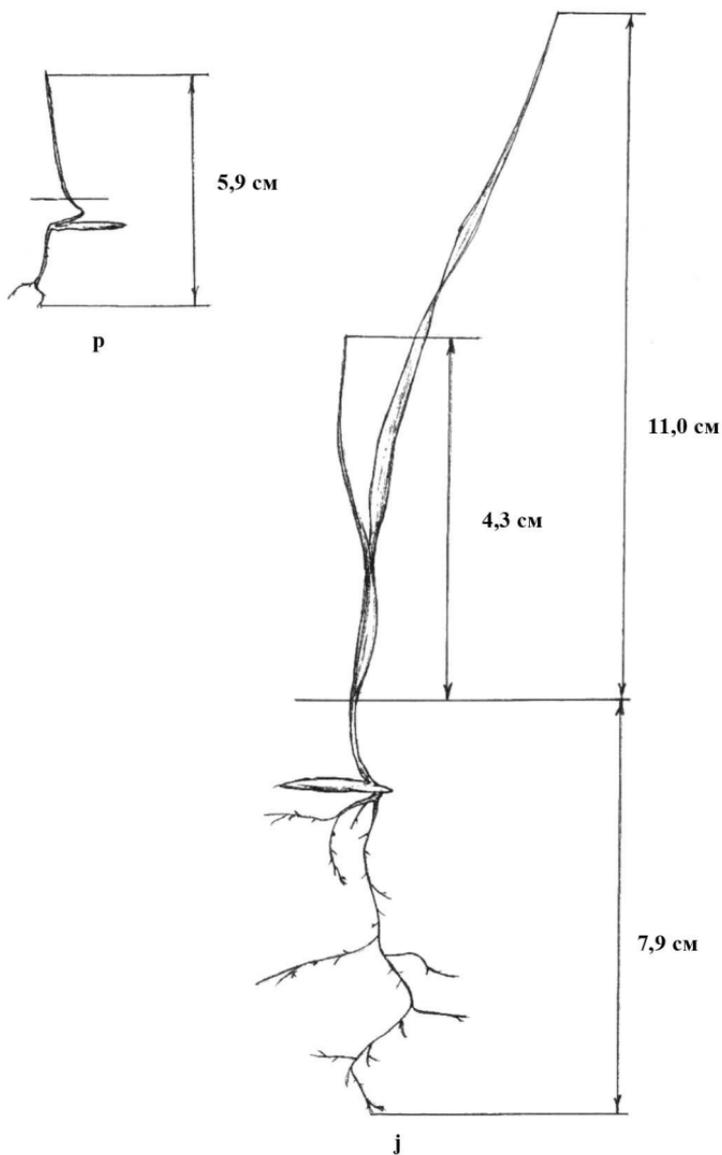


Рис. 57. Начальные этапы онтогенеза ковыля перистого (*Stipa pennata* L.)

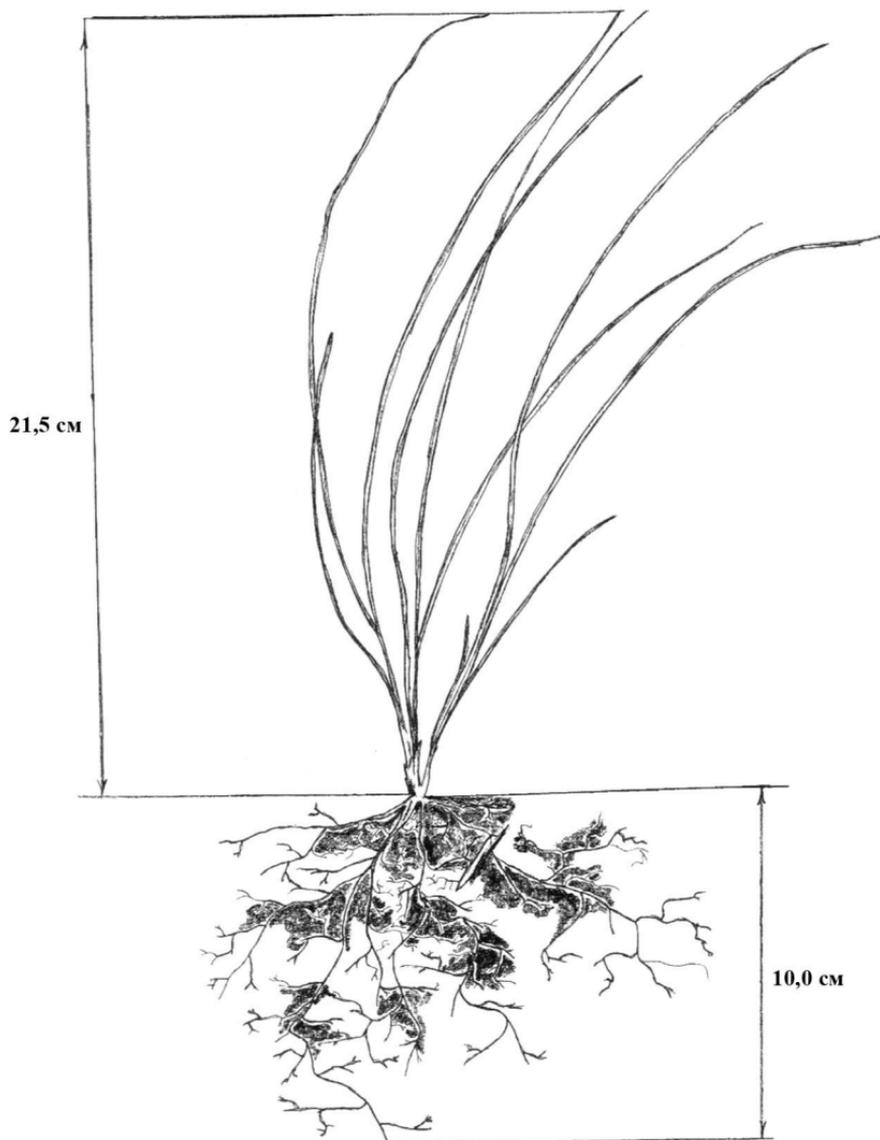


Рис. 58. Имматурное состояние ковыля перистого (*Stipa pennata* L.)



Рис. 59. Генеративная особь ковыля перистого (*Stipa pennata* L.)

ПРОРОСТКИ появляются на 20–24-й день. Длина семядольного листа 3,2 см, главного корня – 1,7 см.

ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние. Первый лист появляется на 36 день после посева и на 13 день после появления проростков. Длина семядоли к этому времени 4,3 см, а первого листа – 11,0 см. Зародышевый корешок отмирает. Развивается вторичная корневая система: корень становится более разветвленным и проникает на глубину 7,9 см (рис. 57).

В ИММАТУРНОЕ состояние растения ковыля перистого переходят в конце августа. Семядоли к этому времени отмирают, растения формируют первичные боковые побеги, т. е. в этом возрастном состоянии формируется дерновина. Возобновление интравагинальное. Насчитывается 10 листьев длиной от 8,0 до 21,5 см и шириной 0,2 см. Побеги II и последующего порядков хорошо развиваются, быстро укореняются и начинают куститься. Формируется плотная и сильно разветвленная вторично гоморизная корневая система, представленная системой придаточных корней длиной до 10,0 см (Шафранова и др., 2009). В этом состоянии растения заканчивают вегетацию в первый год жизни (рис. 58).

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представляют собой хорошо развитую компактную дерновину диаметром около 15,0 см, что обусловлено одновременным кущением нескольких побегов II–III порядков. Отрастание листьев начинается в апреле. Длина листа 20,0–25,0 см. Дерновина имеет сравнительно мощную корневую систему. Корни разные по возрасту (Кирик, Гегучадзе, 2001). В этом состоянии растения вегетируют в течение всего лета (Серикова, 2010).

В МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние особи ковыля перистого переходят на третий год после посева. В этом состоянии они представляют собой растения высотой 31,2 см с хорошо развитой дерновиной и 2–3 генеративными побегами. Мощная мочковатая корневая система уходит вглубь более чем на 27,0 см. Происходит окончательное становление жизненной формы, характерной для вида. Бутонизация начинается в апреле, к концу мая формируются характерные ости длиной до 17,0 см (рис. 59).

39. Онтогенез гнездоцветки клубучковой (*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter)

Neottianthe cucullata (L.) Schlechter (семейство *Orchidaceae*) – гнездоцветка клубучковая – редкий вид, включен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и региональные Красные книги (Красная..., 2002; 2010). *N. cucullata* – евразийский вид, встречается редко, но распространен на значительной части лесной зоны России от Калининградской области до Дальнего Востока, включая Южный Сахалин и Южные Курилы. Вне России распространен в Прибалтике, в Белоруссии, на Украине и на севере Казахстана, в Австрии, Польше, Монголии, Северном Китае, Японии и на п-ове Корея (Красная книга..., 2010). В Южном Прибайкалье вид встречается в Ангаро-Саянском и Южно-Байкальском ботанико-флористических районах и принадлежит к поясно-зональной светлохвойно-лесной группе (Малышев, Пешкова, 1984).

N. cucullata – многолетнее поликарпическое коротко столоноклубнеобразующее растение со сферическим стеблекорневым тубероидом (скт). Взрослые особи представляют собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических побегов. Побег моно-, реже дициклические, с полным циклом развития. Монокарпический побег возобновления закладывается уже в июле в фазу цветения. На следующий год к середине лета в верхушечной почке образуются листовые зачатки и формируется генеративный побег, на конусе нарастания которого начинают дифференцироваться элементы соцветия. В течение осени формируются зачатки околоцветника. По И. В. Татаренко (1996), *N. cucullata* – вегетативный однолетник со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне, по К. Раункиеру – гемикриптофит, имеет моноцентрический тип биоморфы (Быченко, 2008). Придаточные корни немногочисленные, короткие и толстые, до 0,4 см в диаметре и длиной до 2,8 см, расположены в поверхностном слое почвы, чаще в моховой подушке, живут полгода.

Стебель прямостоячий, тонкий, ребристый при основании с двумя (иногда тремя) сближенными, почти супротивными эллиптическими или яйцевидно-эллиптическими, блестящими листьями длиной 2–8 см и шириной 1–4 см. Высота побега в условиях Южного Прибайкалья варьирует от 10 до 25 см (в среднем 16 см). Стеблевые листья (1–2, иногда их нет) мелкие, линейно-ланцетные. Низовые чешуевидные листья (1–2) с развитой влагалищной частью, бурые, пленчатые, расположены у основания побега. Соцветие длиной 3–10 см – негустая однобокая кисть с 6–20 (24) фиолетово-розовыми сидячими цветками. Прицветники

линейно-ланцетные, длиннозаостренные, с одной срединной жилкой, длиннее или равные завязи. Листочки околоцветника длиной 6–8 мм, линейно-ланцетные, острые, образуют неширокий шлем. Губа длиной 7–9 мм, глубоко трехраздельная, отклонена к низу, густо покрыта мелкими сосочками, средняя лопасть длиннее и шире узколанцетных боковых. Шпорец с нектаром длиной 5–7 мм конически-цилиндрический, утолщенный на конце, серповидно изогнутый почти равен слабо закрученной нижней завязи (Флора..., 1979; Флора Сибири, 1987). Сезонный ритм развития – летне-зеленый с зимним периодом покоя, ритм цветения – позднелетне-раннеосенний. В условиях Прибайкалья генеративный побег появляется над поверхностью почвы обычно в июне, цветет с середины июля до середины августа. Начало цветения зависит от погодных условий. Одна особь цветет 2–3 недели и больше. Растение опыляется насекомыми с хоботком средней длины: шмелями, земляными пчелами. Плодоносит с середины августа, плоды завязываются интенсивно. В Прибайкалье процент завязывания плодов 60 % – ниже, чем в западных частях ареала – 80–100 % (Ziegenspeck, 1936; Wisniewski, 1976; Fuller, 1978; Быченко, Загумский, 1991; Быченко, 1992). Семена начинают высыпаться в конце августа – начале сентября. Отмечена четкая зависимость интенсивности цветения и плодоношения от погодных условий (Жирнова, 1999). Растение размножается преимущественно семенами, но в некоторых экотопах, например, в сосново-березовом грушанково-майниково-зеленомошном лесу (п. Большие Коты, юго-западное побережье Байкала) зафиксированы случаи вегетативного размножения, когда вместо одного замещающего клубня у генеративной особи наблюдалось два.

N. cucullata – борельно-лесной вид с узкой экологической амплитудой (Wisniewski, 1976; Вахрамеева и др., 1994). В Прибайкалье растение встречается в низкотравных и зеленомошных хвойных и смешанных лесах, на лесных опушках, в горах – на песчаных и каменистых склонах, относится к растениям – бриофиллам, чаще растет в сосняках зеленомошных с хорошо развитым покровом из зеленых мхов (*Pleurozium schrberi*, *Ptilium crista*, *Politrichum commune* и др.), на участках со слабым затенением, но изредка встречается на открытых и сильно затененных местах, в условиях умеренного увлажнения (мезофит), на песчаных и супесчаных почвах с хорошей аэрацией, от бедных до среднебогатых, чаще на слабокислых или слабощелочных почвах (Быченко, 1992; Вахрамеева и др., 1994, 2003). Анализ эколого-фитоценотической приуроченности исследованных ценопопуляций (ЦП) *N. cucullata* показал, что активную роль в формировании фитоценозов играют типично таежные виды: майник двулистный – *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt,

ортилия однобокая – *Orthilia secunda* (L.) House, грушанка зеленоцветковая – *Pyrola chlorantha* Sw., грушанка круглолистная *P. rotundifolia* L., брусника – *Vaccinium vitis-idaea* L., горошек приятный – *Vicia amoena* Fischer, костяника каменистая – *Rubus saxatilis* L., таволга средняя – *Spiraea media* Schmidt, рододендрон даурский – *Rhododendron dauricum* L., кизильник одноцветковый – *Cotoneaster uniflorus* Bunge и др. *N. cucullata* – слабоконкурентный вид, растет немногочисленными (по 10–15 особей) группами, предпочитает места с разреженным травяным и хорошо развитым моховым покровом, при нарушении последнего быстро исчезает.

Онтогенез *N. cucullata* изучен Т. М. Быченко в 1988–1992 гг. в борельно-лесных сообществах Прибайкалья с разной степенью антропогенной нарушенности. Описание онтогенеза этого вида приведено в работах И. В. Татаренко (1996) и М. Г. Вахрамеевой и др. (2003). При описании онтогенеза нами использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляция растений, 1976; Онтогенетический атлас..., 2007). Представление об онтогенезе и длительности жизни исследуемого вида получали при наблюдении за растениями, находящимися в разных онтогенетических состояниях на постоянных пробных площадках.

Онтогенетические состояния *N. cucullata* представлены на рисунке 60.

ПЛОД – ценокарпная, вскрывающаяся 3-мя щелями коробочка (Ботаника..., 2006) 0,6–1,4 см длиной 0,3–0,4 (Быченко, 1992). Семена очень мелкие, весом до 1 мкг с яйцеобразным не дифференцированным на органы зародышем 0,2 мм в поперечнике, покрыты коричневой семенной оболочкой. Продолжительность созревания семян *N. cucullata* – 35–45 дней (Культивирование..., и др., 2005). В зрелом состоянии все семена лишены эндосперма, созревают в августе и прорастают осенью либо весной следующего года. Прорастание подземное. Семена *N. cucullata* не имеют выраженного глубокого периода покоя в отличие от семян рода *Cypripedium* L., «in vitro» они могут прорасти сразу же после стерилизации. Зрелые же семена прорастают хуже и требуют холодной стратификации. Для проращивания зрелых семян «in vitro» требуется длительная холодная стратификация от 3 месяцев до 1 года при $t = +4$ °C с момента посева (Орхидные..., 2004; Широков и др., 2005). Дифференциация зародыша семени происходит в природе под влиянием симбиотических грибов в основном из рода *Rhizoctonia*. В природных условиях отмечают высокую специфичность симбиоза *N. cucullata* с грибом *Rhizoctonia goodyerae-repentis* (Куликов, Филипов, 2001). Гифы гриба проникают в семя через конец суспензора и пронизывают

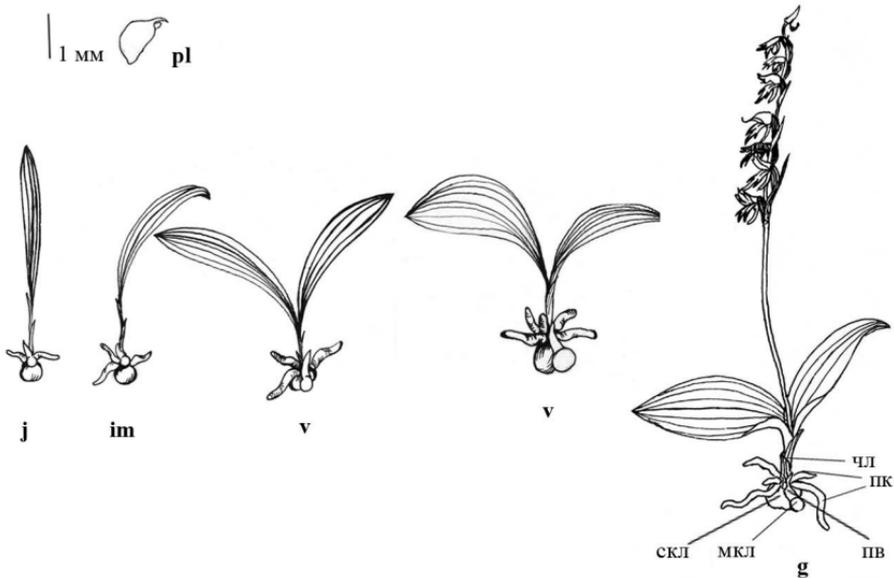


Рис. 60. Онтогенез гнездоцветки клубочковой
(*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter):

Условные обозначения: чл – чешуевидные листья; пк – придаточные корни;
пв – почка возобновления; скл – старый клубень; мкл – молодой клубень

растущий эмбрион. Семя набухает, семенная оболочка разрывается и из нее появляется волчкообразной формы *протокорм* (рис. 60) длиной до 1 мм – своеобразная начальная стадия проростка, на верхушке которого появляется зачаточная почка. Для многих наземных и некоторых эпифитных орхидей раннее развитие происходит внутри субстрата, и проросток полностью зависит от гриба-симбионта до стадии формирования зеленых листьев.

ПРОТОКОРМ обычно развивается на глубине 1–2 см в местах с относительно стабильной почвенной влажностью. Прорастание протокорма успешно проходит под хвойно-лиственным опадом, в моховых подушках в поверхностном слое дерново-лесной супесчаной почвы со слабо кислой реакцией pH – 5,0–6,5 (Быченко, 1992). Основание протокорма конусообразное, в базальной части заостряющееся, ось протокорма изогнута, имеются отдельные эпидермальные волоски. На апексе побега закладывается первый зеленый лист. Первый утолщенный корень появляется в нижней части основания первого листа на 1-й год развития. В зависимости от условий, подземное развитие проростка у представи-

телей рода *Neottianthe* (Reichenb.) Schlechter длится 1–2 (3) года. В фазе проростков орхидеи ведут сапротрофный образ жизни. На этой стадии развития наблюдается значительная гибель протокормов, что компенсируется высокой семенной продуктивностью.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения формируют побег высотой в среднем $0,5 \pm 0,1$ см (максимум до 1 см), его диаметр 0,1 см, с одним зеленым листом с 1–3-мя жилками (в первый год появления лист может не иметь жилок). Длина листа до 2,3 см и ширина – до 0,3 см, сферический клубень или скт небольшой – около 0,3 см в диаметре, с 1–2-мя придаточными корнями (иногда их нет) длиной до 0,4 см и шириной 0,15 см. В пазухе 1-го нижнего чешуевидного листа располагается молодой клубенок до 0,1 см в диаметре, на котором формируется почка возобновления. Ее длина – 0,3 см, ширина – 0,1 см. Она находится в верхнем слое почвы, часто в хвойно-листовом опаде или моховой подушке. Данное онтогенетическое состояние длится 2–3 года, вегетативного разрастания на этом этапе не наблюдается. Изученные экземпляры растений не имели более одного побега.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют побег высотой в среднем $1,5 \pm 0,2$ см, диаметром – 0,2 см с одним (редко с двумя) зелеными листьями длиной до 2,5 см и шириной 0,9 см, с 3–5 жилками. Он сформирован на стеблекорневом тубероиде (до 0,9 см в диаметре), с 2–3 придаточными короткими корнями, длиной до 1 см и шириной до 0,25 см. Глубина его залегания – 1–1,5 см. Почка возобновления высотой до 0,5 см с молодым клубнем до 0,2–0,3 см в диаметре. Продолжительность жизни данного состояния 2–3 года и более, вегетативно не размножается.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег высотой в среднем до 1,5–2,0 см, диаметром – 0,2 см с двумя сближенными зелеными листьями. Нижний лист более крупный, эллиптический, коротко заостренный длиной до 6 см и шириной 2 см с 3–7 жилками, верхний более узкий, ланцетный, заостренный. Клубень крупный (0,6–1 см в диаметре), с 2–5 придаточными короткими корнями длиной до 1,1 см и шириной 0,3 см. Длина верхушечной почки возобновления достигает в среднем $0,7 \pm 0,1$ см (максимум 0,9 см), ширина в среднем $0,3 \pm 0,03$ (максимум 0,4) см. К середине сентября почка достигает 1 см в длину. Глубина залегания сферического клубня колеблется от 1 до 2 см (в среднем 1,5 см). Продолжительность данного периода 1–2 (3) года.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют полурозеточный побег высотой до $16,1 \pm 0,4$ см (максимум 25 см) с двумя почти супротивными, блестящими зелеными листьями (жилок 5–11), нижний эллиптический лист

длиной $4,9 \pm 0,5$ см (максимум 7,5 см), шириной $2,3 \pm 0,3$ см (максимум 3,6 см) крупнее более узкого верхнего. Глубина залегания прозрачного, покрытого густым войлоком из буроватых волосков сферического тубероида (1,5 см в длину и 1,7 см в ширину) постепенно увеличивается, достигая в генеративном периоде 2 см (Быченко, 1992; Быченко, Ведерникова, 2006). Придаточные корни в числе 3–7 толстые, до 2,8 см (в среднем 1,7) в длину и 0,4 см (в среднем 0,3) в ширину. Наиболее мощные побеги способны ветвиться, у них образуется 2 почки возобновления длиной 1,2 см и шириной 0,8 см. Молодые генеративные особи образуют однобокую кисть длиной до 10 см, число цветков – от 4 до 20 (в среднем 11). После 1-го цветения почти всегда бывают перерывы. Вероятность перехода во вторичный покой у генеративного состояния выше, чем после пребывания в вегетативном или покоящемся состоянии. После вторичного покоя растения могут перейти в следующее онтогенетическое состояние, а генеративные средневозрастные растения могут дать большое число цветущих побегов.

Продолжительность онтогенеза этого вида 12–20 (25) лет. Продолжительность отдельных онтогенетических состояний зависит как от жизненной формы растения, так и от эколого-фитоценологических и погодных условий (особенно в условиях резко континентального климата Южного Прибайкалья).

Таким образом, онтогенез особей гнездоцветки клубучковой полный простой. По классификации Л. А. Жуковой (1995) соответствует А-типу, А₂-подтипу.

Нами было изучено 9 ценопопуляций (ЦП) *N. cucullata* в бореально-лесных сообществах Прибайкалья с разной степенью антропогенной нарушенности (рис. 61).

ЦП 1 и 2 находятся в окрестностях пос. Хойто-Гол. ЦП 1 – в смешанном лиственнично-сосновом лесу, в котором не проводилось рубок, рекреация слабая, редкий выгул лошадей. ЦП 2 – в ельнике зеленомошном, рекреация слабая.

ЦП 3 расположена в окрестностях пос. Аршан на опушке сосново-лиственнично-березового леса, рекреация умеренная.

ЦП 4 – в окрестностях пос. Аршан на правом берегу р. Кынгарги, сосняк рододендрово-зеленомошный, рекреация средняя, складирование бытовых отходов.

ЦП 5 – в окрестностях пос. Аршан, на левом берегу р. Кынгарги, сосняк рододендрово-зеленомошный паркового типа, выпас скота, рекреация сильная, складирование бытовых отходов.

ЦП 6 – в окрестностях пос. Большие Коты, сосново-березовый грушанково-майниково-зеленомошный лес, рекреация средняя.

ЦП 7 – в окрестностях пос. Большие Коты, падь М. Сенная, сосняк рододендрово-осоковый, сильная степень рекреации.

ЦП 8 – о. Ольхон, сосняк багульниково-разнотравный, рекреация средняя, нечастые низовые пожары.

ЦП 9 – на правом берегу среднего течения р. Слюдянки, закустаренная опушка, вдоль дамбы, рекреация средняя, свалка мусора.

Степень антропогенного воздействия: слабая рекреация (ЦП 1, ЦП 2), умеренная рекреация (ЦП 3, ЦП 4, ЦП 8, ЦП 9), высокая степень рекреации (ЦП 5, ЦП 6, ЦП 7). Онтогенетическая структура ценопопуляций *Neottianthe cucullata* в Прибайкалье в местообитаниях с различной степенью антропогенной нарушенности представлена на рисунке 61.

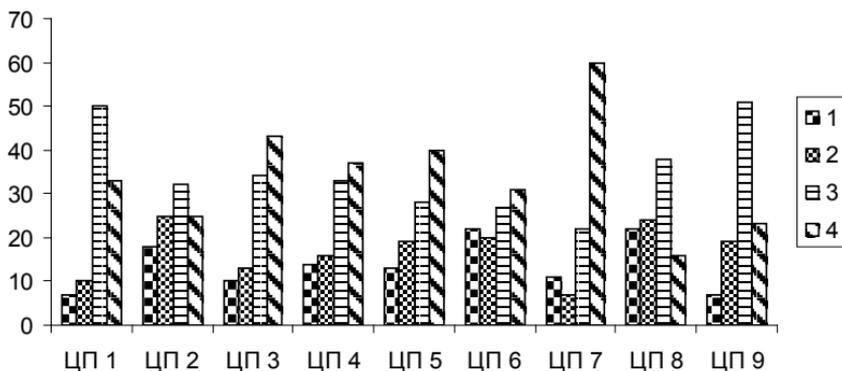


Рис. 61. Онтогенетическая структура ЦП *N. cucullata*:

по оси абсцисс – номер ценопопуляции; по оси ординат – численность особей разного онтогенетического состояния, %

N. cucullata – автотрофный вид с эумицетной толипофаговой эндомикоризой, образованной несовершенными грибами из рода *Rhizoctonia*, относится к более или менее регулярно инфицирующейся группе. По нашим данным, наибольшая степень микотрофности характерна для ювенильной онтогенетической группы, а наименьшая – для генеративной, высокая степень микотрофности наблюдалась в ЦП-7 с высокой рекреационной нагрузкой. Наибольшая мощность и жизненность растений наблюдается в ельнике зеленомошном, а наименьшая – в сосняке рододендрово-зеленомошном паркового типа в окрестностях курорта Аршан и сосняке рододендрово-осоковом на юго-западном побережье оз. Байкал, в окрестностях пос. Большие Коты, падь Малая Сенная. В слабонарушенных местообитаниях онтогенетическая структура цено-

популяций *N. cucullata* характеризовалась присутствием ювенильных и иматурных особей, значительной общей средней плотностью, плотностью прегенеративной группы и высоким индексом восстановления. Слабая рекреационная нагрузка (вдоль лесных тропинок и обочин дорог) не оказывала отрицательного воздействия на состояние ценопопуляций *N. cucullata*, способствовала семенному возобновлению и омоложению. Нечастые низовые пожары не приводили к гибели растений из-за позднего начала вегетации. Интегральным показателем онтогенетического состава и перспектив развития ЦП является индекс замещения (I_z), демонстрирующий соотношение численности подростка к общей численности взрослых растений ЦП. Согласно разработанной классификации Т. А. Полянской (2013), он позволяет выявить угасающие ($I_z = 0$), неустойчивые ($I_z < 1$) и перспективные ($I_z > 1$) ЦП. По нашим данным, 8 изученных ЦП *N. cucullata* – перспективные, только одна ЦП 7 – неустойчивая ($I_z = 0,7$). Применение этой классификации дает возможность прогнозировать будущее ЦП и использовать разные способы сохранения и восстановления ЦП бореальных видов.

В условиях антропогенно нарушенных местообитаний (рекреационные зоны, выпас скота, свалки мусора) нарушается процесс семенного возобновления *N. cucullata*, снижаются общая средняя плотность и плотность прегенеративных особей, в онтогенетических спектрах ее ценопопуляций происходит сдвиг максимума на генеративные группы. ЦП *N. cucullata* в окр. курорта Аршан в Тункинском районе (Республика Бурятия) и пос. Большие Коты на юго-западном побережье оз. Байкал (Иркутская область) находятся в критическом состоянии, индекс восстановления и индекс замещения меньше 1, нуждаются в срочных мерах охраны – создании ботанических памятников или природных заказников, в ограничении посещения данных местообитаний *N. cucullata* туристами. В Прибайкалье оптимальными условиями существования для ЦП *N. cucullata* являются ельники зеленомошные с мощными моховыми подушками из зеленых мхов.

Таким образом, гнездоцветка клубочковая неустойчива к антропогенным воздействиям: выпасу скота, вырубкам, нечастым пожарам, рекреационным нагрузкам, которые связаны с неорганизованным туризмом и строительством гостиниц и кемпингов на оз. Байкал.

40. Онтогенез пальчатокоренника балтийского (*Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova)

Пальчатокоренник балтийский (*Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova (*D. longifolia* (L. Neum.) Aver. nom. ambig., *Dactylorhiza majalis* subsp. *baltica* (Klinge) H. Sund.)) относится к семейству *Orchidaceae* Juss. Это многолетнее растение высотой 17–65 см со стеблекорневым пальчато-раздельным тубероидом. Листья в числе 3–7 широколинейной или ланцетной формы с крупными, четко выраженными пятнами. Их длина варьирует от 8 до 20 см. Соцветие состоит из 8–50 (80) цветков. Цветки светло-пурпурные, с отчетливым темным штриховым рисунком. Листочки околоцветника ланцетные, около длиной 5 мм, верхние шлемовидно собраны. Губа длиной 6–9 мм, широкая, плоская, разделена на 3 почти одинаковые закругленные лопасти; шпорец длиной 5–8 мм. Колонка с прямым верхушечным пыльником и цельным рыльцем. Поллинаруев 2, состоящих из поллиния, короткой ножки и округлого прилипальца. Прилипальца обоих поллинаруев расположены вплотную друг к другу и скрыты общим кармашком (бурсикулой). Завязь сидячая, скрученная. Цветение наблюдается в июне – июле. Размножается семенами (Вахрамеева и др., 1991; Ефимов, 2012).

Специальных исследований химического состава пальчатокоренника балтийского, видимо, не проводилось. Можно полагать, что он близок по химическому составу к пальчатокореннику мясо-красному (Ареалы..., 1990). Клубни благодаря содержанию слизи обладают обволакивающими свойствами. Слизь салапа применяют при воспалительных заболеваниях органов пищеварения – колитах, гастритах, язвенной болезни, а также при катарах верхних дыхательных путей и воспалительных заболеваниях полости рта, при отравлении различными ядовитыми веществами. Клубни салапа содержат около 47–50 % слизи, 27–31 % крахмала, 13 % декстрина, а также пентозаны, мителпентозаны, сахарозу. Кроме того, имеются горькие вещества и эфирное масло. Для медицинских целей используют только молодые клубни (Турова, Сапожникова, 1983).

D. baltica встречается в Восточной Европе. В России распространен только в западной половине европейской части. Указания вида для востока европейской части и Сибири ошибочны (Куликов, Филиппов, 1999). На северо-западе европейской России является одним из самых широко распространенных видов орхидей. Редко встречается только в северных и восточных районах Ленинградской области, где близок к пределу своего распространения (Ефимов, 2012). На территории Тверской области отмечен во многих районах (Красная книга Тверской обл.,

2002; Пушай, Дементьева, 2008). Вид включен в Красную книгу РФ (2008). Произрастание пальчатокоренника балтийского приурочено к сырым и заболоченным участкам лугов, минеротрофным болотам, встречается по обочинам дорог, а также в зарастающих канавах и известняковых карьерах.

Онтогенез особей *D. baltica*, который изучался в Брянской области, был описан А. В. Горновым (2008). Проведенные нами исследования позволили выявить как ряд сходств, так и различий онтогенеза *D. baltica* в разных эколого-ценотических условиях.

Материал по онтогенезу был собран на территории Тверской области в 7 ценопопуляциях в течение 6 лет (2007–2012 гг.). Изучение онтогенеза и структуры ценопопуляций проведено согласно работам Т. А. Работнова (1950а, б), А. А. Уранова (1960, 1967, 1975) и его учеников (Ценопопуляции..., 1976; 1988) с учетом специфических особенностей для орхидных (Вахрамеева, Денисова, 1980, 1983; Вахрамеева и др., 1987). Онтогенез *D. baltica* представлен на рисунке 62. Морфометрическая характеристика онтогенетических состояний дана в таблице 10.

СЕМЕНА пальчатокоренника балтийского, как у всех орхидных, очень мелкие и чрезвычайно легкие. В плодах они формируются в большом количестве, имеют веретеновидную или булавовидную форму и светло-коричневый цвет. Размеры однослойной семенной кожуры или тесты, образованной главным образом наружным интегументом, составляют в среднем $592,15 \pm 6,14$ мкм в длину и $157,59 \pm 3,22$ мкм в ширину. Длина недифференцированного зародыша овальной формы – $132,41 \pm 3,58$ мкм, а ширина $80,52 \pm 2,19$ мкм (Хомутовский, 2012). В семенах после разрушения внутреннего интегумента, нуцеллуса и эндосперма образуется полость, заполненная воздухом. Объем воздушного пространства в семени пальчатокоренника балтийского составляет около 87 % (Хомутовский, 2012), что обеспечивает прекрасную возможность распространения семян ветром на большие расстояния. Клетки семенной кожуры к моменту созревания семени лишены протопласта, лигнифицированы (Barthlott, Ziegler, 1981). Антиклинальные стенки клеток образуют выступы в местах стыковки клеток. Периклинальные стенки тонкие, плоские или слегка провисают между выступами антиклинальных стенок.

Как показывают результаты современных исследований (Куликов, Филиппов, 1998; Tatarenko, 2002), процесс прорастания семян орхидей происходит без участия грибов-симбионтов. Семенная кожура растрескивается, и на эпидерме зародыша появляются волоски (Широков и др., 2011). Однако дальнейший рост протокорма, сформировавшегося из не-

диффиринцированного зародыша, происходит только при проникновении гиф эндомикоризного гриба в его базальную часть (Коломейцева и др., 2012).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют один небольшой узколанцетный лист с 2–4 жилками (не считая средней) длиной до 3–5 см (на болотах с быстрым ростом мохового субстрата длина увеличивается до 8–10 см) и шириной 0,3–0,4 см (см. рис. 62). Тубероид однолопастной; корней 1–2. Ювенильное состояние длится 1–2 редко 4 года.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены побегом с 2 ланцетными листьями, на которых насчитывается 6–8 жилок. Длина листьев, в зависимости от местообитания, варьирует от 8,5 до 18,0 см, а ширина – от 0,5 до 0,9 см. Подземная часть представлена клубнем с 2 лопастями и 3–4 придаточными корнями (см. рис. 62). Имматурное состояние длится 2–3 года, при неблагоприятных условиях до 4 лет.

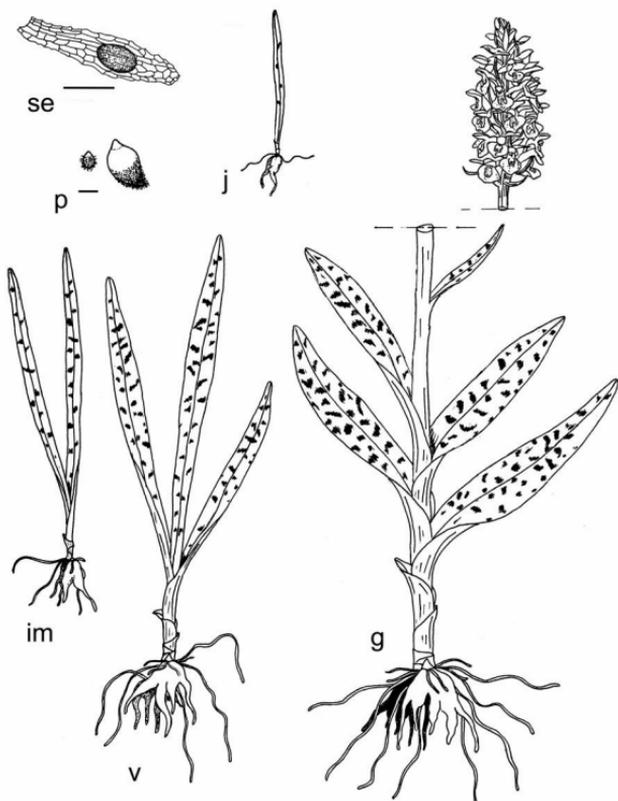


Рис. 62. Онтогенез пальчатокоренника балтийского (*Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova)

Морфометрическая характеристика особых пальчатокоренника балтийского, $M \pm m$

Показатель	Минеротрофное ключевое болото				Отвалы карьера по добыче известняка			
	j	im	v	g	j	im	v	g
Длина листа, см	9,48 ± 0,58	17,04 ± 0,83	18,11 ± 0,63	13,87 ± 0,31	4,81 ± 0,11	11,75 ± 0,24	13,12 ± 0,22	16,35 ± 0,55
Ширина листа, см	0,35 ± 0,01	0,77 ± 0,05	1,09 ± 0,30	1,61 ± 0,04	0,40 ± 0,01	0,83 ± 0,01	1,08 ± 0,02	1,93 ± 0,09
Число листьев	1	2	3	4-6	1	2	3-4	3-5 (7)
Число жилок*	2-4	6-8	10-14(16)	10-18(20)	2-4	6-8	8-12 (14)	10-16 (18)
Число корней	1-2	3-4	4-8	6-9 (11)	1-2	3-4	4-6	6-8 (10)
Длина корней, см	1,94 ± 0,08	3,91 ± 0,15	6,21 ± 0,16	9,64 ± 0,18	1,46 ± 0,07	2,99 ± 0,07	4,99 ± 0,12	8,12 ± 0,14
Число лопастей стелекорневого ту-бероида	1	2	2-4	3-5	1	2	2-5	3-6
Высота растения, см	-	-	-	34,41 ± 0,79	-	-	-	43,86 ± 1,23
Длина соцветия, см	-	-	-	5,64 ± 0,17	-	-	-	9,50 ± 0,34
Число цветков в со-цветии	-	-	-	25,63 ± 0,83	-	-	-	42,1 ± 0,87

Примечание: * – средняя жилка не учитывается; M – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения; онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное.

Для ВИРГИНИЛЬНЫХ растений характерно 3 продолговато-ланцетной формы листа с 8–14 (реже 16) жилками, 4–8 придаточных корней и двух-пятилопастной клубень. В этом состоянии растение находится 1–2, иногда 3 года.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 3–5, реже до 7, хорошо развитых листьев длиной 12,0–19,9 см с 10–16 (иногда до 20) жилками. Высота растения в основном варьирует от 25 до 47 см, однако на лугах с высоким травостоем отмечались особи, достигающие 63–70 см. Соцветие плотное с 18–67 цветками. В подземной части клубни крупные с 3–6 лопастями, число корней – 6–8, реже до 11. В генеративном состоянии растения пребывают до 10 лет и более. Перерывы в цветении (обычно 1 год) наблюдаются только у молодых и старых генеративных особей. Пятнистость листьев встречается у растений во всех онтогенетических состояниях, однако у ювенильных и имматурных особей она выражена менее интенсивно.

Субсенильных и Сенильных особей не наблюдали. Вероятно, после последнего цветения растения отмирают.

У *D. baltica*, как и у других видов рода *Dactylorhiza* (Вахрамеева, 2000), можно выделить три типа онтогенеза: при ускоренном темпе растения достигают генеративного состояния на 6–7-й год после прорастания семени, при средних темпах – на 9–11-й год, при замедленном – на 14–16 год. Таким образом, продолжительность онтогенеза пальчатокоренника балтийского составляет 25–30 (возможно, и более) лет.

ОНТОГЕНЕЗЫ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЧЕРНОГОЛОВКИ ОБЫКНОВЕННОЙ

41. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.)

(длиннокорневищная жизненная форма)

Черноголовка обыкновенная (*P. vulgaris* L.) – симподиально нарастающее, многолетнее травянистое поликарпическое растение из семейства *Lamiaceae* Hindl. Vegetативные побеги – верхнерозеточные, генеративные – удлинненные. Корневище длинное, тонкое, эпигеогенное, образовано в результате втягивания плагиотропных частей побегов в почву, находится близко к поверхности почвы. Придаточные корни отходят от узлов и междоузлий корневища.

Стебли прямостоящие или приподнимающиеся, высотой 8–50 см, почти голые или шероховато опушенные, простые. Листья, за исключением верхней пары, на черешках, яйцевидные или продолговатые, тупые или туповатые, цельнокрайние или зубчато-городчатые. Прицветники широко яйцевидные или почти округлые, с сердцевидным основанием, нижние длинно заостренные, остальные с коротким остроконечием, длиной 0,8–1,2 см, шириной 1,0–1,5 см. Чашечка сидячая или на короткой ножке, у основания чаще волосистая, двугубая. Венчик фиолетовый, иногда белый, длиной 8–12 мм, в полтора-два раза длиннее чашечки. Нити длинных тычинок с шиловидным, мало согнутым или прямым зубцом, расположенным ниже пыльников. Орешки яйцевидные, эллиптические, трехгранные, блестящие, снаружи плоские, с двумя параллельными жилками посредине, длиной 1,5–2,0 мм, шириной около 1 мм (Борисова, 1954). По нашим данным, соцветие – колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных дихазиев.

P. vulgaris L. известна как лекарственное растение. Из цветущей травы выделено 0,5 % эфирного масла (половину которого составляют камфора) и фенхон. Кроме того, имеются горькие вещества, смолы, 0,98 % дубильных веществ, 30 мг % аскорбиновой кислоты, 6 мг % каротина и витамин К (Шретер, 1975; Дмитрук, 2001). Настой, отвар надземной части *P. vulgaris* L. широко используется в народной медицине России в качестве жаропонижающего при лихорадках и простудных заболеваниях, при заболеваниях органов дыхания и как противовоспалительное средство. Популярно это растение и в различных ветвях восточной медицины (Фроули, 1998).

P. vulgaris L. – бореальный голарктический вид. В России черноголовка обыкновенная широко распространена как в европейской, так и в

азиатской части (Абрамова, 1996). Произрастает в основном в лесах, на опушках и полянах, в кустарниках и на сухих лугах, в садах вдоль арыков и по берегам озер.

В европейской части России (Кировская область, Республика Марий Эл) произрастает *P. vulgaris* L. короткочерневищной жизненной формы. Ее онтогенез был описан Е. С. Закамской с соавторами (2004).

На территории Республики Хакасии, в лесных и луговых растительных сообществах, нами была обнаружена длинночерневищная жизненная форма данного вида.

Онтогенез черноголовки обыкновенной длинночерневищной жизненной формы представлен на рисунке 63.

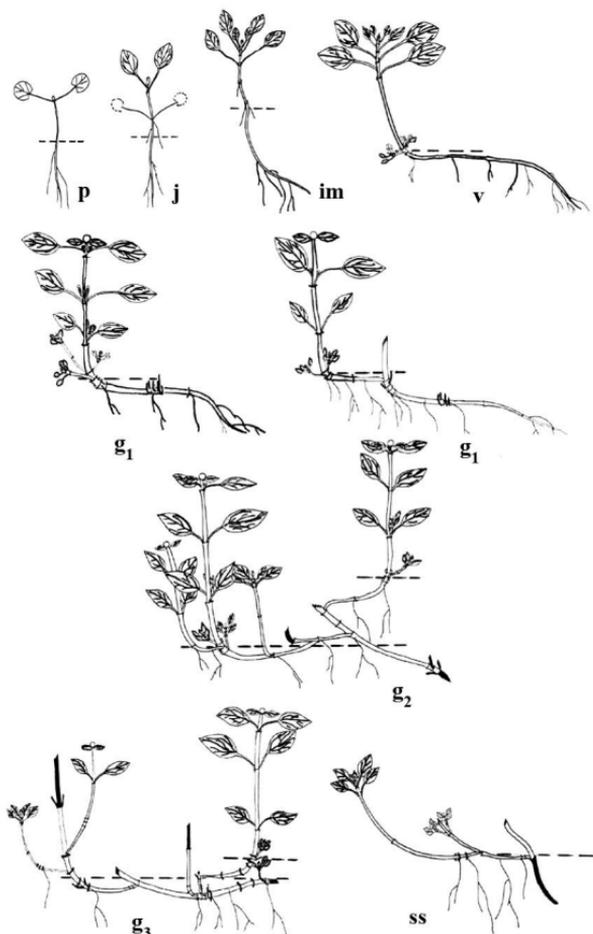


Рис. 63. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.)

ПЛОД *P. vulgaris* L., как и у всех представителей семейства губоцветные, – четырехэремный ценобий. Он полностью скрыт чашечкой, на дне которой расположен. При созревании ценобий быстро распадается, и округлые темно-коричневые эремы попадают в субстрат. Они прорастают по надземному типу весной.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения с 2 семядольными листьями округлой формы на длинных черешках. Гипокотиль хорошо выражен. Корневая система представлена главным корнем, от которого отходят боковые корни I порядка. В состоянии проростка растение находится в течение нескольких недель.

В ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние растения переходят в этот же год. Особи представлены одним удлинненным побегом высотой 0,6–2,4 см с 1–2 парами супротивно расположенных, простых, цельных ассимилирующих листьев на длинных черешках. Длина листа (1 пара сверху) – 0,2–0,6 см; ширина листовой пластинки – 0,2–0,7 см; длина черешка – 0,1–0,6 см. Форма пластинки округло-яйцевидная, усажена простыми волосками, край листа слегка волнистый. Семядольные листья желтеют и отмирают. Верхушечная почка возвышается над поверхностью почвы. Боковые почки отсутствуют. Корневая система состоит из главного корня длиной 0,7–3,7 см и 2–12 боковых корней I–III порядков. К концу этого онтогенетического состояния на гипокотиле начинают формироваться придаточные корни.

В ИММАТУРНОЕ состояние растения переходят в этот же вегетационный сезон. Особи имеют один верхнерозеточный побег с 2–3 парами длинночерешковых листьев. Высота побега – 1,1–4,1 см. Пластинка верхних и нижних листьев – округло-яйцевидная, средних – широкояйцевидная. На побеге хорошо выражены 3–5 метамеров, в пазухах листьев которых закладываются открытые боковые почки. Главный корень, с отходящими от него боковыми корнями, сохраняется. К концу вегетационного периода побег полегает, ассимилирующие листья отмирают, верхушечную почку прикрывает опад листьев. Интенсивно образуются придаточные корни, поодиночке отходящие от узлов и междоузлий плагитропного побега. Их число варьирует от 3 до 7.

Весной 2-го года растения переходят в ВИРГИНИЛЬНОЕ онтогенетическое состояние. Верхушечная почка раскрывается, и образуется моноподиально нарастающий ортотропный годичный, как правило, верхнерозеточный побег, несущий 2–4 пары длинночерешковых, по краю волнистых, листьев. Размер листьев и их форма меняются по длине побега. Пластинка верхних и средних листьев – широкояйцевидная, нижних – округло-яйцевидная. Длина 2 пары листьев (сверху) 0,6–3,3 см,

ширина – 0,6–2,2 см, длина черешков до 3,4 см. Высота особей варьирует от 1,2 до 4,4 см. На ортотропной части материнского побега в пазухах 1–4 пары ассимилирующих листьев весной закладываются вегетативные почки. Из боковых почек, заложенных в прошлом сезоне в апогеотропной части побега, образуется 2–8 боковых верхнерозеточных ортотропных побегов, которые, как и главный, лежат к осени, но в течение зимы отмирают.

Главный корень сохраняется. Первый годичный прирост становится первым звеном эпигеогенного длинного тонкого корневища, длина которого составляет 1,2–3,9 см. В конце вегетационного периода годичный побег лежит и втягивается в почву придаточными корнями. Длинное корневище представлено двумя годичными приростами. На нем заметно чередование участков удлинённых и укороченных (1–2) междоузлий. Длина удлинённых междоузлий первого и второго приростов варьирует от 0,2 до 0,8 см. Интенсивно образуются придаточные корни, отходящие от узлов удлинённой части годичного прироста корневища прошлого года. Их число варьирует от 2 до 14. Продолжительность онтогенетического состояния 1–3 года.

На 3–5 год главный побег зацветает. МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют ортотропный генеративный побег высотой 4,6–26,3 см, сформированный весной из верхушечной почки. Из вегетативных почек, заложенных весной на ортотропной части побега, к осени образуются побеги обогащения, которые достигают в высоту 0,5–0,8 см и погибают вместе с удлинённой генеративной частью побега. Зона возобновления генеративного побега находится в его апогеотропной части. Судьба развивающихся побегов различна. Так, побег, образующийся из верхней по положению почки, впоследствии станет побегом замещения. Из вегетативных почек, заложенных в прошлом сезоне, развиваются 2–8 вегетативных ортотропных верхнерозеточных побегов. Они несут 2–3 пары небольших округло-яйцевидных листьев, длиной 0,9–2,6 см. Из оставшихся почек появляются побеги обогащения.

На генеративном побеге располагаются 3–4 пары листьев. Верхняя пара – ланцетные, короткочерешковые или сидячие. Длина 1,3–3,4 см, ширина листовой пластинки 0,3–1,1 см, длина черешка – 0,1–0,4 см. Вторая пара листьев – длинночерешковые, широкояйцевидные, длиной 1,7–4,2 см, шириной 1,0–2,2 см. Длина черешка – 0,2–2,3 см. На верхушке генеративного побега образуется закрытое соцветие – колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных дихазиев. Длина соцветия 0,8–2,8 см, в нем хорошо различимы 2–4 шестичетковых мутовки. Иногда формируются 1–2 парциальных

соцветия в верхней и 1–2 паракладия в средней парях листьев. Они несут 1–2 мутовки с 5–6 цветками.

Осенью годичный генеративный побег и побеги обогащения отмирают. Ортоотропная часть верхнерозеточного годичного побега замещения полегает, укореняется, и его большая часть входит в состав корневища. Верхушечная розеточная часть побега вместе с верхушечной почкой также укореняется.

Листья уходят под снег зелеными и постепенно отмирают. На следующий год из верхушечной почки образуется удлинённый годичный генеративный побег. Таким образом, в молодом генеративном состоянии после первого цветения происходит смена нарастания с моноподиального на симподиальное. Материнский монокарпический побег полициклический, имеет плагиотропную часть, которая входит в состав симподиально нарастающего неветвящегося длинного корневища. Главный корень сохраняется. Длительность состояния 2–3 года.

В этом онтогенетическом состоянии происходит образование первичного куста вследствие ветвления полициклического монокарпического побега в его апогеотропной части. Развиваются побеги ветвления, одни из них являются побегами обогащения с неполным циклом развития и к весне следующего года погибают. Другие побеги приводят к разрастанию особи. К концу вегетационного сезона они полегают, укореняются, и их удлинённая часть становится эпигеогенным корневищем. На следующий год формируется куртина. Она состоит из 1–2 дициклических генеративных побегов и 1–2 годичных вегетативных верхнерозеточных побегов.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии начинается вегетативное размножение. Происходят перегнивание удлинённых частей побегов парциального образования, распад куртины и формирование клона. Клонисты представляют собой полицентрическую систему, состоящую из парциальных кустов и парциальных побегов. В парциальном кусте формируются 2–7 генеративных моно- и дициклических, а также 2–4 верхнерозеточных вегетативных побега.

На генеративном побеге развивается несколько отличающихся по функциям побегов. Так, весной из пазушных почек ортоотропной части генеративного побега начинают развиваться побеги обогащения с неполным циклом развития. Из верхних, средних и нижних по положению почек возобновления и обогащения апогеотропной части развиваются боковые побеги. К осени генеративный побег и побеги обогащения отмирают, а боковые побеги полегают, укореняются и некоторые из них на следующий год зацветают. Из почек средней апогеотропной части побега разворачивается моноциклический монокарпический побег. Его

1–2 метамера незначительно полегают и укореняются. Из спящих почек плагиотропной части длинного корневища развиваются, как правило, нежизнеспособные вегетативные верхнерозеточные побеги.

Таким образом, генеративные и вегетативные верхнерозеточные побеги обеспечивают разрастание особи и ее вегетативное размножение. Высота генеративных побегов и характерные признаки листовых пластинок такие же, как и у молодых генеративных особей. Многолетние участки корневища утолщаются. Корневая система придаточная.

При вегетативном размножении образуются парциальные кусты и побеги. Парциальные побеги, как правило, находятся в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях. Парциальные кусты находятся на разных этапах онтогенеза – от виргинильного до молодого или старого генеративных состояний.

Особи вегетативного происхождения в имматурном онтогенетическом состоянии имеют один годичный побег с хорошо развитыми листьями, эпигеогенным корневищем и придаточной корневой системой. Виргинильные особи вегетативного происхождения представлены одиночным двух- или трехгодичным побегом с корневищем и корневой системой, или парциальным кустом из верхнерозеточных побегов. Длительность жизни парциального куста составляет 2–4 года.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – это парциальные кусты. На них хорошо заметны многочисленные отмершие участки генеративных и вегетативных побегов прошлых лет. Куст состоит из 1–2 дициклических генеративных и 2–5 верхнерозеточных годичных и двухгодичных вегетативных побегов. Высота генеративного побега 15,5–20,5 см, видны 3 пары листьев, верхние из которых ланцетные, короткочерешковые, длиной 1,7–1,9 см, шириной 0,6–0,7 см. Средняя пара листьев – широкояйцевидные, длинночерешковые, длиной 1,9–2,2 см, шириной 1,1–1,2 см. Соцветие длиной 1,3–1,5 см, с 2–3 шестичетковыми мутовками. После отмирания главного соцветия из средних почек на ортотропной части развиваются параклади. Из верхних почек на апогеотропной части отмершего побега развиваются генеративные побеги, зацветающие на следующий год. Двухгодичные вегетативные побеги, как правило, развиваются из почек нижней ортотропной части и почек верхней апогеотропной части. Годичные верхнерозеточные вегетативные побеги в основном возникают из спящих почек на корневище. Вегетативные побеги в большинстве случаев ортотропные, их полежание незначительное. Толщина корневища увеличивается до 0,3 см. В результате партикуляции парциального куста образуются более старые особи, которые быстро отмирают. Длительность жизни парциального куста 3–5 лет.

В СУБСЕНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ цветение прекращается. Корневище полуразрушенное, его живая часть длиной 0,7–1,3 см и 0,3 см в диаметре, несет 6–8 придаточных корней. Из надземных боковых почек в базальной части отмершего генеративного побега и из спящих почек на корневище развиваются 1–2 вертикальных, косонаправленных верхнерозеточных побега с 2–3 парами листьев. Строение и размеры листьев такие же, как у иматурных особей. Продолжительность состояния – несколько недель.

Онтогенез черноголовки обыкновенной относится к Г-типу, Г₂-подтипу (по Жуковой, 1995): онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни – средневозрастном генеративном состоянии. Парциальные образования сильно омоложены.

Индивидуальное развитие черноголовки обыкновенной протекает сходно с онтогенезом зеленчука желтого (*Galeobdolon luteum* Huds.) (Смирнова, Торопова, 1976).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН № 20.

42. Онтогенез черноголовки обыкновенной

(*Prunella vulgaris* L.)

(короткокорневищная жизненная форма)

Черноголовка обыкновенная – многолетнее травянистое кисте­корне­вое растение с ползучим коротким или длинным корневищем из семейства *Labiatae* (*Lamiaceae*).

Укоренившиеся особи имеют короткие корневища (1–2 см), косые и ветвящиеся. От корневища отходят прямостоячие побеги высотой от 8 до 50 см. Стебли – бурые, четырехгранные, почти голые или шероховато-опушенные. Листья – на черешках, у верхней пары – сидячие, листовые пластинки яйцевидные или продолговатые, тупые или туповатые, цельнокрайние, а верхние листья слабо зубчато-городчатые, стеблевые листья – отстоящие друг от друга (Иллюстрированный определитель..., 2004). Каждый цветущий побег несет единственное верхушечное соцветие или (иногда) несколько пазушных. Цветки расположены по шесть в ложных мутовках, образуя густые колосовидные, яйцевидные или продолговатые соцветия. Прицветники – широкояйцевидные или почти округленные, с сердцевидным основанием, нижние – длинно заостренные, остальные – с коротким остроконечием. Чашечка – сидячая или на короткой ножке, прямая, со спинки сжатая, у основания чаще волосистая, двугубая, с короткими острыми зубчиками. Венчик – ясно двугубый, фиолетовый, в 1,5–2 раза длиннее чашечки, с прямой трубкой. Верхняя губа венчика – шлемовидная, цельная, с боков сжатая. Нижняя губа трехлопастная: боковые лопасти – продолговатые, вниз отогнутые, а средняя лопасть – более широкая, округлая, городчатая, вогнутая (Мавевский, 1964; Ворошилов и др., 1966). Цветки обоеполые, но встречаются с недоразвитыми пыльниками (Нейштадт, 1963). Тычинки сближены под верхней губой, нижние длиннее верхних. Пыльники – реснитчатые, доли их расходящиеся, каждая вскрывается особой трещиной. Цветки *P. vulgaris* – самоопыляющиеся; нектар продуцируется в минимальном количестве (Raju J. S. Aluri, 1990). Плод – дробный, состоящий из четырех орешкообразных плодиков – мерикарпиев. Они яйцевидные или эллиптические, трехгранные со слабо заостренным основанием.

Черноголовка обыкновенная обладает широкой экологической амплитудой. Она растет в лесах (на полянах и опушках), в зарослях кустарников, на лугах, залежах, берегах рек, озер, по краям болот, близ жилья. Встречается как на бедных, так и богатых почвах (по Ландольту), на кислых и слабокислых почвах (ступень 4 по шкалам Элленберга; ступень 3 по шкалам Ландольта при pH = 4,5–7,5). По отношению к све-

ту черноголовка – полусветовое растение (ступень 7 по Эллиенбергу, ступень 4 по Ландольту); часто растет на полном свете, но иногда – при некотором затенении. Черноголовка обыкновенная чувствительна к недостатку почвенной влаги, в условиях лесостепи ведет себя как полу-эфимероид.

Черноголовка обыкновенная – бореальный голарктический вид (Гроссгейм, 1948). Ареал его охватывает почти все континенты: Европу, Азию, Северную Америку, северную Африку и Австралию. В России черноголовка широко распространена как в европейской части (от Карелии до Верхнеднепровского и Верхневолжского районов), так и в азиатской части (Западная и Восточная Сибири, Дальний Восток) (Борисова, 1954).

Все фракции этого растения обладают противогрибковой активностью, алкалоидов не обнаружено. В надземной части черноголовки содержатся дубильные вещества, горечи, смолы, эфирные масла и тритерпеновые сапонины, аглюконом которых является оманоловая кислота. Кроме того, содержатся витамин С, каротин, витамин К, рутин и др. (Телятьев, 1985; Минаева, 1991). Черноголовку издавна применяли в народной медицине в виде отваров при ангине, дифтерии, нарывах в горле, женских болезнях, поносах, кровопотерях, в виде припарок при вывихах, в виде настоя как снижающее кровяное давление, потогонное и успокаивающее средство при эпилепсии (Телятьев, 1985). Надземные побеги черноголовки в виде настоя и отваров используются при лихорадочных и простудных состояниях, как отхаркивающее при заболеваниях органов дыхания, туберкулезе горла, ангине, дифтерии, гипертиреозе, в качестве вяжущего и желудочного средства, при поносе, гастроэнтерите, дизентерии, отеках, различных кровотечениях, гинекологических заболеваниях, болезнях сердца (Носов, 2001).

Материал собран на территории Кировской области (Санчурский район) и Республики Марий Эл (Медведевский и Моркинский районы). При описании онтогенеза нами использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975).

Онтогенез черноголовки обыкновенной короткокорневищной жизненной формы представлен на рисунке 64.

ПРОРОСТКИ – небольшие однопобеговые растения высотой 1,0–2,0–2,5 см. Характеризуются наличием 2 семядольных листьев округлой формы, длинночерешковые. Хорошо выражен гипокотиль. Корневая система представлена главным корнем, от которого отходят боковые корни II порядка. Растения формируют розеточный побег.

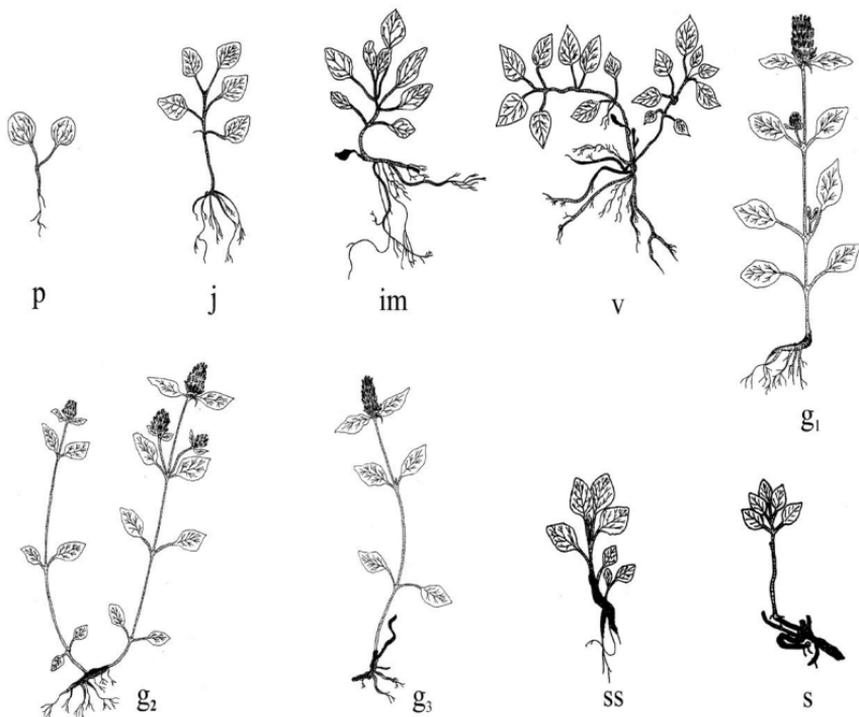


Рис. 64. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.) (короткокорневищная жизненная форма)

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения сохраняют розеточный побег первого порядка высотой 2,0–3,5 см. Сохраняются семядольные листья. Ювенильные листья характеризуются ромбической формой, длинными черешками, основания листовой пластинки клиновидные. Сохраняется стержневая корневая система с хорошо развитым главным корнем.

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются наличием розеточного побега первого порядка высотой 3,5–4 см. Листья широкояйцевидной формы, длинночерешковые, основание листовой пластики клиновидное, край листа – волнистый. Хорошо развит главный корень, который сильно ветвится за счет корней II, III порядков. Наблюдается формирование тонкого корневища.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют удлиненный побег высотой 3,5–13 см. У некоторых растений сохраняется розеточный побег. Листья широколанцетные или узкояйцевидные, длинночерешковые. Основание

листовой пластинки – клиновидное, край листа – слегка волнистый. Главный корень отмирает. Корневая система представлена придаточными корнями, ветвящимися до третьего порядка, которые отходят от узлов длинного корневища. Корневище незначительно утолщается, на нем увеличивается число молодых придаточных корней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются удлинённым, приподнимающимся или прямостоячим генеративным побегом высотой 7,5–40 см и более. Встречаются растения, имеющие один генеративный побег и несколько вегетативных побегов. Листья виргинильного типа. Побег ветвится за счет пазушных почек до второго порядка. Стеблевые листья длинночерешковые, а верхняя пара листьев, располагающаяся у основания соцветия, короткочерешковые или сидячие, ланцетные. Корневая система мочковатая, образованная придаточными корнями. Подземный побег представлен длинным или коротким корневищем.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – прямостоячие высотой 8–38 см. Количество генеративных побегов колеблется от 2 и более. Листовая пластинка существенно не изменяется по сравнению с молодыми генеративными растениями. С основания верхней пары листьев могут отходить 1–2 генеративных побега II порядка небольших размеров. Корневище бурого цвета, от которого отходят придаточные корни II порядка.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Побег имеет широколанцетные, коротко- или длинночерешковые листья, высота побега 6–30 см. Генеративных побегов II порядка не наблюдалось. Возрастает число отмерших вегетативных побегов, листьев. Хорошо выражено корневище, которое разрастается в толщину. Корневая система представлена только старыми придаточными корнями.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются преобладанием подземной части над надземной. Небольшие растения высотой 5–8 см. Генеративные побеги отсутствуют. Количество листьев уменьшается, и листья имматурного типа. Корневище толстое, старое, длинное, темного цвета. Придаточных корней мало. Имеются отмершие корни и участки корневищ.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют листья ювенильного типа высотой 2,5–4,5 см. Площадь листовой пластинки уменьшается. Корневище темное, полуразрушенное. Число и длина придаточных корней сведены к минимуму.

Отмирающие растения не обнаружены.

Работа выполнена при поддержке НИР № 5.8479.2013.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Проблема сохранения биоразнообразия растений, восстановления их популяций требует постоянного учета экологических возможностей самих растений и окружающей экологической обстановки. Воздействие абиотических факторов на ценопопуляции растений достаточно трудно оценить, так как не существует теоретических обоснований синергизма факторов, поэтому все большее значение приобретают методы фитоиндикации местообитаний, для которых в качестве фитометров выступают фитоценозы. Для реализации этого используются как шкалы оптимумов (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977), так и диапазонные экологические шкалы (Экологическая оценка кормовых угодий ..., 1956; Цыганов, 1983), ряд региональных шкал (Методические указания ..., 1974; Цаценкин, 1967, 1970; Цаценкин, Касач, 1970; Цаценкин и др., 1978; Селедец, 2000). Различные компьютерные комплексы, например, «Ecoscale» (О компьютерной реализации ..., 1991; Заугольнова, Ханина, 1996; Грохлина, Ханина, 2006), позволяют обрабатывать массивы геоботанических описаний и получать точечные и диапазонные оценки для любого вида сосудистых растений по каждому исследуемому фактору и совокупную оценку местообитаний.

Для выявления количественной оценки использования каждого фактора тем или иным видом профессором Л. А. Жуковой (Жукова, 2003; Жукова, 2004 а, б, в) предложено конкретизировать понятия «экологической валентности», «толерантности», «экологической бионтности» видов.

Используемые в англоязычной и отечественной литературе понятия «экологическая валентность» и «толерантность» обычно применяются для характеристики воздействия как одного, так и группы факторов (Гребенщиков, 1965; Общая экология, 2001). В настоящее время для выявления количественной оценки использования каждого фактора тем или иным видом предложено понятие «экологической валентности», а для комплекса факторов – «толерантности», или «бионтности» видов (Жукова, 2003; 2004а, б, в; Дорогова, Жукова, 2009; Экологические шкалы ..., 2010). Для этого по каждому фактору вводится разделение на стено-, гемистено-, мезо-, гемизври- и эвривалентные фракции.

Мы рассматриваем потенциальную экологическую валентность (PEV) как меру приспособленности популяций конкретного вида к изменению только одного экологического фактора. Тогда потенциально возможную экологическую позицию вида можно оценивать диапазоном значений конкретного экологического фактора, в пределах которого по-

пуляции вида могут существовать. Для градации шкалы каждого фактора используются не его конкретные значения, а баллы (или ступени). Потенциальная экологическая валентность рассчитывается как отношение числа баллов конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах. Величина PEV равна доле диапазона баллов конкретного вида от всей шкалы:

$$PEV = \frac{(A_{\max} - A_{\min} + 1)}{n},$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения баллов шкалы, занятых отдельным видом; n – общее число баллов в шкале; 1 – добавляется как 1-е деление шкалы, с которого по данному фактору начинается диапазон вида.

При проведении исследований конкретных ценопопуляций (ЦП) или сообществ реализованную экологическую валентность (REV) также можно представить в виде следующей формулы:

$$REV = \frac{(A_{\max} - A_{\min} + 0,01)}{n},$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения баллов шкалы, занятые конкретными ценопопуляциями на шкале; n – общее число баллов в шкале; 0,01 – добавляется как 1-е деление шкалы, с которого встречаются изученные ценопопуляции.

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ценопопуляциями по каждому фактору оценивается при помощи коэффициента экологической эффективности (К.эц.эфф.), который представлен следующей формулой:

$$К.эц.эфф. = \frac{REV}{PEV} \times 100 \%,$$

где PEV – потенциальная экологическая валентность, REV – реализованная экологическая валентность.

Соотношение REV/PEV определяет степень использования экологических потенций вида изученными ЦП.

В основе распределения видов по фракциям валентности лежит экспертная оценка, согласно которой стеновалентными считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, эвривалентными – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентные. Последние могут быть разделены на гемистено-, мезо- и гемиевривалентные фракции. Популяции стеновалентных видов характеризуются низкой потенциальной экологической валентностью и могут выдерживать лишь ограниченные изменения определенного экологического фактора, а популяции эвривалентных ви-

дов – с высокой РЕV – способны занимать различные местообитания с чрезвычайно изменчивыми условиями по данному фактору.

Однако простой перечень РЕV каждого вида по отношению к каждому фактору представляет собой трудно усваиваемую информацию в связи с ее громоздкостью. Мы считаем целесообразным использовать понятия «стено-мезоэврибионтность» для характеристики отношения конкретного вида к совокупному воздействию нескольких факторов. Следовательно, каждый вид обладает набором величин РЕV, число которых соответствует числу рассматриваемых факторов. При этом необходимо учесть, что РЕV любого вида будет составлять лишь долю шкалы одного фактора. Σ ступеней для нескольких факторов, как правило, больше единицы и представляет собой фрагмент фундаментальной экологической ниши (FFEN) конкретного вида. Суммирование показателей РЕV вида можно считать корректным, так как полученная сумма – это часть гиперпространства экологических ниш видов, границы которых определяются верхними границами шкал.

Соотнесение суммы потенциальных экологических валентностей конкретного вида с числом шкал с учетом того, что вклад каждой шкалы равен единице, дает меру стеноэврибионтности или индекс толерантности этого вида (It). Его можно представить в виде формулы

$$It = \frac{\sum РЕV}{\sum \text{шкал рассматриваемых факторов}},$$

где РЕV – потенциальная экологическая валентность.

Для расчета климатического индекса толерантности (It клим.) мы объединили четыре шкалы Д. Н. Цыганова (1983): Тм – термоклиматическую, Кп – континентальности климата, Ом – омброклиматическую аридности-гумидности, Сг – криоклиматическую, а для почвенного индекса толерантности (It почв.) – пять шкал: Нд – увлажнения почв, Тг – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения почв. Особняком стоит шкала освещенности-затенения (Lc).

Для распределения видов по группам толерантности применяется тот же принцип, что и для распределения видов по фракциям экологической валентности. Итак, можно выделить следующие фракции валентности и группы толерантности видов:

- стеновалентная (СВ) и стенобионтная (СБ) – показатель валентности или индекс толерантности не превышает 0,33;
- гемистеновалентная (ГСВ) и гемистенобионтная (ГСБ) – от 0,34 до 0,45;
- мезовалентная (МВ) и мезобионтная (МБ) – от 0,46 до 0,56;

– гемизэвривалентная (ГЭВ) и гемизэврибионтная (ГЭБ) – от 0,57 до 0,66;

– эвривалентная (ЭВ) и эврибионтная (ЭБ) – от 0,67 и более.

Чем больше It, тем теоретически выше возможность использования экологически разнообразных местообитаний популяциями конкретного вида.

Для более половины видов, включенных в VII том Онтогенетического атласа, РЕV не рассчитана из-за отсутствия диапазонных оценок по шкалам Д. Н. Цыганова (1983). Результаты по экологической валентности и толерантности с использованием данных о позициях 19 видов по этим шкалам приведены в таблицах 1–2. В работе мы также использовали экологические шкалы Я. П. Дидука (2011) для флоры Украины, в которых имеется информация еще для 2 видов растений – *Bidens frondosa* L. и *Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC. В отличие от шкал Д. Н. Цыганова (1983), шкалы Я. П. Дидука (2011) включают 12 факторов: 10 факторов аналогичны шкалам Д. Н. Цыганова, и кроме того дополнительно имеются шкалы Ae – аэрация почвы и Ca – содержание карбонатов в почве. Последние два фактора для расчетов мы не использовали, чтобы привести информацию к единому формату. Однако в шкалах Я. П. Дидука (2011) есть некоторое отличие: общее число баллов в шкале Kp – 17 (у Д. Н. Цыганова – 15), в шкале Om – 23 (у Д. Н. Цыганова – 15). Для расчета РЕV последняя информация учитывалась.

Используя значения РЕV изученных видов растений по шкалам Д. Н. Цыганова (1983), можно отобразить их потенциальные экологические пространства в виде лепестковых диаграмм (Дорогова, Жукова, 2009). В качестве примера рассмотрим диаграмму для фиалки душистой (*Viola odorata* L.) (рис. 65).

Потенциальное экологическое пространство *V. odorata* характеризуется широкими диапазонами по четырем рассматриваемым абиотическим факторам – Kp, Om, Rc, Lc, со значениями РЕV в интервале 0,60–0,87. Лимитирующими для фиалки душистой являются факторы увлажнения и богатства почв, по которым вид относится к стеновалентной фракции. Гемистеновалентные позиции отмечены по трем экологическим шкалам: Tm, Cr, Nt. По омброклиматическому фактору *V. odorata* является гемизэвривалентом (РЕV = 0,60).

Диаграмма экологической толерантности по климатическим факторам изученных видов демонстрирует доминирование группы мезобионтных (37 %) и минимальное участие эврибионтных (5 %), стено- (10 %) и гемизэврибионтных видов (16 %). Группа гемистенобионтных видов занимает промежуточное положение (32 %) (рис. 66, А).

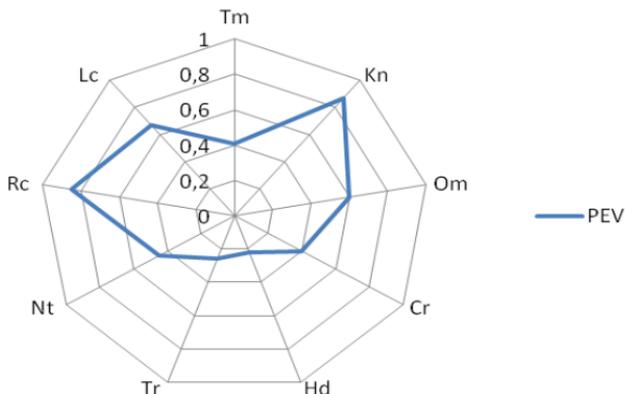


Рис. 65. Потенциальное экологическое пространство *Viola odorata* L.

Условные обозначения. PEV – потенциальная экологическая валентность. Экологические шкалы Д. Н. Цыганова (1983): Tm – термоклиматическая,

Kn – континентальности климата, Om – омброклиматическая аридности-гумидности, Cr – криоклиматическая, Hd – увлажнение почвы, Tr – солевой режим почв, Nt – богатство почв азотом, Rc – кислотность почв, Lc – освещенность-затенение

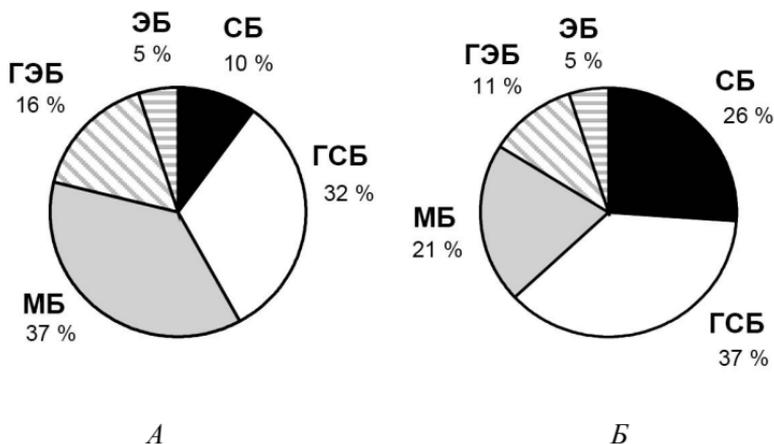


Рис. 66. Распределение 19 видов растений, представленных в онтогенетическом атласе, по группам толерантности:

А – по отношению к климатическим факторам; Б – к почвенным факторам
 СБ – стенобионты, ГСБ – гемистенобионты, МБ – мезобионты, ГЭБ – гемизэврибионты, ЭБ – эврибионты

Несколько иная картина наблюдается при анализе толерантности рассматриваемых видов по почвенным факторам. В этом случае доминирует группа гемистенобионтных видов – 37 %, стено- и мезобионтных видов – 26 и 21 %, соответственно самые немногочисленные – гемизври- и эврибионтные группы – 11 и 5 % (рис. 66, Б).

Если объединить климатические, почвенные шкалы и шкалу освещенности – затенения, то по общему индексу толерантности преобладают гемистенобионтная и мезобионтная группы (по 32 %), затем – стенобионтная (21 %), далее – эврибионтная (10 %), и, наконец, гемизврибионтная группа (5 %) (рис. 67).

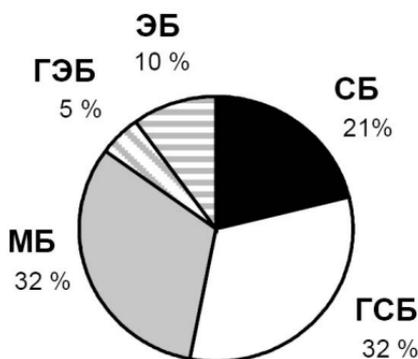


Рис. 67. Распределение 19 видов растений по группам толерантности по отношению к 10 экологическим факторам

К стенобионтам принадлежат всего 4 вида: лук неравный (*Allium inaequale* Janka), касатик низкий (*Iris pumila* L.), пион тонколистый (*Paeonia tenuifolia* L.) и шиверекия подольская (*Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC). Общий индекс толерантности лука неравного составляет 0,26; у него зарегистрированы 6 стеновалентных позиций по шкалам: термоклиматической (Тм), континентальности климата (Кн), омброклиматической (Ом), криоклиматической (Сг), освещенности-затенения (Лс), увлажнения почв (Нд). По четырем почвенным шкалам (Тр, Нт, Rc, fH) информации нет. Индекс толерантности касатика низкого, пиона тонколистого и шиверекии подольской равен 0,33. У *Schivereckia podolica* отмечается также 6 стеновалентных позиций по шкалам Кн, Ом, Сг, Лс, Нд и Rc, у *Iris pumila* – 4 позиции по шкалам Ом, Сг, Лс и Тр, у *Paeonia tenuifolia* – 3 позиции по шкалам Сг, Нд и Тр. Информации по шкалам Нт, Rc и fH для двух последних видов нет. Многие факторы могут быть использованы ЦП данных видов только

в узких пределах и являются лимитирующими. Маловероятная возможность сочетания столь узких диапазонов этих факторов для данных видов растений определяет их статус как редких и позволяет включать в Красную книгу России и региональные Красные книги (Флора ботанического сада..., 2012).

Некоторые из гемистенобионтных и мезобионтных видов растений (по общему индексу толерантности) включены в различные региональные Красные книги: Республик Бурятия (1988), Тыва (1999), Башкортостан (2001), Удмуртия (2001), Мордовия (2003), Татарстан (2006) и областей: Пензенской (2002), Тверской (2002), Читинской (2002), Брянской (2004), Ярославской (2004), Липецкой (2005), Нижегородской (2005), Калужской (2006), Московской (2008), Самарской (2008), Иркутской (2010), Калининградской (2010), Рязанской (2011), Тульской (2011) и других. Предпочтение узких диапазонов Tm, Om, Cr, Hd и Rc факторов может обуславливать редкую встречаемость в подзоне хвойно-широколиственных лесов евроазиатского вида гнездоцветки клобучковой (*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter), занесенного в Красную книгу Российской Федерации (2008). Узвимость гемистенобионтного вида сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.), по-видимому, обусловлена стеновалентными позициями по шкале освещенности-затенения и переменности увлажнения почвы. Лимитирующими для распространения мезобионтного вида толокнянки обыкновенной *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng являются 3 фактора – Tm, Om, Hd. Неустойчивость при изменении как климатических, так и почвенных условий среды в целом мезобионтного вида колокольчика сибирского (*Campanula sibirica* L.) может быть связана с его стеновалентностью по омброклиматической шкале и шкале переменности увлажнения. Редкая встречаемость в подзоне хвойно-широколиственных лесов северо-восточноевропейско-сибирско-восточноазиатско-американского вида – подмаренника трехцветкового (*Galium triflorum* Michx.) – обусловлена предпочтением довольно узких диапазонов следующих экологических факторов – Om, Hd и Tr. Узкая экологическая амплитуда по термо- и омброклиматической шкалам, шкале увлажнения почв могут в дальнейшем ограничить распространение мезобионта ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) – европейско-среднесибирско-древне-средиземноморского вида, однако уже включенного в Красную книгу России и некоторые региональные Красные книги (Флора ботанического сада..., 2012).

Из представленных в атласе растений 2 вида являются эврибионтными по общему индексу толерантности – *Pinus sylvestris* L. и *Prunella vulgaris* L., 1 вид (*Crepis tectorum* L.) – гемизврибионтным.

Сосна обыкновенная – вид с евроазиатским ареалом, достаточно часто встречается в разнообразных фитоценозах, имеет широкие диапазоны по большинству факторов. По термоклиматической шкале Д. Н. Цыганова (1983) сосна обыкновенная потенциально может обитать в диапазоне от 4 до 13, т. е. занимает 10 баллов. Этот диапазон соответствует зоне бореального климата. Вид гемизвтривалентен. С. обыкновенная, согласно шкале Кп, потенциально может обитать в диапазоне 4–15, т. е. занимает 12 баллов (материковый климат). Таким образом, *P. sylvestris* эвтривалентна по данному фактору. Омброклиматическая шкала Д. Н. Цыганова (1983) показывает, что потенциально с. обыкновенная может обитать в диапазоне 6–11, т. е. занимать 6 баллов. По данной шкале *Pinus sylvestris* – гемистеновалентна. По шкалам Сг и Лс потенциально с. обыкновенная является эвтривалентной. Согласно шкале богатства почв с. обыкновенная потенциально способна обитать в диапазоне 1–8. Это, возможно, связано с тем, что за время существования ЦП вида в различных местообитаниях может происходить интенсивное накопление азота в почве благодаря опадению листьев, веток и участию травянистого покрова, а также взаимодействию с азотфиксирующими бактериями и микоризообразованием. По данной шкале *P. sylvestris* является гемистеновалентным видом. По шкалам богатства почв азотом (Nt) и кислотности почв (Rc) с. обыкновенная эвтривалентна. Шкала увлажнения почвы показывает, что потенциально с. обыкновенная может обитать в диапазоне 8–20, т. е. на 13 баллах, и, следовательно, она гемизвтривалентна. Для *P. sylvestris* не определен потенциальный диапазон по шкале переменности увлажнения Д. Н. Цыганова (1983).

Согласно данным И. В. Забродина (2009), реальный диапазон существования ЦП сосны обыкновенной в посадках Национального парка «Марий Чодра» – 4,00–6,22, т. е. 2,2 балла: относительно устойчивое, слабо переменное и умеренно переменное увлажнение. Это может быть связано с тем, что за время существования ЦП вида в изученных автором местообитаниях шло интенсивное накопление азота в почве благодаря опадению листьев, веток и участию травянистого покрова, а также взаимодействию с азотфиксирующими бактериями.

Таким образом, распределение видов по фракциям валентности и группам толерантности, демонстрирует экологическое разнообразие изученных сообществ, а также позволяет установить лимитирующие факторы для ЦП каждого вида, что может при соответствующей экспериментальной проверке способствовать сохранению ценопопуляций исчезающих видов или нахождению пути их восстановления.

Работа выполнена при поддержке НИИР № 5.8479.2013.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ НЕКОТОРЫХ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Исследования водных растений различных экологических групп показали, что существует не только широкая межвидовая, но и внутривидовая изменчивость емкости и селективности поглощения различных элементов. Однако имеющиеся сведения о динамике минеральных элементов в онтогенезе высших водных растений нельзя считать исчерпывающими (Boyd, 1971; Brinson, Davis, 1976; Эйнор, 1992).

Несмотря на то, что *Alisma plantago-aquatica* L. и *Sagittaria sagittifolia* L. (сем. *Alismataceae* Vent.) встречаются практически во всех прибрежно-водных фитоценозах, специфика распределения минеральных элементов на разных этапах развития изучена не достаточно полно.

Исследование проводили на территории национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл в 2009–2012 гг. В пределах 22 исследуемых ценопопуляций (ЦП) гелофитов регулярным способом на трансектах (20 м) закладывали учетные площадки (1 м²), заложение трансект проводили 1 раз в сезон (конец июня – середина июля). Растения выкапывали, определяли онтогенетическое состояние особей (Алябышева и др., 2000а, б).

Для изучения динамики физиологических процессов в онтогенезе исследуемых видов растений были использованы фотометрический метод определения азота, фосфора, серы и железа, метод пламенной фотометрии для определения содержания калия и кондуктометрический метод определения проницаемости клеточных мембран (Чернавина и др., 1978; Гужова и др., 1986; Большой практикум, 2006).

Для оценки распределения химических элементов у растений на разных этапах онтогенеза была разработана десятибалльная шкала: максимальные концентрации элементов получили максимальный балл – 10, а минимальные – низший балл (1). Интервал изменения концентрации каждого элемента был разбит на 10 классов. С учетом десятибалльной шкалы были построены полиграммы распределения минеральных элементов в листьях растений на разных этапах онтогенеза (Большой практикум, 2006).

В совокупности процессов, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность растительных клеток в постоянно меняющихся условиях окружающей среды, существенную роль играет транспорт ионов через плазматическую мембрану (Юрин, 1991). Транспортная функция мембран зависит от онтогенетического состояния особи (Полевой, 1989; Вахмистов и др., 1991). Ювенильные особи изучаемых видов характери-

зовались довольно низкой величиной проницаемости. В дальнейшем скорость выхода внутриклеточных электролитов возрастала и достигала максимальных значений у молодых генеративных особей (0,79 мS/г сырой массы у *A. plantago-aquatica* и 0,63 мS/г сырой массы у *S. sagittifolia*). С переходом растений в средневозрастное и старое генеративное состояние значения проницаемости клеточных мембран уменьшились на 14–20 %, по-видимому, это связано с начавшимися процессами старения растений. Попарное сравнение значений проницаемости клеточных мембран (t-критерий Стьюдента) показало достоверную разницу между особями прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза ($P < 0,05$).

Как отмечает Б. А. Рубин (1979), изменение проницаемости клеточных мембран обусловлено общим количеством поступающего в растение калия. Группа ювенильных растений *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* характеризовалась максимальным содержанием калия в растительных тканях. Уменьшение содержания калия в растительных тканях генеративных особей, по-видимому, связано либо с его вторичной миграцией в интенсивно растущие органы (генеративные побеги, корневища или клубни), либо проницаемость клеточных мембран у макрофитов обусловлена не только выходом ионов калия, но и других ионов и низкомолекулярных веществ. Попарное сравнение (критерий χ^2) содержания калия в растительных тканях показало, что достоверно различаются между собой особи прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза ($P < 0,05$).

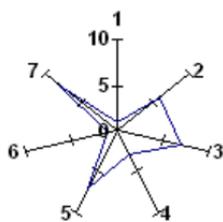
Важным показателем, отражающим метаболическую активность различных органов, является концентрация азота и азотсодержащих соединений (белков, протеиногенных аминокислот) (Брей, 1986; Головкин, Добрых, 1993; Добрик, 1993). Нами отмечено, что характер изменения содержания азота в листьях в онтогенезе *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* имеет вид одновершинной кривой с максимумом в средневозрастном генеративном состоянии (39,3 мг/г у *A. plantago-aquatica* и 55,7 мг/г у *S. sagittifolia*). Переход растений в старое генеративное состояние сопровождался снижением содержания данного элемента, по-видимому на данном этапе развития происходят перераспределение азотсодержащих соединений (увеличение количества азота, аспарагиновой кислоты, пролина и лизина) и отток азотистых соединений из листьев в формирующиеся семена. Результаты статистической обработки данных (критерий χ^2) показали, что между онтогенетическими группами существуют достоверные различия по содержанию азота в растительных тканях ($P < 0,05$).

Анализ литературных данных показал, что изучению механизмов поглощения и усвоения фосфора водными и прибрежно-водными растениями посвящены лишь единичные работы (Дикиева, Петров, 1983).

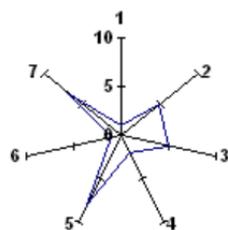
Анализ полученных результатов показал, что содержание фосфора изменяется в онтогенезе *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*. В растительных тканях ювенильных особей обоих видов концентрация фосфора уменьшилась в 1,5–2,0 раза по сравнению с семенами. Максимальное количество фосфора зарегистрировано нами в листьях средневозрастных генеративных особей (6,72 мг/г) частухи подорожниковой и в листьях молодых генеративных особей (7,47 мг/г) стрелолиста обыкновенного. В процессе развития растений возникают новые очаги потребления фосфора – формирующиеся генеративные побеги, которые становятся центрами наиболее энергичного потребления элемента как поглощенного из среды, так и реутилизации из других тканей. При переходе растений в средневозрастное (*S. sagittifolia*) и старое генеративное (*A. plantago-aquatica*) состояния содержание фосфора в снижалось. Парное сравнение содержания фосфора в растительных тканях особей каждой онтогенетической группы показало отсутствие достоверных различий лишь между ювенильными и имматурными растениями (критерий χ^2 , $P < 0,05$).

По своей значимости для растений серу ставят в один ряд с фосфором и азотом (Шевякова, 1979). Нами обнаружено, что в семенах *A. plantago-aquatica* аккумулируется до 0,82 мг/г серы, концентрация данного элемента в семенах *S. sagittifolia* была в 1,6 раза ниже. При прорастании семян количество серы в растительных тканях снижается. В дальнейшем содержание серы увеличивалось. Максимальная концентрация данного элемента обнаружена у средневозрастных генеративных растений обоих видов (1,61 мг/г у *A. plantago-aquatica* и 1,10 мг/г у *S. sagittifolia*). Переход особей в старое генеративное состояние сопровождался снижением содержания серы. Оценка различий в содержании серы между особями разных онтогенетических состояний показала, что между ними существует достоверно значимая разница (критерий χ^2 , $P < 0,05$).

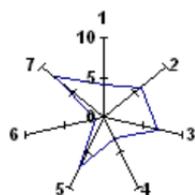
В настоящее время имеются достаточно подробные материалы о характере накопления различных металлов и их влиянии на рост высших водных растений (Ionescu, Stahca, Godeanu, 1994). В растительных тканях ювенильных растений обоих видов железа было в 1,2–2,3 раза меньше, чем в семенах. В дальнейшем концентрация данного металла увеличивалась, достигая максимальных значений в старом генеративном состоянии. Анализ средних значений концентрации металла у разных онтогенетических групп особей обоих видов (критерий χ^2) показал,



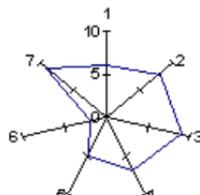
j



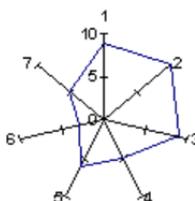
im



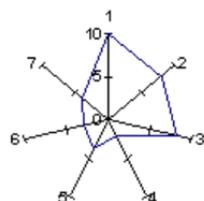
v



g₁

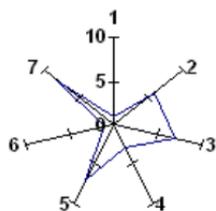


g₂

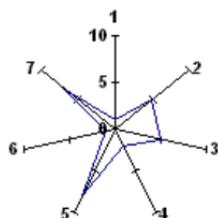


g₃

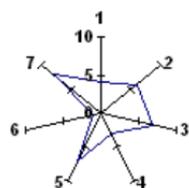
Рис. 68. Изменение содержания химических элементов и проницаемости клеточных мембран (в баллах) в онтогенезе *Alisma plantago-aquatica* (листья): по осям координат: 1 – биомасса, 2 – содержание серы, 3 – содержание фосфора, 4 – содержание азота, 5 – содержание калия, 6 – содержание железа, 7 – проницаемость клеточных мембран



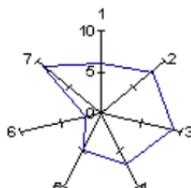
i



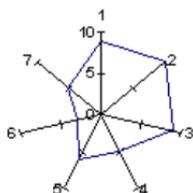
im



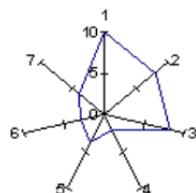
v



g₁



g₂



g₃

Рис. 69. Изменение содержания химических элементов и проницаемости клеточных мембран (в баллах) в онтогенезе *Sagittaria sagittifolia* (листья): по осям координат: 1 – биомасса, 2 – содержание серы, 3 – содержание фосфора, 4 – содержание азота, 5 – содержание калия, 6 – содержание железа, 7 – проницаемость клеточных мембран

что достоверно различаются между собой ювенильные и молодые генеративные, имматурные и молодые генеративные растения ($P < 0,05$).

Таким образом, каждый исследуемый этап онтогенеза макрофитов соответствует определенному морфо-физиологическому состоянию особей, характеризующемуся некоторым базовым уровнем морфологических, физиологических и биологических показателей. Анализ распределения минеральных элементов в различных органах *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* позволил рассчитать балловые морфо-физиологические показатели у особей разного биологического возраста (рис. 68, 69).

Наибольшее содержание P, N, S и Fe отмечено у средневозрастных генеративных растений исследуемых видов. В листьях ювенильных растений частухи подорожниковой и стрелолиста обыкновенного аккумуляровалось максимальное количество калия. К концу вегетационного сезона основная масса элементов аккумулируется в семенах, корневищах (*A. plantago-aquatica*) и клубнях (*S. sagittifolia*).

При значительном сходстве характера накопления минеральных элементов, в вегетативных органах частухи подорожниковой накапливаются в большей степени сера и фосфор, а у стрелолиста обыкновенного – азот.

Работа выполнена при поддержке НИР № 5.8479.2013.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По материалам данного тома Онтогенетического атласа растений к относительно небольшой группе растений, у которых описан онтогенез, добавился еще 41 вид. Сейчас эту группу представляют около 2 тысяч видов цветковых и нескольких десятков голосеменных и высших споровых растений, что в целом составляет не более 1 % известных науке видов растений. К сожалению, почти не изучены онтогенез и популяции мохообразных и водорослей. Безусловно, начатая работа должна быть продолжена. В связи с этим мы сочли возможным и необходимым обратить специальное внимание на некоторые проблемы и основные направления развития популяционно-онтогенетических исследований.

В настоящее время уже сформирована необходимая теоретическая база, написаны монографические обзоры, посвященные использованию подхода в исследованиях по сохранению биоразнообразия и оценке ресурсного потенциала полезных растений. Однако некоторые исследователи и даже специалисты, изучающие популяции растений, пока еще недостаточно овладели концептуальной базой популяционно-онтогенетического направления.

Не всегда в полной мере оценивается значимость идей Т. А. Работнова (1946, 1947, 1950), А. А. Уранова (1967, 1975, 1977), И. Г. Серебрякова (1964) и Т. И. Серебряковой (1971). Не вполне корректно порой используются базовые понятия подхода: большой жизненный цикл, цикл воспроизведения, сложный, полный, неполный, сокращенный онтогенез, диаспора, рамета и генета и др. Как и в других разделах биологии, многие термины применяют неоднозначно. В словаре «Биоморфология растений» (Жмылёв и др., 2002; 2005) даны разные трактовки и определения понятий, предложенные классиками биоморфологии и популяционной биологии, которые позволяют критически оценить возможные варианты использования терминов.

Некоторые авторы считают, что описание онтогенетических состояний не позволяет дать характеристику онтогенеза изучаемого вида, что противоречит основной идеи концепции дискретного описания онтогенеза, предложенной А. А. Урановым и Т. А. Работновым и развиваемой представителями урановско-серебряковской школы. Однако именно совокупность онтогенетических состояний является основой непрерывного процесса индивидуального развития. Их описание – это единственная реальная возможность раскрыть особенности онтогенеза любого вида.

По мере развития популяционно-онтогенетического направления совершенствуются представления о периодизации онтогенеза. В соответствии с ее современной схемой, опубликованной в V томе Онтогенетического атласа (2007), латентный период по предложению Е. Л. Нухимовского (1981) следует называть пренатальным. Его подразделяют на 2 подпериода – эмбриональный и латентный. Кроме того, в генеративном периоде можно выделить скрытогенеративное состояние – g_0 (Шестакова, 1991) в том случае, когда зачатки генеративных органов выявляются только в почках. В помощь будущим авторам новых томов атласа мы приводим уточненную схему периодизации онтогенеза в приложении 1 к данному изданию.

До сих пор фундаментальные закономерности в организации биологических систем иногда понимают упрощенно, не учитывая современные идеи и концепции. Например, популяционный аспект таких систем, как фитоценоз и флора уже раскрыт в теоретических работах Б. А. Юрцева (1976) и других авторов. Они неоднократно подчеркивали, что флору следует понимать как совокупность популяций видов. В связи с этим не вполне корректны, на наш взгляд, например, выражения: «видовой состав фитоценоза (флоры)», «виды живут в сообществах». Размеры ареалов видов, как правило, во много раз превосходят площади, занимаемые любым фитоценозом, поэтому «заталкивание» видов в сообщества свидетельствует об упрощенном понимании организации растительных сообществ. Часто используемый заголовок «список видов» также является скорее условным названием, сохраняющимся лишь в силу прежних традиций.

Нередко в работах не разграничивают понятия «популяция» и «ценопопуляция». Термин «ценопопуляция», предложенный в 1961 г. В. В. Петровским, стал основополагающим в популяционной биологии. Он широко использовался в классических работах А. А. Уранова, Т. А. Работнова, А. А. Корчагина, Л. Б. Заугольной, О. В. Смирновой, Н. И. Шориной и многих других исследователей. При изучении совокупности особей одного вида в пределах одного фитоценоза следует использовать только термин «ценопопуляция».

Для дальнейшего развития популяционно-онтогенетического подхода очень важно четко представлять важнейшие аспекты и перспективные направления дальнейших исследований. Основные среди них:

- расширение спектра объектов в онтогенетических исследованиях в таксономическом, биоморфологическом, эколого-географическом от-

ношениях и с точки зрения разнообразия циклов воспроизведения и стратегий;

- детальный анализ разных типов поливариантности;
- специальный акцент на оценку уровня жизненности особей и виталитетную структуру ценопопуляций;
- углубленное исследование фрагментов экологических ниш видов и их фитоценоотических ареалов;
- изучение физиологических и биохимических характеристик разных онтогенетических состояний;
- анализ динамики консортивных связей в ходе онтогенеза.

В перспективе очень важно, чтобы среди объектов онтогенетических исследований были представители разных царств и таксонов живых организмов, включая водоросли, сосудистые споровые растения, мохообразные, грибы, лишайники. Необходимо также специальное изучение онтогенезов видов со сложными жизненными циклами, разными фитоценоотическими, репродуктивными и экологическими стратегиями. В настоящее время особое значение приобретает анализ онтогенеза редких и исчезающих, ключевых и инвазионных видов, а также лекарственных и сельскохозяйственных растений.

Адаптивное значение и масштабы поливариантности развития еще не оценены в должной мере. Даже в отношении структурной и морфологической поливариантности многие виды специально не исследованы. Однако на примере разных видов показано, что даже жизненная форма может изменяться в зависимости от условий существования. Например, с учетом данных литературы (Серебрякова, 1971; Жукова, 1983а, 1995, 2004; Егорова, 2004; Османова, 2009; Ермакова, Сугоркина, 2011) и материалов этого тома у *Prunella vulgaris* L. уже описано 4 жизненных формы. Недостаточная изученность поливариантности приводит к тому, что даже некоторые биоморфологи воспринимают как ошибочные сведения о менее типичных для вида структурах и жизненных формах.

Четкое представление об уровне биоморфологической поливариантности видов дает интересная и содержательная статья И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной «Жизненные формы растений Залидовских лугов Калужской области» (2011). В ней приведены сведения о жизненных формах 180 видов луговых травянистых растений, полученные разными авторами. Проведенный нами подсчет показал, что только у одной трети видов (62) обнаружена единственная жизненная форма. Две жизненных формы отмечено у 87 видов, три – у 21, четыре – у 8, пять – у 2 видов (*Agrostis gigantea* Roth., *Campanula glomerata* L.). Широко распростра-

нена биоморфологическая поливариантность в разных группах растений. Например, у *Tillia cordata* Mill. описано пять жизненных форм (Чистякова, 1978). Максимальное число жизненных форм (семь) найдено ученицей И. Г. Серебрякова Т. М. Покровской (1976) у *Trifolium pratense* L. Только детальный структурный анализ растений раскрывает специфику поливариантности онтогенеза конкретного вида.

Нередко значительные методические трудности возникают в случае проявления поливариантности путей онтогенеза. При этом выявляются разные типы неполных и сокращенных онтогенезов. Онтогенез растений нередко становится неполным при отсутствии особой постгенеративного и прегенеративного периодов (случаи вегетативного размножения) или сокращенным при пропусках отдельных онтогенетических состояний, даже целых периодов. Неполные и сокращенные онтогенезы становятся нормой при активном вегетативном размножении или в результате неблагоприятного состояния ЦП в особых экологических условиях. В связи с этим необходимо описывать все встречающиеся варианты онтогенеза, т. к. любые примеры по продолжительности неполного, как и сокращенного онтогенеза, дают нам важную информацию, позволяющую оценить уровень вариабельности индивидуального развития и роль его эпигенетической составляющей.

Динамическая поливариантность нередко проявляется у длительно живущих растений. К их числу принадлежит не только *Sequoia sempervirens* (живет около 5 тысяч лет), но некоторые более широко распространенные виды деревьев: *Quercus robur* L. (до 800 лет), *Pinus sylvestris* L. (до 650 лет), *Tilia cordata* Mill. (до 600 лет) и многих кустарничков: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi* и многие другие (до 400 и более лет). Жизни не только одного исследователя, но и времени существования любой школы не хватит, чтобы проследить до конца все этапы полного онтогенеза таких видов. Во многих случаях это в принципе невозможно.

В 2005 году в г. Йошкар-Оле прошел Всероссийский семинар «Поливариантность развития особей, популяций и сообществ» (2006), где выступали не только популяционные экологи и биоморфологи, но и фитоценологи, зоологи, даже биохимики. Они докладывали свои материалы о поливариантности развития живых систем разного уровня организации. Показано, что поливариантность развития проявляется не только на организменном, но и на популяционном, ценоотическом и экосистемном уровнях. В отношении ценоотического уровня очень наглядны восстановительные сукцессии в луговых фитоценозов, которые осу-

шествуются на участках, трансформированных в ходе пастбищной дигрессии. Они проанализированы Л. А. Жуковой (1995) на основе 20-летних наблюдений, проведенных в Дединовской пойме. На месте выбитых пастбищ восстанавливаются разные фитоценозы, развитие ЦП разных видов осуществляется различными темпами. Не менее показательны восстановленные сукцессии лесных фитоценозов после рубок или пожаров. В районах Европейского Севера России, как и в центральных ее областях, лесные экосистемы восстанавливаются разными путями и с разной скоростью. Фитоценологи также приводят многочисленные примеры поливариантности развития для растительных сообществ разных природных зон (Восточноевропейские леса, 2004).

Л. А. Жуковой (1986, 2010, 2012) разработана классификация поливариантности, которая позднее была дополнена. Учитывая большую значимость дальнейших исследований, посвященных анализу поливариантности, мы приводим ее наиболее полный вариант в приложении 2 к данному изданию.

Сейчас стало очевидным, что поливариантность развития – это общее свойство любой системы и всеобщий закон природы. Как не вспомнить слова И. Гете, который еще в XIX в. писал: «Природа – единственная книга, где все страницы полны смысла и которая никогда не повторяется в своих решениях».

Как правило, при описании онтогенетических состояний авторы приводят их биометрические показатели, их средние арифметические или диапазонные оценки, но достаточно редко применяют систему балльных оценок для определения жизненного состояния особей. Такой подход развивает в своих работах Ю. А. Злобин (1989, 2009, 2013). Им предложена методика оценки виталитетной структуры ценопопуляций и их классификация, в которой выделены процветающие, равновесные и депрессивные ценопопуляции (прил. 5). Применение такого подхода особенно важно для редких, исчезающих и инвазионных видов, а также лекарственных растений.

В настоящее время появилась возможность более подробно анализировать экологические потенции и реализованные позиции изучаемых видов с помощью диапазонных экологических шкал Л. Г. Раменского и др. (1956), Н. Д. Цыганова (1983), Я. П. Дидука (2011). В коллективной монографии Л. А. Жуковой, Ю. А. Дороговой, Н. В. Турмухаметовой, М. Н. Гавриловой, Т. А. Полянской «Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений» (2010) приведены дополненные и уточненные шкалы Н. Д. Цыганова (около 2 500 видов).

Там же предложены методы определения потенциальной и реализованной экологической валентности, экологической эффективности и толерантности видов. С помощью компьютерной программы EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006) по геоботаническим описаниям можно получить конкретные оценки местообитания по 10 климатическим и почвенным факторам. Целесообразно приводить диапазоны этих факторов для ЦП изучаемых видов, строго регистрируя их географические координаты с помощью GPS-навигатора.

Таким образом, мы приветствуем любые варианты дальнейшей детализации онтогенетических исследований. Чем более разноплановый материал будет получен в перспективе, тем полнее и глубже станут наши представления о закономерностях организации популяционной жизни растений. Мы также надеемся, что в ближайшее время биологами всех специальностей будет осознана необходимость более активного использования популяционно-онтогенетического подхода в научных исследованиях и практической деятельности.

СПИСОК РУССКИХ И ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

Астрагал ольхонский (<i>Astragalus olchonensis</i> Gontsch.)	151
Астрагал Цингера (<i>Astragalus zingeri</i> Korsh.)	81
Астрагал шелковистоседой (<i>Astragalus sericeocanus</i> Gontsch.)	155
Валериана очереднолистная (<i>Valeriana alternifolia</i> Ledeb.)	202
Гнездоцветка клубучковая (<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter)	265
Душевка полевая (<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy)	161
Касатик низкий (<i>Iris pumila</i> L.)	208
Ковыль перистый (<i>Stipa pennata</i> L.)	260
Козельц гладкий (<i>Scorzonera glabra</i> Rupr.)	176
Колокольчик сибирский (<i>Campanula sibirica</i> L.)	128
Копеечник дагестанский (<i>Hedysarum daghestanicum</i> Rupr. ex Boiss.)	167
Копеечник Разумовского (<i>Hedysarum razoumovianum</i> Fisch. et Helm)	96
Котовник кокандский (<i>Nepeta kokanica</i> Regel)	180
Котовник ножкоколосой (<i>Nepeta podostachys</i> Benth.)	185
Лапчатка бедренцеволистная (<i>Potentilla pimpinelloides</i> L.)	172
Ломкоколосник дернистый (<i>Psathyrostachys caespitosa</i> (Sukaczew) Peschkova)	251
Лук густой (<i>Allium condensatum</i> Turcz.)	227
Лук Ледебуря (<i>Allium ledebourianum</i> Schult. et Schult. fil.)	231
Лук неравный (<i>Allium inaequale</i> Janka)	236
Монарда двойчатая (<i>Monarda didyma</i> L.)	241
Остролодочник башкирский (<i>Oxytropis baschkirensis</i> Knjasev)	190
Пальчатокоренник балтийский (<i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova)	273
Пион тонколистный (<i>Paeonia tenuifolia</i> L.)	216
Подмаренник трехцветковый (<i>Galium triflorum</i> Michx.)	245

Сарсазан шишковатый (<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Bieb.)	66
Скерда кровельная (<i>Crepis tectorum</i> L.)	137
Солонечник двуцветковый (<i>Galatella biflora</i> (L.) Nees)	211
Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	26
Тимьян енисейский (<i>Thymus jenseisensis</i> Iljin)	105
Тимьян Ильина (<i>Thymus iljinii</i> Klokov et Shost.)	71
Тимьян Маршалла (<i>Thymus marschallianus</i> Willd.)	111
Толокнянка обыкновенная (<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.)	75
Торилис японский (<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.)	132
Фиалка душистая (<i>Viola odorata</i> L.)	221
Цинния изящная (<i>Zinnia elegans</i> Jacq.)	141
Черёда облиственная (<i>Bidens frondosa</i> L.)	147
Черноголовка обыкновенная (<i>Prunella vulgaris</i> L.) (длиннокорневищная жизненная форма)	278
Черноголовка обыкновенная (<i>Prunella vulgaris</i> L.) (короткокорневищная жизненная форма)	285
Шалфей мутовчатый (<i>Salvia verticillata</i> L.)	196
Шиверекия подольская (<i>Schivereckia podolica</i> (Bess.) Andr. ex DC.)	121
Шлемник приземистый (<i>Scutellaria supina</i> L.)	117
Шлемник тувинский (<i>Scutellaria tuvensis</i> Juz.)	125

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Аллаярова И. Н. 128
Алябышева Е. А. 297
Асташенков А. Ю. 180, 185, 211
Барсукова И. Н. 278
Барькина Р. П. 132
Белюсова О. В. 141
Быченко Т. М. 265
Ведерникова О. П. 221
Воронин А. А. 121, 172, 208,
216, 260
Воскресенская О. Л. 141
Галеева А. Х. 190
Галкина М. А. 147
Гусева А. А. 117, 125
Дорогова Ю. А. 289
Елизарьева О. А. 190
Ермакова И. М. 5
Жмудь Е. В. 151, 155
Жукова Л. А. 5, 26, 75, 141, 289,
297
Закамская Е. С. 5, 285
Зенкина Т. Е. 66
Зубаирова Ш. М. 167
Зубкова Е. В. 5
Ильина В. Н. 96
Казановский С. Г. 151, 155
Колегова Е. Б. 71, 105, 111
Комаревцева Е. К. 161
Коротеева Е. В. 176
Кривенко Д. А. 151, 155
Куватова Д. Н. 190
Кузнецов Б. И. 121, 172, 208,
216, 260
Курченко Е. И. 5
Лепешкина Л. А. 121, 172, 208,
216, 260
Лесина С. А. 176
Лесникова О. Н. 221
Маслова Н. В. 190
Миронова Л. Н. 128
Михайлова А. Н. 137
Мулдашев А. А. 190
Муртазалиев Р. А. 167
Николаев А. В. 285
Новаковская Т. В. 241
Нотов А. А. 26
Олейникова Е. М. 196
Османова Г. О. 137
Петрова С. Е. 132
Полянская М. А. 75, 255
Полянская Т. А. 255
Родионова Г. Н. 81
Семёнова В. В. 202
Серикова В. И. 121, 172, 208,
216, 260
Скобелева А. А. 251
Скочилова Е. А. 285
Сугоркина Н. С. 5
Тетерин И. С. 26
Турмухаметова Н. В. 26, 289
Тухватуллина Л. А. 231
Уляшева М. А. 241
Хомутовский М. И. 273
Чадаева В. А. 236
Черемушкина В. А. 227, 278
Черёмушкина В. А. 111
Ягдарова О. А. 141

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Абрамова, Л. И.* Черноголовка обыкновенная / Л. И. Абрамова // Биологическая флора Московской области. – 1996. – Вып. 12. – С. 113–123.
2. *Аверкиев, И. С.* Атлас вреднейших насекомых леса / И. С. Аверкиев. – М.: Лесн. пром-ть, 1973. – 128 с.
3. *Агафонов, Н. Д.* Декоративное садоводство / Н. Д. Агафонов, Е. В. Мамонтов, Н. В. Иванова. – М.: КолосС, 2003. – 320 с.
4. *Азовский, М. Г.* Флора приольхонских степей / М. Г. Азовский, Л. Н. Касьянова // Экология растений степей Приольхонья. – Новосибирск: Наука, 1993. – С. 29–50.
5. *Аксенов, Е. С.* Декоративное садоводство для любителей и профессионалов: травянистые растения / Е. С. Аксенов, Н. А. Аксенова. – М.: АСТ-ПРЕСС, 2001. – 512 с.
6. *Алексеев, Г. А.* Лекарственные растения на территории Чувашии / Г. А. Алексеев, З. П. Якимова. – Чебоксары: Чувашское кн. изд-во, 1975. – 229 с.
7. *Аллаярова, И. Н.* Биологические особенности представителей рода *Campanula* L. при интродукции в Башкирском Предуралье / И. Н. Аллаярова, Л. Н. Миронова // Вестник ИрГСХА. – 2011. – Вып. 44, ч. II. – С. 14–20.
8. *Аллаярова, И. Н.* Онтогенез некоторых представителей рода *Campanula* L. при культивировании в условиях Башкирского Предуралья / И. Н. Аллаярова, Л. Н. Миронова // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Естественные науки. – 2011. – Вып. 15/1, № 9 (104). – С. 140–145.
9. *Алябышева, Е. А.* Онтогенез стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.) / Е. А. Алябышева, Л. А. Жукова, О. Л. Воскресенская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2000а. – Т. 2. – С. 116–123.
10. *Алябышева, Е. А.* Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) / Е. А. Алябышева, Л. А. Жукова, О. Л. Воскресенская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2000б. – Т. 2. – С. 123–130.
11. *Аненхонов, О. А.* Конспект флоры сосудистых растений Забайкальского национального парка / О. А. Аненхонов, Т. Д. Пыхалова. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2010. – 228 с.
12. *Аникин, Ю. Я.* Культура волоснеца ситникового на солонцовых почвах Волгоградской области / Ю. Я. Аникин // Вопросы ботаники и сельского хоз-ва Нижнего Поволжья. – Волгоград. 1969. – С. 43–55.
13. *Аникин, Ю. Я.* Волоснец ситниковый – ценная пастбищная культура / Ю. Я. Аникин – Волгоград: Нижне-Волжское кн. изд-во, 1977. – 110 с.
14. *Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР (Атлас) / под ред. В. М. Шмидта. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. – 224 с.*
15. *Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / отв. ред. Е. М. Шурап. – М.: ГУГК, 1976. – 340 с.*
16. *Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / гл. ред. П. С. Чиков. – М., 1980, –340 с.*
17. *Атлас основных видов сорных растений России / В. Н. Шептухов, Р. М. Гафуров, Т. В. Папаскири и др. – М.: КолосС, 2009. – С. 87.*

18. *Баишева, Э. З.* Бриосинтаксономия: эпифитные и эпиксильные сообщества / Э. З. Баишева, А. И. Соломещ // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1994. – Т. 99, вып. 6. – С. 74–85.
19. *Баишева, Э. З.* Эколого-фитоценотическая структура бриокомпонента лесной растительности Республики Башкортостан: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Э. З. Баишева. – Уфа, 2010. – 32 с.
20. *Бакин, О. В.* Сосудистые растения Татарстана / О. В. Бакин, Т. В. Рогова, А. П. Ситников. – Казань: Казанский ун-т, 2000. – 496 с.
21. *Балде, Е. А.* Морфология плодов и скульптура поверхности мерикарпиев представителей рода *Galium (Rubiaceae)* / Е. А. Балде // Растительный мир азиатской России. – 2011. – № 1. – С. 17–22.
22. *Безделев, А. Б.* Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока / А. Б. Безделев, Т. А. Безделева. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 296 с.
23. *Бекмухамедов, Э. Л.* Волоснец (ломкоколосник) ситниковый / Э. Л. Бекмухамедов. – Алма-Ата: Кайнар, 1975. – 71 с.
24. *Белостоков, Г. П.* Побегообразование и ритм сезонного развития растений полупустыни: дис. ... канд. биол. наук / Г. П. Белостоков. – М., 1954. – 557 с.
25. *Беспалова, З. Г.* К биологии размножения полыней *Artemisia salina* Kell. s.l., *Artemisia taurica* Willd. и кермека *Limonium meyeri* (Boiss.) KTze в Ногайской степи / З. Г. Беспалова // Ботанический журнал, 1956. – №11. – Т. XLI. – С. 1623–1629.
26. *Беспалова, З. Г.* К биологии *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) / З. Г. Беспалова // Ботанический журнал. – 1959. – Т. 44, № 1 – С. 92–101.
27. *Беспалова, З. Г.* К биологии полукустарничков – эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана / З. Г. Беспалова // Ботанический журнал, 1960. – Т. XLI, № 10. – С. 1462–1475.
28. *Беспалова, З. Г.* О жизненной форме «полукустарничек» / З. Г. Беспалова // Проблемы современной ботаники. – М.; Л.: Наука, 1965. – Т. 2. – С. 211–215.
29. Биогеохимический цикл углерода в лесных экосистемах России и его техногенные изменения / А. С. Комаров, И. В. Припутина, А. В. Михайлов, О. Г. Чертов // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. – М.: Наука, 2006. – 568 с.
30. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин. – М.: МГУ, 2002. – 240 с.
31. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин. – М.: МГУ, 2005. – 256 с.
32. *Благовещенский, В. В.* Конспект флоры сосудистых растений Ульяновской области / В. В. Благовещенский, Н. С. Раков. – Ульяновск: Филиал МГУ, 1994. – 116 с.
33. *Бобкова, Е. В.* Жизненные формы и онтогенез *Alnus incana* в подзоне хвойно-широколиственных лесов Европейской части России / Е. В. Бобкова // Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86, № 4. – С. 75–86.
34. Бобовые Северной Евразии: информационная система на компакт-диске / Ю. Р. Росков, Г. П. Яковлев, А. К. Сытин, С. А. Железняковский. – СПб., 1998.
35. *Бобров, А. В.* Морфогенез плодов *Magnoliophyta* / А. В. Бобров, А. П. Меликян, М. С. Романов. – М.: Книжный Дом «Либриком», 2009. – 398 с.

36. Бойков, Т. Г. Редкие растения и фитоценозы Забайкалья: Биология, экология, географические аспекты и охрана / Т. Г. Бойков. – Новосибирск: Наука, 1999. – 265 с.
37. Большой практикум по физиологии растений / И. А. Чернавина и др. – М.: Высш. шк., 1978. – 326 с.
38. Борзова, И. А. Морфология растений. Введение в определение растений: методическое пособие к практическому курсу / И. А. Борзова, Н. В. Самсель, О. Н. Чистякова. – М.: МГУ, 1972. – С. 51–52.
39. Борисова, А. Г. Род Черноголовка – *Prunella* L. / А. Г. Борисова // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 20. – С. 494–498.
40. Борисова, А. Г. Род Душевка – *Acinos* Moench / А. Г. Борисова // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – С. 441–447.
41. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений: учеб. для вузов / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский, Т. А. Батыгина, Н. И. Шорина, Н. П. Савиных. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007. – 543 с.
42. Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. Итоги сохранения биоресурсов ex situ / Н. В. Трулевич, З. Р. Алферова, Ю. К. Виноградова и др. – М.: ГЕОС, 2007. – 226 с.
43. Ботанико-фармакогностический словарь: справочное пособие / К. Ф. Блинова, Н. А. Борисова, Г. Б. Гортинский и др. – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.
44. Брей, С. Азотный обмен в растениях / С. Брей. – М.: Наука, 1986. – 240 с.
45. Брем, А. Жизнь растений. Новейшая ботаническая энциклопедия / А. Брем. – М.: Эксмо, 2004. – 976 с.
46. Буданцев, А. Л. Конспект рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) / А. Л. Буданцев // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78, № 1. – С. 93–107.
47. Буш, Е. А. Вересковые – *Ericaceae* DC / Е. А. Буш // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 18.
48. Былова, А. М. Свербига восточная. / А. М. Былова // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – Вып. 1. – С. 52–66.
49. Быченко, Т. М. Состояние популяций некоторых лесных орхидей в условиях антропогенного влияния / Т. М. Быченко, М. Н. Загульский // Актуальные проблемы изучения фитоценозов западных регионов Украины. – Львов, 1991. – С. 18–21.
50. Быченко, Т. М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: автореф. дис... канд. биол. наук / Т. М. Быченко. – М., 1992. – 22 с.
51. Быченко, Т. М. Разнообразие жизненных форм растений / Т. М. Быченко, О. П. Ведерникова. – Йошкар-Ола, 2006. – 108 с.
52. Быченко, Т. М. Методы популяционного мониторинга редких и исчезающих видов растений Прибайкалья: учеб. пособие / Т. М. Быченко. – Иркутск: Иркут. гос. пед. ун-т, 2008. – 164 с.
53. Василевская, В. К. Систематические признаки в строении луковицы у видов рода *Allium* L. / В. К. Василевская // Президенту Академии наук академику В. Л. Комарову. – М.: Наука, 1939. – С. 174–190.

54. *Василевская, И. Г.* Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии / И. Г. Василевская // Уч. зап. ЛГУ, Сер.: Биология. – Л., 1939. – Вып. 14, № 6. – С. 48–158.
55. *Васильев, Н. Г.* Об экологической пластичности лиственницы в экстремальных условиях местообитания / Н. Г. Васильев, Л. А. Ивлев // Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ, АН СССР, 1971. – Т. 1. – С. 199–203.
56. *Васина, А. Н.* Использование растений диких видов для борьбы с вредителями садовых и овощных культур / А. Н. Васина. – М.: Колос, 1972. – 58 с.
57. *Вахмистров, Д. Б.* Соотношение элементов минерального питания в среде и рост растений / Д. Б. Вахмистров, В. А. Воронцов // Физиология растений. – 1994. – Т. 41, № 1. – С. 56–63.
58. *Вахрамеева, М. Г.* Динамика численности ценопопуляций трех видов сем. орхидных / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова // Вестн. МГУ. Сер. 16: Биология. – М., 1980. – №1. – С. 58–63.
59. *Вахрамеева, М. Г.* Ятрышники (пальчатокоренники) пятнистый и Фукса / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М., 1983. – Ч. II. – С. 12–16.
60. *Вахрамеева, М. Г.* Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Популяционная экология растений. – М., 1987. – С. 147–150.
61. *Вахрамеева, М. Г.* Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных / М. Г. Вахрамеева, И. В. Татаренко, Т. М. Быченко // Бюллетень МОИП. Отд.-ние биологии. – 1994. – Т. 99, вып. 4. – С. 75–82.
62. *Вахрамеева, М. Г.* Род Пальчатокоренник / М. Г. Вахрамеева // Биологическая флора Московской области. – М.: Гриф и К, 2000. – Вып. 14. – С. 55–86.
63. *Вахрамеева, М. Г.* Неоттианте клубучковая / М. Г. Вахрамеев, Т. В. Жирнова // Биологическая флора Московской области. – М.: Гриф и К, 2003. – Вып. 15. – С. 50–61.
64. *Ващенко М. А.* Цинния изящная / М. А. Ващенко // Цветоводство. – 1984. – Вып. 6. – С. 12–13.
65. *Введенский, А. И.* Род 267. Лук – *Allium* L. / А. И. Введенский // Флора СССР: в 30 т / гл. ред. и ред. тома академ. В. Л. Комаров. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – Т. IV. – С. 112–280.
66. *Ведерников, Н. М.* Защита хвойных сеянцев от болезней / Н. М. Ведерников, В. Г. Яковлев. – М.: Лесн. пром-ть, 1972. – 88 с.
67. *Верещагин, В. И.* Полезные растения Западной Сибири / В. И. Верещагин, К. А. Соболевская, А. И. Якубова. – Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 347 с.
68. *Веселкин, Д. В.* Функциональное значение микоризообразования у однолетних сеянцев сосны и ели в лесных питомниках / Д. В. Веселкин // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2006. – № 4. – С. 12–18.
69. *Виноградова, Ю. К.* Черная книга флоры Средней России / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, Л. В. Хорун. – М.: Геос, 2010. – 512 с.
70. *Виноградова, Ю. К.* Ресурсный потенциал инвазионных видов растений / Ю. К. Виноградова, А. Г. Куклина. – М.: Геос, 2012. – 185 с.

71. Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях: межвуз. сб. науч. тр. – М.: МГПИ, 1985. – 143 с.

72. Возрастной состав популяций *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC. на территории Башкирского Зауралья / Н. В. Маслова, А. А. Мулдашев, А. Х. Галева, Д. Н. Кува-това // Особь и популяция – стратегии жизни: материалы IX Всерос. популяционного семинара. – Уфа, 2006. – Ч. 2. – С. 241–246.

73. Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогене-зом: сб. тр. – М.: МГПИ, 1974. – 260 с.

74. Волкова, Г. А. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми: Итоги работы Ботанического сада за 50 лет / Г. А. Волкова, В. П. Мишуров, Н. В. Портнягина. – СПб.: Наука, 2002. – Т. 2. – С. 127–128.

75. Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций: сб. ст. – М.: Наука, 1968. – 230 с.

76. Вопросы онтогенеза растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1988. – 124 с.

77. Воронцов, А. И. Лесная энтомология / А. И. Воронцов. – М.: Высш. шк., 1975. – 368 с.

78. Воскресенская, О. Л. Влияние избытка цинка в среде роста на свойства кле-точных мембран растений овса / О. Л. Воскресенская, Н. В. Гужова, В. А. Аксенова // Биологические науки. – 1991. – № 4. – С. 80–89.

79. Воскресенская, О. Л. Большой практикум по биоэкологии / О. Л. Воскре-сенская, Е. А. Алябьева, М. Г. Половникова. – Йошкар-Ола, 2006. – Ч. 1. – 107 с.

80. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. / Центр экологии и продуктивности лесов; отв. ред. О. В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.; Кн. 2. – 575 с.

81. Восточноевропейские широколиственные леса / Р. В. Попадюк, А. А. Чистя-кова, С. И. Чумаченко и др. – М.: Наука, 1994. – 364 с.

82. Вредители леса. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. I–II. – 1097 с.

83. Выдрина С. Н. *Astragalus* L. – Астрагал / С. Н. Выдрина // Флора Сибири. *Fabaceae* (*Leguminosae*). – Новосибирск: Наука, 1994. – Т. 9. – С. 20–74.

84. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России: учеб. пособие: в 2 т. / отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. – СПб., 2009. – Т. 1: Методика выявления и карто-графирования. – 238 с.; Т. 2: Пособие по определению видов, используемых при об-следовании на уровне выделов. – 258 с.

85. Галкина, М. А. Биоморфология некоторых таксонов рода *Bidens* L. / М. А. Галкина, Ю. К. Виноградова // Проблемы изучения адвентивной и синантроп-ной флор России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Междунар. науч. конф. (Ижевск, 4–7 дек. 2012 г.) – Ижевск, 2012. – С. 59–62.

86. Галушко, А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель / А. И. Галушко – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1980. – Т. 2. – С. 167.

87. Гаммерман, А. Ф. Лекарственные растения / А. Ф. Гаммерман, Г. Н. Кадаев, А. А. Яценко-Хмелевский. – М.: Высш. шк., 1983. – 400 с.

88. Гатцук, Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела / Л. Е. Гатцук // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 79, вып. 1. – С. 100–113.

89. Гатцук, Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате / Л. Е. Гатцук // Бюл. МОИП. – 1974. – Т. 79, вып. 3. – С. 84–100.
90. Гатцук, Л. Е. Содержание понятий «травы» и проблемы их эволюционного положения / Л. Е. Гатцук // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука, 1976. – Т. 42. – С. 55–130.
91. Гатцук, Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне / Л. Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений. – М.: МПГУ, 1994 – С. 18–19.
92. Гатцук, Л. Е. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции / Л. Е. Гатцук // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. – 2008. – Вып. 9, № 25 (85). – С. 29–41.
93. Гатцук, Л. Е. Опыт применения спектров жизненных форм к характеристике сообществ / Л. Е. Гатцук // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». – Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. – С. 59–64.
94. Гогина, Е. Е. Род Чабрец (тимьян) – *Thymus L.* / Е. Е. Гогина // Биологическая флора Московской области / под ред. Т. А. Работнова. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1975. – С. 137–168.
95. Гоголева, П. А. Классификация растительности Якутии / П. А. Гоголева // Проблемы экологии Якутии. Вып. 1: Биогеографические исследования. – Якутск: Изд-во Якут. гос. ун-та. 1996. – С. 21–32.
96. Гоголева, П. А. Степи Центральной Якутии / П. А. Гоголева // Флора и растительность Якутии. – М., 1999. – С. 100–109.
97. Головкин, Б. Н. Декоративные растения СССР / Б. Н. Головкин, Л. А. Китаева, Э. П. Немченко. – Л.: Мысль, 1986. – С. 238–240.
98. Головкин, Т. К. Связь дыхания с содержанием азота в биомассе ратраса однолетнего / Т. К. Головкин, Е. В. Добрых // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, № 3. – С. 412–415.
99. Голубев, В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи / В. Н. Голубев // Труды Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. – Вып. 7. – С. 59–71.
100. Горбунов, Ю. Н. Валерианы флоры России и сопредельных государств / Ю. Н. Горбунов. – М.: Наука, 2002. – 208 с.
101. Горнов, А. В. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza longifolia* (Orchidaceae) на Неруссо-Деснянском Полесье (Брянская область) / А. В. Горнов // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, № 3. – С. 449–460.
102. Горчаковский, П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала / П. Л. Горчаковский. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1969. – 292 с.
103. Горшков, В. В. Динамика возобновления сосны обыкновенной при восстановлении бореальных сосновых лесов после пожаров / В. В. Горшков, Н. И. Ставрова // Ботанический журнал. – 2002. – Т. 87, № 2. – С. 62.
104. Горышина, Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М.: Высш. шк., 1979. – 368 с.

105. Гранкина, В. П. Лук густой – *Allium condensatum* Turcz. / В. П. Гранкина // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. – Новосибирск: Наука СО РАН, 1990. – С. 80–88.
106. Гребенщиков, О. С. Геоботанический словарь / О. С. Гребенщиков. – М.: Наука, 1965. – 226 с.
107. Гроссгейм, А. А. Флора Кавказа / А. А. Гроссгейм. – Баку: Изд-во Азерб. филиала Акад. наук СССР, 1952. – Т. 5. – С. 379.
108. Грохлина, Т. Н. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам / Т. И. Грохлина, Л. Г. Ханина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 87–89.
109. Гурова, А. Д. Лекарственные растения СССР и их применение / А. Д. Гурова. – М.: Медицина, 1974. – 423 с.
110. Гусев, В. И. Определитель поврежденных лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников / В. И. Гусев. – М.: Лесн. пром-ть, 1984. – 472 с.
111. Декоративные растения для Сибири. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 16–17.
112. Демаков, Ю. П. Влияние сосновой вершинной смолевки на динамику опада в основных насаждениях / Ю. П. Демаков // Лесоведение. – 1994. – № 4. – С. 54–60.
113. Демаков, Ю. П. Сосняки сфагновые Марийского Полесья: структура, рост и продуктивность: монография / Мар. гос. ун-т; Ю. П. Демаков, М. Г. Сафин, С. М. Швецов. – Йошкар-Ола, 2012. – 276 с.
114. Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков / отв. ред. Л. Г. Еленевский. – М.: Прометей, 1997. – 141 с.
115. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды / М. М. Старостенкова, В. А. Черемушкина, О. В. Смирнова и др. – М.: МГПИ, 1987. – 80 с.
116. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / А. А. Чистякова, Л. Б. Заугольнова, И. В. Полтинкина и др. – М.: Прометей, 1989. – 102 с.
117. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений / отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М.: МГПИ, 1983. – Ч. 2. – 96 с.
118. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений / отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М.: МГПИ, 1983. – Ч. 3. – 80 с.
119. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Однодольные, злаки / отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М.: МГПИ, 1980. – Ч. 1. – 110 с.
120. Дикиева, Д. Н. Химический состав макрофагов и факторы, определяющие концентрацию минеральных веществ в высших водных растениях / Д. Н. Дикиева, Н. А. Петрова // Гидробиологические процессы в водоемах. – Л.: Наука, 1983. – С. 107–213.
121. Дикорастущие полезные растения России / отв. ред. А. Л. Буданцев, Е. Е. Лесиновская. – СПб.: СПХФА, 2011. – 663 с.
122. Динамика ценопопуляций растений / под ред. Т. И. Серебряковой. – М.: Наука, 1985. – 205 с.

123. *Дмитрук, С. И.* Противовоспалительные свойства, антибактериальная и антифунгальная активности экстракта из надземной части *Prunella vulgaris* L. / С. И. Дмитрук // Растительные ресурсы. – 2001. – Вып. 4. – С. 92–96.
124. *Добрик, Г. Е.* Биологический азот. Проблемы экологии растительных организмов / Г. Е. Добрик. – М.: Изд-во МСХА, 1993. – 272 с.
125. *Доброхотов, В. Н.* Семена сорных растений / В. Н. Доброхотов. – М.: Сельхозиздат, 1961. – 414 с.
126. *Дорогова, Ю. А.* Экологическая характеристика ценопопуляций липы сердцевидной в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Ю. А. Дорогова, Л. А. Жукова // Вестник Казанского государственного аграрного университета. – Казань, 2009. – № 2 (12). – С. 155–160.
127. *Доронькин, В. М.* *Acinos* Miller – Душевка / В. М. Доронькин // Флора Сибири: *Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)*. – Новосибирск: Наука, 1997. – Т. 11. – С. 204.
128. *Доронькин, В. М.* 27. *Thymus* L. – тимьян, богородская трава / В. М. Доронькин // Флора Сибири. *Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)* / под ред. Л. И. Мальшева. – Новосибирск: Наука: Сибирская издательская фирма РАН, 1997. – С. 205–220.
129. *Дорохина, Л. Н.* Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Artemisia* L. (*Asteraceae*) / Л. Н. Дорохина // Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С. 66–68.
130. *Дохунаев, В. Н.* Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии / В. Н. Дохунаев. – Якутск, 1988. – 172 с.
131. *Евстигнеев, О. И.* Онтогенез сосны обыкновенной в разных экологических условиях Неруссо-Десянского Полесья / О. И. Евстигнеев, Н. А. Татаренкова. – Ст. Нерусса, 1995. – 48 с. Деп. в ВНИИЦ лесресурс № 933-лх.
132. *Евстигнеев, О. И.* Неруссо-Десянское Полесье: история природопользования / О. И. Евстигнеев. – Брянск, 2009. – 139 с.
133. *Егорова, В. Н.* Некоторые аспекты организации и методики комплексных ботанико-зоологических исследований / В. Н. Егорова, В. С. Гусева, Н. Ф. Литвинова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – С. 38–56.
134. *Егорова, В. Н.* Динамика видового состава и спектров жизненных форм флоры поймы реки Оки в ходе естественных и антропогенных сукцессий / В. Н. Егорова // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, № 6. – С. 957–973.
135. *Ежов, О. Н.* Афиллофоровые грибы сосны обыкновенной и их значение в лесных экосистемах на территории Архангельской области / О. Н. Ежов. – Екатеринбург, 2012. – 148 с.
136. *Ермакова, И. М.* Динамичность и устойчивость видовых ценопопуляций на естественных лугах Калужской области / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – С. 110–126.
137. *Ермакова, И. М.* Сукцессионные процессы на пойменных лугах при стоговании / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Бюлл. МОИП. – 1993. – Т. 5. – С. 88–99.
138. *Ермакова, И. М.* Мониторинг луговой растительности в пойме реки Угры / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, № 12. – С. 50–59.

139. *Ермакова, И. М.* Мониторинг луговых экосистем и принципы их устойчивости / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. – Йошкар-Ола, 2004. – С. 11–13.
140. *Ермакова, И. М.* Три этапа жизни Залидовского луга / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Природа и история Поугорья. – Калуга: Изд-во научной литературы Н. Ф. Бочкаревой, 2009. – Вып. 5. – С. 45–51.
141. *Ермакова, И. М.* Жизненные формы растений Залидовских лугов Калужской области / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 69, № 3. – С. 316–341.
142. *Ефимов, П. Г.* Орхидные северо-запада европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области) / П. Г. Ефимов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 220 с.
143. *Животовский, Л. А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
144. *Жидков, А. Н.* Накопление загрязняющих агентов в коре сосны в условиях газофазного загрязнения атмосферы токсичными веществами антропогенного происхождения / А. Н. Жидков // Научные статьи и рефераты [Электронный ресурс], 2012. – Режим доступа: <http://www.prityki.net/nakoplenie-zagryazuayushhix-agentov>. (дата обращения 6.08.2013).
145. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция // Докл. конф., нояб. 1979 г. – М.: Наука, 1981. – 286 с.
146. Жизненные формы в экологии и систематике растений: межвуз. сб. науч. тр. – М.: МГПИ, 1986. – 147 с.
147. Жизнь растений: в 6 т. / гл. ред. Ал. А. Фёдоров. – М.: Просвещение, 1978. – Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. – 447 с.
148. *Жирнова, Т. В.* Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) / Т. В. Жирнова // Изучение природы в заповедниках Башкортостана. – Миасс, 1999. – С. 141–160.
149. *Жукова, Л. А.* Изменение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области / Л. А. Жукова, И. М. Ермакова // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 114–131.
150. *Жукова, Л. А.* Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах / Л. А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1978. – 128 с.
151. *Жукова, Л. А.* Онтогенез и циклы воспроизведения растений / Л. А. Жукова // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. XLIV, № 3. – С. 361–373.
152. *Жукова, Л. А.* Поливариантность луговых растений / Л. А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: МГПИ им. Ленина, 1986. – С. 104–114.
153. *Жукова, Л. А.* Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений / Л. А. Жукова // Вопросы онтогенеза растений / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 1988. – С. 3–14.

154. Жукова, Л. А. Роль эндогенных механизмов динамических процессов в ценопопуляциях растений / Л. А. Жукова, А. С. Комаров // Актуальные вопросы ботаники в СССР. – Алма-Ата: Наука; Каз. ССР, 1988. – С. 203.
155. Жукова, Л. А. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений / Л. А. Жукова, А. С. Комаров // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 450–461.
156. Жукова, Л. А. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок / Л. А. Жукова, А. С. Комаров // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 51–66.
157. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
158. Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169–176.
159. Жукова, Л. А. Новые аспекты экологического анализа эколого-ценотических групп лесных и экотонных сообществ / Л. А. Жукова // VII Вавиловские чтения. Глобализация и проблемы национальной безопасности России в XXI веке: сб. материалов. – Йошкар-Ола, 2003. – Ч. 2. – С. 152–154.
160. Жукова, Л. А. Методология и методика определения экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений / Л. А. Жукова // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара. – Сыктывкар, 2004а. – Ч. 1. – С. 75–76.
161. Жукова, Л. А. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов / Л. А. Жукова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всерос. науч. конф. / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2004б. – С. 13–15.
162. Жукова, Л. А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп / Л. А. Жукова // Восточноевропейские леса. – М.: Наука, 2004в. – Кн. 1. – С. 256–270.
163. Жукова, Л. А. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы / Л. А. Жукова // Современные подходы к описанию структуры растения / Вятский гос. гуманитарный университет. – Киров, 2008. – С. 240–260.
164. Жукова, Л. А. Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований / Л. А. Жукова // Актуальные проблемы современной биоморфологии. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 91–104.
165. Заборовский, Е. П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород / Е. П. Заборовский. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 303 с.
166. Забродин, И. В. Структура и динамика ценопопуляций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в смешанных посадках Национального парка «Марий Чодра»: автореф. дис. ... канд. биол. наук / И. В. Забродин. – Казань, 2011. – 18 с.
167. Закамская, Е. С. Онтогенез черноголовки обыкновенной / Е. С. Закамская, Е. А. Скочилова, А. Н. Николаев // Онтогенетический атлас растений / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2004. – Т. IV. – С. 149–152.
168. Закржевский, Б. С. Экологические особенности главнейших растений Бетпак-Дала / Б. С. Закржевский, Е. П. Коровин // Труды САГУ. – 1959. – Вып. 23. – С. 32–45.

169. Заугольнова, Л. Б. Методика изучения ценопопуляций редких видов растений в целях оценки их состояния / Л. Б. Заугольнова // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. – М., 1982. – С. 74–76.

170. Заугольнова, Л. Б. Особенности популяционной жизни растений / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, Н. И. Шорина. – М.: Наука, 1988. – С. 24–59.

171. Заугольнова, Л. Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98, вып. 5. – С. 100–108.

172. Заугольнова, Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Л. Б. Заугольнова. – СПб., 1994. – 70 с.

173. Заугольнова, Л. Б. Опыт разработки и использования базы данных в лесной фитоценологии / Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина // Лесоведение. – 1996. – № 1. – С. 76–83.

174. Зернов, А. С. Растения российского Западного Кавказа: полевой атлас / А. С. Зернов. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. – С. 331.

175. Злобин, Ю. А. Ценогические популяции растений / Ю. А. Злобин. – Владивосток, 1984. – 51 с.

176. Злобин, Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769–781.

177. Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография / Ю. А. Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.

178. Злобин, Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография / Ю. А. Злобин, В. Г. Складар, А. А. Клименко. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.

179. Золотарева, Н. В. О необходимости сохранения горностепных анклавов на севере Челябинской области / Н. В. Золотарева // Горные экосистемы и их компоненты: тр. междунар. конф. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. – Ч. 2. – С. 23–28.

180. Зонтичные Средней России. Определитель по вегетативным органам / В. Н. Тихомиров, Т. О. Яницкая, Г. А. Пронькина. – М.: Аргус, 1997. – 88 с.

181. Зубаирова, Ш. М. Особенности онтогенеза *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss. / Ш. М. Зубаирова, Р. А. Муртазаев // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Серия: Естественные и точные науки. – 2010. – № 4. – С. 43–47.

182. Зубаирова, Ш. М. Интродукция *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss. / Ш. М. Зубаирова // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: материалы Пятой междунар. науч. конф. – СПб., 2011. – С. 270–272.

183. Зубаирова, Ш. М. Изменчивость морфологических признаков в ценопопуляциях *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss. / Ш. М. Зубаирова, Д. М. Анатов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1(7) – С. 1735–1737.

184. Зуев, В. В. 3. *Scutellaria* L. – Шлемник / В. В. Зуев // Флора Сибири. *Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae)* / под ред. Л. И. Малышева. – Новосибирск, 1997. – Т. 11. – С. 161–165.
185. Иванова, В. П. Высшие растения окрестностей г. Якутска (определитель): учеб. пособие / В. П. Иванова. – Якутск: Изд. Якут. гос. ун-та, 1986. – 76 с.
186. Иванова, М. М. Астрагал ольхонский – эндем острова Ольхон / М. М. Иванова, Г. П. Семенова // Бюлл. ГБС АН СССР. – 1989. – Вып. 151. – С. 44–47.
187. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций / под ред. Т. И. Серебряковой и др. – М.: МГПИ, 1986. – 73 с.
188. Иллюстрированный определитель растений Средней России / Н. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, Р. Н. Тихомиров – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2003. – Т. 2. – 666 с.
189. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные) / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. – Т. 3. – 520 с.
190. Ильин, М. М. Сарсазан – *Halocnemum* М. В. / М. М. Ильин // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Т. 6. – С. 170–171.
191. Ильина, В. Н. Характеристика растительных сообществ с участием редких копеечников (*Hedysarum* L., *Fabaceae*) / В. Н. Ильина, В. И. Матвеев // Известия Самарского научного центра РАН, 2005. – Т. 7, № 1. – С. 199–205.
192. Ильина, В. Н. Эколого-биологические особенности и структура ценопопуляций редких видов рода *Hedysarum* L. в условиях бассейна Средней Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. Н. Ильина. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. – 19 с.
193. Ильина, В. Н. Эталонные природные комплексы Самарского Заволжья: к вопросу сохранения фиторазнообразия степей региона / В. Н. Ильина // Вестник ОГУ. – Оренбург, 2007. – Спец. выпуск (67). – С. 93–99.
194. Ильина, В. Н. О сохранности фиторазнообразия степей Самарского Высокого Заволжья (на примере Кондурчинских яров) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – М., 2009. – Т. 114, вып. 3. – С. 361–366.
195. Ильина, В. Н. О распространении копеечников Разумовского и Гмелина в бассейне Средней Волги / В. Н. Ильина // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Люблищевские чтения) / под ред. Г. С. Розенберга и С. В. Саксонова. – Тольятти: Кассандра, 2010. – С. 58–62.
196. Ильина, В. Н. К вопросу о систематическом положении копеечников Средней Волги / В. Н. Ильина // Естественные и гуманитарные науки – устойчивому развитию общества: сб. науч. тр. – М., 2012. – С. 63–65.
197. Интродукционное изучение редких видов рода *Oxytropis* DC. в Ботаническом саду УНЦ РАН / Н. В. Маслова, О. А. Елизарьева, Д. Н. Кувагова, С. Р. Асадулина // Изучение заповедной природы Южного Урала: сб. науч. тр. – Уфа, 2006. – Вып. 2. – С. 166–176.
198. *Iris pumila* L. Описание таксона [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/20803.html>
199. Казарян, В. О. Партикуляция – основная причина старения и отмирания многолетних стержнекорневых трав / В. О. Казарян, Н. В. Балагезян. – Ереван, 1960. – 46 с.

200. Камаев, И. О. Вертикальная структура населения пауков (*Aranei*) сосновых лесов / И. О. Камаев // Научные труды ГПЗ «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола, 2008. – Вып. 3. – С. 198–213.

201. Капелев, И. Г. Интродукция монарды в Никитинском ботаническом саду / И. Г. Капелев // Бюллетень ГБС. – М.: Наука, 1984. – Вып. 134. – С. 13–17.

202. Каппер, О. Г. Хвойные породы (лесоводственная характеристика) / О. Г. Каппер. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. – 304 с.

203. Карписонова, Р. А. Методика фенологических наблюдений за травянистыми многолетниками в отделе флоры СССР / Р. А. Карписонова // Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М., 1972. – С. 47–53.

204. Катенин, А. Е. Микориза растений северо-востока Европейской части СССР / А. Е. Катенин. – Л.: Наука, 1972. – 139 с.

205. Кирик, А. И. Методические указания для проведения практических занятий по курсу «Онтоморфология растений» / А. И. Кирик, Е. С. Гегучадзе. – Воронеж, 2001. – 32 с.

206. Князев, М. С. Заметки по систематике и хорологии видов родства *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. II. Виды родства *Oxytropis ambigua* / М. С. Князев // Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86, № 1. – С. 126–133.

207. Князев, М. С. Новый вид рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из северного Казахстана и Оренбургской области России / М. С. Князев // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 4. – С. 98–103.

208. Князев, М. С. Заметки по систематике и хорологии видов родства *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. V. Секция *Orobia* / М. С. Князев // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 3. – С. 415–423.

209. Кобранов, Н. П. Из области лесного семеноведения / Н. П. Кобранов // Вест. опытно-дел. Средне-Черноземной области. Воронежск. с.-х. опытно-ст. – 1924. – С. 114–130.

210. Колегова, Е. Б. Онтогенез *Thymus jennisseensis* Пјин / Е. Б. Колегова, В. А. Черемушкина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы IV Всерос. науч. шк. конф. с международным участием / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2010. – С. 198–200.

211. Колегова, Е. Б. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (*Lamiaceae*) в Хакасии / Е. Б. Колегова, В. А. Черемушкина // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97, № 2. – С. 173–183.

212. Колесникова, Е. Г. Однолетние цветы / Е. Г. Колесникова. – М.: МСП, 2003. – С. 141–146, 170–172.

213. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin / Е. В. Зубкова, Л. Г. Ханина, Т. И. Грохлина, Ю. А. Дорогова; Мар. гос. ун-т, Пушинский гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2008. – 96 с.

214. Коновалова, О. А. Содержание валепотриатов и эфирных масел в подземных органах некоторых дикорастущих видов *Valeriana* L. Флоры СССР / О. А. Коновалова, Ю. Н. Горбунов, К. С. Рыбалко // Растительные ресурсы. – 1984. – Т. 20, вып. 3. – С. 387–391.

215. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / сост. Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова, К. С. Байков и др. – Новосибирск: Наука, 2005. – 362 с.

216. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР: в 3 т. / И. В. Ларин и др. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1956. – Т. 3. – 879 с.
217. Кочкарева, Т. Ф. Семейство *Lamiaceae* / Т. Ф. Кочкарева // Флора Таджикской ССР. – Л.: Наука, 1986. – Т. 8. – С. 104–142.
218. Красная книга Брянской области. Растения. Грибы – Брянск: Читай-город, 2004. – 272 с.
219. Красная книга Иркутской области – Иркутск: Время странствий, 2010. – 480 с.
220. Красная книга Калининградской области / под ред. В. П. Дедкова, Г. В. Гришанова. – Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2010. – 334 с.,
221. Красная книга Калужской области – Калуга: Золотая Аллея, 2006. – 608 с.
222. Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники / под ред. В. С. Новикова. – М.: КМК, 2005. – 510 с.
223. Красная книга Московской области / Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев (отв. ред.). – Изд. второе, доп. и перераб. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. – 828 с.
224. Красная книга Нижегородской области. Т. 2: Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы. – Нижний Новгород, 2005. – 328 с.
225. Красная книга Пензенской области. Т. 1: Растения и грибы / науч. ред. А. И. Иванов. – Пенза: Пензенская правда, 2002. – 160 с.
226. Красная книга Пермского края [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.permecology.ru/redbook/008_plant.aspx?p=2.
227. Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т. 1: Растения и грибы. – Уфа: МедиаПринт, 2011. – 384 с.
228. Красная книга Республики Башкортостан: в 3 т. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Е. В. Кучеров, А. А. Мулдашев, А. Х. Галеева. – Уфа: изд-во Китап, 2001. – 280с.
229. Красная книга Республики Беларусь. – Минск: БерЭн, 2006. – 456 с.
230. Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Сыктывкар, 1988. – 528 с.
231. Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. – Новосибирск: Наука, 2002. – 340 с.
232. Красная книга Республики Дагестан. Ч. 1: Растения / сост. Р. А. Муртазалиев, А. А. Теймуров. – Махачкала. 2009. – 552 с.
233. Красная книга Республики Казахстан. – Алматы, 1996. – 452 с.
234. Красная книга Республики Коми. – Сыктывкар: Изд-во ООО «Коми республик. Типография», 2009. – 791 с.
235. Красная книга Республики Мордовия: в 2 т. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / сост. Т. Б. Силаева. – Саранск: Мордов. кн. изд-во, 2003. – 288 с.
236. Красная книга Республики Татарстан – Казань: Природа. ТОО «СТАР», 1995. – 454 с.
237. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). – Казань: Идел-Пресс, 2006. – 832 с.

238. Красная книга Республики Татарстан / ред.: А. И. Щеповских, В. А. Бойко, М. А. Горшков, Т. В. Рогова. – Казань: Идель-Пресс, 2006. – 812 с.

239. Красная книга Республики Тыва: Растения / И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло, В. М. Ханминчун и др.; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Центр. сиб. ботан. сад и др. – Новосибирск: СО РАН, 1999. – 149 с.

240. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 855 с.

241. Красная книга РСФСР. Растения. – М.: Росагропромиздат, 1988. – 590 с.

242. Красная книга Рязанской области: официальное научное издание / Министерство природопользования и экологии Рязанской области; Окский государственный природный заповедник; Рязанский государственный университет; отв. ред. В. П. Иванчев, М. В. Казакова. – Изд. 2-е, перераб. и дополн. – Рязань: НП «Голос губернии», 2011. – 626 с.

243. Красная книга Самарской области. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / под ред. Г. С. Розенберга и С. В. Саксонова. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. – 372 с.

244. Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). – Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1996. – 279 с.

245. Красная книга Тверской области / под ред. А. С. Сорокина. – Тверь: Веч. Твери, Изд-во АНТЭЖ, 2002. – 256 с.

246. Красная книга Тульской области: растения и грибы: официальное издание / Администрация Тульской области; Департамент Тульской области по экологии и природным ресурсам; Центр охраны дикой природы; под ред. А. В. Щербакова. – Тула: Гриф и К, 2010. – 393 с.

247. Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники, грибы / под ред. В. В. Туганаева. – Ижевск: Изд-во Удмуртский университет, 2001. – 290 с.

248. Красная книга Ульяновской области (растения): в 2 т. / под науч. ред. Н. С. Ракова; Правительство Ульяновской области. – Ульяновск: УлГУ, 2005. – Т. 2. – 220 с.

249. Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. Н. С. Корытин. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. – 450 с.

250. Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Растения. – Чита: Стиль, 2002. – 278 с.

251. Красная книга Ярославской области / под ред. Л. В. Воронина. – Ярославль: Изд-во Александра Рутмана, 2004. – 384 с.

252. Кривенко, Д. А. К вопросу о распространении *Astragalus olchonensis* Gontsch. (*Fabaceae* Lindl.) / Д. А. Кривенко, А. В. Верхозина, М. А. Маркарян // Вклад молодых ученых в биологические исследования: Международная школа-семинар молодых ученых. – Иркутск: Репроцентр А1, 2010. – С. 25–28.

253. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Н. А. Торопова, Л. Д. Фаликов // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 7–33.

254. Критическое состояние ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, Р. В. Попадюк, О. В. Смирнова // Проблемы устойчивости биологических систем. – М.: Наука, 1992. – С. 51–59.

255. Крылова, И. Л. Развитие замещающих побегов у сосны и бука / И. Л. Крылова // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1958. – Т. 63, вып. 3. – С. 24–30.

256. Куватова, Д. Н. Состояние популяции *Oxytropis baschkirensis* Кнжасев (*Fabaceae*) на горе Тратау / Д. Н. Куватова, О. А. Елизарьева // Вопросы изучения биологического разнообразия и геологических памятников охраняемых природных территорий Южного Урала: сб. науч. тр. – Уфа, 2012. – Вып. 4. – С. 77–83.

257. Куватова, Д. Н. Эколого-биологические особенности редкого эндемика Южного Урала *Oxytropis baschkirensis* Кнжасев (*Fabaceae*) в естественных условиях и при интродукции: дис. ... канд. биол. наук / Д. Н. Куватова. – Уфа, 2011. – 242 с.

258. Кузнецова, Г. В. Морфогенез и ритм развития астрагала рогового *Astragalus ceratoides* М. В. / Г. В. Кузнецова // Комплексное изучение полезных растений Сибири. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1974. – С. 44–56.

259. Кузнецова, Г. В. Соцветия: Морфологическая классификация / Г. В. Кузнецова, Н. И. Пряхина, Г. П. Яковлев. – СПб.: Химико-фарм. ин-т, 1992. – 127 с.

260. Куликов, П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения) / П. В. Куликов. – Екатеринбург: Миасс, Геотур, 2005. – 537 с.

261. Куликов, П. В. О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре *in vitro* / П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов // Бюлл. Гл. ботан. сада. – М.: Наука, 1998. – Вып. 176. – С. 125–131.

262. Куликов, П. В. О наличии *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova во флорах Урала и Западной Сибири / П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. – 1999. – Т. 104, вып. 2. – С. 29–33.

263. Куликов, П. В. Особенности становления микоризного симбиоза в онтогенезе орхидных умеренной зоны / П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов // Экология. – 2001. – № 6. – С. 442–446.

264. Культивирование орхидей европейской России / А. И. Широков, Г. Л. Колемейцева, А. В. Буров, Е. В. Каменева. – Н. Новгород, 2005. – 64 с.

265. Курбатский, В. И. Сем. *Valerianaceae* – валериановые / В. И. Курбатский // Флора Сибири: *Solanaceae-Lobeliaceae*. – Новосибирск: Наука, 1996. – Т. 12. – С. 134–142.

266. Курченко, Е. И. Род полевица (*Agrostis* L. сем. *Poaceae*) в России и сопредельных странах: морфология, систематика, эволюционные отношения / Е. И. Курченко. – М.: Прометей, 2010. – 514 с.

267. Кучеров, Е. В. Охрана растений на Южном Урале / Е. В. Кучеров, А. А. Муддашев, А. Х. Галеева. – М.: Наука, 1987. – 205 с.

268. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Наука, 1990. – 352 с.

269. Лебедева, М. Ю. Видовой состав эпифитных лишайников сосны Севера Русской равнины (на примере Карелии, Ленинградской, Московской и Новгородской областей) / М. Ю. Лебедева // Новости систематики низших растений. – СПб.: Наука, 2004. – Т. 37. – С. 271–284.

270. Лебедева, М. Ю. Эпифитные лишайники хвойных лесов Северо-Востока Карельского перешейка: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М. Ю. Лебедева. – СПб., 2005. – 18 с.

271. Левина, Р. Е. Морфология и экология плодов / Р. Е. Левина. – Л.: Наука, 1987. – 160 с.

272. Лесина, С. А. Онтогенез и экология произрастания *Scorzonera glabra* в Челябинской области / С. А. Лесина, Е. В. Коротеева // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2011. – № 12. – С. 202–204.

273. Лесная энциклопедия: в 2 т. / гл. ред. Г. И. Воробьев; ред. кол.: Н. А. Анучин, В. Г. Атрохин, В. Н. Виноградов и др. – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – Т. 2. – 631 с.

274. Лесные травянистые растения / Ю. Е. Алексеев, М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина – М.: Агропромиздат, 1988. – 223 с.

275. Литвинская, С. А. Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, созология, экология / С. А. Литвинская, Р. А. Муртазалиев. – Краснодар, 2009. – 439 с.

276. Лияскин, В. Н. Определитель сорных растений Мордовской ССР: учеб. пособ. / В. Н. Лияскин. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1993. – С. 41.

277. Ломагина, З. В. Семейство *Valerianaceae* Batsch / З. В. Ломагина, Т. Ю. Данчул // Растительные Ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Caprifoliaceae* – *Plantaginaceae*. – Л.: Наука, 1990. – С. 20–30.

278. Ломоносова, М. Н. Семейство *Chenopodiaceae* – Маревые / М. Н. Ломоносова // Флора Сибири: в 14 т. – Новосибирск: Наука, 1992. – Т. 5. – С. 135–183.

279. Мазуренко, М. Т. Вересковые кустарники Дальнего Востока / М. Т. Мазуренко. – М.: Наука, 1982. – 183 с.

280. Мазуренко, М. Т. Структура и морфогенез кустарничков / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков. – М.: Наука, 1977. – 160 с.

281. Макаров, А. А. Биологически активные вещества в растениях Якутии / А. А. Макаров. – Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1989. – 156 с.

282. Малышев, Л. И. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова. – Новосибирск, 1984. – 265 с.

283. Малышева, Т. В. Роль мохообразных и лишайников в жизни леса / Т. В. Малышева. – М.: Альфа, 1992. – Т. 1. – 222 с.; Т. 2. – 169 с.

284. Мальцев, А. И. Сорная растительность СССР и меры борьбы с нею: учеб. пособ. для с.-х. вузов / А. И. Мальцев. – М.; Л.: Сельхозиздат, 1936. – 227 с.

285. Марков, М. В. Популяционная биология растений / М. В. Марков. – Казань: КГУ, 1986. – 110 с.

286. Масленников, А. В. Кальцефильная флора центральной части Приволжской возвышенности: дисс. ... канд. биол. наук / А. В. Масленников. – М., 1993. – 283 с.

287. Маслова, Н. В. Результаты изучения биологии при интродукции редких видов декоративных растений из рода *Oxytropis* DC. в Республике Башкортостан / Н. В. Маслова, Е. В. Кучеров // Ботанические сады России: история, место и роль в развитии современного общества. – Соликамск, 2001. – С. 86–89.

288. Маслова, Н. В. Коллекция редких видов семейства *Fabaceae* Lindl. в ботаническом саду / Н. В. Маслова, О. А. Каримова, Л. М. Абрамова // Биоразнообразие растений на Южном Урале в природе и при интродукции. – Уфа: Гилем, 2009. – С. 65–80.

289. *Матвеев, В. А.* Видовой состав полужесткокрылых насекомых (Insecta, Heteroptera) Республики Марий Эл / В. А. Матвеев // Научные труды ГПЗ «Большая Кокшага» / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2009. – Вып. 4. – С. 247–263.
290. *Матвеев, В. А.* Фауна отдельных семейств жуков (Insecta, Coleoptera) Республики Марий Эл / В. А. Матвеев // Научные труды ГПЗ «Большая Кокшага» / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2008. – Вып. 3. – С. 214–250.
291. *Матвеев, И. В.* Видовой состав кукулиоидных долгоносиков Республики Марий Эл: справочное пособие / И. В. Матвеев, В. А. Матвеев. – Йошкар-Ола, 2006. – 32 с.
292. *Матвеев, Н. М.* Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны) / Н. М. Матвеев. – Самара: Самарский ун-т, 2006. – 311 с.
293. *Махлаюк, В. П.* Лекарственные растения в народной медицине. – М.: Нива России, 1992. – 477 с.
294. *Мельников, Д. Г.* Состояние и перспективы изучения семейства Яснотковые (*Lamiaceae*) в Удмуртии / Д. Г. Мельников // Вестник Удмуртского ун-та. – 2001. – № 7. – С. 106–121.
295. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову / И. А. Цаценкин, С. И. Дмитриева, Н. В. Беляева, И. В. Савченко. – М.: ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 1974. – 248 с.
296. Методы изучения популяций и их консортивных связей в природных и антропогенно-трансформированных экосистемах / К. Ф. Хмелев, А. А. Афанасьев, А. И. Кирик, В. В. Негрбов, В. В. Онищенко // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга: учеб. пособие / под ред. Д. Б. Гелашвили. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2000. – Ч. 4. – С. 220–258.
297. *Минина, Н. Н.* Декоративные дикорастущие растения флоры Республики Башкортостан (интродукция и перспектива использования в озеленении): дис. ... канд. биол. наук / Н. Н. Минина. – Уфа, 2000. – 236 с.
298. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / отв. ред. В. И. Кудеяров. – М.: Наука, 2007. – 380 с.
299. Модульная организация дерновинных злаков степей Центральной Якутии / С. Н. Андреева, А. А. Скобелева, Е. А. Гагарина, М. М. Черосов, Е. И. Троева // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы Междунар. науч. конф., посвященной 110-летию А. А. Уранова (Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.). – Кострома: КГУ им. Н. А. Некрасова, 2011. – Т. 1. – С. 15–20.
300. Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы / под ред. А. С. Исаева. – М.: Наука, 2008. – 453 с.
301. *Морозов, Г. Ф.* Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. – Л.: Гос. издат., 1930. – 438 с.
302. *Муртазалиев, Р. А.* Конспект флоры Дагестана. Т. II (*Euphorbiaceae* – *Dipsacaceae*) / Р. А. Муртазалиев; отв. ред. чл.-корр. РАН Р. В. Камелин. – Махачкала: Изд. дом «Эпоха», 2009. – 248 с.

303. Мухина, В. Ф. Семенное возобновление *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) spreng. в Центральной Якутии / В. Ф. Мухина. // Растительные ресурсы. – 1996. – Т. 32, № 1–2. – С. 17–40.
304. Наглядный словарь: Растения. – М.: Слово, 2001. – 63 с.
305. Научно-техническая информация в лесном хозяйстве. – Минск, 2004. – Вып. 10. – 59 с.
306. Недосекина, Т. В. Онтогенез шлемника приземистого (*Scutellaria supina* L.) / Т. В. Недосекина // Онтогенетический атлас лекарственных растений: учеб. пособие. – Йошкар-Ола, 2002. – Т. 3. – С. 60–63.
307. Немирова, Е. С. К экологии видов рода *Allium* L. флоры Предкавказья / Е. С. Немирова, И. В. Троцкая // Вестн. МГОУ. – 2008. – № 3. – С. 46–51.
308. Немирова, Е. С. О положении *Allium inaequale* Janka в системе рода *Allium* L. / Е. С. Немирова, И. В. Троцкая // Университетская наука – региону: материалы науч. конф. – Ставрополь, 2004. – С. 133–134.
309. Немченко, Э. П. Многолетние цветы в саду / Э. П. Немченко – М.: Фитон+, 2001. – С. 172–173.
310. Нефедов, А. А. Часть IV: Особо охраняемые природные территории (ООПТ) / А. А. Нефедов // Состояние и охрана окружающей среды Омской области в 2002 году / ГУПР МПР РФ по Омской области. – Омск, 2003. – С. 1–12.
311. Николаева, М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова. – Л.: Наука, 1985. – 348 с.
312. Нильсон, Э. М. Эпифитные лишайники в условиях кислого и щелочного загрязнения / Э. М. Нильсон, Л. Н. Мартин // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. – Таллин: Изд. АН ЭССР, 1982. – Ч. 2. – С. 88–100.
313. Новиков, Г. Н. О формах размножения пустынных полукустарничков / Г. Н. Новиков // Советская ботаника. – 1943. – № 2. – С. 30–37.
314. Новоселова, А. С. Селекция и семеноводство многолетних трав / А. С. Новоселова. – М.: Колос, 1978. – 300 с.
315. Нотов, А. А. Сопряженный анализ компонентов флоры Тверской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А. А. Нотов. – М., 2012. – 42 с.
316. Нотов, А. А. Аннотированный список лишенофлоры Тверской области / А. А. Нотов, Д. Е. Гимельбрант, Г. П. Урбанавичюс. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2011. – 124 с.
317. Нотов, А. А. Материалы к флоре Тверской области Ч. 1: Высшие растения / А. А. Нотов. – 4-я версия, перераб. и доп. – Тверь: ООО «ГЕРС», 2005. – 214 с.
318. Нухимовский, Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» / Е. Л. Нухимовский // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1973. – Т. 78, вып. 5. – С. 107–120.
319. Нухимовский, Е. Л. Биоморфология и эмбриогенез *Valeriana officinalis* L. в условиях выращивания (Московская область) / Е. Л. Нухимовский, И. Д. Семенихин, Е. В. Шугаева // Растительные ресурсы. – 1989. – Т. 25, вып. 1. – С. 15–32.
320. Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1: Теория организации биоморф / Е. Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – 630 с.

321. О внутривидовой систематике *Pinus sylvestris* (Pinaceae) / Л. И. Милотин, С. Р. Кузьмин, Н. А. Кузьмина, Т. Н. Новикова // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95, № 12. – С. 1755–1762.
322. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний / А. С. Комаров, Л. Г. Ханина, Е. В. Зубкова, В. С. Губанов, В. Г. Фомин // Биол. науки. – 1991. – №8. – С. 45–51.
323. Общая экология: учеб. для вузов / под ред. А. С. Степановских. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. – 510 с.
324. Олейникова, Е. М. Классификация моделей структурной организации травянистых стержнекорневых растений Воронежской области / Е. М. Олейникова // Вестник ВГУ. Серия: Биология. Химия. Фармация. – 2010. – № 2. – С. 99–106.
325. Олейникова, Е. М. Онтоморфогенез и структура ценопопуляций *Salvia verticillata* L. / Е. М. Олейникова / Вестник Воронежского ГАУ. – 2012. – № 4 (35). – С. 61–67.
326. Оленников, Д. Н. Структурно-функциональное исследование биополимеров растительного и грибного происхождения и совершенствование методов их анализа: автореф. дис. ... д-ра фарм. наук / Д. Н. Оленников. – Улан-Удэ, 2012. – 40 с.
327. Онтогенез валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.) / Л. А. Жукова, Н. В. Илющечкина, О. В. Минина, Е. В. Теленкова, Н. П. Грошева, О. Л. Воскресенская, Е. А. Алябшева // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 1997. – Т. 1. – С. 115–120.
328. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / отв. ред. А. А. Уранов. – М., 1967. – 155 с.
329. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – 240 с.
330. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – 268 с.
331. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – Т. 3. – 280 с.
332. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова – Йошкар-Ола, МарГУ, 2007. – Т. 5. – 240 с.
333. Онтогенетический атлас растений / отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. – Т. 6. – 336 с.
334. Определитель растений Алтайского края / И. М. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2003. – С. 370.
335. Определитель растений Среднего Поволжья / отв. ред. В. В. Благовещенский. – Л.: Наука, 1984. – С. 152–158.
336. Орлова, Л. В. Отдел 5. Pinophyta – Голосеменные / Л. В. Орлова // Конспект флоры Восточной Европы. – М.; СПб.: КМК, 2012. – Т. 1. – С. 49–89.
337. Орхидные нашей страны / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. – М.: Наука, 1991. – 224 с.
338. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана / С. А. Мамаев, М. С. Князев, П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 124 с.

339. Османова, Г. О. Поливариантность развития побегов у некоторых видов рода *Plantago* Juss. / Г. О. Османова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – № 5. – С. 121–125.
340. Особенности формирования крон сосны и ели // Лесное хозяйство. – 1986. – № 12. – С. 30–31.
341. Оценка состояния популяции *Oxytropis ambigua* (*Fabaceae*) на Южном Урале / А. А. Мулдашев, Н. В. Маслова, А. Х. Галеева, Д. Н. Куватова // XXII Любимцевские чтения. 2008. Современные проблемы эволюции: в 2 т. Т. 2: Секция экологии и биологии. – Ульяновск, 2008. – С. 138–143.
342. Павлов, Н. Е. Биологические особенности волоснеца, ломкоколосника и местных дикорастущих злаковых трав в условиях Центральной Якутии: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Н. Е. Павлов. – Л., 1982. – 25 с.
343. Павлов, Н. Е. Селекция многолетних злаковых трав в Якутии: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук / Н. Е. Павлов. – Якутск, 2002. – 31 с.
344. Павлов, Н. Е. Интродукция и селекция многолетних злаковых трав в Якутии / Н. Е. Павлов, Ф. Г. Томская, Е. П. Софронова. – РАСХН. Сиб. отд.-ние. Якут. НИИСХ. – Новосибирск, 2006. – 240 с.
345. Палов, М. Энциклопедия лекарственных растений / М. Палов – М.: Мир, 1998. – 467 с.
346. Панов, В. В. Болотные формы *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) / В. В. Панов // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 5. – С. 647–658.
347. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
348. Петрова, С. Е. Онтоморфогенез некоторых восточноевропейских представителей семейства *Umbelliferae* Moris. (*Apiaceae* Lindl.): автореф. ... канд. биол. наук / С. Е. Петрова. – М., 2008. – 20 с.
349. Пешкова, Г. А. Лесной комплекс видов / Г. А. Пешкова, А. А. Киселева // Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – С. 146–206.
350. Пешкова, Г. А. Семейство *Fabaceae*, или *Leguminosae* – Бобовые / Г. А. Пешкова // Флора Центральной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1979. – Т. 2. – С. 585–639.
351. Пешкова, Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири / Г. А. Пешкова. – Новосибирск: Наука, 2001. – 192 с.
352. Пидотти, О. А. Определитель всходов однолетних декоративных растений / О. А. Пидотти. – Л.: Наука, 1967. – 124 с.
353. Пименов, М. Г. Зонтичные (*Umbelliferae*) России / М. Г. Пименов, Т. А. Остроумова. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 477 с.
354. Плаксина, Т. И. Флора Волго-Уральского региона: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Т. И. Плаксина. – М., 1994. – 36 с.
355. Плаксина, Т. И. Конспект флоры Волго-Уральского региона / Т. И. Плаксина. – Самара: Изд-во СГУ, 2001. – 388 с.
356. Победимова, Е. Г. Род Подмаренник – *Galium* L. / Е. Г. Победимова // Флора СССР. – М.; Л., 1958. – Т. XXIII. – С. 287–381.

357. *Повыдыш, М. Н.* Сем. *Fabaceae* / М. Н. Повыдыш, Н. С. Бобылева, Н. В. Битюкова // Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Семейства *Fabaceae* – *Ariaceae*. – СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. – С. 11–91.
358. Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – 84 с.
359. *Подымов, А. И.* Лекарственные растения Марийской АССР / А. И. Подымов, Ю. Д. Суслов. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1990. – 192 с.
360. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные) / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров // Иллюстрированный определитель растений Средней России / Институт технологических исследований. – М., 2004. – Т. 3. – 386 с.
361. *Полевой, В. В.* Физиология растений / В. В. Полевой. – М.: Высш. шк., 1989. – 464 с.
362. Полезные растения Хакасии. Ресурсы и интродукция / Р. Я. Пленник, Э. М. Гонтарь, Е. В. Тюрина и др. – Новосибирск: Наука, Сибирское отд., 1989. – 271 с.
363. *Полетико, О. М.* Декоративные травянистые растения открытого грунта. Справочник по номенклатуре родов и видов / О. М. Полетико, А. П. Мишенкова. – Л.: Наука, 1967. – С. 124.
364. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание / отв. ред. О. Л. Воскресенская; Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2006. – 326 с.
365. *Пошкурлат, А. П.* Строение и развитие дерновин чия / А. П. Пошкурлат // Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. – М., 1941. – Т. 30, вып. 1. – С. 101–151.
366. *Пояркова, А. И.* Семейство *Lamiaceae* / А. И. Пояркова // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 20. – С. 288–289.
367. *Правдин, Л. Ф.* Сосна обыкновенная / Л. Ф. Правдин. – М., 1964. – 190 с.
368. Применение методов сканирующей электронной микроскопии в исследованиях морфологии плодов и семян / А. С. Рябченко, Ю. К. Виноградова, Г. Л. Коломийцева, М. А. Галкина // Бюлл. Гл. ботан. сада. – 2013. – Вып. 199, № 1. – С. 73–80.
369. *Пушай, Е. С.* Биология, экология и распространение видов сем. *Orchidaceae* Juss. в Тверской области: монография / Е. С. Пушай, С. М. Дементьева. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2008. – 206 с.
370. *Пчелин, В. И.* Дендрология: учебник / В. И. Пчелин. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – 519 с.
371. *Работнов, Т. А.* Опыт определения возраста у травянистых растений / Т. А. Работнов // Ботанический журнал. – 1946. – Т. 31, № 5. – С. 24–28.
372. *Работнов, Т. А.* Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений / Т. А. Работнов // Успехи совр. биол. 1947. – Т. 23, вып. 1 (4). – С. 133–149.
373. *Работнов, Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер.3: Геоботаника. – М.: АН СССР, 1950а. – Вып. 6. – С. 7–204.

374. Работнов, Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. – М.; Л.: Наука, 1950б. – Т. 1. – С. 465–483.
375. Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций / Т. А. Работнов // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел биол. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 141–149.
376. Работнов, Т. А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов / Т. А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80, вып. 2. – С. 5–17.
377. Радкевич, О. Н. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала / О. Н. Радкевич, Л. Н. Шубина // Тр. САГУ. – 1935. – Сер. 8, вып. 25. – С. 63–71.
378. Разнообразие растительного мира Якутии / В. И. Захарова и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. – 328 с.
379. Растения для нас / К. Ф. Блинова, В. В. Вандышев, М. Н. Комаров [и др.]. – СПб.: Учебная книга, 1996. – 655 с.
380. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Caprifoliaceae* – *Plantaginaceae*. – СПб.: Наука, 1990. – 325 с.
381. Растительные ресурсы России. Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2011. – Т. 4. – 630 с.
382. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae-Limoniaceae*. – Л.: Наука, 1985. – 460 с.
383. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование (*Hydrangeaceae* – *Haloragaceae*). Род *Astragalus* L. – Л.: Наука, 1987. – С. 109–125.
384. Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейство *Rutaceae* – *Elaeagnaceae*. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1988. – 357 с.
385. Рачковская, Е. И. К биологии пустынных полукустарничков / Е. И. Рачковская // Тр. Бот. ин-та АН СССР. – Сер. 3, вып. 34. – С. 123–134.
386. Регир, В. Г. Материалы по биологии и химической изменчивости некоторых лекарственных растений Северо-Запада: дис. ... канд. фарм. наук / В. Г. Регир. – Л., Ленинградск. хим.-фарм. ин-т, 1966.
387. Род *Astragalus* L. – Астрагал / Н. Ф. Гончаров, М. Г. Попов, А. Г. Борисова и др. // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – Т. 12. – 915 с.
388. Родионова, Г. Н. Семенная продуктивность эндемичных астрагалов / Г. Н. Родионова // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах: междунар. межвед. сб. науч. тр. / под ред. Н. М. Матвеева. – Самара: Изд-во Самарского ун-та, 1996. – С. 254–263.
389. Родионова, Г. Н. Экологический мониторинг эндемичных астрагалов в Среднем Поволжье / Г. Н. Родионова, К. Ф. Хмелев // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан: материалы IV Республ. научн. конф. – Казань: Новое знание, 2000. – С. 263–265.

390. Родионова, Г. Н. Онторморфогенез и поливариантность развития астрагалов бассейна Средней Волги / Г. Н. Родионова // VII молодежная конференция ботаников в С.-Петербурге (15–19 мая 2000 г.). – СПб., 2000а. – С. 102.

391. Родионова, Г. Н. Ритм сезонного развития *Astragalus zingeri* Korsh. / Г. Н. Родионова // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: материалы Всерос. науч. конф. – Саратов, 2000б. – С. 247–248.

392. Родионова, Г. Н. Структура и динамика ценопопуляций некоторых эндемичных астрагалов бассейна Средней Волги / Г. Н. Родионова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 2000в. – 22 с.

393. Родионова, Г. Н. Особенности возрастной структуры и динамики ценопопуляций эндемичных астрагалов в пределах Высокого Заволжья и Самарской Луки / Г. Н. Родионова // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвящ. 100-летию со дня рождения А. А. Уранова / под общ. ред. проф. А. Г. Еленевского. – М., 2001. – С. 145–147.

394. Родионова, Г. Н. Пространственная структура ценопопуляций эндемичных астрагалов / Г. Н. Родионова // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: межкв. сб. науч. тр. – Самара, Изд-во СамГПУ, 2003а. – Вып. 2. – С. 266–273.

395. Родионова, Г. Н. Виталитетная гетерогенность популяций эндемичных астрагалов / Г. Н. Родионова // Экологические, морфологические особенности и современные методы исследования живых систем. – Казань, 2003б. – С. 52–54.

396. Родионова, Г. Н. Репродуктивная активность эндемичных астрагалов / Г. Н. Родионова // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: межвуз. сб. науч. трудов. – Самара: Изд-во СГПУ, 2003в. – Вып. 3 (1). – С. 82–94.

397. Родионова, Г. Н. Онторморфогенез и поливариантность развития некоторых видов рода *Astragalus* L. / Г. Н. Родионова // Тр. VII межд. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2004. – С. 216–217.

398. Родионова, Г. Н. Комплексная оценка адаптивных признаков растений в условиях антропогенной трансформации степных экосистем / Г. Н. Родионова // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: материалы Всерос. науч. конф. с международным участием (20–24 сент. 2011 г.). – Т. 2: Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. – Санкт-Петербург, БИН им. В. Л. Комарова РАН, 2011. – С. 457–460.

399. Рубин, Б. А. Проблемы физиологии в современном растениеводстве / Б. А. Рубин. – М.: Колос, 1979. – 302 с.

400. Руководство по энтомологической практике: учеб. пособие / под ред. В. П. Тыщенко. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. – 230 с.

401. Рухленко, И. А. Конспект сообществ подкласса *Kalidienae* Golub et al. 2001 (кл. *Salicornietea fruticosae*) на территории Евразии / И. А. Рухленко // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, вып. 5. – С. 114–121.

402. Рыбалко, Т. М. Бактериозы хвойных Сибири / Т. М. Рыбалко, А. Б. Гукасян. – Новосибирск: Наука, 1986. – 83 с.

403. Рысина, Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г. П. Рысина. – М.: Наука, 1973. – 216 с.

404. *Рябинина, З. Н.* Конспект флоры Оренбургской области / З. Н. Рябинина. – Екатеринбург: УрО РАН, 1998. – 164 с.
405. *Рябинина, З. Н.* Определитель сосудистых растений Оренбургской области / З. Н. Рябинина, М. С. Князев. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2009. – С. 254–279.
406. *Савкина, З. П.* Кормовые злаки флоры Якутии в культуре / З. П. Савкина, Т. В. Андреева, В. Т. Парилова. – Новосибирск: Наука, 1982. – 87 с.
407. *Свинцова, В. С.* Характер изменчивости признаков репродуктивной сферы *Pinus sylvestris* L. в условиях среднерусской лесостепи (Воронежская область) / В. С. Свинцова: дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 2002.
408. *Селедец, В. П.* Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России / В. П. Селедец. – Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000. – 248 с.
409. *Селютина, И. Ю.* Биологически активные вещества видов рода *Allium* L. (Alliaceae) / И. Ю. Селютина // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. – 2007. – Т. 2, вып. 2. – С. 79–86.
410. Семена орхидей: развитие, структура, прорастание / Г. Л. Коломейцева, В. А. Антипина, А. И. Широков, М. И. Хомутовский, А. В. Бабоша, А. С. Рябченко. – М.: ГЕОС, 2012. – 352 с.
411. *Семенова, В. В.* Особенности структуры природных ценопопуляций и поливариантность онтогенеза *Valeriana alternifolia* Ledeb. в Якутии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. В. Семенова. – Якутск, 2006. – 20 с.
412. *Семенова, Г. П.* Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г. П. Семенова – Новосибирск: Гео, 2007. – 408 с.
413. *Серебряков, И. Г.* О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов / И. Г. Серебряков // Вестник Моск. университета. – 1947. – № 7. – С. 23–28.
414. *Серебряков, И. Г.* Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
415. *Серебряков, И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1964. – С. 146–202.
416. *Серебряков, И. Г.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников / И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 2. – С. 67–81.
417. *Серебрякова, Т. И.* Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков / Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
418. *Серебрякова, Т. И.* Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (Violaceae) / Т. И. Серебрякова, Т. В. Богомолова // Ботанический журнал. – 1984. – Т. 69, № 7. – С. 729–742.
419. *Серикова, В. И.* Начальные этапы онтогенеза некоторых редких степных растений в Ботаническом саду ВГУ / В. И. Серикова // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2010: материалы науч. конф. – Курск, 2010. – С. 191–194.
420. *Сиднева, О. В.* Биохимическая специфичность сибирских видов секции *Cenanthrum* Koch рода *Astragalus* L. (Fabaceae) / О. В. Сиднева // Turczaninowia. – 2005. – Т. 84, вып. 4. – С. 73–82.
421. *Симагина, Н. О.* Фенольные соединения *Artemisia santonica* L. *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., проявляющие аллелопатическую активность / Н. О. Си-

магина, Н. В. Глумова // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия: Биология, химия. – 2008. – Т. 21, вып. 60. – С. 113–120.

422. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии / П. А. Гоголева, К. Е. Кононов, Б. М. Миркин, С. И. Миронова – Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1987. – 176 с.

423. Скобелева, А. А. Биоморфология ломкоколосника дернистого *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova), произрастающего в центральной Якутии / А. А. Скобелева // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, №1 (4).– С. 895–898.

424. Скобелева, А. А. Популяционно-онтогенетическая характеристика *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova в условиях Центральной Якутии / А. А. Скобелева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (6). – С. 1543–1546.

425. Смирнова, О. В. Зеленчук желтый / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Биологическая флора Московской области. – 1976. – Вып. 3. – С. 139–150.

426. Смирнова, О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 207 с.

427. Смит, С. Е. Микоризный симбиоз / С. Е. Смит, Д. Дж. Рид. – М.: КМК, 2012. – 776 с.

428. Соколов, Т. А. Декоративное растениеводство. Цветоводство: учеб. для студ. вузов / Т. А. Соколова, И. Ю. Бочкова. – М.: Академия, 2006. – 432

429. Сосна обыкновенная / АПК «Витус» [Электронный ресурс]. – 2010. – Режим доступа: http://vitusltd.ru/derev_sosna_ob.html. (дата обращения 6.08.2013).

430. Состояние популяции эндемичного вида *Astragalus olchonensis* (Fabaceae) на острове Ольхон (Байкал) / Е. В. Жмудь, Т. В. Елисафенко, А. В. Верховина, Д. А. Кривенко, Н. С. Звягина, О. В. Дорогина // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 2. – С. 245–255.

431. Состояние ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* (Fabaceae) – эндемика восточного побережья озера Байкал / Е. В. Жмудь, Т. В. Елисафенко, Д. А. Кривенко, А. В. Верховина, Н. С. Звягина, О. В. Дорогина // Ботанический журнал.– 2012. – Т. 97, № 10. – С. 1310–1320.

432. Сосудистые растения Татарстана / О. В. Бакин, Т. В. Рогова, А. П. Ситников. – Казань: Изд-во КГУ, 2000. – 496 с.

433. Спасская, Н. А. Число хромосом некоторых сосудистых растений из Жигулевского заповедника / Н. А. Спасская, Т. И. Плаксина // Ботанический журнал, – 1995. – Т. 80, № 10. – С. 100–101.

434. Спрыгин, И. И. Выходы пород татарского яруса пермской системы в За-волжье как один из центров видообразования в группе калькофильных растений / И. И. Спрыгин // Сов. ботаника. – 1934. – № 4. – С. 61–74.

435. Стешенко, А. П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира / А. П. Стешенко // Тр. Бот. Ин-та АН Тадж. ССР. – Сталинабад, 1956. – Т. 50. – 161 с.

436. Стешенко, А. П. О методах определения возраста и длительности жизни пустынных полукустарничков / А. П. Стешенко // Полевая геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 263–278.

437. *Stipa pennata* L. Описание таксона / Плантариум. Определитель растений on-line [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/36951.html>
438. *Стороженко, Л. Н.* Как вырастить цветы / Л. Н. Стороженко. – М.: Провсвещение, 1978. – 96 с.
439. *Тавлинова, Г. К.* Однолетники / Г. К. Тавлинова. – СПб.: Диамант: Агропромиздат, 2001. – 256 с.
440. *Тамамшиян, С. Г.* Семейство *Asteraceae* / С. Г. Тамамшиян // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – Т. 25. – С. 151–152.
441. *Тарасова, В. Н.* Эпифитный лишайниковый покров основных типов сосновых лесов Южной Карелии и его формирование: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. Н. Тарасова. – СПб., 2000. – 30 с.
442. *Тарасова, В. Н.* Эпифитные лишайники сосновых лесов охраняемых территорий Южной Карелии / В. Н. Тарасова // Новости систематики низших растений. – Т. 34. – СПб.: Наука, 2001. – С. 188–194.
443. *Татаренко, И. В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны / И. В. Татаренко. – М.: Аргус, 1996. – 207 с.
444. *Телятьев, В. В.* Целебные клады: Растения, продукты животного и минерального происхождения Центральной Сибири и их лечебные свойства / В. В. Телятьев. – Иркутск: Восточно-Сибирское кн. изд-во, 1991. – 400 с.
445. *Тихонова, И. В.* Изменение половой структуры популяций сосны в связи с аномалиями температуры / И. В. Тихонова // Экология. – 2007. – № 5. – С. 331–336.
446. *Ткаченко, М. Е.* Общее лесоводство / М. Е. Ткаченко. – М., 1952. – 599 с.
447. *Трулевич, Н. В.* Эколого-фитоценологические основы интродукции растений / Н. В. Трулевич; отв. ред. В. Н. Ворошилов. – М.: Наука, 1991. – 215 с.
448. *Турова, А. Д.* Лекарственные растения СССР и их применение / А. Д. Турова, Э. Н. Сапожникова. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 1983. – 288 с.
449. *Турова, А. Д.* Лекарственные растения СССР и их применение / А. Д. Турова, Э. Н. Сапожникова. – 4-е изд., стер. – М.: Медицина, 1984. – 304 с.
450. *Тухватуллина, Л. А.* Интродукция дикорастущих луков в Башкортостане: биология, размножение, агротехника, использование / Л. А. Тухватуллина, Л. М. Абрамова. – Уфа: АН РБ: Гилем, 2012. – 268 с.
451. *Уранов, А. А.* Жизненные состояния вида в растительном сообществе / А. А. Уранов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1960. – Т. 65, вып. 3. – С. 77–92.
452. *Уранов, А. А.* Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) / А. А. Уранов // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.
453. *Уранов, А. А.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 119–134.
454. *Уранов, А. А.* Из итогов популяционно-онтогенетических исследований (вместо предисловия) / А. А. Уранов // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом: сб. тр. – М., 1974. – С. 3–9.

455. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
456. Урбанавичюс, Г. П. Особенности разнообразия лишенофлоры России / Г. П. Урбанавичюс // Известия РАН. Сер.: Географ. – 2011. – № 1. – С. 66–78.
457. Учебно-полевая практика по ботанике: учеб. пособие для вузов / М. М. Старостенкова, М. А. Гуленкова, Л. М. Шафранова, Н. И. Шорина, Н. С. Барбанщикова. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: ГОЭТАР-Медиа, 2012. – 240 с.
458. Федорович, Э. Э. Инфекционные и неинфекционные болезни сосны обыкновенной: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Э. Э. Федорович. – Новосибирск, 2002. – 18 с.
459. Федорова, А. И. Практикум по экологии и охране окружающей среды / А. И. Федорова, А. Н. Никольская. – М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2003. – 288 с.
460. Федченко, Б. А. Обзор видов рода *Hedysarum* / Б. А. Федченко. – СПб., 1902. – 167 с.
461. Федченко, Б. А. Семейство *Leguminosae* / Б. А. Федченко // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 13. – С. 266–324.
462. Филимонова, З. Н. К вопросу о морфологии луковички видов рода *Allium* L. / З. Н. Филимонова // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент: Фан, 1966. – Вып. 4. – С. 91–99.
463. Фирсова, М. К. Методы определения качества семян / М. К. Фирсова. – М.: Сельхозгиз, 1959. – 350 с.
464. Фисюнов, А. В. Справочник по борьбе с сорняками / А. В. Фисюнов. – 2-е изд. перераб. и доп. – М.: Колос. – 1984. – 255 с.
465. Флора ботанического сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского госуниверситета: св-во о гос. регистрации базы данных № 2012620778 / В. Н. Калаев, А. А. Воронин, О. Н. Сафонова, Б. И. Кузнецов, Л. А. Лепешкина, Е. В. Моисеева, Н. С. Давыдова, Л. С. Бутова, Е. А. Николаев, З. А. Муковнина, Л. И. Симонова, В. Ф. Шипилова, Т. М. Болдырева, Е. А. Воронцова, А. В. Комова, В. И. Серикова, Т. В. Баранова, П. В. Варварин, Н. Н. Языкова, Л. С. Крючкова, Л. А. Максимова. – М., 2012. – 6 с. – (Заявка № 2012620589; Дата поступления 21.06.2012. Зарегистрировано 13.08.2012)
466. Флора Восточной Европы. – М.; СПб.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. – Т. 11. – 535 с.
467. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан. А. Федоров, ред. тома Н. Н. Цвелев. – Л.: Наука, 1987. – Т. 6. – 254 с.
468. Флора европейской части СССР. Т. 8: Покрытосеменные. Двудольные / Н. Н. Цвелев. – Л.: Наука, 1989. 412 с.
469. Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1987. – Т. 4. – С. 125–146.
470. Флора Сибири. *Poaceae* (*Gramineae*). – Новосибирск: Наука, 1990. – Т. 2. – 361 с.
471. Флора Сибири. Т. 9: *Fabaceae* (*Leguminosae*) / под ред. А. В. Положий, Л. И. Малышева. – Новосибирск: Наука, 1994. – 280 с.
472. Флора СССР / под ред. академика В. Л. Комарова. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 712 с.

473. Флора СССР / под ред. В. Л. Комарова. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 13. – 712 с.
474. Флора Таджикской ССР. – Л., 1954. – Т. 8. – С. 114–115.
475. Флора Центральной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1979. – Т. 1. – С. 234–245.
476. Флора юго-востока европейской части СССР / под ред. Б. А. Федченко. – М.; Л.: Госсельхозиздат, 1927–1931. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Вып. I–V.
477. Флора юго-востока европейской части СССР / под ред. Б. А. Федченко. – М.; Л.: Госсельхозиздат, 1931. – Вып. 5. – С. 365–839.
478. Фризен, Н. В. Луковые Сибири / Н. В. Фризен. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – 185 с.
479. Фроули, Д. Аюрведическая терапия / Д. Фроули. – М.: Саттва, 1998. – 448 с.
480. Характеристика возрастных состояний *Oxytropis baschkirensis* Knjasev (*Fabaceae*) на Южном Урале / Н. В. Маслова, А. А. Мулдашев, А. Х. Галеева, Д. Н. Куватова, О. А. Елизарьева // Политематич. электрон. науч. журн. КубГАУ. – 2011. – № 66(02). – С. 1–9; Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2011/02/pdf/27.pdf>/ свободный.
481. Хмелев, К. Ф. Изменение консортивных связей в зависимости от возрастного состава ценопопуляций / К. Ф. Хмелев, А. И. Кирик, В. В. Онищенко // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 250–251.
482. Хомутовский, М. И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Валдайской возвышенности: дис. ... канд. биол. наук / М. И. Хомутовский. – М., 2012. – 237 с.
483. Хохряков, А. П. Эволюция биоморф растений / А. П. Хохряков. – М.: Наука, 1981. – 168 с.
484. Цаценкин, И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала / И. А. Цаценкин. – Душанбе, 1967. – 226 с.
485. Цаценкин, И. А. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову / И. А. Цаценкин. – М.: ВНИИ кормов им. В.Р.Вильямса, 1970. – 250 с.
486. Цаценкин, И. А. Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову / И. А. Цаценкин, А. И. Касач. – Душанбе: Дониш, 1970. – 471 с.
487. Цаценкин, И. А. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову / И. А. Цаценкин, И. В. Савченко, С. И. Дмитриева. – М.: ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 1978. – 302 с.
488. Цветочно-декоративные травянистые растения. Краткие итоги интродукции. – М.: Наука, 1983. – С. 113.
489. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова и др.; отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
490. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова и др. – М.: Наука, 1977. – 132 с.

491. Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
492. Цуриков, М. Н. Гуманные методы исследования беспозвоночных / М. Н. Цуриков // Запов. справа в Україні. – 2004. – Т. 9, вып. 2. – С. 52–57.
493. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.
494. Чадаева В. А. Эколого-биологические особенности видов рода *Allium* L. в Кабардино-Балкарии: дис. ... канд. биол. наук / В. А. Чадаева; Ставропольский госуниверситет. – Нальчик, 2011. – 177 с.
495. Чепик, Ф. А. Определитель деревьев и кустарников / Ф. А. Чепик. – М.: Агропромиздат, 1985. – 232 с.
496. Черемушкина, В. А. Биология луков Евразии / В. А. Черемушкина. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.
497. Черемушкина, В. А. Онтогенез колюрии гравилатовидной (*Coluria geoides* (Pall.) Ledeb.) / В. А. Черемушкина, Т. В. Леонова // Онтогенетический атлас растений / Мар. гос. ун-т; отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2011. – Т. V. – С. 164–170.
498. Черепанов, С. К. Сосудистые растения СССР / С. К. Черепанов. – Л.: Наука, 1981. – 510 с.
499. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья-95, 1995. – С. 9–16.
500. Черепнин, Л. М. Растительность каменистой степи Жигулевских гор / Л. М. Черепнин // Канд. дисс. – М., 1941. – 365 с.
501. Чигуряева, А. А. Редкие и исчезающие виды растений природной флоры Саратовской области / А. А. Чигуряева, Р. Д. Иванова, В. Г. Мичурин, И. Б. Миловидов // Вопросы ботаники Юго-Востока: Флора, растительность, физиология. – Саратов, 1984. – С. 49–78.
502. Чистякова, А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А. А. Чистякова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83, вып. 2. – С. 129–137.
503. Шалыт, М. С. Партикуляция у высших растений / М. С. Шалыт // Проблемы современной ботаники. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 133–141.
504. Шафранова, Л. М. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии / Л. М. Шафранова, Л. Е. Гатцук, Н. Н. Шорина – М.: МПГУ, 2009. – 86 с.
505. Шевякова, Л. И. Метаболизм серы в растениях / Л. И. Шевякова. – М.: Наука, 1979. – 166 с.
506. Шестакова, Э. В. Тмин обыкновенный / Э. В. Шестакова // Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Отчет о НИР; № ГР 01910056055. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 13–15.
507. Шиманюк, А. П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР / А. П. Шиманюк. – М.: Просвещение, 1964. – 480 с.
508. Шипчинский, Н. В. Пион – *Raeonia* L. / Н. В. Шипчинский // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т. VII. – С. 34–35.

509. Широков, А. И. Онтогенез пальчатокоренника мясокрасного (*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo.) in vitro / А. И. Широков, Л. А. Крюков, В. В. Сырова // Онтогенетический атлас растений: научное издание / Мар. гос. ун-т; отв. ред. проф. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2011. – Т. VI. – С. 71–79.

510. Шишкин, Б. К. Зонтичные – сем. *Umbelliferae* Juss. / Б. К. Шишкин // Флора СССР. – М.; Л., 1950. – Т. 16. – 648 с.

511. Шишкин, Б. К. Триния – *Trinia* Hoffm. / Б. К. Шишкин // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 16. – С. 352.

512. Шретер, А. И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока / А. И. Шретер. – М.: Медицина, 1975. – 328 с.

513. Шхагапсоев, С. Х. Репродуктивные стратегии видов рода *Allium* L. в условиях Кабардино-Балкарии / С. Х. Шхагапсоев, Л. Х. Тхазаплижева, В. А. Чадаева // Вестник СГУ. – 2011. – Вып. 77. – С. 325–330.

514. Эйно́р, Л. О. Макрофиты в экологии водоемов / Л. О. Эйно́р. – М., 1992. – 256 с.

515. Экологическая морфология сосудистых растений: библиографический указатель литературы на русском языке (с начала 20 века по 2010 год) / сост. Т. А. Безделева. – Владивосток: Дальнаука, 2012. – 512 с.

516. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. – М.: Гос. изд-во сельхоз. литературы, 1956. – 472 с.

517. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова, М. Н. Гаврилова, Т. А. Полянская; под общ. ред. проф. Л. А. Жуковой; Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2010. – 368 с.

518. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии / Е. И. Троева, А. А. Зверев, А. Ю. Королюк, М. М. Черосов // Флора Якутии: Географический и экологический аспекты. – Новосибирск: Наука, 2010. – С. 114–151.

519. Юрин, В. М. Регуляция ионного транспорта через мембраны растительных клеток / В. М. Юрин. – Минск: Наука и техника, 1991. – 271 с.

520. Юрцев, Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники / Б. А. Юрцев // Проблемы экологической эволюции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 9–44.

521. Юрцев, Б. А. Основные понятия и термины флористики / Б. А. Юрцев, Р. В. Камелин. – Пермь: Перм. гос. ун-т, 1991. – 80 с.

522. Ярмишко, В. Т. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров) / В. Т. Ярмишко, В. В. Горшков, Н. И. Ставрова // Растительные ресурсы. – 2003. – Т. 39, № 4. – С. 1–19.

523. Age states of plants various growth forms: a review / L. E. Gatzuk, O. V. Smirnova, L. I. Vorontzova, L. B. Zaugolnova, L. A. Zhukova // J. Ecol. – 1980. – Vol. 68. – P. 675–696.

524. Barthlott, W. Mikromorphologie der samenschalen als systematisches Merkmal bei Orchideen / W. Barthlott, B. Ziegler // Ber. Deutsch. Bot. Ges. – 1981. – Vol. 94, № 1/2. – P. 267–273.

525. *Baskin, J. M.* Ecophysiology of seed dormancy and germination in *Torilis japonica* in relation to its life cycle strategy / J. M. Baskin, C. C. Baskin // Bull. Torrey Bot. Club. – 1975. – Vol. 102, № 2. – P. 67–72.
526. *Boyd, C. E.* The dynamics of dry matter and chemical substances in *Juncus effusus* population / C. E. Boyd // Amer. Natur. – 1971. – Vol. 86. – P. 27–45.
527. *Brinson, M. M.* Primary productivity and mineral cycling in aquatic macrophyte communities of the Chowan River, North Carolina / M. M. Brinson, G. J. Davis // Water Resour. res. – North Carolina, Raleigh, 1976. – 137 p.
528. *Britto, N. L.* An illustrated flora of the Northern United States and Canada. / N. L. Britto, H. A. Brown – N. Y., 1970. – P. 637.
529. *Crowe, D. R.* Hybridization and agamospermy of *Bidens* in north-western Ontario / D. R. Crowe, W. H. Parker // Taxon. – 1981. – Vol. 30, № 4. – P. 749–760.
530. *Didukh, Ya. P.* The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. P. Didukh. – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
531. *Ellenberg, H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg. – Göttingen: Goltze, 1974. – 97 S.
532. *Fridrich, H.* Zur Wertbestimmung der Folia Uva-Ursi / H. Fridrich // Pharmazeutische Zentralhalle für Deutschland. – 1959. – Bd. 98, H. 7.
533. *Fuller, F.* *Platanthera*, *Gymnadenia*, *Neottianthe* / F. Fuller. – Neue Brehm-Bucherei, 1978. – T. 8.
534. *Hedge, I. C.* *Halocnemum* / I. C. Hedge // (Flora Iranica) Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge Persien, Afganistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Irak, Azerbaidjan, Turkmenistan von K. H. Reichinger. – Lfg. Cont. № 172/Juni 1997. (Chenopodiaceae / Hedge I. C., Akhiani H., Freitag H., Kothe-Heinrich G., Podlech D., Rilke S., Uotila P.) – Akademische Druck- und Verlagsanstalt, Graz-Austria, 1997. – P. 126–128.
535. *Ignatov, M. S.* Moss diversity in the Western and Northern Palearctic / M. S. Ignatov // Arctoa. – 2001. – Vol. 10. – P. 219–236.
536. *Ionescu, A.* Efectul Al, Zn, Ni, Cu asupra cresterii unor organisme activace / A. Ionescu, D. Sta-hca, M. Godeanu // Stud. Si. Cerc. Biol. Ser. Biol. Veg. – 1994. – № 1. – P. 39–47.
537. *Iost, L.* Zerklüftungen in Rhizomen und Wurzeln / L. Iost // Bot. Zeit. – 1890. – T. 48, № 1.
538. *Korshinsky, S.* *Astragalus zingeri* sp. n. / S. Korshinsky // Acta Horti Petrop. – 1892. – Vol. 11. – Pp. 297–298.
539. *Landolt, E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt. – Zurich: Veroff. Geobot. Inst. ETH, 1977. – H. 64. – S. 1–208.
540. *Löve, A.* Chromosome number reports / A. Löve, D. Löve // Taxon. – 1969. – Vol. 13, № 3. – S. 99–110.
541. *Molina, R.* Lack of Mycorrhizal Specificity by the Ericaceous Hosts *Arbutus-Menziesii* and *Arctostaphylos-Uva-Ursi* / R. Molina, J.M. Trappe // New Phytologist. – 1982. – № 90. – P. 495–510.
542. *Orchidaceae* / H. Ziegenspeck, Kirchner O., Loew E., Schroter C. (eds.). // Lebensgeschichte Blütenpflanzen Mitteleuropas. – Stuttgart: E. Ulmer, 1936. – P. 1–740.
543. *Orchidaceae* // Lebensgeschichten der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart. – 1936. – Bd. 1. – Lf. 4. – P. 2–550.

544. *Raunkiaer, C.* The life forms of plants and statical plant geography / C. Raunkiaer. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.
545. *Raunkier, C.* Life forms of plants and statistical plant geography / C. Raunkier. – Oxford, 1934. – P. 1–104.
546. *Santesson, R.* Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia / R. Santesson, R. Moberg, A. Nordin, T. Tønsberg, O. Vitikainen. – Uppsala: Museum of Evolution, Uppsala University, 2004. – 359 p.
547. *Schreerer, H.* Chromosomenzahlen aus der Schleswig-Holsteinischen Flora / H. Schreerer // *Planta*. – 1940. – Bd. 30, h. 5. – S. 716–725.
548. *Scoggan, H. J.* The flora of Canada (Part 4) / H. J. Scoggan // *Publications in botany* (Ottawa). – 1979. – № 7 (4). – P. 1117–1711.
549. *Sherff, E. E.* The genus *Bidens* / E. E. Sherff // *Publications of Field Museum of natural history. Botanical series*. – 1937. – Vol. XVI. – P. 17–74.
550. *Tatarenko, I. V.* Intensity of mycorrhizal infection in some orchid populations in Japan / I. V. Tatarenko // In: P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Whigham (eds.) *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. – 2002. – Leiden, The Netherlands. Backhuys Publishers. – P. 167–183.
551. *Warming, E.* etc. The structure and biology of Arctic flowering plants. *Meddelelser om Grønland*, 36, 1908–1921.
552. *Wisniewski, N.* Zum Verhalten von *Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht. und der Westgrenze ihrer Verbreitung in Europa / N. Wisniewski // *Feddes Rep.* – 1976. – Bd. 87, h. 9–10. – S. 587–609.
553. *Xu, J.* *Allium L.* / J. Xu, R. V. Kamelin // *Flora of China*. – U.S.A.: Missouri Botanical Garden Press (St. Louis), 2000. – Vol. 24. – P. 165–202.

Периодизация онтогенеза растений

(Работнов, 1950; Уранов, 1975, Онтогенетический атлас, 2000)

Периоды и этапы	Онтогенетические состояния	Индекс
Эмбриональный: а) собственно эмбриональный (пренатальный) б) латентный	Формирующееся семя и зародыш, находящиеся на материнском растении	
	Сформировавшиеся и отделившиеся семена или нераскрывающиеся односемянные плоды	se
II. Прегенеративный	Проросток	p
	Ювенильное	j
	Имматурное	im
	Виргинильное (молодое вегетативное)	v
III. Генеративный	Скрытогенеративное	g ₀
	Молодое (раннее) генеративное	g ₁
	Средневозрастное (зрелое) генеративное	g ₂
	Старое (позднее) генеративное	g ₃
IV. Постгенеративный	Субсенильное	ss
	Сенильное	s
	Отмирающее	sc

Основные типы онтогенеза

(Жукова, 1995)

I тип – всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, умирающая по завершению онтогенеза;

II тип – последовательность этапов развития осуществляется серией особей вегетативного происхождения нескольких последующих поколений. В последнем случае особь – родоначальница и ее потомки не умирают, а делятся вегетативным путем на две и большее число особей. Смерть наступает после последовательного прохождения ряда поколений особей (Age states..., 1980; Смирнова, 1987).

При введении дополнительных критериев: времени вегетативного размножения и отделения партикул или клонистов (Нухимовский, 1973), а также степени их омоложения, мы считаем нужным выделить 3 типа онтогенеза (Жукова, 1983а):

A-тип – вегетативное размножение отсутствует. Особь проходит все этапы онтогенеза и умирает.

B-тип – вегетативное размножение осуществляется во второй половине онтогенеза; омоложение незначительно или его нет; на протяжении полного онтогенеза сменяется 2–3 поколения особей.

B-тип – вегетативное размножение в первой половине онтогенеза, омоложение значительно, полный онтогенез завершается через много поколений особей.

Выявленные нами особенности популяционной жизни цветковых растений, обитателей луговых ценозов, позволяют предложить еще одну более детальную классификацию онтогенезов, в основе которой лежат следующие ранее использованные и новые динамические признаки:

- 1) способность завершить полный онтогенез в течение жизни одной или нескольких поколений особей;
- 2) длительность полного онтогенеза;
- 3) способность к вегетативному размножению, его время, кратность;
- 4) степень омоложения партикул;
- 5) продолжительность жизни особей вегетативного происхождения.

Таким образом в предлагаемой нами новой классификации типов онтогенеза (Жукова, 1988) выделено 5 типов, 2 надтипа и 4 подтипа.

I надтип. Полный онтогенез осуществляется в жизни одного поколения – одной особи семенного происхождения.

A-тип. Вся программа онтогенеза завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения, отсутствует постгенеративный период.

Подтип A1. Длительность существования семенной особи – 1–3 года. Постгенеративный период отсутствует (однолетники, малолетники).

Подтип A2. Длительность жизни семенной особи 3–30 и более лет. Имеется постгенеративный период (стержнекорневые монокарпики, непартикулирующие стержнекорневые поликарпики).

В типе А длительность полного онтогенеза (T_{on}) для стержнекорневых поликарпиков, имеющих постгенеративный период, будет равна:

$$T_{on} = T_{se} \rightarrow T_{sc}.$$

Для монокарпиков, заканчивающих полный онтогенез в генеративном состоянии, его продолжительность вычисляется следующим образом:

$$T_{on} = T_{se} \rightarrow T_g.$$

Б-тип. Как правило, полный онтогенез реализуется в одном поколении, имеется постгенеративный период, возможна старческая партикуляция.

Семенное растение или его четко видимая сохраняющаяся часть может полностью заканчивать свое развитие, и тогда формула $T_{on} = T_{se} \rightarrow T_{sc}$ остается справедливой. Одновременно каждая отделившаяся от нее партикула будет совершать свой путь развития, свой неполный онтогенез: $T_{on.s} = T_{g3} \rightarrow T_{sc}$; $T_{on.s} = T_{ss} \rightarrow T_s$. Как правило, такие партикулы менее жизнеспособны, чем материнское растение; живут очень мало (1–2 года); быстро стареют, переходя в субсенильное или сенильное состояние; практически не могут повторно партикулировать, нередко отмирают сразу. К этому типу относятся некоторые полукустарнички (*Artemisia arenaria* Dc. – Дорохина, 1987) и стержнекорневые поликарпики (*Bunies orientalis* L. Былова, 1974).

II надтип. Полный онтогенез осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей.

В-тип. Онтогенез семенной особи несколько сокращен, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном и субсенильном состояниях. Партикулы не омолаживаются, т.е. сохраняют возрастной уровень материнского организма, но в отличие от Б типа партикулы живут дольше и сами могут неоднократно партикулировать.

В типе В, как и в предыдущем Б-типе, неполный онтогенез партикулы ($T_{on.p.}$) максимально включает конец генеративного и весь постгенеративный период, а минимально — одно онтогенетическое состояние: $g3$, ss или s . Таким образом, онтогенез семенной особи ($T_{on.s}$) также сокращен до старого генеративного или субсенильного состояния. Тогда полный онтогенез составляют 2 поколения особей: $T_{on} = T_{on.s} + T_{on.p.}$. К типу В относятся часто встречающиеся на лугах плотно- и рыхлодерновинные злаки и осоки, ряд корневищно-стержнекорневых и короткорневищных трав самого разного систематического положения, неспособных к омоложению.

Г-тип. Онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни — в молодом или средневозрастном генеративном состояниих.

Г1-подтип. Партикулы испытывают слабое омоложение на 1-2 онтогенетических состояния. Длительность их жизни неодинакова: максимально она продолжается от молодого генеративного до субсенильного или сенильного (если нет повторной партикуляции); минимально — от молодого генеративного до средневозрастного, т.е. до наступления следующей партикуляции (длиннокорневищные, некоторые наземно-ползучие и столонообразующие растения).

Г2-подтип. Партикулы сильно омолаживаются до иматурного и даже ювенильного возрастного состояния и преобладают в клонах, где присутствие старых партикул незначительно. Онтогенетический возраст партикул по сравнению с предыдущим подтипом Г1 увеличивается до 4-6 состояний и длится от ювенильного

до старого генеративного. Партикулы также бывают разновозрастными. Они характерны для некоторых длиннокорневищных, наземно-ползучих, корнеотпрысковых и столонообразующих растений.

Таким образом, в Г-типе продолжительность неполного онтогенеза клониста возрастает, так как партикуляция начинается в середине онтогенеза. В одних случаях происходит резкое омоложение вегетативного потомства (Г2-подтип), в других оно незначительно (Г1-подтип). Это определяет длительность жизни каждого клониста, что записывается так же, как в типе В. Между крайними вариантами существует много переходных. Иногда у одного и того же вида в разных экологических ситуациях степень омоложения различна. Например, у лерхенфельдии извилистой на вырубках омоложение отделившихся клонистов невелико — на 1-2 состояния. Однако под пологом леса на многолетних столоновидных побегах субсенильных растений этого вида из глубоко омоложенных спящих почек могут возникнуть иматурные и даже ювенильные особи, которые в дальнейшем проходят почти тот же по времени путь развития, что и растения семенного происхождения (Жукова, 1979 а,б).

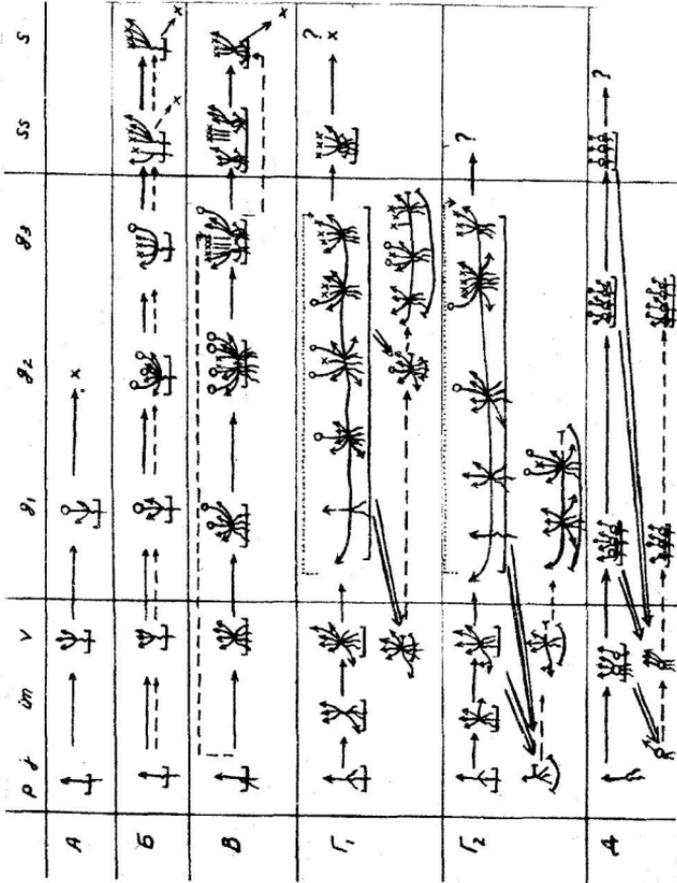
Д-тип. Полный онтогенез осуществляется в ряде поколений особей вегетативного происхождения. Онтогенез семенной особи очень краток — до виргинильного или молодого генеративного состояния; последние образуют специализированные диаспоры (почки, клубни, луковицы) и прекращают свое существование. Возникшие из диаспор клонисты глубоко омоложены до ювенильного состояния, поэтому их биологический возраст меньше, чем у семенного растения лишь на два состояния — семени и проростка.

В типе Д при полной дезинтеграции материнская особь не может завершить полный онтогенез. Конечным этапом ее жизни становится то онтогенетическое состояние, в котором произошло полное разделение материнской особи на омоложенные дочерние особи вегетативного происхождения (раметы). Для луковичных, клубнелуковичных (Диагнозы и ключи..., 1987) и ряда корнеотпрысковых растений в агроценозах при перепашке (Лебедев, 1984) это может быть средневозрастное или молодое генеративное состояние. При этом длительность неполного онтогенеза каждой вегетативно возникшей особи должна отсчитываться с того состояния, до которого дошло омоложение отделившегося вегетативного зачатка. Конец неполного онтогенеза будет определяться моментом следующего акта вегетативного размножения:

$$\begin{aligned} \text{Ton.s} &= \text{Tse...} \rightarrow \text{Tg1}; \text{Ton.r} = \text{Tg1...} \rightarrow \text{Tg3}; \\ \text{Ton.r} &= \text{Tg3...} \rightarrow \text{Tss}. \end{aligned}$$

Таким образом, полный онтогенез для видов, способных к полной дезинтеграции, складывается из последовательных онтогенетических состояний, проявляющихся в ряду вегетативно возникших поколений особей. Если отмирают (хотя бы частично) особи вегетативного происхождения, находящиеся на последних этапах развития, то полный онтогенез будет завершен. Однако в природе это наблюдается редко. Тогда продолжительность полного онтогенеза для таких биоморф будет определяться как сумма неполного и сокращенных онтогенезов последовательных поколений особей:

$$\text{Ton} = (\text{Tse...} \rightarrow \text{Tg1}) + (\text{Tg1...} \rightarrow \text{Tg3}) + (\text{Tg3...} \rightarrow \text{Tss}) + (\text{Tss...} \rightarrow \text{Tsc})$$



— генета, ---- полный онтогенез, - - - сокращенный онтогенез, частный онтогенез, Г - партикуляция, х - отмирание, партикула; возрастные состояния: p - проростки, J - ювенильное, cm - ювентурное, v - виргинильное, в - виргинильное, g - генеративное (g₁ - молодое, g₂ - средневозрастное, g₃ - старое), ss - субсенильное, s - сенильное

Типы онтогенеза растений (по: Жукова, 1995)

Классификация поливариантности путей онтогенеза

(Жукова, 2013)

- I надтип – Структурная

Т и п ы :

- 1 – морфологическая,
- 2 – анатомическая,
- 3 – размерная.

- II надтип – Динамическая

Т и п ы :

- 4 – феноритмологическая,
- 5 – по темпам индивидуального развития на разных этапах онтогенеза.

- III надтип – Поливариантность размножения

Т и п

6 – различные варианты сочетаний семенного, вегетативного и апомиктического размножения в разных ценопопуляциях

- IV надтип

Т и п :

7 – поливариантность циклов воспроизведения у особей одного вида в разных экологических условиях

- V надтип – Функциональная

Т и п ы :

8 – физиологическая: специфические особенности физиологических процессов и их сочетаний у особей разных онтогенетических состояний;

9 – биохимическая: различные наборы биохимических соединений у особей на разных этапах онтогенеза

- VI надтип

Т и п

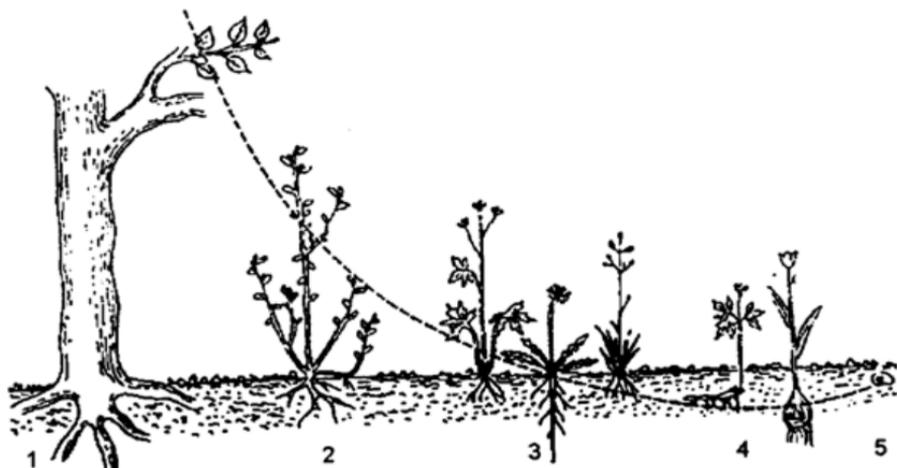
10 – экологическая: различия экологических позиций ценопопуляций вида в разных частях его ареала по почвенным и климатическим факторам.

- VII надтип

Т и п

11 – поливариантность онтогенезов.

Жизненные формы растений по Х. Раункиеру (1905)



Жизненные формы растений по Раункиеру:

1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты; 5 – терофит
(по: Ботаника с основами фитоценологии, 2006, с. 504)

- *фанерофиты* (почки возобновления находятся выше 20–30 см над поверхностью почвы; подразделяются на деревья, кустарники, лианы и эпифиты);
- *хамефиты* (почки возобновления находятся над поверхностью почвы на высоте не более 20–30 см; кустарнички);
- *гемикриптофиты* (почки возобновления находятся у поверхности почвы; большинство луговых и степных трав);
- *криптофиты*, разделяются на геофиты (почки возобновления расположены в почве; зимуют в стадии корневищ, клубней, луковиц) и гидрофиты (водные растения с почками возобновления, зимующими в воде);
- *терофиты* (не имеют почек возобновления, зимуют в стадии семян).

Классификация жизненных форм растений И. Г. Серебрякова (1962)

(по книге Ю. А. Злобина, В. Г. Скляр, А. А. Клименко
«Популяции редких видов растений», 2013)

Отдел А – НАЗЕМНЫЕ И ЭПИФИТНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ**Тип I – Деревья****Класс 1 – Кронаобразующие**

Подкласс 1 – Наземные

Группа А – С подземными корнями

Подгруппа а – Прямостоящие

Секция 1 – Лесного типа

– Вечнозеленые

– Листопадные

Секция 2 – Лесостепного и саванного типа

Секция 3 – Кустарниковидные

Секция 4 – Саванновидного типа с водозапасающим стволом

Секция 5 – Сезонно-суккулентные

Подгруппа б – Сланцы

Подгруппа в – Лиановидные

Группа Б – С подземными и надземными корнями

Подгруппа а – С досковидными корнями

Подгрупп б – С ходульными корнями

Подгруппа в – С дыхательными корнями

Подкласс 2 – Гемиепифитные

Группа А – Вегетивно-неподвижные

Группа Г – Вегетационно-подвижные

Класс 2 – Розеточные

Подкласс 1 – Ветвящиеся

Группа А – Несуккулентные

Группа Б – Суккулентно-листовые

Подкласс 2 – Не ветвящиеся

Класс 3 – Суккулентно-стеблевые безлистные**Тип II – Кустарники****Класс 1 – С полностью одревесневшими удлиненными побегами**

Подкласс 1 – Прямостоячие

Группа А – Аэроксилые (не способные к подземному ветвлению)

Подгруппа а – Рыхлые

Секция 1 – Вегетативно неподвижные

Секция 2 – Вегетативно подвижные корнеотпрысковые

Подгруппа б – Полушкковидные

Группа Б – Геоксильные (с подземным ветвлением)

Подгруппа а – Вегетативно неподвижные

Подгруппа в – Вегетативно подвижные корнеотпрысковые

Подкласс 2 – Стелющиеся

Подкласс 3 – Лиановидные

Класс 2 – Розеточные

Класс 3 – Суккулентно-стеблевые безлистые

Класс 4 – Паразитные и полупаразитные

Тип III – Кустарнички

Класс 1 – С полностью одревесневшими удлиненными побегами

Подкласс 1 – Вегетативно неподвижные, прямостоячие

Группа А – Аэроксильные

Подгруппа а – Рыхлые

Подгруппа б – Подушковидные

Группа Б – Геоксильные

Подкласс 2 – Вегетативно-подвижные, ползучие

Группа А – С ортотропными надземными побегами

Подгруппа а – Полунеподвижные

Подгруппа б – Подвижные

Группа Б – Шпалерные

Класс 2 – Розеточные

Класс 3 – Суккулентно-стеблевые безлистые

Класс 4 – Паразитные и полупаразитные

Отдел Б – ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Тип IV – Полукустарники и полукустарнички

Класс 1 – С удлиненными и несуккулентными побегами

Подкласс 1 – Прямостоячие

Группа А – Прямостоячие полукустарники

Группа Б – Прямостоячие полукустарнички

Подкласс 2 – Стелющиеся с удлиненными несуккулентными побегами

Подкласс 3 – Лиановидные полукустарнички

Класс 2 – Полукустарнички с побегами суккулентного типа

Отдел В – НАЗЕМНЫЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Тип V – Травянистые поликарпики

Класс 1 – Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа

Подкласс 1 – Стержнекорневые травянистые поликарпики

Группа А – Одноглавые стержнекорневые многолетники

Группа Б – Многоглавые стержнекорневые многолетники

Подгруппа а – Длинностержневые многоглавые многолетники

Подгруппа б – Короткостержневые многоглавые многолетники

Группа В – Стержнекорневые травянистые многолетники типа «перекати-поле»

Группа Г – Подушковидные травянистые поликарпики

Подкласс 2 – Кистекокорневые и короткокорневищные травянистые многолетники

Группа А – Кистекокорневые травянистые многолетники

Группа Б – Короткокорневищные травянистые многолетники

Подкласс 3 – Дерновые многолетники

Группа А – Плотнокустовые дерновые (плотнoderновинные) многолетники

Группа Б – Рыхлокустовые дерновые (рыхлодерновинные) многолетники

Группа В – Длиннокорневищные дерновые (дерновинно – длиннокорневищные) многолетники

Подкласс 4 – Столонообразующие и ползучие травянистые многолетники

Группа А – Столонообразующие травянистые многолетники

Подгруппа а – Подземно-столонные

Подгруппа б – Надземно-столонные

Группа Б – Ползучие травянистые многолетники

Подкласс 5 – Клубнеобразующие травянистые многолетники

Группа А – Клубневые многолетники с клубнями корневого происхождения

Подгруппа а – Редьковидные корнеклубневые многолетники

Подгруппа б – Корнеклубневые растения

Группа Б – Клубневые травянистые многолетники с клубнями стеблевого происхождения

Подгруппа **а** – Стеблевые многолетники с клубневидным утолщенным основанием главной оси

Подгруппа **б** – Стеблеклубневые с клубнями на боковых побегах

Подгруппа **в** – Стеблеклубневые с клубнями на верхушках столонов

Подгруппа **г** – Надземно-клубневые многолетники

Группа **В** – Клубневые многолетники с клубнями листового происхождения

Подкласс **6** – Луковичные травянистые многолетники

Подкласс **7** – Корнеотпрысковые многолетники

Группа **А** – Факультативно корнеотпрысковые

Группа **Б** – Облигатно корнеотпрысковые

Класс 2 – Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами суккулентного типа

Подкласс **1** – Суккулентно-стеблевые травянистые многолетники

Подкласс **2** – Суккулентно-листовые травянистые многолетники

Класс 3 – Сапрофитные и паразитные травянистые многолетники

Подкласс **1** – Травянистые поликарпики сапрофитного типа

Подкласс **2** – Травянистые поликарпики паразитного типа

Класс 4 – Эпифитные травянистые поликарпики

Подкласс **1** – Гемизипифиты

Подкласс **2** – Гнездовые эпифиты

Подкласс **3** – Цистерновидные эпифиты

Класс 5 – Лиановидные травянистые поликарпики

Т и п VI – Монокарпические травы

Класс 1 – Монокарпики с ассимилирующим и побегами несуккулентного типа

Подкласс **1** – Многолетние и двулетние монокарпики

Подкласс **2** – Однолетние монокарпики

Группа **А** – Длительно вегетирующие озимые и яровые

Группа **Б** – Эфемеры

Класс 2 – Лиановидные травянистые монокарпики

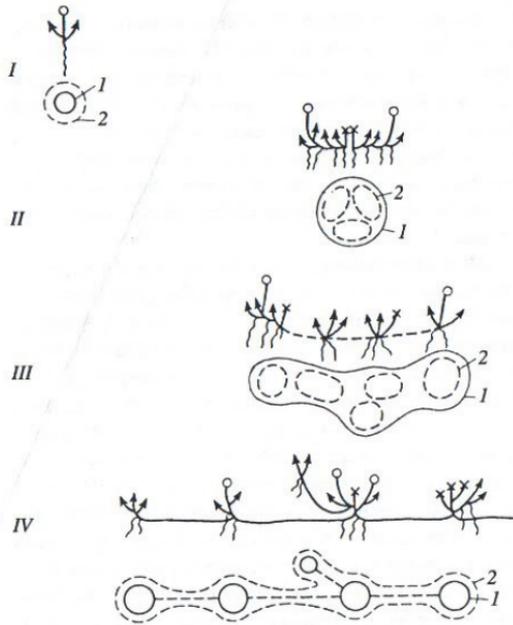
Класс 3 – Монокарпики с суккулентными побегами

Класс 4 – Пулупаразитные и паразитные травянистые монокарпики

Подкласс **1** – Полупаразитные

Подкласс **2** – Паразитные

Фитоценотическая классификация жизненных форм растений*



- I – моноцентрическая (стержнекорневое растение);
 II – неявнополицентрическая (дерновинное растение);
 III – неявнополицентрическая (короткорневищное растение);
 IV – явнополицентрическая (длиннокорневищное растение)

* Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. 2006. – С. 518.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение. <i>Жукова Л. А., Зубкова Е. В., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Курченко Е. И., Закамская Е. С.</i>	5
ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ	26
Деревья	26
1. Онтогенез сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.). <i>Жукова Л. А., Нотов А. А., Турмухаметова Н. В., Тетерин И. С.</i>	26
Полукустарники	66
2. Онтогенез сарсазана шишковатого (<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb.). <i>Зенкина Т. Е.</i>	66
Кустарнички	71
3. Онтогенез тимьяна Ильина (<i>Thymus iljinii</i> Klokov et Shost.). <i>Колегова Е. Б.</i>	71
4. Онтогенез толокнянки обыкновенной (<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng). <i>Полянская М. А., Жукова Л. А.</i>	75
Полукустарнички	81
5. Онтогенез астрагала Цингера (<i>Astragalus zingeri</i> Korsh.). <i>Родионова Г. Н.</i>	81
6. Онтогенез копеечника Разумовского (<i>Hedysarum razoumovianum</i> Fisch. et Helm). <i>Ильина В. Н.</i>	96
7. Онтогенез тимьяна енисейского (<i>Thymus jensiseensis</i> Iljin). <i>Колегова Е. Б.</i>	105
8. Онтогенез тимьяна Маршалла (<i>Thymus marschallianus</i> Willd.). <i>Колегова Е. Б., Черёмушкина В. А.</i>	111
9. Онтогенез шлемника приземистого (<i>Scutellaria supina</i> L.). <i>Гусева А. А.</i>	117
10. Онтогенез шиверекии подольской (<i>Schivereckia podolica</i> (Bess.) Andr. ex DC.). <i>Серикова В. И., Лепешкина Л. А., Воронин А. А., Кузнецов Б. И.</i>	121
11. Онтогенез шлемника тувинского (<i>Scutellaria tuvensis</i> Juz.) <i>Гусева А. А.</i>	125
ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ	128
Однолетники и двулетники	128
12. Онтогенез колокольчика сибирского (<i>Campanula sibirica</i> L.). <i>Аллаярова И. Н., Миронова Л. Н.</i>	128
13. Онтогенез торилиса японского (<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.). <i>Петрова С. Е., Барыкина Р. П.</i>	132
14. Онтогенез скерды кровельной (<i>Crepis tectorum</i> L.). <i>Османова Г. О., Михайлова А. Н.</i>	137
15. Онтогенез циннии изящной (<i>Zinnia elegans</i> Jacq.). <i>Ягдарова О. А., Белоусова О. В., Воскресенская О. Л., Жукова Л. А.</i>	141

16. Онтогенез череды облиственной (<i>Bidens frondosa</i> L.). <i>Галкина М. А.</i>	147
Многолетники	151
<i>СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ РАСТЕНИЯ</i>	
17. Онтогенез астрагала ольхонского (<i>Astragalus olchonensis</i> Gontsch.). <i>Кривенко Д. А., Казановский С. Г., Жмудь Е. В.</i>	151
18. Онтогенез астрагала шелковистоседего (<i>Astragalus sericeocanus</i> Gontsch.). <i>Кривенко Д. А., Жмудь Е. В., Казановский С. Г.</i>	155
19. Онтогенез душивки полевой (<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy). <i>Комаревцева Е. К.</i>	161
20. Онтогенез копеечника дагестанского (<i>Hedysarum daghestanicum</i> Rupr. ex Boiss.) в условиях культуры. <i>Зубаирова Ш. М., Муртазалиев Р. А.</i>	167
21. Онтогенез лапчатки бедренцеволистной (<i>Potentilla rimpinelloides</i> L.). <i>Серикова В. И., Лепешикина Л. А., Воронин А. А., Кузнецов Б. И.</i>	172
<i>СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ КАУДЕКСОВЫЕ РАСТЕНИЯ</i>	
22. Онтогенез козельца гладкого (<i>Scorzonera glabra</i> Rupr.). <i>Лесина С. А., Коротеева Е. В.</i>	176
23. Онтогенез котовника кокандского (<i>Nepeta kokanica</i> Regel.). <i>Астащенко А. Ю.</i>	180
24. Онтогенез котовника ножкоколосого (<i>Nepeta podostachys</i> Benth.). <i>Астащенко А. Ю.</i>	185
25. Онтогенез остролодочника башкирского (<i>Oxytropis baschkirensis</i> Knjasev). <i>Маслова Н. В., Мулдашев А. А., Куватова Д. Н., Елизарьева О. А., Галеева А. Х.</i>	190
26. Онтогенез шалфея мутовчатого (<i>Salvia verticillata</i> L.). <i>Олейникова Е. М.</i>	196
<i>КОРОТКОКОРНЕВИЦНЫЕ КИСТЕКОРНЕВЫЕ РАСТЕНИЯ</i>	
27. Онтогенез валерианы очереднолистной (<i>Valeriana alternifolia</i> Ledeb.). <i>Семёнова В. В.</i>	202
28. Онтогенез касатика низкого (<i>Iris pumila</i> L.). <i>Серикова В. И., Лепешикина Л. А., Воронин А. А., Кузнецов Б. И.</i>	208
29. Онтогенез солонечника двуцветкового (<i>Galatella biflora</i> (L.) Nees). <i>Астащенко А. Ю.</i>	211
30. Онтогенез пиона тонколистного (<i>Paeonia tenuifolia</i> L.). <i>Серикова В. И., Лепешикина Л. А., Воронин А. А., Кузнецов Б. И.</i>	216
<i>КОРОТКОКОРНЕВИЦНЫЕ НАЗЕМНО-СТОЛОНООБРАЗУЮЩИЕ РАСТЕНИЯ</i>	
31. Онтогенез фиалки душистой (<i>Viola odorata</i> L.). <i>Ведерникова О. П., Лесникова О. Н.</i>	221
<i>КОРНЕВИЦНО-ЛУКОВИЧНЫЕ РАСТЕНИЯ</i>	
32. Онтогенез лука густого (<i>Allium condensatum</i> Turcz.). <i>Черемушкина В. А.</i>	227

33. Онтогенез лука Ледебурра (<i>Allium ledebourianum</i> Schult. et Schult. fil.). Тухватуллина Л. А.	231
34. Онтогенез лука неравного (<i>Allium inaequale</i> Janka). Чадаева В. А.	236
<i>ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫЕ РАСТЕНИЯ</i>	
35. Онтогенез монарды двойчатой (<i>Monarda didyma</i> L.). Новаковская Т. В., Уляшева М. А.	241
36. Онтогенез подмаренника трехцветкового (<i>Galium triflorum</i> Michx.). Полянская Т. А., Полянская М. А.	245
<i>ПЛОТНОДЕРНОВИННЫЕ РАСТЕНИЯ</i>	
37. Онтогенез ломкоколосника дернистого (<i>Psathyrostachys caespitosa</i> (Sukaczew) Peschkova). Скобелева А. А.	251
38. Онтогенез ковьяла перистого (<i>Stipa pennata</i> L.). Серикова В. И., Лепешкина Л. А., Воронин А. А., Кузнецов Б. И.	260
<i>МНОГОЛЕТНИКИ СО СТЕБЛЕКОРНЕВЫМ ТУБЕРОИДОМ</i>	
39. Онтогенез гнездоцветки клубочковой (<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter). Быченко Т. М.	265
40. Онтогенез пальчатокоренника балтийского (<i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova). Хомутовский М. И.	273
<i>ОНТОГЕНЕЗЫ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЧЕРНОГОЛОВКИ ОБЫКНОВЕННОЙ</i>	
41. Онтогенез черноголовки обыкновенной (<i>Prunella vulgaris</i> L.) (длиннокорневищная жизненная форма). Барсукова И. Н., Черемушкина В. А.	278
42. Онтогенез черноголовки обыкновенной (<i>Prunella vulgaris</i> L.) (короткокорневищная жизненная форма). Закамская Е. С., Скочилова Е. А., Николаев А. В.	285
Экологическая характеристика некоторых видов растений. Турмухаметова Н. В., Жукова Л. А., Дорогова Ю. А.	
Физиологические особенности онтогенетических состояний некоторых высших водных растений. Алябышева Е. А.	
Заключение. Жукова Л. А.	
Список русских и латинских названий растений	
Авторский указатель	
Библиографический список	
<i>Приложение 1.</i> Периодизация онтогенеза растений	
<i>Приложение 2.</i> Основные типы онтогенеза	
<i>Приложение 3.</i> Классификация поливариантности онтогенеза.....	
<i>Приложение 4.</i> Жизненные формы растений по Х. Раункиеру	
<i>Приложение 5.</i> Классификация жизненных форм растений И. Г. Серебрякова	
<i>Приложение 6.</i> Фитоценотическая классификация жизненных форм растений.....	

CONTENT

Introduction. <i>Zhukova L. A., Zubkova E. V., Ermakova I. M., Sugorkina N. S., Kurchenko E. I., Zakamskaya E. S.</i>	5
ARBORIAL PLANTS	26
Trees	26
1. Ontogenesis of <i>Pinus sylvestris</i> L. <i>Zhukova L. A., Notov A. A., Turmuhametova N. V., Teterin J. S.</i>	26
Subshrubs	66
2. Ontogenesis of <i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Bieb. <i>Zenkina T. E.</i>	66
Undershrubs	71
3. Ontogenesis of <i>Thymus iljinii</i> Klokov et Shost. <i>Kolegova E. B.</i>	71
4. Ontogenesis of <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng <i>Polyanskaya M. A., Zhukova L. A.</i>	75
Dwarf shrubs	81
5. Ontogenesis of <i>Astragalus zingeri</i> Korsh. <i>Rodionova G. N.</i>	81
6. Ontogenesis of <i>Hedysarum razoumovianum</i> Fisch. et Helm <i>Ilyina V. N.</i>	96
7. Ontogenesis of <i>Thymus jensiseensis</i> Iljin <i>Kolegova E. B.</i>	105
8. Ontogenesis of <i>Thymus marschallianus</i> Willd. <i>Kolegova E. B., Cheremushkina V. A.</i>	111
9. Ontogenesis of <i>Scutellaria supina</i> L. <i>Guseva A. A.</i>	117
10. Ontogenesis of <i>Schivereckia podolica</i> (Bess.) Andr. ex DC. <i>Serikova V. I., Lepyoshkina L. A., Voronin A. A., Kuznetsov B. I.</i>	121
11. Ontogenesis of <i>Scutellaria tuvensis</i> Juz. <i>Guseva A. A.</i>	125
HERBS	128
Annuals and biennials	128
12. Ontogenesis of <i>Campanula sibirica</i> L. <i>Allayarova I. N., Mironova L. N.</i>	128
13. Ontogenesis of <i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC. <i>Petrova S. E., Barykina R. P.</i>	132
14. Ontogenesis of <i>Crepis tectorum</i> L. <i>Osmanova G. O., Mihajlova A. N.</i>	137
15. Ontogenesis of <i>Zinnia elegans</i> Jacq. <i>Jagdarova O. A., Belousova O. V., Voskresenskaja O. L., Zhukova L. A.</i>	141
16. Ontogenesis of <i>Bidens frondosa</i> L. <i>Galkina M. A.</i>	147
Perennials	151
RACHIS-ROOTED	
17. Ontogenesis of <i>Astragalus olchonensis</i> Gontsch. <i>Krivenko D. A., Kazanovskiy S. G., Zhmud E. V.</i>	151

18. Ontogenesis of (<i>Astragalus sericeocanus</i> Gontsch.) Krivenko D. A., Zhmud E. V., Kazanovskiy S. G.	155
19. Ontogenesis of <i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy Komarevceva E. K.	161
20. Ontogenesis of <i>Hedysarum daghestanicum</i> Rupr. ex Boiss. in cultural conditions. Zubairova Sh. M., Murtazaliev R. A.	167
21. Ontogenesis of <i>Potentilla tanaitica</i> N. J. Zinger Serikova V. I., Lepeshkina L. A., Voronin A. A., Kuznecov B. I.	172
RACHIS-ROOTED CAUDEX	
22. Ontogenesis of <i>Scorzonera glabra</i> Rupr. Lesina S. A., Koroteeva E. V.	176
23. Ontogenesis of <i>Nepeta kokanica</i> Regel. Astashenkov A. Y.	180
24. Ontogenesis of <i>Nepeta podostachys</i> Benth. Astashenkov A. Y.	185
25. Ontogenesis of <i>Oxytropis baschkirensis</i> Knjasev Maslova N. V., Muldashev A. A., Kuvatova D. N., Elizaryeva O. A., Galeeva A. H.	190
26. Ontogenesis of <i>Salvia verticillata</i> L. Olejnikova E. M.	196
SHORT RHIZOMED-CLUSTER ROOTED	
27. Ontogenesis of <i>Valeriana alternifolia</i> Ledeb. Semjonova V. V.	202
28. Ontogenesis of <i>Iris pumila</i> L. Serikova V. I., Lepeshkina L. A., Voronin A. A., Kuznecov B. I.	208
29. Ontogenesis of <i>Galatella biflora</i> (L.) Nees Astashenkov A. Y.	211
30. Ontogenesis of <i>Paeonia tenuifolia</i> L. Serikova V. I., Lepeshkina L. A., Voronin A. A., Kuznecov B. I.	216
SHORT RHIZOMED TERRESTRIAL STOLONIFEROUS	
31. Ontogenesis of <i>Viola odorata</i> L. Vedernikova O. P., Lesnikova O. N.	221
RHIZOMED BULBIFEROUS	
32. Ontogenesis of <i>Allium condensatum</i> Turcz. Cheremushkina V. A.	227
33. Ontogenesis of <i>Allium ledebourianum</i> Schult. et Schult. fil. Tuhvatullina L. A.	231
34. Ontogenesis of <i>Allium inaequale</i> Janka Chadaeva V. A.	236
LONG RHIZOMED	
35. Ontogenesis of <i>Monarda didyma</i> L. Novakovskaya T. V., Ulyasheva M. A.	241
36. Ontogenesis of <i>Galium triflorum</i> Michx. Polyanskaya T. A., Polyanskaya M. A.	245
DENSE-TUSSOCK PLANTS	
37. Ontogenesis of <i>Psathyrostachys caespitosa</i> (Sukaczew) Peschkova Skobeleva A. A.	251
38. Ontogenesis of <i>Stipa pennata</i> L. Serikova V. I., Lepeshkina L. A., Voronin A. A., Kuznecov B. I.	260
PERENNIALS WITH CAULORRHIZOUT PLANT STEM	
39. Ontogenesis of <i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter Bychenko T. M.	265

40. Ontogenesis of <i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova <i>Khomutovskiy M. I.</i>	273
<i>ONTOGENESIS OF DIFFERENT LIFE FORMS PRUNELLA VULGARIS L.</i>	
41. Ontogenesis of <i>Prunella vulgaris</i> L. (<i>long rhizomed</i>) <i>Barsukova I. N., Cheremushkina V. A.</i>	278
42. Ontogenesis of <i>Prunella vulgaris</i> L. (<i>short rhizomed</i>) <i>Zakamskaya E. S., Skochilova E. A., Nikolaev A. V.</i>	285
The ecological description of some species of plants. <i>Turmuhametova N. V., Zhukova L. A., Dorogova Y. A.</i>	289
Physiological characteristics of ontogenetic conditions of some higher aquatic plants. <i>Alyabysheva E. A.</i>	297
Conclusion <i>Zhukova L. A.</i>	303
List of Russian and Latin names of plants	309
Authors	311
Bibliography	312
<i>Appendixes 1.</i> Periodization of plant ontogenesis	345
<i>Appendixes 2.</i> The main types of ontogeny	346
<i>Appendixes 3.</i> Classification of ontogeny polyvariance	350
<i>Appendixes 4.</i> Life forms of plants according to H. Raunkieru	351
<i>Appendixes 5.</i> The classification of plant life forms I. G. Serebriakov	352
<i>Appendixes 6.</i> Phytocenotic classification of plant life forms	356

Научное издание

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС
РАСТЕНИЙ

ТОМ VII

Литературный редактор

Л. С. Емельянова

Корректор

С. Г. Журавская

Компьютерная верстка

С. Н. Бахраковой

Дизайн обложки

С. Е. Королев

ISBN 978-5-94808-793-1



Тем. план 2013 г. № 162.

Подписано в печать 12.11.2013 г. Формат 60×84/16.

Усл. печ. л. 19,30. Уч.-изд. л. 14,03.

Тираж 500. Заказ № 1850.

ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет»
424000 г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1.

Отпечатано с готового оригинал-макета в ООО «СТРИНГ»
424002 г. Йошкар-Ола, ул. Кремлевская, 31.