

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ
АТЛАС
ЛЕКАРСТВЕННЫХ
РАСТЕНИЙ**

**Йошкар-Ола
2000**

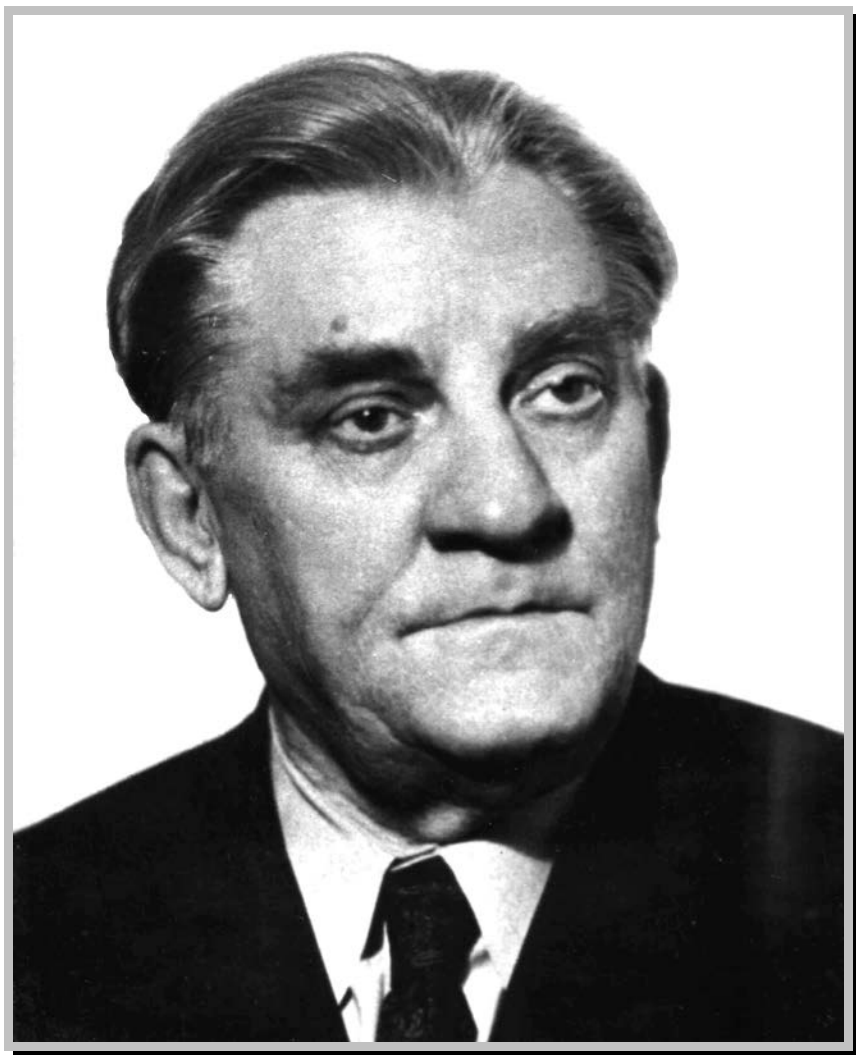
Министерство образования Российской Федерации
МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Кафедра ботаники, экологии и физиологии растений

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

*Допущено в качестве учебного пособия УМО
университетов для ботаников, экологов, ресурсоведов,
преподавателей и студентов биологических
специальностей и учителей школ*

Йошкар-Ола, 2000



Алексей Александрович Уранов

(25.01.1901-14.10.1974)

К 100-летию выдающегося ботаника

25 января 2001 года ботаники и экологи России будут отмечать 100-летие со дня рождения Алексея Александровича Уранова – выдающегося ботаника, фитоценолога, одного из основоположников популяционно-онтогенетического направления в экологии, вице-президента Всесоюзного Ботанического общества, профессора МГУ им. М.В.Ломоносова, почти четверть века возглавлявшего кафедру ботаники в Московском государственном педагогическом университете им. В.И.Ленина.

Крупные теоретические обобщения А.А.Уранова – теория сопряженности растений, концепции фитогенного поля и жизненного состояния особей и ценопопуляций, волновая теория развития ценопопуляций, созданная им в последние годы жизни.

Важным достижением А.А.Уранова является совершенствование предложенной Т.А.Работновым (1950) периодизации онтогенеза цветковых растений, введение индексов онтогенетических состояний, понятия энергетической «цены» особей на каждом этапе онтогенеза; коэффициент возрастности ценопопуляций, их классификация, представление о сукцессивном и дефинитивном состояниях популяций. Еще при жизни А.А.Уранова были изучены особенности онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций более 100 видов растений различных жизненных форм.

А.А.Уранов был ответственным редактором ряда сборников: «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) и соавтором двух коллективных монографий “Ценопопуляции растений” (1976; 1977), вышедших уже после его смерти.

Эти сборники статей и коллективные монографии стали первыми итогами исследований популяционно-онтогенетического направления, развивающегося под руководством А.А.Уранова с 40-х годов на кафедре ботаники, в проблемной биологической лаборатории МГПИ и в ряде педагогических институтов и университетов.

А.А.Уранов – автор более 70 научных трудов, двух учебных пособий: «Наблюдения на летней полевой практике» (1964), «Методологические основы систематики растений (в их историческом

развитии)» (1979); соавтор широко известных и многократно переиздаваемых учебников по ботанике: «Систематика растений».

Алексей Александрович притягивал к себе ученых самых разных областей биологии, прежде всего, ясностью и строгой логикой научного мышления, энциклопедической эрудицией, широтой научных обобщений, строгой требовательностью к своим трудам и идеям, умением отстаивать научные принципы и удивительной человечностью. Он не устал радоваться совершенству природы, открывая его и в строении мельчайших водорослей, и в многообразии онтогенеза растений, и в законах жизни популяций, и в многоликости растительного покрова. Поэтому с одинаковой глубиной и блеском он читал основные курсы по морфологии и систематике высших и низших растений, фитоценологии, географии растений, многочисленные спецкурсы о растительности СССР, популяционной экологии, истории и методологии ботаники. Следует отметить высочайший научный и эмоциональный уровень лекций А.А.Уранова, каждая из которых представляла своеобразный научный труд, его лекции посещали не только студенты и аспиранты, но и многие сотрудники ботанических кафедр страны.

Постоянная творческая радость познания давала ему силы для научного творчества, бесконечных научно-организационных и педагогических дел. Его жизненным кредо было учить своих учеников и сотрудников. Оценивая вклад А.А.Уранова, можно привести слова академика М.С.Гилярова: “Он сделал неизмеримо много, потому что создал свою урановскую школу”. И она живет уже более четверти века после его смерти. Трудами учеников Алексея Александровича была написана серия монографий и учебных пособий: Н.Д.Кожевина, Н.В.Трулевич «Сухие степи внутреннего Тянь-Шаня» (1971); А.Г.Еленевский «Систематика вероник СССР и прилежащих стран» (1978); Ю.А.Злобин «Ценотические популяции растений» (1984а); «Ценопопуляционный анализ в фитоценологии» (1984б); коллективные монографии «Динамика ценопопуляций» (1985), «The population structure of vegetation» (1985); «Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций» (отв. ред. Т.И.Серебрякова) (1986); «Подходы к изучению ценопопуляций и консорций» (отв. ред. И.М.Ермакова) (1987); «Принципы и методы изучения ценотических популяций» (1987); О.В.Смирнова «Структура травяного покрова широколиственных лесов» (1987); «Ценопо-

пуляции растений (очерки популяционной биологии)» (1988); Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, Н.И.Шорина «Особенности популяционной жизни растений» (1988); Н.И.Чернова, А.М.Былова «Экология» (1988); «Восточно-европейские широколиственные леса» (отв. ред. О.В.Смирнова) (1994); Л.А.Жукова «Популяционная жизнь луговых растений» (1995); «Онтогенетический атлас лекарственных растений. I том» (отв. ред. Л.А.Жукова) (1997); «Экология и генетика популяций» (под ред. Л.А.Жуковой, Н.В.Глотова, Л.А.Животовского) (1998); «Жизнь популяций в гетерогенной среде» (под ред. Л.А.Жуковой, Н.В.Глотова, Л.А.Животовского) (1998); А.М.Былова, Н.И.Шорина «Экология растений (пособие для учащихся 6 кл. общеобразовательной школы)» (1999); О.В.Смирнова, Л.Б.Заугольнова, Л.Г.Ханина и др. «Оценка сохранения биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России» (2000). В той или иной степени все эти работы служат решению трех кардинальных задач, сформулированных в последней статье А.А.Уранова (1975):

1. «Изучение онтогенеза как элементарных волновых процессов, повторяющихся из поколения в поколение и связанных с переносом энергии...»

2. «Исследование волн онтогенеза в их взаимодействиях, столкновениях и деформациях..., что подводит нас вплотную к характеристике фитогенного поля популяций».

3. «Расшифровка местных комбинаций растений в сообществе (микрोगруппировок, ярусов, синузий) как наложений и взаимных деформаций фитоценоотических волн..., что приведет к пониманию фитогенного поля фитоценозов».

II том «Онтогенетического атласа лекарственных растений», созданный учениками Алексея Александровича Уранова и учениками его учеников, посвящается памяти нашего замечательного Учителя, оставившего глубокий след в душах всех людей, кто имел счастье рядом с ним работать и учиться.

Профессор кафедры ботаники,
экологии и физиологии растений
Марийского государственного университета,
доктор биологических наук,
академик МАНЭБ
Л.А. Жукова

ББК П214.3-2
О-595

Ответственный редактор *Л.А.Жукова*, акад. МАНЭБ, д.б.н., профессор

Редакционная коллегия: *Н.В.Глотов*, д.б.н., профессор;
О.П.Ведерникова, к.б.н.;
Э.В.Шестакова, к.б.н.

Рецензенты: *М.В.Марков*, д.б.н., профессор;
В.И.Пчелин, д.с.-х.н., профессор;
О.А.Макарова, к.б.н., доцент

Атлас печатается при поддержке гранта РФФИ

О-595 Онтогенетический атлас лекарственных растений.
Учебное пособие – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. –
2000. – 268 с.
ISBN 5-230-00590-4

Онтогенетический атлас лекарственных растений включает описания онтогенезов 32 видов цветковых растений. Во введении даны описания разных типов побегов многолетних травянистых растений. Для каждого объекта приводятся краткая биоморфологическая характеристика, диагнозы и рисунки всех онтогенетических состояний, включая семена или нераскрывающиеся плоды, сведения об использовании в качестве лекарственных средств, правила ограничения сборов в нарушенных популяциях и сообществах.

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

О 3704030200-041 Без объявл.
6Л(03)-2000

ББК П214.3-2

ISBN 5-230-00590-4

© Марийский государственный
университет, 2000

ВВЕДЕНИЕ

Целебные травы всегда привлекали к себе внимание человека. Более 12 тысяч видов растений используются в научной и народной медицине. Несмотря на широкое распространение промышленных посадок лекарственных растений, они не могут обеспечить потребности фармацевтической промышленности, поэтому особое значение имеет рациональное использование их природных популяций, соблюдение правил эксплуатации и охраны.

При разработке теоретических основ экологического мониторинга необходимы более глубокие знания популяционной жизни лекарственных растений, что невозможно без использования популяционно-онтогенетического подхода к изучению популяций, без подробного описания онтогенеза особей или рамет.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма. Это самая распространенная трактовка, уточняемая в разной степени. Недостаток такого определения – нечеткость границ: начала и конца онтогенеза. Как указывал Г.Г.Левин (1963, 1964), онтогенез начинается с формирования нового организма в недрах материнского, и лишь на определенных этапах развития новый индивид в состоянии отделиться и стать самостоятельным. Особи одного и того же вида часто развиваются из зачатков разного происхождения, величины, структуры и возраста. Поэтому более четкими являются определения П.И.Гупало (1969) и Н.В.Тимофеева-Ресовского с соавторами (1969), в которых начальные этапы онтогенеза отсчитываются с момента возникновения зиготы

или другой зачаточной клетки (споры, редко – гаметы^{*}) или вегетативного зачатка. Может быть, следует ввести специальный общий термин, включающий варианты зачатков, формирующихся при спорогенезе, гаметогенезе, половом процессе или при отделении органов и клеток вегетативного происхождения. Иногда для этого используется термин *диаспора*, но и он, к сожалению, не слишком удачен, особенно если считать одной из основных функций любой споры расселение или если рассматривать как неспециализированное вегетативное размножение. Однако за отсутствием другого термина мы считаем возможным его применение.

Авторами большинства определений онтогенеза (Левин, 1963; Гупало, 1969; и др.) его конец справедливо трактует как естественная смерть организма (даже если она произойдет в необозримом для нас будущем!).

Н.В.Тимофеев-Ресовский с соавторами (1969) представляют конец онтогенеза как «прекращение существования в прежнем качестве». Правда, в этом случае возникает вопрос, что такое «прежнее» и «новое» качество. Если придерживаться взглядов этих авторов и считать, что онтогенез есть процесс развертывания наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках, каждый этап онтогенеза будет отличаться новыми качественными признаками. Проросток не будет сходен с ювенильным растением, оно, в свою очередь, со взрослым и т.д. Особь каждого последующего возрастного состояния отличается от предыдущего, не остается «в прежнем качестве», но тем не менее является не конечным этапом онтогенеза, а лишь его ступенью. Следовательно, можно более точно определить конец

^{*} У ряда водорослей (ульвовые, эктокарпусовые и многие другие) описано возникновение особей непосредственно из гамет, без полового процесса. В этом случае и гаметы следует считать зачаточными клетками, свойственными особям данного вида.

онтогенеза как завершение всей генетической программы развития.

В то же время жизнь каждого конкретного организма не обязательно заканчивается смертью. Например, деление одноклеточной водоросли на две дочерние клетки приведет к исчезновению материнского организма, но не к его отмиранию. Так может продолжаться многократно, и только в немногих случаях состарившаяся клетка n -го по счету поколения может умереть естественной смертью. Часто существование всех поколений вегетативного потомства одноклеточных водорослей может продолжаться неопределенно долго. Таким образом, онтогенез для ряда видов включает жизнь не одной особи, а нескольких поколений особей. В такой трактовке объем терминов *онтогенез* (Ценопопуляции растений, 1976) и *большой жизненный цикл* (Смелов, 1937) совпадает. «Большой жизненный цикл, или онтогенез, представляет последовательность всех этапов развития особи до смерти особи или до полного отмирания всего вегетативного потомства» (Смелов, 1937). По сравнению с разобранным выше в этом определении совершенно справедливо значительно расширены временные границы онтогенеза. Но, к сожалению, даже в случае смерти всех вегетативно возникающих особей онтогенез может быть не завершен. Например, у некоторых луковичных растений лука гусиного (*Gagea lutea* L.) при формировании клона материнская особь перестает существовать, образуя омоложенные дочерние особи, которые, не зацветая, могут погибнуть. В то же время встречаются особи того же вида, относящиеся к генеративному и даже постгенеративному периоду, т.е. доживающие до последних этапов онтогенеза. Следовательно, индивидуальное развитие растений может отличаться не только в разных, но и в одинаковых условиях. Каждая вегетативно возникшая, как и семенная, особь проходит определенные этапы развития, имеет свой онтогенез,

начинающийся с момента вегетативного размножения и заканчивающийся смертью или новым размножением. У каждой конкретной особи в зависимости от ее происхождения и длительности существования реализуется либо часть генетической программы – это неполный онтогенез, либо вся генетическая программа развития – полный онтогенез.

Поэтому наиболее целесообразным в настоящее время представляется следующее определение: полный онтогенез растения – это генетически обусловленная, полная последовательность всех этапов развития одной особи (или ряда последовательно возникающих особей) от диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах вследствие старения (Жукова, 1983а, 1995), т.е. полное развитие генеты (genet, по Harper, 1977). Согласно принятому в англоязычной литературе, термин *рамета* рассматривается как часть генеты, не отделившаяся или отделившаяся в процессе партикуляции. В последнем случае термин *рамета* является синонимом *партикулы*; а если рамета не отделилась, то ее принято называть парциальным кустом или побегом.

В случае более раннего отмирания или возникновения из вегетативной диаспоры онтогенез будет неполным. Сокращенными следует называть такие варианты онтогенеза, в которых пропущено одно или несколько онтогенетических состояний или целый возрастной период.

При описании полного онтогенеза растений целесообразно использовать периодизацию онтогенеза, предложенную Т.А.Работновым (1950а), дополненную А.А.Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Онтогенетический атлас..., 1997), достаточно широко распространенную в настоящее время.

Эта периодизация была приведена в I томе «Онтогенетического атласа лекарственных растений», но теперь она дополнена этапами эмбрионального периода (Нухимовский, 1997), и поэтому вновь приводится во II томе (табл. 1).

Таблица 1

Периодизация полного онтогенеза растений
(Работнов, 1950; Уранов, 1975, с дополнениями)

| Периоды и этапы | Возрастное состояние | Индексы | Возраст- ность |
|--|--|----------------|-------------------|
| I. Эмбриональный: | | | |
| а) собственно эмбриональный (пренатальный) | Формирующееся семя и зародыш, находящиеся на материнском растении | | |
| б) латентный | Сформировавшиеся и отделившиеся семена или нераскрывающиеся односемянные плоды | se | 0,0025 |
| II. Прегенеративный | Проросток | p | 0,0067 |
| | Ювенильное | j | 0,0180 |
| | Имматурное | im | 0,0474 |
| | Виргинильное (молодое вегетативное) | v | 0,1192 |
| III. Генеративный | Скрытогенеративное | g ₀ | |
| | Молодое (раннее) генеративное | g ₁ | 0,2700 |
| | Средневозрастное (зрелое) генеративное | g ₂ | 0,5000 |
| | Старое (позднее) генеративное | g ₃ | 0,7310 |
| IV. Постгенеративный | Субсенильное | ss | 0,8808 |
| | Сенильное | s | 0,9529 |
| | Отмирающее | sc | 0,9819 |

Описание онтогенетических состояний у лекарственных растений невозможно без корректного использования понятий и терминов классической морфологии растений.

Это заставило нас привести принятые в ботанике классификации типов побегов, таблицы для описания разнообразия листьев и ряд других пояснений.

Типы побегов многолетних травянистых растений

Основным структурным элементом многолетних травянистых растений является монокарпический побег (Серебряков, 1952, 1959; Серебрякова, 1969). По И.Г.Серебрякову (1952, 1959), *монокарпическими* называются побеги, развивающиеся из почек возобновления и завершающие свой цикл развития в течение первого, второго, третьего или последующих лет образованием соцветия или одиночных цветков и отмирающие после плодоношения до базальной части, несущей почки возобновления. По длительности цикла развития И.Г.Серебряков подразделяет монокарпические побеги на:

1. *Моноциклические* (однолетние). Цикл развития такого побега (от раскрытия почки до цветения и плодоношения) заканчивается в течение одного вегетационного периода, после чего побег отмирает до зоны возобновления.

2. *Озимые побеги*. Побег из почки разворачивается летом или осенью, перезимовывает, на второй год переходит к цветению и плодоношению, после чего цветonoсная часть отмирает.

3. *Дициклические* (двулетние). Цикл развития этого побега занимает два вегетационных периода.

4. *Полициклические* (многолетние). Они существуют несколько лет в виде вегетативного розеточного побега, после чего переходят к цветению, а затем отмирают до зоны возобновления.

Кроме побегов, достигающих до цветения, И.Г.Серебряков (1952, 1959) выделяет побеги с неполным циклом развития, отмирающие в вегетативном состоянии, не доходя до формирования цветков и соцветий.

Классификация побегов травянистых растений приведена в работах Т.И.Серебряковой (1967, 1971, 1977), в которых она выделяет ряд существенных признаков:

1) метамеры побега длинные или короткие (что зависит от особенностей деятельности интеркалярных меристем);

2) метамеры с зелеными ассимилирующими или чешуевидными листьями;

3) метамеры многолетние или однолетние;

4) побег закрытый (благодаря переходу верхушечной меристемы в генеративное состояние) или открытый (вегетативный);

5) побег проходит свой жизненный цикл развития за 1, 2, 3 и более лет.

На основании сочетания этих признаков выделяются основные типы побегов (рис. 1).

По отношению к субстрату выделяют побеги *надземные* и *подземные*. Наиболее распространенным типом подземных побегов является *корневище*. По способу формирования И.Г.Серебряков и Т.И.Серебрякова (1965) различают *эпигеогенные* (погружающиеся) (рис. 2) и *гипогеогенные* (изначально подземные) корневища с укороченными и удлинёнными междоузлиями (рис. 3). Другие видоизменения побега будут рассмотрены в последующих изданиях атласа.

Основные типы побегов

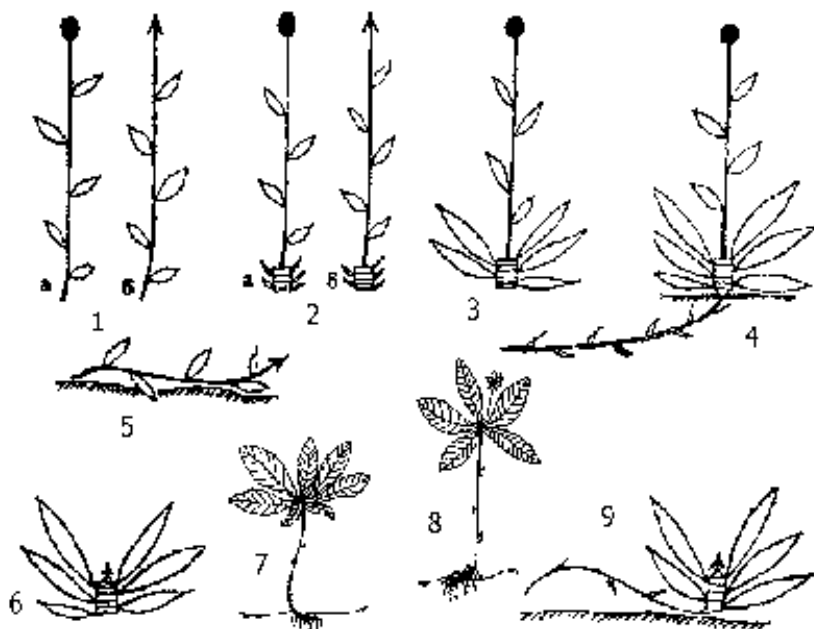


Рис. 1

1-3, 6-8 – ортотропные побеги; 5 – плагиотропный; 4, 9 – гетеротропные (анизотропные); 1 – удлиненные (безрозеточные) побеги (а – закрытый цветonoсный, б – открытый вегетативный); 2 – безрозеточные побеги с укороченным основанием; 3 – полурозеточный побег; 4 – корневищно-полурозеточный побег; 5 – плагиотропный удлиненный побег (открытый вегетативный); 6 – розеточный (открытый вегетативный) побег; 7 – верхнерозеточный вегетативный побег; 8 – верхнеполурозеточный генеративный побег; 9 – столоно-розеточный побег (открытый вегетативный).

Рисунки 1–6, 9 с типами побегов воспроизведены из статьи Т.И.Серебряковой (1977). Рисунки 7, 8 выполнены Т.А.Полянской. Термины «верхнерозеточный» и «верхнеполурозеточный» побеги принадлежат Е.Л.Нухимовскому (1997).

Эпигеогенные корневища

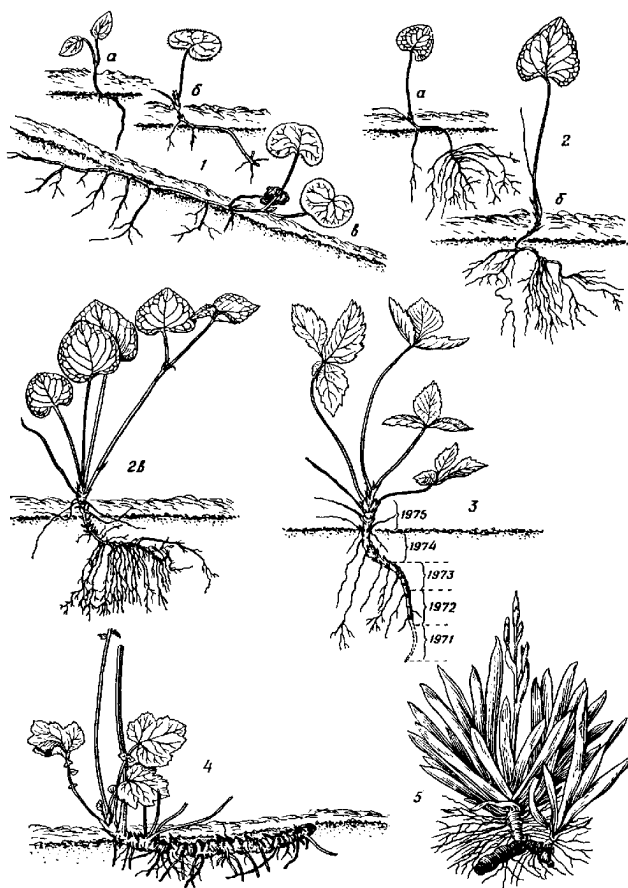


Рис. 2

1 – копытень (*Asarum europaeum*); 2 – фиалка удивительная (*Viola mirabilis*); 3 – земляника (*Fragaria vesca*); 4 – гравилат речной (*Geum rivale*); 5 – ирис (*Iris germanica*); а, б – возрастные этапы формирования корневища и его постепенного вытягивания (рисунки Т.И.Серебряковой воспроизведены из учебника «Ботаника ...», 1988)

Гипогеогенные корневища и образование куртин

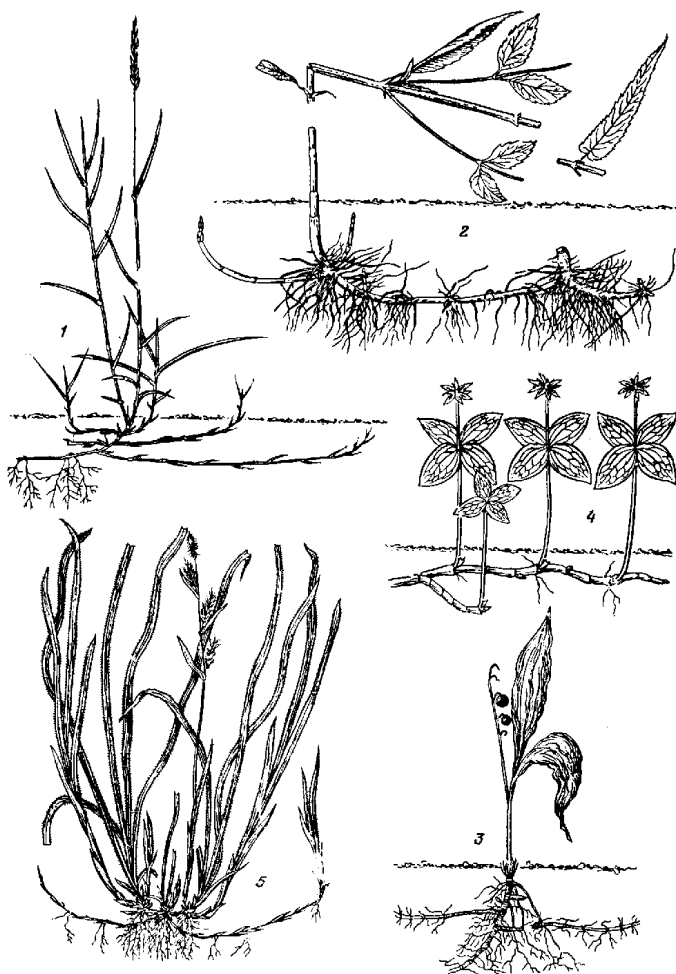


Рис. 3

1 – пырей ползучий (*Agropyrum repens*); 2 – вероника длиннолистная (*Veronica longifolia*); 3 – ландыш (*Convallaria majalis*); 4 – вороний глаз (*Paris quadrifolia*); 5 – осока волосистая (*Carex pilosa*) (рисунки Т.И.Серебряковой воспроизведены из учебника «Ботаника ...», 1988)

При описании онтогенетических состояний растений разных биоморф следует также обратить внимание на способ нарастания побегов (симподиальное и моноподиальное), кратность образования генеративных органов (моно- и поликарпичность), детальный анализ структуры соцветий (у растений в генеративном периоде), а также метаморфозы побегов.

Кроме того, особое значение приобретают морфологические особенности листа. Для унификации морфологических описаний мы приводим наиболее распространенные таблицы и схемы классической морфологии листа (рис. 4, 5, 6, 7, 8) (Воронин, 1953, 1972; Васильев и др., 1988; Борзова, Самсель, Чистякова, 1977).

Форма листовой пластинки











| | | | | |
|--|---|---|---|--|
| <div> <div>По общей форме</div> <div> <div>Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа</div> <div>Наибольшая ширина находится по середине листа</div> <div>Наибольшая ширина находится ближе к вершине листа</div> </div> </div> | Длина равна ширине (или превышает ее очень мало) | Длина превышает ширину в $1\frac{1}{2}$ - 2 раза | Длина превышает ширину в 3-4 раза | Длина превышает ширину более чем в 5 раз |
| | широко-яйцевидный | яйцевидный | ланцетный | линейный |
| |  |  |  |  |
| | округлый | овальный | продолговатый | |
| |  |  |  | |
| | обратно-широко-яйцевидный | обратно-яйцевидный | обратно-ланцетный | |
| |  |  |  | |

Рис. 4

(по Борзовой с соавт., 1977)

Типы листьев по форме листовых пластинок

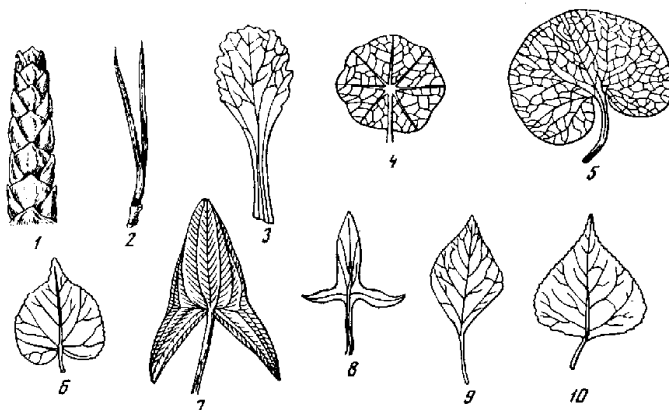


Рис. 5

1 – чешуйчатый (сильно увеличено); 2 – игольчатый; 3 – лопатчатый; 4 – щитовидный; 5 – почковидный; 6 – обратносердцевидный; 7 – стреловидный; 8 – копьевидный; 9 – ромбический; 10 – треугольный (по Борзовой с соавт., 1977)

Форма верхушки (I) и основания (II) листовых пластинок

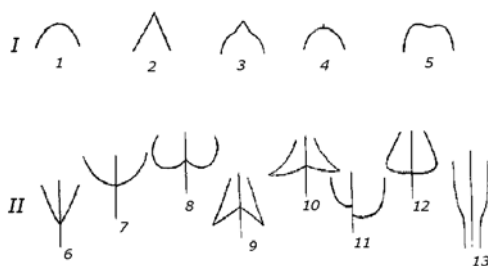


Рис. 6

1 – тупая; 2 – острая; 3 – заостренная; 4 – остроконечная; 5 – выемчатая; 6 – основание листа клиновидное; 7 – округлое; 8 – сердцевидное; 9 – стреловидное; 10 – копьевидное; 11 – неравнобокое; 12 – усеченное; 13 – суженное (по Борзовой с соавт., 1977)

Формы расчленения простого листа

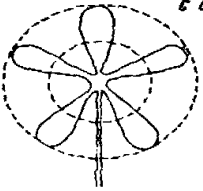
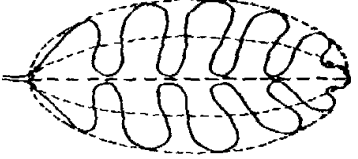
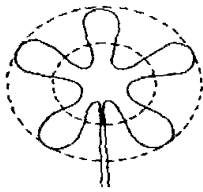
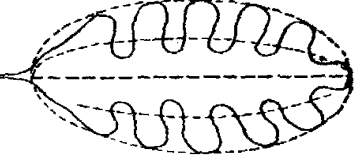
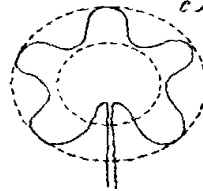
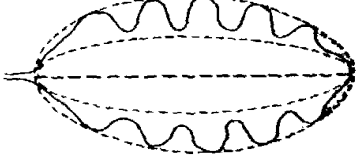
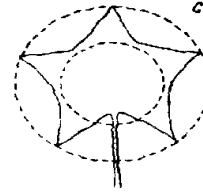
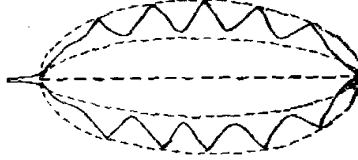
| | <i>пальчато —</i> | <i>перисто —</i> |
|--|--|--|
| <i>рассеченный до основания</i> | <i>с сегментами</i>  |  |
| <i>раздельный глубже половины ширины полулопастей</i> | <i>с долями</i>  |  |
| <i>лопастной менее чем до половины ширины полулопастей</i> | <i>с лопастями</i>  |  |
| <i>надрезанный менее чем до половины ширины полулопастей</i> | <i>с надрезами</i>  |  |

Рис. 7

(по Воронину, 1953)

Сложные листья

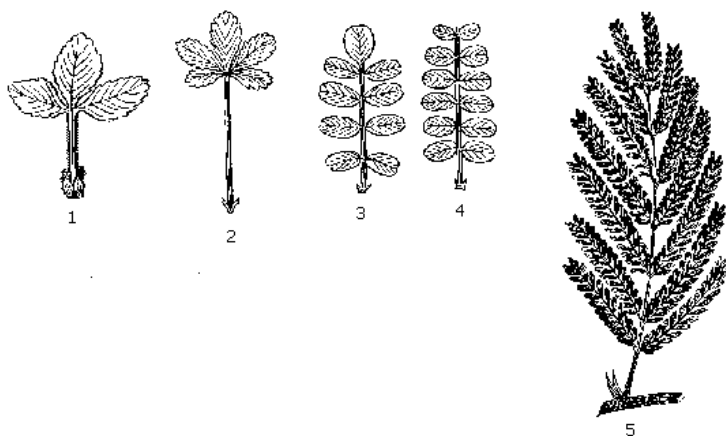


Рис. 8

1 – тройчатосложный; 2 – пальчатосложный; 3 – непарноперистосложный; 4 – парноперистосложный; 5 – дваждыперистосложный (по Борзовой с соавт., 1977)

Кроме простых и сложных листьев целесообразным представляется выделение полусложных листьев (Нухимовский, 1997). Полусложными листьями в представлении Е.Л.Нухимовского (1977) считаются такие листья, на рахисе которых четко выражены обособленные частные листовые пластинки (листочки) и которые не имеют специализированных разделительных сочленений. Такие листья, в отличие от сложных, не распадаются на части при листопаде. Например, листья лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.), воронца колосистого (*Actaea spicata* L.) (рис. 9).

Особенностями структуры и роста побеговой и корневой систем в онтогенезе растения определяется его жизненная форма (биоморфа). В данном атласе все виды лекарственных растений расположены согласно классификации жизненных форм И.Г.Серебрякова (1964) и Т.И.Серебряковой (1971).

Примеры полусложных листьев

(эти листья обычно считают «простыми»)

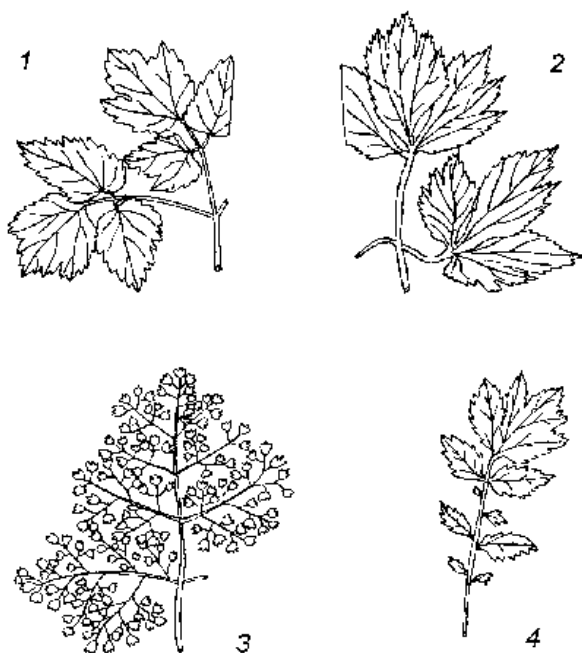


Рис. 9

1 – воронец колосистый, 2 – лютик ползучий, 3 – гравилат речной (прикорневой лист), 4 – схема многократноперистого листа (по И.М.Хомяковой, 1974)

По типу пространственной структуры биоморф, т.е. по характеру размещения отдельных частей и степени их автономности выделяют 4 типа биоморф: моноцентрический, явнополицентрический, неявнополицентрический (Ценопопуляции растений, Смирнова и др., 1976) и ацентрический (Шорина, 1981; Паленова, 1993). Характеристика разных типов биоморф приведена в таблице 2, составленной М.М.Паленовой (1993).

Таблица 2

Признаки растений разных типов биоморф

| ПРИЗНАКИ | ТИП БИОМОРФЫ | | | |
|---|--|---|--|--|
| | моноцентрический | неявнополицент- рический | явнополицент- рический | ацентрический |
| пространственное расположение корней, побегов, почек возоб- новления | Сосредоточены в одном центре | сосредоточены в не- скольких близкораспо- ложенных центрах | сосредоточены в несколь- ких удаленных центрах | рассредоточены вдоль побегов |
| фитогенное поле | Единственный источник, концен- трическое | множество сближенных источников, концентри- ческое | множество удаленных ис- точников, концентрическое | множество сближенных источников, протяжен- ное |
| распределение биомассы | Локализована в одной точке | равномерно распределе- на по площади, занима- емой генетой, раметой | участки повышенной (раме- ты) и пониженной (комму- никации) биомассы на пло- щади, занимаемой генетой | равномерное распреде- ление биомассы по всей площади, занимаемой раметой, генетой |
| число центров разрастания | Единственный | один-много слаборазличимы | один или много явноразличимых | не выражены |
| границы минимальных фитогенных полей отдельных рамет | Четко выражены, индивидуальны | перекрываются | не перекрываются | накладываются пересе- каются |
| активность расселения | Веgetативнопо- движны | веgetативно- слабоподвижны | веgetативноподвижны | веgetативноподвижны |
| счетная единица попу- ляции | Генета | генета, рамета | чаще рамета | чаще рамета |
| дезинтеграция в онто- генезе | Отсутствует или поздняя несп еци- ализи рованная | поздняя или ранняя неспециализированная | поздняя или ранняя специализированная | Ранняя неспециализиро- ванная |

В атласе помещены рисунки и диагнозы онтогенетических состояний лекарственных растений, произрастающих в центральных, северо-западных, северных и восточных районах Европейской части России, в том числе на территории Республики Марий Эл.

В конце атласа приведен список использованной литературы и список латинских и русских названий описанных лекарственных растений.

Авторы выражают благодарность д.б.н., профессору Н.В.Глотову за консультации и ценные замечания, а также А.Б.Кислицыну, Н.В.Соловьевой М.В.Бекмансурову, Т.В.Ивановой, И.Е.Сизову за создание компьютерного варианта атласа и оформление рисунков. Рисунок к обложке «Онтогенетического атласа» выполнен безвременно ушедшим из жизни аспирантом кафедры С.Е.Королевым.

Авторы, желающие опубликовать свои статьи в III томе «Онтогенетического атласа лекарственных растений», должны обратить внимание на последовательность и полноту изложения материала. При составлении морфологического описания и диагнозов онтогенетических состояний у исследуемых видов необходимо дать полное описание всех типов побегов, всех категорий листьев, цветков, соцветий, плодов и семян, а также подробно описать подземные органы, подчеркнуть особенности строения корневой системы и видоизмененных побегов. Рисунки онтогенетических состояний исследуемых видов должны быть высокого качества, а списки использованной литературы оформлены по ГОСТу.

ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Деревья

1. Онтогенез рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.)

Рябина обыкновенная – это дерево или крупный кустарник семейства Rosaceae, подсемейства Maloideae, высотой до 20 м, с диаметром стволов до 30-40 см, с яйцевидной или шарообразной кроной. Побеги моноподиально нарастающие, двух типов: удлиненные вегетативные и укороченные генеративные (Шиманюк, 1964). Молодые побеги краснобурые, часто опушенные, покрыты сверху блестящей сероватой перидермой. Листья очередные, непарноперистосложные, в общем очертании продолговато-эллиптические с 9-17 листочками. Общий черешок длиной 8-17 см. Листочки продолговатые, острые, по краям просто- или двоякопильчатые, у основания цельнокрайние, голые или с редкими волосками, с верхней стороны темно-зеленые, с нижней – серо-зеленые, длиной 30-40 мм, шириной 10-15 мм (Ванин, 1967). Конечный листочек часто к основанию более суженный, иногда сросшийся с 1-2 верхними боковыми листочками.

Почки крупные, заостренные, 0,8-2,0 см длиной, с 4-6 кроющими чешуями; листовые рубцы с 5 листовыми следами.

Цветки с пятичленным околоцветником, чашечка и венчик несросшиеся, обладают резким неприятным запахом, собраны в щитковидные соцветия. Андроей многочисленный, гинецей образован 2-5 плодолистиками. Плоды – округлые яблочки, около 10 мм в диаметре, красные или оранжевые, горько-кислого вкуса, с 2-6 семенами (Вахрамеева, 1975). Растение начинает плодоносить на открытых местах с 5-7 лет, под пологом леса с полнотой древостоя 0,6-0,7 – с 13-17 лет (Кошечев, Смирняков, 1992). *Sorbus*

аусурагіа размножается семенами, корневыми отпрысками, дает поросль от пня (Шиманюк, 1964).

Область распространения рябины обыкновенной охватывает почти всю Европу. Она занимает большую часть лесной и лесостепной зон европейской части СНГ (кроме Крайнего Севера и юго-восточных районов), а также произрастает в Крыму и на Кавказе (Ванин, 1967; Растения-целители, 1997).

Sorbus аусурагіа отличается большой экологической амплитудой, встречаясь в самых разнообразных местообитаниях (Вахрамеева, 1975). Растет в подлеске хвойных и смешанных лесов отдельными деревьями или группами (выходя, иногда, во второй ярус), по лесным опушкам, прогалинам, вырубкам и гарям, оврагам, по берегам рек и ручьев (Восточно-европейские..., 1994). Рябину обыкновенную часто используют для озеленения улиц, парков, скверов, а также ее можно встретить как плодовую культуру в садах (Кошечев, Смирняков, 1992).

Листья *Sorbus аусурагіа* выделяют летучие вещества – фитонциды, убивающие бактерии. Свежесрезанный побег рябины обыкновенной, опущенный на 2-3 часа в посуду с болотной водой, имеющей неприятный вкус и запах, делает ее пригодной для питья без предварительного кипячения. Кора применяется для выделки самых дорогих и тонких кож. Древесина рябины обыкновенной хорошо полируется и идет на изготовление различных столярных, токарных изделий, мебели, музыкальных инструментов, ручек для молотков, топоров и т.п.; она огнестойка и с трудом загорается (Кошечев, Смирняков, 1992).

Плоды содержат каротин, аскорбиновую кислоту, витамин Р, спирты, органические кислоты, дубильные и горькие вещества, флавоноиды, парасорбиновую кислоту (Растения-целители, 1997). Их используют в медицине как поливитаминное, противовоспалительное, противогинготное,

желчегонное, вяжущее, мочегонное средство, а также употребляют для профилактики и лечения атеросклероза, гипертонии, при истощении и малокровии. В народной медицине данное растение применяют при заболеваниях легких, ревматизме, запорах, против геморроя, золотухи (Кошечев, Смирняков, 1992). В рябине содержится большое количество веществ, способствующих нормальному течению процессов пищеварения (Подымов, Сулов, 1990). Парасорбиновая и сорбиновая кислоты, входящие в состав плодов, тормозят рост микроорганизмов, грибов. Их применяют в качестве консервантов пищевых продуктов. Сорбит понижает содержание жира в печени, холестерина в крови и используется как заменитель сахара (Кошечев, Смирняков, 1992; Комаров, 1996).

Онтогенез рябины обыкновенной описан нами на растениях, произрастающих на опушках или открытых местах в лесопарке «Сосновая роща» (г. Йошкар-Ола) и в окрестностях п. Куяр Медведевского района Республики Марий Эл.

Онтогенез рябины обыкновенной представлен на рис. 9.

СЕМЕНА рябины обыкновенной с эндоспермом, сплюснутой формы, трехгранные, с загнутыми концами, длиной около 4 мм, шириной 2 мм, толщиной 1 мм. Семенная кожура светло- или темно-коричневая, блестящая (Ванин, 1967; Вахрамеева, 1975).

ПРОРОСТКИ однопобеговые с двумя семядольными и двумя ассимилирующими листьями. Семядольные листья эллиптической или слегка яйцевидной формы, с коротким черешком, суженым основанием, 6-7 мм длиной и 3-4 мм шириной. Первый ассимилирующий лист тройчаторассеченный, его верхний сегмент трехраздельный. Второй лист непарноперистосложный с пятью яйцевидными, пальчато-зубчатыми листочками. Растения имеют опушенный эпикотиль. У проростков хорошо выражен главный корень, боковых корней сравнительно немного (1-2).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения однобоговые, уже без семядольных листьев. Высота растений – 4-6 см (реже выше). Гипокотиль и эпикотиль одревесневают. Листья непарноперистосложные с 5-7 яйцевидными, зубчатыми листочками, длиной 1-3 см. Иногда верхний листочек не до конца трехраздельный. Корневая система представлена главным и боковыми (не более 10) корнями.

ИММАТУРНЫЕ особи отличаются от ювенильных началом ветвления (при высоком уровне жизненности). Высота растений – 3-23 см. Листья непарноперистосложные длиной 2,5-12,0 см, с 9-13 перистолопастными листочками с неравнопильчато-зубчатыми краями. Весь побег или только его верхняя часть (иногда и черешки листьев) опушены. Перидерма красно-коричневого цвета. В корневой системе усиливается рост боковых корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи обычно высотой до 0,5 м. Они отличаются от ювенильных растений наличием листьев взрослого типа – очередными, непарноперистосложными, длиной 8-12 см с 9-15 эллиптическими листочками, сверху темно-зелеными, голыми, снизу более светлыми, опушенными. Длина листочков – 3,5-4,5 см, ширина – 1,2-1,4 см. Корневая система стержневая с большим количеством боковых корней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют островершинную крону. Жизненная форма рябины обыкновенной может быть представлена одноствольным или многоствольным деревом. Ветвление начинается обычно на высоте 1/4 от общей высоты растения. У многоствольного дерева число стволиков достигает 7-12, их диаметр обычно не превышает 10-12 см. Перидерма темно-серого цвета. Листья непарноперистосложные, длиной 10-14 см с 11-3, редко 15 листочками. Листочки с неравнобоким основанием, в верхней части (на 1/2 или 1/3 части) имеют зубчато-пильчатый край, длина их – 3,5-4,5 см. Рябина обыкновенная цветет

и плодоносит, но обычно только в верхней части кроны, необильно и нерегулярно. Корневая система полностью сформирована.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – это обильно плодоносящие деревья с эллиптической или яйцевидной кроной. Поверхность ствола в нижней части (примерно $1/4$ от высоты растения) покрыта трещиноватой темно-серой коркой. Ветвление обычно начинается на $1/3$ - $1/4$ части от высоты дерева. Растение представлено одноствольным или многоствольным деревом с диаметром стволов 15-30 см. Перидерма темно-серого цвета. Листья непарноперистосложные длиной 10-20 см с 13-15, редко 11 листочками с неравнобоким основанием. Листочки длиной 4-6 см, шириной 1,2-1,8 см, в верхней и средней части (на $2/3$) имеют пильчато-зубчатый край. Корневая система полностью сформирована.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют широкоокруглую (шарообразную) крону. Начинается усыхание крупных скелетных ветвей и верхушки кроны. Ствол с трещинами на высоте до $1/3$ от высоты дерева и более. Листья непарноперистосложные длиной 12-20 см с 11 листочками. Листочки с неравнобоким основанием, в верхней и средней части (на $1/3$ или $2/3$ части) с пильчато-зубчатым краем, длиной – 3,5-5,5 см и шириной – 1,2-2,4 см. Растения способны к плодоношению от обильного и к концу этого возрастного состояния – до незначительного. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены особями с трещиноватой коркой, встречающейся почти по всему стволу. Ветвление наблюдается только в верхней части дерева. Крона неправильной формы (например, однобокая). Верхушка дерева обычно усыхает. Растения не плодоносят.

Онтогенез рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.)

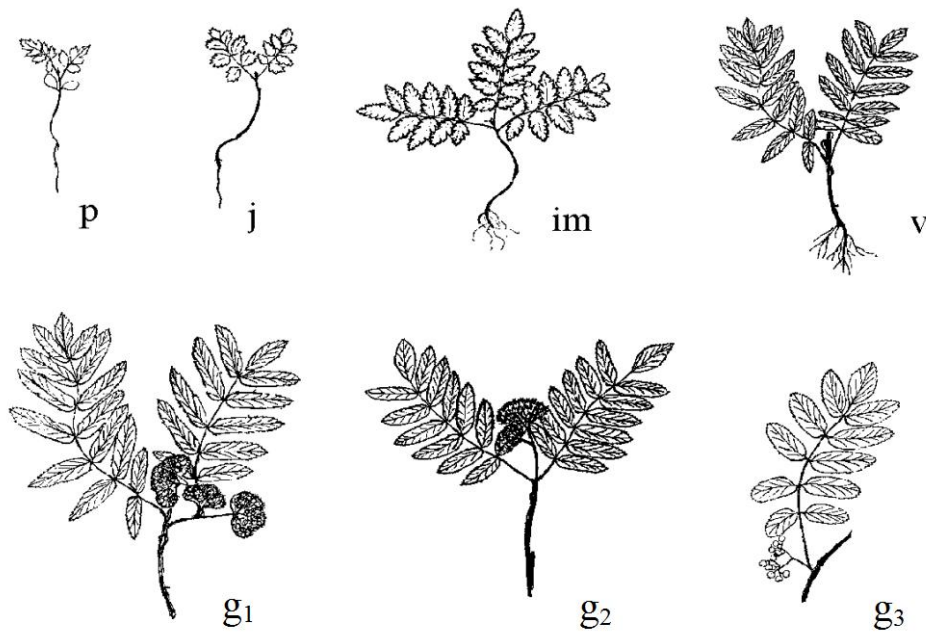


Рис. 10

Кустарники

2. Онтогенез пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa* L.)

Pentaphylloides fruticosa (L.) O.Schwarz (*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. – *Potentilla fruticosa* L.) (сем. Rosaceae) – прямостоячий, иногда простертый, геоксильный кустарник с подземным ветвлением осей, образующих толстые и долговечные подземные одревесневшие оси – ксилоподии. Корневая система смешанного типа. Главный корень теряется среди нескольких (до 10-12) придаточных корней диаметром 0,5-2,5 см (Шафранова, 1964). Взрослые растения состоят из многих (до 120) разновозрастных скелетных осей от 15 до 150 см в длину, покрытых красновато-коричневой или буровато-серой отслаивающейся коркой. Листья непарноперистосложные, обычно с двумя парами листочков продолговатой формы. Листочки обычно с обеих сторон прижато-волосистые, редко голые. Соцветие – кистевидный ограниченный тирс, у которого главное соцветие и паракладии состоят из двойного дихазия. Цветки актиноморфные, до 3 см в диаметре, с двойным околоцветником. Лепестки желтые, тычинок в числе около 25, пестики многочисленные, столбики булавовидные, толстые, отходящие почти от основания завязи, с крупным лопастным рыльцем. Плоды – орешки густо-длинноволосистые около 1,5 мм длиной (Юзепчук, 1941).

Вид произрастает только в северном полушарии и имеет дизъюнктивный ареал, состоящий из азиатской, европейской и североамериканской частей. Наиболее крупной является азиатская часть, включающая Алтай, Восточную Сибирь, Чукотку, Дальний Восток, Японию, северную Корею, Китай, Монголию и отчасти горы Средней Азии (Юзепчук, 1941).

Будучи мезофитным и светолюбивым, этот вид встречается по заболоченным долинам и берегам рек, на речных галечниках, участвует в создании подлеска редкостойных лиственничников горных долин. Вид холодостоек: способен произрастать в условиях вечной мерзлоты, в равнинных и горных тундрах; обладает слабой конкурентной способностью (Ареалы... ,1977).

В народной медицине пятилистник кустарниковый используется как кровоостанавливающее, противовоспалительное средство, применяемое при желудочно-кишечных и гинекологических заболеваниях и наружно при лечении нарывов и ран. Водный отвар растения обладает бактерицидным действием при различных кишечных инфекциях, а также легким седативным и мочегонным эффектом (Телятьев, 1987). В качестве лекарственного сырья используются одногодичные облиственные цветущие верхушки побегов. Максимальное побегообразование и цветение наблюдаются в средневозрастном генеративном состоянии. Следовательно, в качестве источника сырья целесообразно использовать взрослые цветущие кусты.

Материал был собран в Западном Забайкалье, на территории Бурятии и в Горном Алтае, в следующих сообществах: 1) прирусловые смешанные ивовые кустарниковые заросли, состоящие из *Salix nipponica* Franch. & Savat., *S. rhamnifolia* Pall., *Salix rorida* Larsch., в Бурятии из *Salix caprea* L., *S. pentandra* L., *Salix rosmarinifolia* L., на Алтае с травяным покровом из *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Geranium pratense* L., *Vicia cracca* L., *Sanguisorba officinalis* L.; 2) редкостойный остепненно-разнотравный сосняк по северо-западному склону,

в травяном покрове которого доминируют виды: *Carex pediformis* C.M.Mey., *Iris ruthenica* Ker-Gavl., *Veronica incana*

L., *Potentilla nivea* L., *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Carum buriaticum* Turcz. (Бурятия).

Л.М.Шафрановой установлено два хода морфогенеза *Potentilla fruticosa* в различных условиях произрастания, на основе чего выделено два типа онтогенеза (Ценопопуляции растений, 1976). В условиях высокогорья (на верхней границе леса) северо-восточного Алтая (первый тип А) формируется плотный куст. В горной лесостепи юго-восточного Забайкалья (второй тип Б) взрослая особь представляет собой рыхлую куртину.

Наши исследования подтвердили наличие выделенных двух типов онтогенеза, но был сделан ряд уточнений. В первом типе онтогенеза выявлено, что не в генеративном периоде, а еще в виргинильном состоянии особь представляет собой первичный куст. Мы считаем, что во втором типе онтогенеза формирование куртины происходит не позже молодого генеративного состояния и взрослая особь представлена системой парциальных кустов. Было выявлено, что развитие пятилистника кустарникового по второму типу онтогенеза проходит не во всей лесостепной зоне юго-восточного Забайкалья, а только в достаточно ксерофитизированных местообитаниях – в подлеске редкостойного сосняка на северо-западном склоне.

Первый тип онтогенеза (А) (рис. 11а)

ПРОРОСТКИ – растения с главным побегом 0,5-1 см длиной, овальными семядолями и с 3-4 настоящими тройчато-сложными листьями 0,6 мм длиной и 0,5 мм шириной. Корневая система представлена разветвленным главным корнем до 3 см длиной. Продолжительность онтогенетического состояния – до 1 года.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют главный побег до 2-3 см, нарастающий моноподиально. Основание побега

полегает на протяжении 0,5-2 см; появляются пальчато-сложные листья с 5 листочками 0,8 см длиной и 0,7 см шириной. Главный корень удлиняется до 6-7 см. Продолжительность онтогенетического состояния – 2-4 года.

У ИММАТУРНЫХ РАСТЕНИЙ одревесневает нижняя часть главного побега, удлиняющегося до 5-6 см. На 3-6 году начинается его базитонное ветвление. Иногда главный побег отмирает и происходит замещение его 1-2 боковыми побегами II порядка, преобладают пальчато-сложные листья с 5 листочками. Главный корень длиной 10-15 см. У основания главного побега появляются придаточные корни. Продолжительность онтогенетического состояния – 3-5 лет.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ на 7-8 году жизни ветвятся, формируется первичный куст с 2-4 (до 6) осями возобновления до 20-40 см длиной, разрастается подземная часть куста. Появляются листья взрослого типа с 7-9 листочками длиной 2,7 см и шириной 2,4 см. В подземной сфере выделяется несколько крупных придаточных корней до 20 см длиной, по величине приближающихся к главному. Они способствуют погружению зоны кущения в почву на глубину 5-20 см. Продолжительность онтогенетического состояния 20-30 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ в 30-40 лет в надземной сфере представляют куст и состоят из 4-6 (до 20) осей возобновления до 80 см длиной и 0,5-0,7 см диаметром у основания. На 4-5 году жизни оси возобновления начинается ветвление с образованием мощных боковых побегов. На 5-6 году жизни зацветает 2-5 осей возобновления. Цветки собраны в немногочетковое соцветие (около 15 цветков на побеге n+I порядка). Цветение происходит акропетально. В 12-15 лет начинают отмирать отдельные боковые ветви, и в 20-25 лет ось возобновления отмирает, за исключением базальной части, несущей спящие почки и оси возобновления более высоких порядков.

В подземной части куста главный корень теряется среди крупных придаточных корней. Более долговечные основания осей возобновления, утолщаясь, формируют ксилоподии. Продолжительность онтогенетического состояния – 10 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены плотным кустом, состоящим из 30-50 (до 100) разновозрастных осей возобновления. Порядок надземных и подземных разветвлений установить уже невозможно. Высота осей – 80-100 см, диаметр у основания – до 1-2 см. Практически все оси возобновления цветут (около 50 цветков на побеге $n+I$ порядка).

От ксилоподиальной части куста, достигающей 30 см в диаметре, отходит 10-12 придаточных корней диаметром 0,5-2,5 см (Шафранова, 1964).

Начинаются процессы разрушения: лежат отдельные оси возобновления и появляются полости в ксилоподиальной части куста. Продолжительность онтогенетического состояния – 40-55 лет.

СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ представляет собой клон из кустящихся партикул. Снижается число цветущих осей возобновления (до 50% от общего числа осей возобновления) и цветков на них – около 25 на побеге $n+I$ порядка. Количество вновь образующихся осей возобновления незначительно. Число отмерших осей достигает 50-70%. Продолжительность онтогенетического состояния – 10-15 лет.

СУБСЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ – одиночные партикулы, состоящие из остатков осей с небольшим числом боковых вегетативных побегов. На молодых побегах ветвления развиваются крупные пальчатосложные листья (длиной 4,2 см и шириной 3,7 см), а на старой части оси листья более мелкие с узкими листочками. В корневой системе также преобладают процессы отмирания. Встречаются в ценопо-

пуляциях редко. Продолжительность онтогенетического состояния не установлена.

СЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ представлено клоном из некустящихся партикул с остатками слабо облиственных осей. Пальчато-сложные листья мелкие, с узкими листочками.

Общая продолжительность онтогенеза предположительно до 100 лет и более (Шафранова, 1964).

Второй тип онтогенеза (Б) (рис. 11б)

Начальные стадии онтогенеза (проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные особи) совпадают с таковыми первого типа, но уменьшается продолжительность каждого возрастного состояния. Аналогично происходит формирование первичного куста, его подземной части, но уменьшается число осей возобновления, ксилоподиев.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены куртиной, состоящей из первичного куста и 4-5 парциальных особей, часть которых зацветает. Первичный куст состоит из 3-5 цветущих разветвленных осей возобновления (около 60 цветков на побеге $n+I$ порядка) длиной около 70 см.

Парциальная особь развивается на конце плагиотропного деревянистого побега (ксилоризома) до 50-60 см длиной, возникающих из спящих почек ксилоподиальной части первичного куста. Парциальный куст состоит из 2-3 осей возобновления. На корневище и подземной части ее развиваются многочисленные придаточные корни. Продолжительность онтогенетического состояния – около 10 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ РАСТЕНИЕ – рыхлая куртина, надземная часть которой состоит из отмерших осей возобновления первичного куста и системы разновозрастных парциальных кустов и побегов (10-20), а подземная – базальной части первичного куста и отходящих от нее ксилоризом. Парциальный куст существует

20-25 лет. Продолжительность онтогенетического состояния – 10-50 лет.

СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ РАСТЕНИЕ в результате изоляции парциальных кустов от подземной части первичного куста становится клоном. Клон состоит из разновозрастных парциальных кустов, часть которых цветет, а часть отмерла. Возможно образование новых парциальных кустов. Установление длительности данного возрастного состояния затруднено в связи с распространением процессов отмирания в ксилоподиальных частях первичного и парциальных кустов.

СУБСЕНИЛЬНОЕ растение представлено клоном, включающим парциальные кусты, не способные к цветению и образованию новых ксилоризов. Парциальные кусты состоят из остатков осей возобновления с несколькими боковыми вегетативными побегами. Молодые побеги ветвления имеют более крупные листья по сравнению со старой частью оси возобновления.

СЕНИЛЬНОЕ растение – это изолированные друг от друга парциальные особи, состоящие из отмерших и 1-2 живых слабооблиственных осей. Пальчато-сложные листья мелкие, с узкими листочками.

Партикулы постгенеративного периода встречаются редко, что свидетельствует о его небольшой продолжительности.

Авторы благодарят с.н.с., к.б.н. В.А. Черемушкину за редакционные замечания.

Онтогенез пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa* L.)

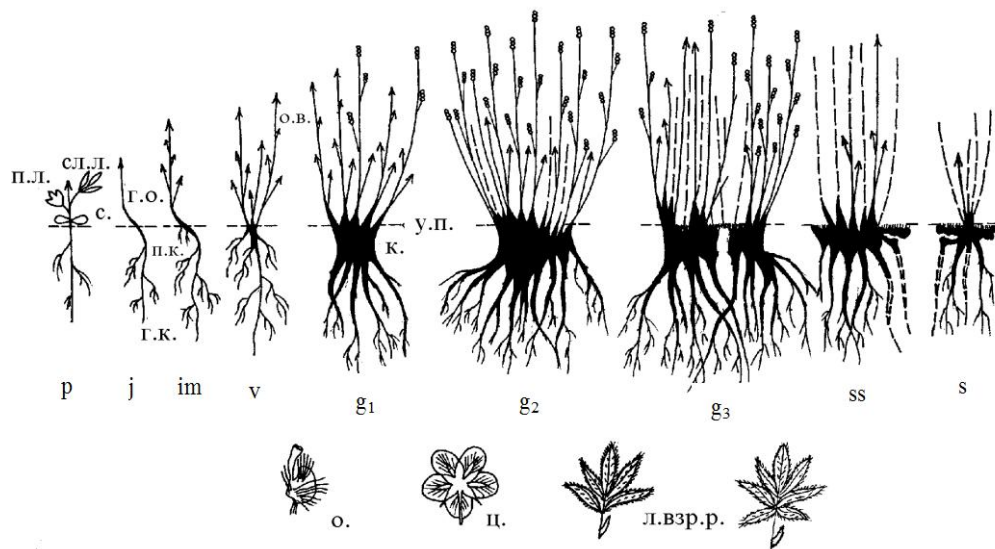


Рис. 11а

Обозначения: с. — семядольный лист, п.л. — простой лист, сл.л. — сложный лист, г.о. — главная ось, о.в. — ось ветвления, к. — каудекс, г.к. — главный корень, п.к. — придаточный корень, кс. — ксилоризом, к. — ксилоподий, о. — орешек, ц. — цветок, л.взр.р. — лист взрослого растения, у.п. — уровень почвы

Онтогенез пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa* L.)

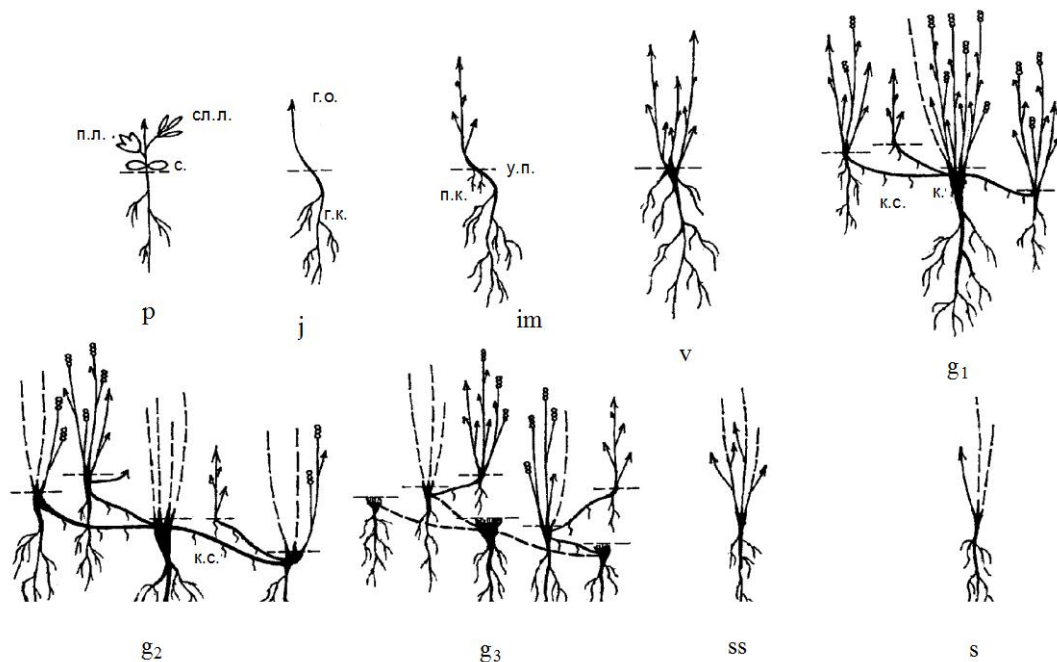


Рис. 116

Обозначения см. на рис. 11а

Кустарнички

3. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.)

Брусника обыкновенная – длиннокорневищный вечно-зеленый кустарничек из семейства вересковых – Ericaceae.

Удлиненные побеги брусники полициклические, поликарпические, укореняющиеся и приподнимающиеся. Листья кожистые, многолетние, очередные, эллиптические или обратнойцевидные, тупые или слегка выемчатые, слегка зазубренные или цельнокрайние с завороченным краем, 5-27 мм длиной, 3-12 мм шириной, на коротких опушенных черешках 0,5-3,0 мм длиной, сверху темно-зеленые, снизу бледные, с темно-бурыми рассеянными железками.

Основание побега переходит в гипогеегенное корневище, залегающее на глубине 2-10 см, обычно очень длинное – до 18 м длиной, шнуровидное, зеленовато-коричневого цвета. От корневища отходят тонкие, короткие и редко расположенные придаточные корни.

Соцветие – короткая, густая, поникающая кисть с 2-8 (редко 18) цветками, формируется в верхней части прошлогоднего годичного побега. Цветки на коротких, опушенных, красноватых цветоножках, обладают слабым, но приятным запахом. Чашечка спайнолистная 4-зубчатая, с короткими округлыми красноватыми зубцами, венчик спайнолепестный колокольчатый, бледно-розовый, с четырьмя лопастями. Тычинок 8, с волосистыми тычиночными нитями, пыльники без придатков. Столбик выдается из венчика, завязь 4-гнездная, гинецей синкарпный, из 4 плодолистиков, плацентация центрально-угловая (Баландина, Вахрамеева, 1978).

Плод – почти шаровидная, многосемянная, в зрелом состоянии ярко-красная синкарпная ягода, 6-11 (12) мм в диаметре.

Диплоидный набор хромосом равен 24. В природных условиях найдено триплоидное растение с 36 хромосомами (Богданова, Муратов, 1978).

Брусника имеет обширный голарктический ареал с преимущественным распространением в северной части Евразии. Встречается почти по всей территории СНГ, кроме южных районов европейской части, всей Средней Азии, подавляющей части Казахстана и Закавказья (Атлас ареалов ресурсов лекарственных растений, 1976).

Брусника растет в лесной и арктической зонах, поднимается до гольцового пояса, распространена в хвойных и смешанных лесах, на вырубках, в горных и равнинных тундрах. Чаще всего она встречается в травяно-кустарничковом ярусе сосновых и лиственничных лесов, являясь доминантом этого яруса (Брусника..., 1986).

Брусника – медоносное, дубильное, пищевое, лекарственное растение, кормовое для диких животных. В медицине используются препараты листьев брусники в виде отваров, настоек и в составе сборов в качестве мочегонного, антисептического и вяжущего средства, главным образом, при почечнокаменной болезни, а также при подагре, суставном ревматизме, поносах. В народной медицине свежие и моченые ягоды применяются при подагре, ревматизме, гастрите с пониженной кислотностью желудочного сока, а сок пьют при повышенном кровяном давлении. Вареную бруснику с медом употребляют при туберкулезе легких и кровохаркании (Брезгин, 1993).

Частично онтогенетические состояния парциальных кустов брусники обыкновенной описали Е.Е.Тимошок и Н.В.Паршина (Тимошок, Паршина, 1992; Тимошок, 1998). Они различают 7 возрастных состояний – виргинильное, потенциально генеративное, молодое генеративное, зрелое генеративное, старое генеративное, субсенильное, сенильное.

Нами выделено 10 возрастных состояний парциальных кустов брусники. Описание семян дано по материалам других авторов. Материал для описания онтогенеза собран на территории заповедника "Большая Кокшага" Республики Марий Эл и в окрестностях д.Окозино Санчурского района Кировской области.

ПЛОД – почти шаровидной формы многосемянная, в зрелом состоянии ярко-красная ягода 6-11 (12) мм в диаметре. В одной ягоде содержится от 5 до 31 семени (Брусника, 1986). По данным И.В.Лянгузовой и Е.А.Мазной (1996) в сосновых лесах Кольского п-ова в пределах одной ценопопуляции количество семян в одной ягоде колеблется от 17 до 52. Семена мелкие, коричневатые, от почковидных до полулунных очертаний (Брусника, 1986) или косойцевидной формы (Артюшенко, 1990) 1-1,5 мм длиной и 0,4-0,7 мм шириной, с мощным эпидермисом. Клетки эпидермиса вытянуты вдоль семени, боковые и внутренние стенки клеток коричневого цвета, утолщены и пронизаны порами. У зрелых семян все клетки кожуры, находящиеся под эпидермисом, образуют многорядный спавшийся слой коричневого цвета.

ПРОРОСТКИ брусники однопобеговые, с двумя несколько удлиненными семядолями и 2-8 ассимилирующими листьями. Семядольные листья сверху темно-зеленые, блестящие, снизу более светлые, длиной 2-2,5 мм и шириной 1 мм. Ассимилирующие листья 1,5-2,0 мм длиной и около 1,0 мм шириной, средняя жилка у них не выражена совсем или очень слабо. Корневая система представлена главным и многочисленными боковыми корнями II порядка.

Онтогенез парциальных кустов брусники начинается с имматурного состояния.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены одним моноподиально нарастающим побегом или побегом I порядка с 1-2 побегами II порядка. Стебель коричневатый, опушенный.

На приросте 1-го года образуются различные типы листьев. Самые нижние листья мелкие, эллиптические, $3\frac{1}{2}$ мм. Выше их располагаются 1-3 почти округлых листа с тупой или слегка выемчатой верхушкой длиной 1,0-1,3 (1,7) см и шириной 0,6-1,1 (1,4) см. Верхних листьев 1-7, они обычно обратнойцевидной или узкояцевидной формы 0,8-1,7 см длиной и 0,5-1,0 см шириной. Длительность имматурного состояния – 1-3 года. Листья сохраняются 1-3 года. Корневая система представлена многочисленными придаточными корнями рыжего или почти золотистого цвета.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений число побегов II порядка от 1 до 4. При наличии малого числа побегов II порядка (1-2), возраст парциального куста (ПК) по морфологическим признакам 3-4 года (в отличие от имматурных растений, которые также могут иметь 1-2 побега II порядка, но им по два-три года). Эти растения формируют побеги II и III порядков, образуя парциальный куст. Отмирающие побеги отсутствуют. Стебель опушен, коричневого или темно-зеленого цвета. Возраст листьев от трех до пяти лет, они обычной обратнойцевидной или удлинённой формы длиной 1,7-2,4 (2,8) см и шириной 0,8-1,2 см. Корневая система густая, рыжего цвета, представлена придаточными корнями.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ парциальные кусты формируют побеги II, III и редко IV порядков. Побег I порядка одревесневший. Отмерших побегов не более 10%. Парциальные кусты начинают цвести и плодоносить, после чего побеги нарастают симподиально. Возраст листьев обычно 3 (2-4) года, они обычной формы, длина их достигает 1,8-2,0 (редко до 2,9) см, ширина 0,8-1,1 см. Корневая система приобретает бурый оттенок.

g_{IV} -ПК имеют все вышеперечисленные признаки, но не цветут и не плодоносят. От виргинильных растений они будут отличаться одревесневшим побегом I-го порядка. Возраст парциальных кустов 2-5 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ парциальные кусты имеют побеги II, III, IV и редко V порядков. Побеги I-II порядка, нижние части побегов II порядка одревесневшие. Появляются побеги замещения. Отмирание побегов не более 10-40%. Растение обильно цветет и плодоносит. Листья двух-, трехлетние, их длина 2,0-2,5 см, ширина – 0,8-1,3 см. Корневая система бурого цвета. Возраст парциальных кустов – 4-8 лет.

g_{2v}-растения по всем признакам сходны со средневозрастными генеративными ПК, но не цветут и не плодоносят.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ парциальные кусты формируют побеги VI и более порядков, цветут и плодоносят уже менее интенсивно, чем средневозрастные генеративные растения. Побеги I и II порядков одревесневшие, черного цвета. Отмершие побеги составляют 40-60%. Корневая система начинает отмирать, она бурого или темно-коричневого цвета, в незначительном объеме.

g_{3v}-растения не цветут и не плодоносят, но имеют особенности старых генеративных ПК по степени отмирания и новообразования и др. Возраст парциальных кустов 4-8 лет.

g_{1v}, *g_{2v}* и *g_{3v}* ПК брусники составляют довольно значительную группу, они во много раз превосходят по численности генеративные растения и играют значительную роль в жизни ценопопуляций этого вида, поскольку позволяют удерживать занимаемую видом территорию, а также способствуют вегетативному разрастанию особи и обеспечивают самоподдержание ценопопуляций.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ парциальные кусты имеют побеги II-VI и более высоких порядков. Они не цветут и не плодоносят. Степень отмирания побегов более 60%. Корневая система слабая, темно-коричневого или черного цвета. Число листьев на всем парциальном кусте не более 10-14, они сохраняются на побеге не более 1-2-х лет. Побеги I, II и частично III порядков одревесневают. Побеги в верхней части зеленые, без опушения. Растениям 5 и более лет.

К **СУБСЕНИЛЬНЫМ** растениям относится также группа парциальных кустов, образованных в результате «вторичного

метаморфоза» корневищ и обладающих очень сложной морфологической структурой. Формирование таких кустов отмечено на склонах оврага (разнотравный ельник с примесью березы), когда корневища, имеющие достаточно многослойную покровную ткань, выходят на поверхность почвы и образуют зеленые ассимилирующие листья. На одном корневище может быть несколько таких “кустов” с листьями. Иногда в качестве такого образователя может выступать отмерший (или отмирающий) и склоненный, по каким-либо причинам, на поверхность почвы парциальный куст, который дает из спящих почек боковые ответвления корневищ. Последние имеют мощную пробку и образуют листья. Эти корневища достаточно мягкие на ощупь и достигают 3 мм в диаметре.

СЕНИЛЬНЫЕ парциальные кусты имеют всего один побег с 1-5 одно-двулетними листьями. Приростов нынешнего года нет. Доля отмерших побегов составляет 80-99%. Побег в верхней части зеленого цвета, без опушения. Побег I, II, III и изредка IV порядков одревесневшие. Корневая система черного цвета. Продолжительность онтогенетического состояния растений 5 и более лет.

ОТМИРАЮЩИЕ растения представлены системой скелетных осей темно-коричневого цвета. Листьев обычно нет, но иногда могут быть 1-2 засохших листа. Корневая система отмирает или она черного цвета.

Брусника образует полицентрические системы, которые представлены отдельными парциальными кустами, связанными между собой подземными побегами – корневищами. В дальнейшем планируется описание онтогенеза таких систем. Онтогенез ПК и примеры полицентрических систем брусники обыкновенной даны на рис. 12а и 12б.

Онтогенез парциальных кустов брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.)

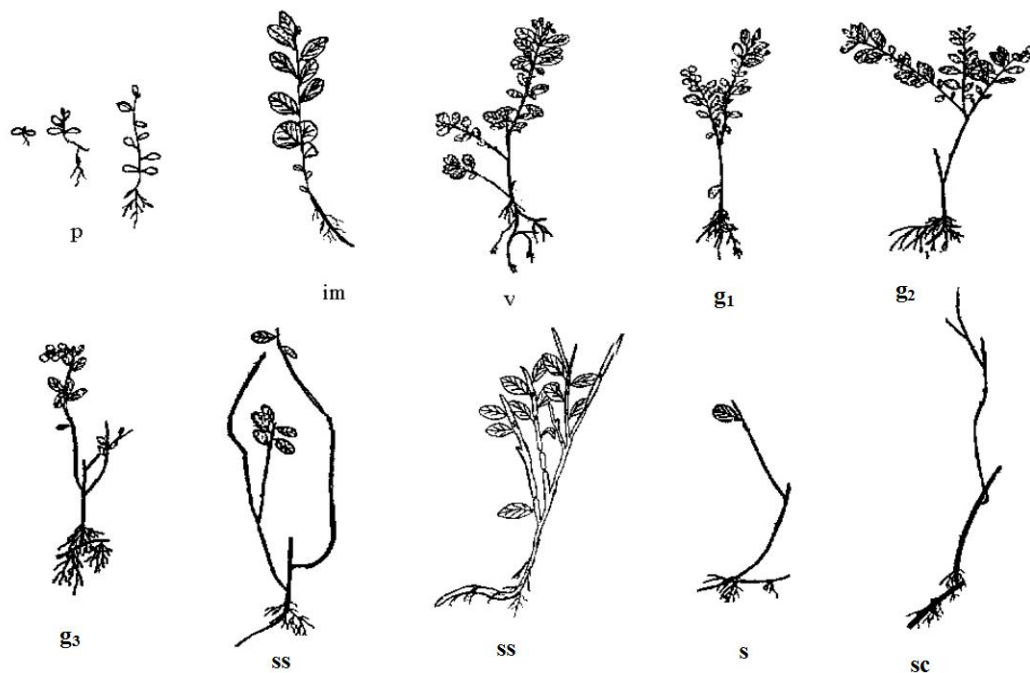
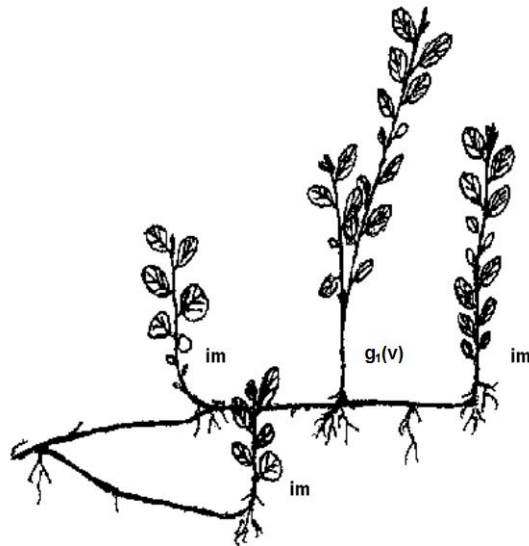
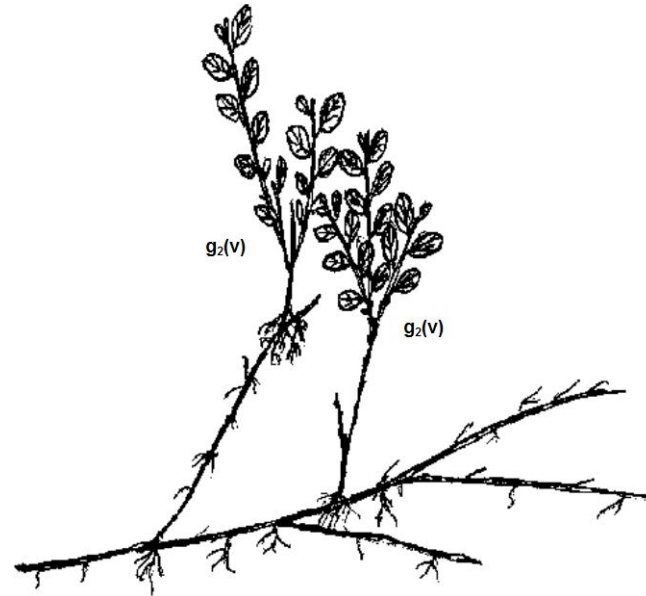


Рис. 12а

Полицентрические особи брусники обыкновенной



Молодая генеративная полицентрическая особь



Средневозрастная генеративная полицентрическая особь

Рис. 126

4. Онтогенез тимьяна степного (*Thymus steposus* Klock et Scost.)

Многолетний симподиально нарастающий полукустарничек (Гогина, 1975), наземно-ползучий, укореняющийся.

По описанию П.Ф.Маевского (1964), это растение высотой 6-16 см с почти линейными листьями 7-16 мм длины и 1,25 – 2,00 ширины, по краю с немногочисленными короткими ресничками и выдающимися боковыми жилками, с хорошо заметными точечными железками. Чашечка колокольчатая, густоволосистая, длиной 2,0-2,5 мм с реснитчатыми зубчиками у верхней губы. Венчик мелкий, сиреневый.

С лекарственной целью используют высушенные верхушки растения. Трава содержит до 1% эфирного масла, тритерпены, дубильные и горькие вещества, минеральные соли и др. В научной медицине траву тимьяна применяют в виде 10%-го настоя как отхаркивающее средство при заболеваниях верхних дыхательных путей, а также в виде настоя и жидкого экстракта как болеутоляющее средство при невритах и радикулитах. Наружно используют для ароматических ванн, полосканий, примочек, компрессов и в качестве антисептического средства. Тимьян входит в состав препарата пертуссин. В народной медицине рекомендуется при бессоннице, при нарушениях пищеварения, метеоризме, как мочегонное средство, наружно – в качестве ранозаживляющего средства.

Распространен в степных зонах, предпочитает нарушенные сообщества, хорошо осваивает площадь с уничтоженным растительным покровом. Сбор материала проводился в окрестностях Кривого Рога (Украина) на остепненном тысячелистниково-чабрецовом лугу (левый берег р.Ингулец).

Онтогенез тимьяна степного представлен на рис. 13.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представляют собой невысокие одиночные вегетативные побеги, отличающиеся от

взрослых особей простотой организации, отсутствием ветвления. Толщина главного корня и стебля одинаковы. Боковые корни развиты. Высота ювенильного растения – 4,5 см. На верхушке стебля 3 листа: 2 из них имеют длину 1,2 см, третий – 0,5 см, ширина листьев – 0,2 см. На стебле хорошо видны рубцы, а точнее – узлы первых листьев.

ИММАТУРНЫЕ растения – это переходные формы от детских (ювенильных) ко взрослым (виргинильным) особям. Корневая и побеговая системы более развиты, чем в предыдущем возрастном состоянии. Средняя высота надземной части имматурного растения – 6 см. Имеются 1-3 ортотропных побега. Нижние побеги начинают принимать плагиотропное положение, из пазух листьев появляются ортотропные побеги II порядка.

У **ВИРГИНИЛЬНЫХ** растений количество ортотропных побегов достигает 5. Средняя высота побегов в этом возрастном состоянии 12,4 см. Средняя длина листа – 1,1 см, ширина – 0,18 см. Главный корень утолщается и одревесневает (в большей степени у основания), равно как и нижние части побегов.

Необходимо отметить, что очень трудно различить семенные особи в *im*- и *v*-возрастных состояниях, а, возможно, такого разделения для данного вида и нет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются от виргинильных лишь появлением генеративных побегов. Ветвление очень слабое, ортотропных побегов (вегетативных II порядка) от 3 до 8. Средняя высота надземной части растения – 15 см, средняя длина листа – 1,2 см, ширина – 0,2 см. Соцветий может быть от 1 до 3.

ЗРЕЛЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают наибольшего развития по всем параметрам: средняя высота растения – 13 см, количество ортотропных побегов от 16 до 44, генеративных – от 5 до 11, средняя длина листа – 1,2 см, ширина – 0,2 см. Главный корень достигает мощного разви-

тия вместе с многочисленной системой боковых корней. Имеются отмершие части ортотропных вегенеративных побегов и прошлогодние генеративные побеги.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений процессы жизнедеятельности замедляются, новообразований почти не происходит, преобладают процессы отмирания. Исследованные нами старые генеративные особи тимьяна степного имеют следующие особенности: средняя высота растений – 13 см, количество ортотропных побегов – от 4 до 17, средняя длина листа – 1,2 см, ширина – 0,2 см. Количество генеративных побегов приблизительно такое же, как у молодых генеративных – 1 или 2. В этом возрастном состоянии возможно отделение дочерних партикул от материнской особи.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения. У этих растений преобладают процессы отмирания, что приводит к сокращению количества ортотропных побегов, их насчитывается всего от 3 до 7. Средняя высота особей тимьяна степного в субсенильном состоянии – 9,2 см, средняя длина листа – 1,1 см, а средняя его ширина – 0,17 см. Подвергается разрушению и корневая система.

У СЕНИЛЬНЫХ растений процессы отмирания и разрушение некоторых органов приводят к упрощению структуры растения. В наших исследованиях сенильные особи тимьяна степного – это одиночные ортотропные побеги высотой до 9 см. Листьев 6, все они находятся на верхушке побега, ниже на стебле видны лишь листовые рубцы, совпадающие с узлами. Средняя длина листа – 1 см, ширина – 0,2 см. Главный корень почти разрушен, имеется несколько боковых корней.

Онтогенез тимьяна степного (*Thymus steposus* Klock et Scost.)

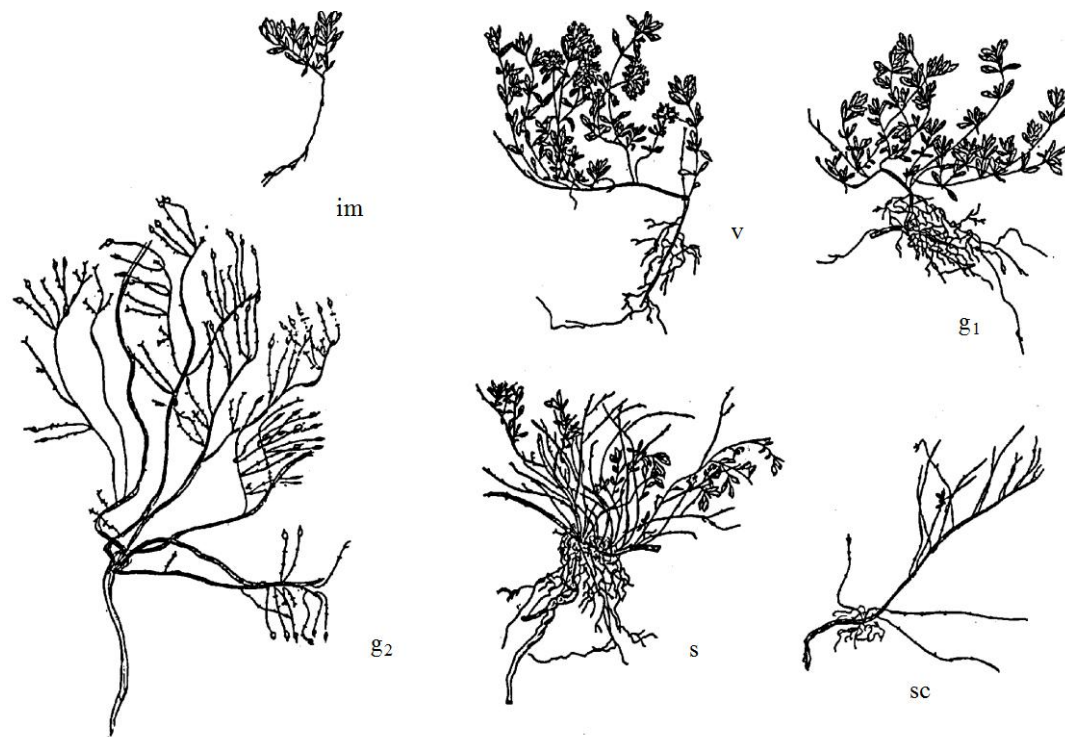


Рис. 13

5. Онтогенез черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.)

Черника обыкновенная – листопадный, симподиально нарастающий, вегетативно-подвижный кустарничек семейства Ericaceae. Стебли прямостоячие, у основания серые, в верхней части зеленые. Побеги удлинённые. Листья очередные, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, гладкие, слегка заострены, по краю мелкопильчатые. Цветки одиночные, поникающие с шаровато-кувшинчатым, зеленовато-розовым венчиком, на коротких цветоножках, расположены в пазухах верхних листьев. Цветет в мае-июне. Плод – круглая многосемянная синкарпная ягода с сизоватым налетом. Образует большие куртины.

Ценное лекарственное растение, используемое как мочегонное, желчегонное противовоспалительное, вяжущее, противодиабетическое, противогнилостное средство (Растительные ресурсы, 1983).

Ареал этого вида охватывает все районы Европейской части до Причерноморья и Нижне – Донской области, на Кавказе – Предкавказье, Дагестан, западное и южное Закавказье, в Западной Сибири – все районы и в Восточной Сибири – Енисейский, Лено-Колымский, Ангара-Саянский и Даурский районы.

Черника играет большую роль в живом напочвенном покрове многих типов леса, лесных болот, вторичных сообществ (Абрамов, 1995).

Материал для описания онтогенеза собран в лесных ценозах национального парка «Марий Чодра».

Сведения об индивидуальном развитии черники обыкновенной от всходов до взрослого состояния в разной степени приведены в работах А.К.Авдошенко (1949), И.Г.Серебрякова (1954, 1962), И.Г.Серебрякова и М.Б.Чернышевой (1955), Н.Г.Солоневич (1956),

И.В.Жуйковой (1959). Этапы развития парциальных кустов предложены Ю.А.Злобиным (1961), критерии выделения возрастных состояний парциальных кустов черники обыкновенной предложены В.В.Шутовым (1983). Однако во всех имеющихся работах нет последовательного описания этапов онтогенеза черники обыкновенной от всходов до формирования полицентрической системы. Онтогенез начальных этапов онтогенеза генет черники обыкновенной представлен на рис. 14А.

СЕМЕНА находятся внутри плода – верхней синкарпной ягоды. Семена клиновидные или серповидные длиной 0,8-1,8 мм и толщиной 0,5-1,1 мм, мелкоячеистые или мелкобороздчатые, извлеченные из ягод – оранжевые, а после просыхания – пурпурные (Флора СССР, 1952).

Сведения о прорастании семян черники обыкновенной противоречивы. По данным И.В.Бережного (1964) проростки появляются на 15 день, а по данным Ю.Г.Каверзневой (1973) – через 30 дней после посева. В.Г.Краснов (1978) считает, что наибольшей всхожестью обладают свежесобранные семена, но семена из плодов, сохранившихся на растениях в течение зимы, имеют более высокую всхожесть. Оптимальными являются влажные и сырые условия с заделкой семян в почву. Процесс прорастания семян описан И.Г.Серебряковым (1962). Семена черники прорастают надземно.

ПРОРОСТКИ обычно появляются в мае и представляют собой небольшие растения высотой 10-20 мм. На гипокотиле длиной 2-7 мм весной появляются два овальных, почти сидячих темно – зеленых семядольных листа, до 5 мм длины и до 4 мм ширины, между которыми хорошо заметна верхушечная почка. Сверху семядоли мелкобороздчатые, с одной неясной жилкой. Кроме главного, иногда имеются 1-2 боковых корня. Корни имеют микоризу (Авдошенко, 1949).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения – однобоговые, высотой 2-4 см, имеющие неразветвленные удлиненные ортотропные побеги, нарастающие моноподиально. На стебле формируется 5-9, в более благоприятных условиях до 19 зубчатых, вечнозеленых ассимилирующих листьев округлой формы. Листья мелкие, длиной до 0,8 см, шириной до 0,4 см. В пазухах листьев закладываются боковые почки, идет подготовка к ветвлению. Главный корень длиной до 4 см. Кроме главного, появляются боковые корни II порядка длиной до 3,5 см. Диаметр стебля у основания – 0,1 см. Возраст 1-2 года.

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются началом симподиального нарастания. Конус нарастания главной оси отмирает, трогается в рост ближайшая к верхушке пазушная почка. Начинается формирование «первичного куста» (Серебряков, Чернышева, 1955; Серебряков, 1962). Листья переходного типа – эллиптические или яйцевидные, крупнее, чем у ювенильных растений, опадающие. Диаметр стебля у основания 0,1-0,2 см. Корень ветвится до III порядка, продолжается заложение пазушных почек. Возраст 2-4 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены «первичным кустом» (термин И.Г.Серебрякова, (1962), сохраняющим главную ось и первичную корневую систему. Кусты разветвлены, имеют побеги III-VI порядков, высотой 12-25 см. Длина годичного побега меньше, чем у имматурных растений. Листья взрослого типа. В основании куста из спящих почек на подземной части главной оси развиваются подземные плагиотропные побеги, гипогеогенные корневища, розоватые, с бурыми чешуевидными листьями, которые при выходе на поверхность образуют парциальные кусты. Вновь сформировавшиеся парциальные кусты, образуя новые подземные побеги, дают начало новым парциальным кустам. Таким образом, происходит формирование все более разрастающейся полицентрической системы, состоящей из

системы парциальных кустов, связанных между собой ползучими укореняющимися корневищами. С течением времени из первичного куста семенного происхождения формируется клон, который в процессе своего развития проходит 5 этапов (Злобин, 1961). Возраст 4-10 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения высотой 18,0-28,0 см имеют в кусте побеги IV и более порядков, продолжается формирование полицентрической системы, включая 1 генеративный и 2-4 вегетативных парциальных куста. Ветвление слабое. Листья такие же, как у виргинильных растений. Побеги I порядка еще не одревеснели, диаметр у основания – 0,1-0,3 мм. Длина главного корня варьирует от 7,0 до 17,0 см боковых – от 2,0 до 15 см. Корневища (ксилоризомы – термин Дервиз-Соколовой, 1966) темно-коричневые, покрытые суберинизированной покровной тканью. Количество отбегов – 2-4.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи представлены полицентрической системой, имеющей 1-2 генеративных (включая «первичный куст») и 2-3 вегетативных парциальных куста. В парциальном кусте присутствуют побеги V и больших порядков. Начинается усыхание верхней части побегов первичного куста – образуются сухие пеньки.

В центре куста наблюдается уменьшение длины годовых приростов (2,3-4,4 см) и уменьшение размеров листовой пластинки (длина 1,5-1,8 см, ширина 0,8-1,4 см). Цветение и плодоношение обильное. Главный корень длиной до 30 см, со множеством боковых корней I, II и III порядков. Возраст 6-10 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены полицентрической системой со множеством парциальных кустов. Листья разной величины, в центре парциального куста – мелкие, на периферии куста – крупные. У "первичных кустов" засыхают верхушки побегов I и II порядков, которые до этого сохраняли зеленый цвет. Характерно преобладание

процессов усыхания. Цветение и плодоношение среднее и обильное. Диаметр стебля у основания 0,2-0,5 см. Корневая система состоит из главного корня с многочисленными придаточными корнями. Возраст 8-14 лет.

У СУБСЕНИЛЬНЫХ растений парциальные кусты в центре колоний (Смирнова, 1987) с более чем на 2/3 усохшими побегами. Листья по краям парциальных кустов крупнее, чем на побегах в центре парциального куста. Характерно полное отсутствие цветения и плодоношения. В корневой системе также начинают преобладать процессы усыхания, сохраняются только ксилоризомы. Возраст 4-18 лет.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены полицентрической системой, состоящей из «первичного куста», который на 90% усох и множества вегетативных парциальных кустов. Для них характерно дальнейшее накопление сухих и слабый прирост живых побегов; полное отсутствие побегов замещения и отбегов; прекращение дальнейшего роста куртины. Диаметр стебля у основания 2-7 мм. Корневая система представлена главным и старыми придаточными корнями. Возраст 5-30 лет.

По данным В.В.Шутова (1983), в естественных условиях длительность онтогенеза может продолжаться до 100 лет.

Таким образом, диагностическими признаками онтогенетических состояний черники обыкновенной особей семенного происхождения являются: формирование полицентрической системы, соотношение молодых и старых парциальных кустов, длина годичного побега, наличие отбегов и ксилоризомов, количество и размеры листьев на годичном побеге, в меньшей степени – форма листьев и возраст парциального куста.

Онтогенез рамет черники обыкновенной представлен на рис. 146.

Ступени развития парциальных кустов выделены Ю.А.Злобиным (1961), критерии выделения возрастных состояний парциальных кустов черники обыкновенной предложены В.В.Шутовым (1983).

Образование рамет начинается из спящих почек, расположенных в базальной части главной оси особи в виргинильном состоянии, из которых начинают формироваться длинные подземные ползучие побеги – отбеги. После периода горизонтального роста верхушка подземных побегов приобретает ортотропное направление, выходит на поверхность почвы, продолжая рост как ассимилирующий побег. Остальная часть сохраняется как гипогеогенное корневище. По морфологическим признакам ювенильные растения вегетативного происхождения отличаются от особей семенного происхождения большей высотой побега, длиной и шириной листа.

Рамета ЮВЕНИЛЬНЫХ растений вегетативного происхождения представлена удлинённым ортотропным неразветвлённым побегом 7-15 см длины, с 10-12 округлыми листьями. Эти побеги отличаются большей интенсивностью роста, по сравнению с побегами первичного куста, так как они используют корневую систему взрослого растения. Верхушка побега отмирает с образованием характерного для черники обыкновенной буроватого острого шипика. Зеленые листья на зиму отмирают. Корневая система представлена немногочисленными придаточными корнями (1-3), находящихся на горизонтально расположенном корневище. Под снег уходят только побеги с закрытыми почками. Возраст 1- 2 года.

Рамета ИММАТУРНЫХ растений отличается, прежде всего, начавшимся ветвлением парциальных кустов. На побегах раскрываются 1-2 пазушные почки, давая начало боковым ветвям парциального куста. Листья переходного

типа. Корневая система представлена немногочисленными придаточными корнями. Возраст раметы 1-3 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ раметы представляют собой парциальные кусты с удлинёнными вегетативными побегами III-IV порядков ветвления. Длина годовичного побега до 10 см, листья взрослого типа яйцевидные или округло-яйцевидные. Эти раметы обладают хорошо развитой корневой системой, которая образована придаточными корнями. Возраст 3-5 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ раметы представлены парциальным кустом высотой 18-28 см, имеют побеги IV и более порядков. Побеги I порядка ещё не одревеснели. Листья такие же, как у виргинильных растений, наблюдается незначительное цветение и плодоношение.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ раметы. В парциальном кусте присутствуют побеги V и большего порядков. В центре куста уменьшается длина годовичного прироста (2,5-4 см) и размеры листьев, длина (1,4-1,9 см) и ширина (0,8-1,5 см). Цветение и плодоношение обильное. Корневая система образована молодыми придаточными корнями. Возраст 6-10 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ раметы. В центре парциального куста преобладают процессы усыхания. В центре куста размеры листьев уменьшаются: длина – 1,0-1,8 см, ширина – 0,8-1,2 см. Характерно появление побегов замещения с крупными листьями. Цветение и плодоношение обильнее, чем у молодых и средневозрастных генеративных растений. Возраст парциального куста 8-14 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ раметы представляют собой парциальные кусты черники обыкновенной, у которых более чем на 2/3 усохли побеги. Полностью отсутствует цветение и плодоношение. Возраст 4-18 лет.

СЕНИЛЬНЫЕ рамы представлены парциальным кустом, усохшим на 90%. Побегов замещения нет. Преобладают процессы накопления сухих ветвей. Возраст 5-30 лет.

ОТМИРАЮЩИЕ рамы представляют собой полностью отмершие парциальные кусты.

Отличительными признаками рамы черники обыкновенной на всем протяжении онтогенеза являются особенности развития парциальных кустов: степень разветвления кроны, длина годичного побега, количество и размеры листьев на годичном побеге, в генеративном и постгенеративном периодах – преобладание процессов старения.

Онтогенез рамет черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.)

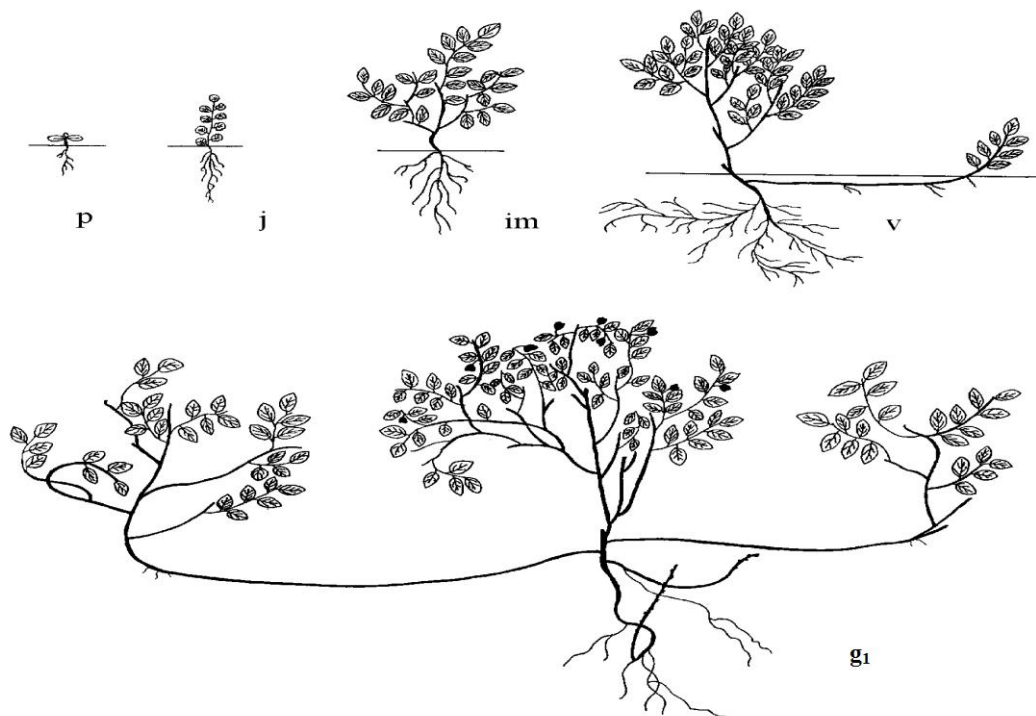


Рис. 14а

Онтогенез генеты черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.)

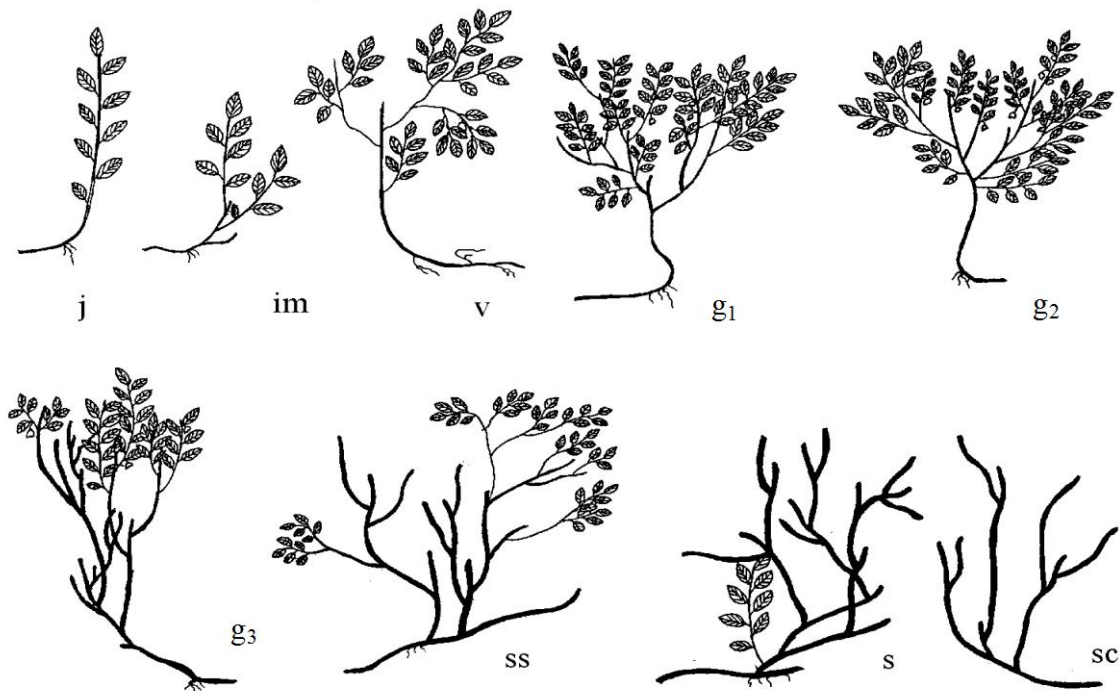


Рис. 146

ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Полукустарнички

6. Онтогенез косяники каменистой (*Rubus saxatilis* L.)

Порядок Розоцветные (*Rosales*), семейство Розовые (*Rosaceae*).

Костяника каменистая (*Rubus saxatilis* L.) – наземно-ползучий короткокорневищный полукустарничек с 3-мя типами вегетативных побегов: ортотропными удлинненными, плагиотропными, представленными надземными столонами, на которых находятся дочерние растения с розеточными побегами. Генеративный побег удлинненный, ортотропный. Осевые части надземных побегов – удлинненные тонкие цилиндрические, более-менее опушенные, рассеянно тонко игольчатые (как и черешки листьев), иногда несколько железистые. Цветоносный побег прямостоячий, высотой 10-25 см, при основании листа чешуйчатые, начиная с середины – ассимилирующие. Прилистники свободные, яйцевидные или широкоэллиптические, у верхних листьев – широколанцетные. Листья на длинных черешках, тройчато-сложные. Боковые листочки на очень коротких черешках, часто двуплодные, ромбической формы, все двояко-надрезанно-зубчатые, с обеих сторон – зеленые, волосистые. Цветки *R. saxatilis* обоеполые, небольшие, собранные на конце стебля в малоцветковые (по 3-10, иногда 1-2 цветка) щитковидные и кистевидные соцветия. Чашелистики ланцетные, отогнутые назад. Лепестки небольшие, узкие, белые. Тычинки линейные, значительно превышающие по длине столбик. Плод – сборная костянка, состоящая из немногочисленных – от 1 до 6, довольно крупных "плодиков" ярко-красного цвета. Косточка крупная, слабоморщинистая. Подземная часть представлена толстым плотным, деревянистым

корневищем, на котором расположены пазушные почки. Из этих почек развиваются годовичные ортотропные побеги и надземные столоны. Корневая система взрослых растений включает только придаточные корни.

Костяником растение названо за крупные семена, обычно именуемые в народе косточками. Видовое название – костяника каменистая – связано с тем, что это растение часто встречается на каменистых субстратах (Пастушков, 1990). Цветет костяника каменистая в мае-июне. Плоды созревают в начале июля (Подымов, Суслов, 1990).

Костяника каменистая – бореальный евроазиатский вид. Наиболее часто растет в освещенных травянистых лесах – смешанных, широко- и мелколиственных, травянистых лиственничниках, по опушкам лесов и перелесков, на вырубках. Нередко встречается в сухих травянисто-брусничных

и травянисто-зеленомошных, елово-пихтовых и пихтовых травянистых и хвощово-зеленомошных лесах; реже – в ельниках-долгомошниках, сосняках-черничниках; иногда – в заболоченных сфагновых ельниках.

Ареал – арктическая и лесная зоны Западной Европы и Европейской части России, умеренная зона Азии, Сибирь от Урала до Охотского побережья, горы Монголии, Тибет, Гималаи (Флора Европейской части СССР, 1978).

В листьях костяники каменистой обнаружены алкалоиды, флавоноиды, кумариновые производные, дубильные и другие вещества, а также до 147 мг% аскорбиновой кислоты. В плодах содержатся углеводы, органические кислоты, жир и до 44 мг% аскорбиновой кислоты (Шпиляня, 1983).

Плоды *R. saxatilis* употребляются в пищу как в сыром, так и в обработанном виде. Растение является хорошим медоносом (Пастушков, 1990). В народной медицине отвар ветвей и ягоды применяют при некоторых заболеваниях глаз (конъюнктивит, бленнорея), а отвар цельного растения с корневищем

употребляют для мытья головы при перхоти и для улучшения роста волос (Васильков, 1946). Плоды употребляют в сыром виде при цинге и геморрое (Подымов, Суслов, 1990). Препараты костяники каменистой обладают мочегонным, противовоспалительным и противомикробным действием. Морс и сироп из ягод рекомендуется употреблять при лихорадке (Гаммерман, 1990). Отвары травы и листьев эффективны при воспалительных заболеваниях желудочно-кишечного тракта, печени, желчного и мочевого пузыря, мочевыводящих путей, а также при женских болезнях и затрудненном дыхании. В Забайкалье их отвар с успехом применяют при испуге, заикании и эпилепсии (Пастушков, 1990).

Сбор материала проводился на территории Медведевского района Республики Марий Эл в березняках, на липовых просеках, опушках, вырубках.

ПРОРОСТКИ – небольшие, до 4 см, однобоговые растения, с двумя семядольными листьями, по форме яйцевидно-овальными, на верхушке с небольшой выемкой, не опушенными. Растение имеет 1-2 ассимилирующих черешковых листа яйцевидной формы. Лист простой, лопастной. Гипокотиль тонкий. Корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем, а также несколькими боковыми и несколькими придаточными гипокотильными корнями.

Продолжительность онтогенетического состояния – от 2-3 месяцев до одного вегетационного сезона.

Для растений в **ЮВЕНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ** характерно отсутствие семядолей. Ортотропный, удлинённый, симподиально нарастающий побег, ветвящийся до II-IV порядка, несет 1-2 тройчато-сложных опушенных листа на довольно длинном (до 8 см), покрытом волосками, черешке. Край листовой пластинки городчато-зубчатый. Листовая пластинка наиболее крупного листа небольших размеров. Её длина варьирует в пределах от 1,5 до 3 см; ширина от 0,8 до 1,5 см. Корневая система представлена главным

корнем с боковыми корнями II-III порядков. Начинает формироваться эпигеогенное корневище. По форме оно не изогнутое, с небольшим количеством длинных, светло-коричневых придаточных корней.

Длительность состояния – от одного года до трех лет.

ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ. Побег растений в данном онтогенетическом состоянии несут 2-3 тройчатосложных листа средних размеров (от 3 до 6,5 см в длину и от 2,5 до 5,5 см в ширину) на ортотропных удлинённых побегах. Край листовой пластинки не изменяется. Листья на довольно длинных черешках (от 6 до 10,5 см). Черешки, как и листья, опушенные. Главный корень отмирает. Корневище становится более толстым, не изменяя своей формы; в разрезе плотное, светлое. От узлов корневища отходит несколько придаточных корней, ветвящихся до IV порядка. Придаточные корни толстые, светлые. Хорошо заметны пеньки от прошлогодних побегов. Начинает одревесневать корневище.

Длительность имматурного и всех последующих состояний не установлена

ВИРГИНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ. Виргинильные растения представляют собой полицентрическую особь. На удлинённом вегетативном побеге материнского растения формируется от трех до шести тройчатосложных листьев, покрытых волосками. Листовая пластинка более крупных размеров. Длина варьирует от 5,5 до 9 см; ширина – от 4,5 до 6 см. Листья на длинных, слегка опушенных черешках 8,5-12 см длиной. Одревесневшее корневище хорошо развито. По форме оно изогнутое, толстое, длинное, твердое, в разрезе плотное, светлое, имеющее множество придаточных корней. На корневище хорошо заметны пеньки от прошлогодних побегов. В этом онтогенетическом состоянии часто образуются плагиотропные побеги – столоны около 1,5-2 м длины с розеточными побегами. Затем, при отделении дочерних растений, возникают особи вегетативного проис-

хождения (раметы), начинающие онтогенез с ювенильного состояния. Таким образом, в виргинильном состоянии генета *R. saxatilis* представлена клоном. В состав последнего входит материнское растение семенного происхождения и до 10 рамет.

МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ. У растений в этом периоде онтогенеза типы побегов не меняются. Генеративный побег удлинённый, орторопный. В конце лета из пазушных почек, расположенных на корневище, образуются плагиотропные надземные столоны, с дочерними розеточными растениями. При этом образуется клон, состоящий из генеративного материнского побега и вегетативных дочерних рамет. И весь клон – генету можно назвать молодой генеративной. Листья тройчатосложные, в количестве 2-3, виргинильного типа, покрытые волосками, на черешках длиной от 6,5 до 8,5 см. Растение имеет 2-3 цветка в единичном щитковидном соцветии, которое развивается в пазухе верхнего листа. Корневая система представлена несколькими придаточными корнями, ветвящимися до III-IV порядка. Корневище такое же, как у растений виргинильного состояния.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ. Характеризуется максимальными размерами и наибольшей фитомассой. Удлиненные генеративные побеги, аналогичные предыдущему состоянию, развиваются в количестве 2-3 из пазушных почек, расположенных на корневище. Число листьев – от 4 до 8 на длинных, до 12 см черешках. Листья крупные: длина 6-7,5 см, ширина листовой пластинки 5-6 см. В соцветии по 2-3 цветка. Количество плагиотропных надземных столонов и число возникающих на столонах розеточных дочерних рамет, по сравнению с предыдущим состоянием, меняется мало. Генета-клон – зрелый генеративный, включающий до 12 рамет. Корневая система представлена придаточными корнями. Корневище

темное, сильно изогнутое, с многочисленными следами от надземных побегов прошлых лет. Заметны процессы отмирания корневища.

СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ. Для растений в этом возрастном состоянии характерно резкое снижение генеративной функции. В одиночных соцветиях формируется по 2-3 цветка. Характерно также значительное уменьшение числа ассимилирующих листьев – до 2-3. Снижается интенсивность вегетативного размножения. Плагитропные побеги образуются реже, уменьшается количество дочерних рамет. Генета-клон – стареющий генеративный. Корневище темное, сильно изогнутое, с небольшим, по сравнению с предыдущими онтогенетическими состояниями, количеством придаточных корней.

СУБСЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ. В этом онтогенетическом состоянии растение полностью утрачивает способность к образованию генеративных органов. Характерно наличие одного, реже двух удлинённых, ортотропных побегов, несущих два, редко три ассимилирующих тройчато-сложных листа имматурного типа. Листовая пластинка листочка небольших размеров (от 3 до 6,5 см длиной и 2,5-5,5 см шириной). Черешок довольно длинный – 5,5-8 см. Надземные плагитропные столоны не образуются. Корневище толстое, темное, еще довольно плотное, в разрезе светло-коричневое, с небольшими придаточными корнями, ветвящимися до третьего порядка.

СЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ. У растений данного состояния ярко проявляются признаки старения. Ортотропный, удлинённый побег несет 1, реже 2 ассимилирующих листа ювенильного типа. Корневище мощное, темное, не плотное, мягкое на ощупь, в разрезе темно-коричневое, с малым количеством придаточных корней. Почек возобновления нет.

Отмирающие растения не обнаружены.

Продолжительность онтогенеза не определена.

Онтогенез костяники каменистой (*Rubus saxatilis* L.)

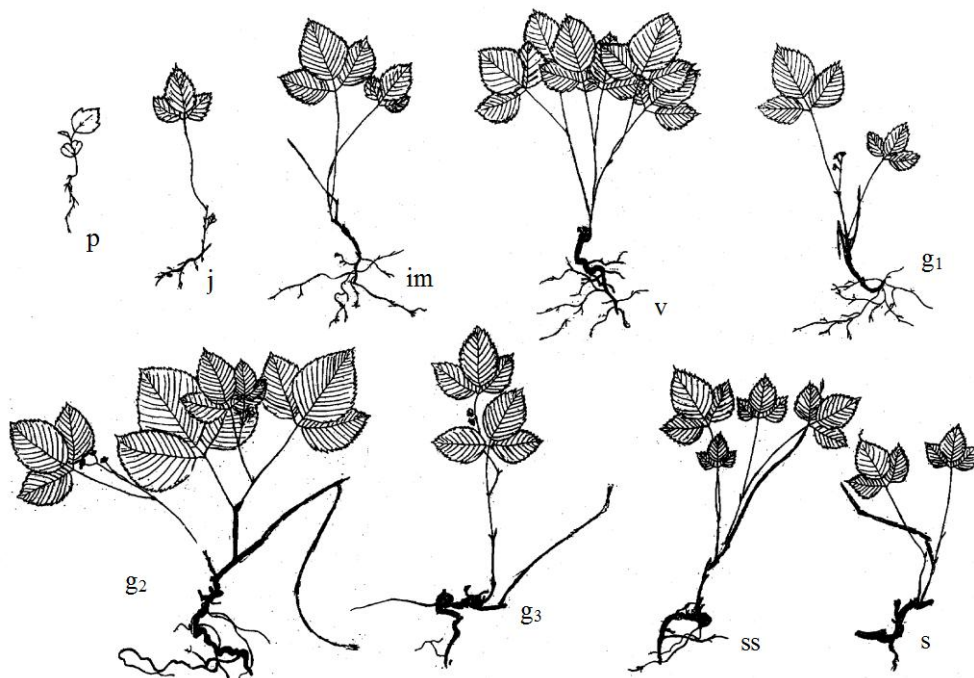


Рис. 15

ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Однолетники

7. Онтогенез амаранта багряного (*Amaranthus cruentus* L.)

Амарант багряный – однолетнее травянистое стержне-корневое растение семейства амарантовые.

Амарант багряный имеет прямостоячий, бороздчатый, округлый, облиственный стебель, высотой до 2 м. Листья – очередные, цельные, без прилистников, заостренные на верхушке с клиновидным основанием. Форма листовой пластинки яйцевидно-ромбическая, эллиптическая, реже продолговатая. Верхние листья имеют более короткие черешки, чем расположенные ниже. Соцветие – сложная метелка, пурпурного или зеленовато-желтого цвета, длиной до 6 см. Ветви метелки колосовидные, верхушечный колос меньше или равен боковым. Цветки мелкие с 3 прицветниками, многочисленные, актиноморфные, раздельнополые, собраны в клубочки. Прицветники имеют все оттенки зеленого, желтоватого или пурпурово-фиолетового цвета, по форме линейно-шиловидные, расширенные в основании, равны или превышают околоцветник. Околоцветник простой, пленчатый, из пяти листочков, последние ланцетные или продолговато-яйцевидные. Тычинок пять, пыльники четырехгнездные, гинецей из трех, реже четырех плодолистиков и верхней одногнездной завязью. Виды рода амарант имеют корневую систему стержневого типа, боковые корни располагаются поверхностно. Главный корень имеет коническую форму, длина его утолщенной части не превышает, как правило, 20 см. К фазе цветения он проникает на глубину до 60 см. Боковые корни располагаются в горизонтальном направлении в радиусе до 80 см. Доля подземной части составляет обычно около 15% от общей массы растения.

Плод – коробочка яйцевидной формы, открывающаяся поперек крышечкой. При плодах сохраняются сухие пленчатые листочки околоцветника, из-за чего семейство получило свое название от слова «амарантос», что означает «неувядающий цветок». Семена мелкие, блестящие, светло-желтого, темно-коричневого или почти черного цвета. Семена чечевицеобразные, округлые, с подковообразным зародышем, окружающим обильный перисперм (Тимонин, 1984).

Родиной амаранта является Америка. В 1930 году он был включен Н.И.Вавиловым в число кормовых растений, а в 1984 году американской Академией наук был признан наиболее перспективной культурой XXI века. Известно, что он может расти во всех климатических зонах, кроме Крайнего Севера. В нашей стране культивируется как кормовое, лекарственное, декоративное растение.

В настоящее время амарант все больше находит применение как растение, которое по питательной ценности приравнивается к молоку и превышает все другие культуры по содержанию белка. Растение амаранта содержит значительное количество витаминов А, С, фолиевой кислоты, рибофлавина и других биологически активных веществ. Настойка амаранта обладает свойством выводить из организма радионуклиды, а масло из семян почти по всем показателям превосходит облепиховое и применяется при лечении лучевой болезни (Фролов, Фролова, 1990).

Онтогенетические состояния амаранта багряного изображены на рис. 16.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД представлен округлыми семенами, слегка эллиптическими, размером 0,6-0,8 мм в диаметре, окраска – от светло- до темно-коричневых, в зависимости от степени созревания. Масса 1000 семян – 0,35 г.

СЕМЕНА амаранта могут хорошо прорасти после перезимовки. Согласно имеющимся в литературе данным

(Яртиеv, Магомедов, 1990), прораствание семян зависит от достижения ими критического уровня оводненности.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения, высотой 1,4-4,0 см с 2 продолговатыми семядолями и одним настоящим листом с обратнойцевидной цельной пластинкой. Длина семядоли – 0,35 см, длина первого настоящего листа – 0,25 см. Главный корень имеет длину 1,5-2,0 см, от него отходят боковые корни II порядка. Продолжительность возрастного состояния – 5-10 дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены однопобеговыми растениями высотой 4-13 см с листьями в количестве 5-9, длиной до 3-4 см. Листовая пластинка эллиптическая, на верхушке заостренная, край листа зубчатый. Имеется один главный корень с корневыми волосками и тонкими 2-3 боковыми корнями. Длина корня – 2,3-5,9 см, диаметр – 0,6 см. Продолжительность возрастного состояния – от 9 до 12 дней.

У **ИММАТУРНЫХ** растений главный побег высотой 11-27 см, листьев – до 14 штук, листовая пластинка продолговатая, яйцевидно-ромбическая, на верхушке заостренная, имеются 1-2 боковых побега, продолжают функционировать семядоли. Корневая система представлена главным корнем длиной 3,0-7,0 см и боковыми корнями II порядка. Продолжительность возрастного состояния от 10 до 15 дней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения. Главный побег достигает высоты 22-60 см, формирует до 25 листьев. Листовые пластинки более крупные: длиной 8-14 см и до 5,5 см шириной. На главном побеге до 20 боковых побегов. Длина главного корня до 15 см. Окраска корней светло-оранжевая. Семядольных листьев нет. Продолжительность возрастного состояния от 10 до 15 дней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Высота растения до 95 см с листьями на главном побеге в количестве 33, продолжается побегообразование, число побегов II порядка

до 15. Главный корень имеет длину около 25 см. От главного корня отходят боковые корни II и III порядков. Толщина главного корня у основания 1,1-1,5 см, его окраска светло-оранжевая. Появляются соцветия малинового цвета размером 0,5-0,6 см. Продолжительность возрастного состояния от 20 до 25 дней.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены мощными особями, высотой- 150-160 см, с большим количеством (до 42) листьев на главном побеге, боковых побегов II порядка до 15. Длина метелки на главном побеге 25-30 см, на боковых – 18-25 см. Главный корень длиной около 50 см, интенсивность ветвления до корней IV порядка. Идет активное отмирание нижних листьев.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются снижением числа генеративных побегов, ослаблением процессов роста и формообразования в побеговой и корневой системах; процессы отмирания преобладают над процессами новообразования.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются отсутствием генеративных побегов, смена моноподиального на симподиальное нарастание, вторичное появление из спящих почек побегов имматурного типа; значительное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования.

Сенильных и отмирающих растений не обнаружено.

Общая продолжительность онтогенеза амаранта багряного составляет от 110 до 130 дней.

Морфо-физиологические параметры онтогенетических состояний

Детальное описание онтогенетических состояний амаранта багряного показали, что такие параметры, как форма и размер листьев, порядок ветвления побеговой и корневой систем, являются основными морфологическими признаками-маркерами. Наблюдения за динамикой ростовых

процессов исследуемого вида показали, что рост главного побега наиболее интенсивно ($V = 2,5$ см/сут) происходил в виргинильном и молодом генеративном состояниях. В прегенеративном периоде онтогенеза корреляционная связь между ростом корней и надземных побегов отсутствовала ($r = 0$). В генеративном периоде наблюдалась четкая зависимость между этими параметрами: коэффициент корреляции составил $+0,74$.

Выделенные по морфологическим признакам онтогенетические состояния амаранта багряного различаются и по количественному содержанию флавоноидов. Их суммарное содержание в группе генеративных растений было выше, чем в растениях пре- и постгенеративного периодов, а среди генеративных особей максимальное содержание флавоноидов приходилось на средневозрастные растения, имеющие максимум биопродуктивности.

В процессе онтогенеза амаранта происходило постепенное накопление ионов железа в листьях и корнях растений. Содержание железа в листьях было в 5 раз, а в корнях в 7 раз выше в средневозрастном генеративном состоянии по сравнению с ювенильными растениями. При этом содержание железа в корнях было в 2,5 раза выше, чем в листьях. Возможно, это объясняется тем, что происходит адсорбция железа на поверхности корневой системы и накопление его в эндодерме.

Выход ионов и низкомолекулярных веществ из корней амаранта был довольно высок в генеративном периоде. В то же время у виргинильных растений отмечался низкий уровень выхода электролитов (почти в 2 раза ниже по сравнению с другими возрастными состояниями). Возможно, что снижение проницаемости клеточных мембран в этом возрастном состоянии обусловлено низким содержанием калия.

Онтогенез амаранта багряного (*Amaranthus cruentus* L.)



Рис. 16

8. Онтогенез гороха посевного (*Pisum sativum* L.)

Горох посевной – лианоподобный стержнекорневой однолетник с безрозеточными побегами. Стержневая корневая система проникает на глубину до 80 см. Боковые корни расположены в основном в пахотном слое почвы. На корнях имеются клубеньки. Стебель тонкий, округлый, полый, листья сложные, с прилистниками, черешковые, непарно-перистосложные, начиная с 9-го листа – с двумя парами овальных листочков, на конце с ветвистым усиком. При основании листьев расположены крупные прилистники полусердцевидно-яйцевидной формы. Все растение голое. Цветки белые, крупные, сидят по одному на пазушных коротких цветоносах. Соцветие – двойная кисть. Цветок с двойным оклоцетником. Чашечка с пятью зубчиками. Венчик мотылькового типа, состоит из 5 лепестков: паруса, или флага, двух весел, или крыльев, и лодочки, образованной срастанием двух лепестков, тычинок 10, из них 9 срослись в трубочку. Тычиночная трубка на верхнем крае косо срезанная. Завязь сидячая, с 5-ю семязпочками. Столбик изогнут у основания, желобчатый, сдавленный сверху, с верхушечным косо срезанным рыльцем. Рыльце бородатое на верхней стороне. Самоопылитель. Длина вегетационного периода 60 дней. Плод – боб, образованный одним плодолистиком, состоит из двух створок. Створки имеют внутренний жесткий пергаментный слой. Длина бобов от 3 до 10 см. Среднее количество семян 3-7.

Посевная площадь гороха в мировом земледелии 14 млн.га. Наибольшие площади посевов гороха размещены на территории бывшего СССР, в Китае, Индии. На значительных площадях высевают горох в Эфиопии, Заире, США, Марокко, Румынии, Венгрии, Польше, Югославии.

На территории бывшего СССР большая часть посевов находится в Поволжье, в центрально-черноземных областях, Урале и на Украине. На «зеленый горошек» посевы сосредоточены в Краснодарском крае, Мордовии, Татарии, Ярославской области, Прибалтике, Молдавии. На территории РМЭ выращивается в ряде совхозов и фермерских хозяйств.

Семена гороха богаты белком (18-35%) сбалансированным по аминокислотному составу, незрелые семена содержат 25-30%, холин (до 263 мг/%), каротин, метионин, витамины группы В, РР, С, инозит, предотвращающий старение и атеросклероз. В семенах имеются соли калия, фосфора, марганца.

Медицинское применение гороха:

как противоатеросклеротическое средство;

может быть использован в качестве запатентованного препарата для «бактериальной очистки крови»;

обладает сахаропонижающим действием (Соколов, Замотаев, 1984).

Применяют в противосклеротических сборах, в сахаропонижающих сборах и в качестве запатентованного препарата для бактериальной очистки крови (Зелепуха, 1973). Гороховую муку употребляют в виде припарок, которые способствуют рассасыванию твердых инфильтратов при фурункулах и карбункулах.

Описание онтогенеза дается на примере сорта Толар чешской селекции (рис. 17).

СЕМЯ относится к типу семян двудольных растений без эндосперма. Запасные питательные вещества откладываются в семядолях зародыша. Хорошо развита почечка зародыша. Семена при визуальном осмотре округлые, желтые, с гладкой поверхностью: на поверхности семени хорошо виден семенной рубчик (светлый) – место прикрепления семени к стенкам околоплодника.

ПРОРОСТКИ. Горох относится к типу семян с подземным прорастанием, что обусловлено недоразвитием гипокотилия. Прорастание семян начинается с роста зародышевого корешка, затем трогается в рост конус нарастания стебля. Формируется эпикотиль (участок стебля между семядольными и первым листом, который имеет низовую природу). На верхушке проростка расположена верхушечная почка. Питание проростка осуществляется за счет запаса питательных веществ, который находится в семядолях зародыша. Главный побег проростка имеет 2-3 чешуевидных и 2-3 простых округлых ассимилирующих листа с маленькими прилистниками.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения – простые однопобеговые. У них сохраняются семядоли. Растение переходит на мезотрофное питание. Рост их идет за счет использования запасных питательных веществ семядолей, ассимилятов листьев и корневого питания. Имеется 1-2 чешуевидных и 1-2 ассимилирующих листа. Ассимилирующие листья непарноперисто сложные, имеют по 2 округлых листочка и усик листочкового происхождения. Прилистники меньше листочков, по нижнему краю имеют зубчики. Стержневая корневая система по размеру превосходит надземную часть.

ИММАТУРНЫЕ растения – полувзрослые однопобеговые особи. Надземная часть начинает преобладать над подземной. Эти растения имеют 5-7 ассимилирующих листьев с небольшими прилистниками, с одной парой листочков и усиком, который у 5-6 ассимилирующего листа начинает ветвиться. У имматурных растений еще сохраняется связь с семенем. Корневая система стержневая, имеются боковые корни 2-3 порядка. На корнях появляются азотфиксирующие клубеньки.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения – вполне сформированные взрослые особи, однопобеговые. Остаток семени сильно редуцирован, иногда отпадает. У виргинильных растений

восьмой-десятый ассимилирующий лист уже несет две пары овальных листочков и ветвистый усик. Примерно с восьмого узла яйцевидные прилистники становятся более крупными и по размерам равны листочкам сложного листа, с 9-го узла и выше – прилистники превышают размеры листочков. Виргинильные растения имеют хорошо оформленную стержневую корневую систему

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают высоты 30-80 см. Стебель тонкий, округлый, полый, листья сложные, с крупными прилистниками, черешковые, непарно-перистосложные, начиная с 9-го листа – с двумя парами овальных листочков, на конце с ветвистым усиком. При основании листьев сидят крупные прилистники полусердцевидно-яйцевидной формы. Все растение голое. Цветки белые, крупные, сидят по-одному на пазушных коротких цветоносах. Соцветие – двойная кисть. Стержневая корневая система проникает на глубину до 80 см. Боковые корни расположены в основном в пахотном слое почвы. На корнях имеются азотофиксирующие клубеньки. Общая продолжительность онтогенеза 60 дней.

Онтогенез гороха посевного (*Pisum sativum* L.)

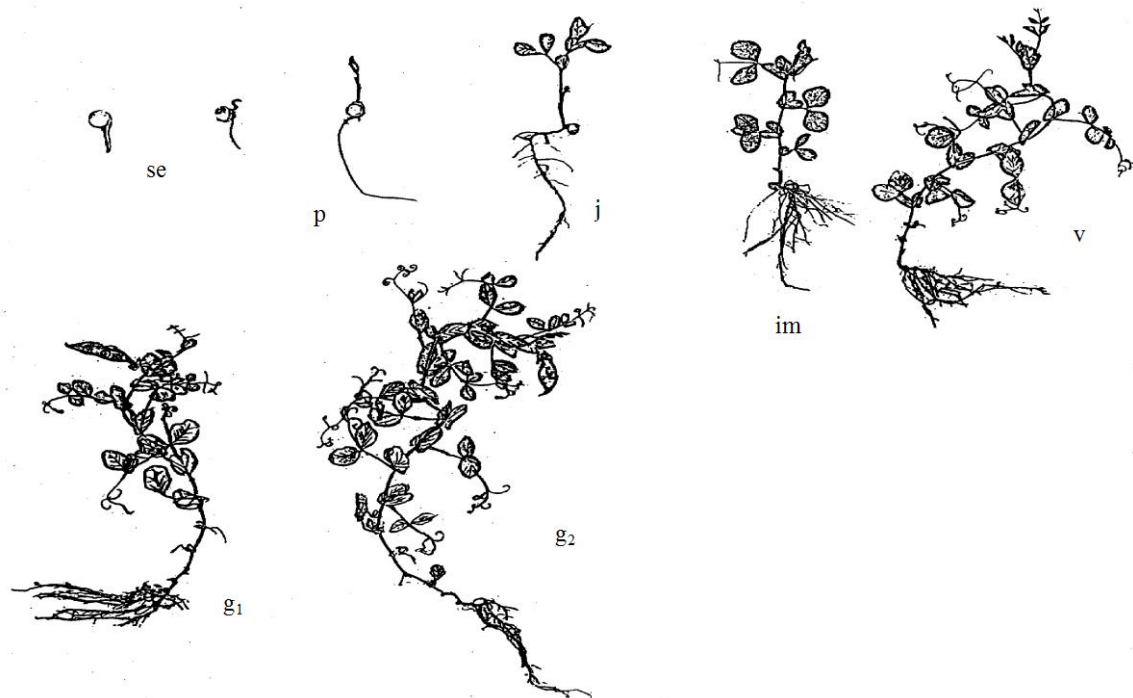


Рис. 17

9. Онтогенез просвирника приземистого (*Malva pusilla* Smith et Sow.)

Просвирник приземистый, мышинная репка, мальва маленькая, калачики – однолетнее, стержнекорневое, травянистое растение из семейства мальвовых.

Побеги восходящие, ветвящиеся, шерстисто-опушенные, высотой 15-30 см. Листья длинно-черешковые с прилистниками, круглосердцевидные, слегка пяти-семилопастные с крупно-зубчато-городчатым краем, опушенные. Листорасположение очередное. Гелиофит. Цветки правильные, белые или беловатые. Чашечка 5-надрезная. Имеется подчашие из 3 листочков. Венчик из 5 сросшихся лепестков. Лепестки равны чашечке или немного короче ее. Тычинок много, сросшиеся основанием в трубочку, которая окружает большое число пестиков (Нейштадт, 1963). Цветет со второй половины июня до осени.

Просвирник приземистый является хорошим медоносом, пищевым, инсектицидным и лекарственным растением. Лекарственным сырьем являются цветки и, собираемые во время цветения, листья, а также корни. Во всех частях растения содержится много слизи. В надземной части обнаружены углеводы, стероиды и жирное масло, в листьях найдены витамин С, каротин мальвин и дубильные вещества, в корнях – витамин С. Препараты обладают противовоспалительным, отхаркивающим и противодиабетическим действием. Цветки считаются мягчительным и обезболивающим средством. В народной медицине настоей цветков и листьев назначают при простудных заболеваниях, поносах, воспалительных процессах в желудке, кишечнике и в верхних дыхательных путях (особенно при сухом кашле, охриплости голоса и даже туберкулезе легких). Отвар из листьев пьют при задержке мочи и женских болезнях, отвар из корней и листьев – при воспалительных процессах

дыхательных путей и заболеваниях горла и ротовой полости. Измельченные свежие листья прикладывают к нарывам, фурункулам, воспаленным участкам кожи. Листья и плоды съедобны (Кортиков, Кортиков, 1998). Растение эффективно при приступах почечной колики и воспалении поджелудочной железы, туберкулезном поражении кожи, неярко выраженном диабете и при лечении язв. Мазь назначают при раздражении кожи, ожогах, экземе, геморрое (Пастушенков и др., 1990).

Просвирник приземистый распространен в средних и южных районах Европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и в Средней Азии. Просвирник растет в горах по сухим каменистым руслам рек и по ущельям, а также как сорное растение вдоль дорог, на пустырях, в садах и огородах.

Материал собран в Оршанском районе Республики Марий Эл, в окрестностях д.Успенки, на пустыре.

Онтогенез просвирника приземистого представлен на рис. 18.

ПЛОД – округло-сдавленная или округло-почковидная дугообразно-шероховатая грязновато-коричневая или серовато-зеленая семянка, имеет вид калачика, диаметр плодов 4-7 мм (Фисюнов, 1984). Семянки округлые по спинке и сплюснутые с боков, состоят из семени, заключенного в тонкую, нежную, ломкую, морщинистую и шероховатую оболочку. Окраска семянок желтая, сероватая, коричневая. Длина семянки 2-2,6 мм (Майсурия, Атабекова, 1978).

ПРОРОСТКИ – небольшие растения, имеющие яйцевидные, несколько грушевидные семядольные листья (длина 5-7 мм, ширина 3-5 мм), на верхушке тупые, при основании глубоко-сердцевидные, на черешках длиной до 15 мм. Первый лист округлый, по краю неравномерно городчатопильчатый, при основании сердцевидный на весьма длинном

черешке (до 30-35 мм), снизу и по черешку несет редкие короткие волоски. Главный корень длиной около 1 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одним розеточным побегом высотой 7-8 см. На побеге образуется 3-4 небольших почковидных листа с мелко-городчатым краем (длина 10-12 мм, ширина 14-19 мм), покрытые короткими беловатыми волосками, главным образом, снизу пластинки и по черешку. Эпикотиль не развит. Диаметр главного корня 1 мм, от главного корня отходят боковые корни II-III порядков.

ИММАТУРНЫЕ растения достигают высоты 9-10 см. На розеточном побеге имеются почковидные листья с городчатым и зубчатым краями (длина 15-16, ширина 19-20 мм). Диаметр главного корня 1-1,5 мм.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения бывают высотой около 11-12 см. На вегетативном побеге листья взрослого типа: почковидные, в основании глубоко-сердцевидные, слегка лопастные с зубчатым краем. Диаметр главного корня 2 мм.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений образуется генеративный побег высотой 13-15 см. Листья почковидные длиной 16 мм, шириной 20 мм. Диаметр главного корня 2,5 мм.

У **СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений генеративные побеги ветвятся. Высота растения 25-30 см. Форма листьев не меняется. Листья крупные длиной 18 мм, шириной 22 мм. Диаметр главного корня 3-3,5 мм.

После плодоношения растение отмирает.

Онтогенез просвирника приземистого (*Malva pussila* Smith et Sow.)

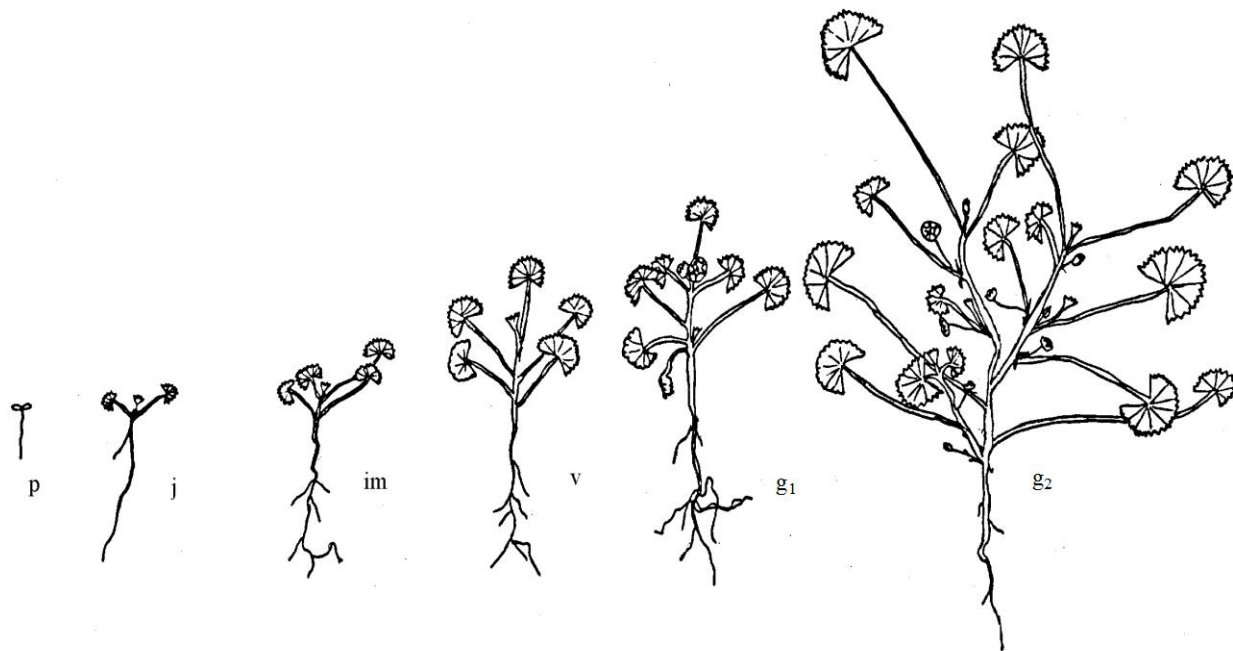


Рис. 18

10. Онтогенез укропа пахучего (*Anethum graveolens* L.)

Укроп пахучий – монокарпическое однолетнее стержне-корневое травянистое растение.

Стебель прямостоячий, разветвленный, высотой до 2 м. Ветвление побега моноподиальное. Листья перисторассеченные от желтовато-зеленого до сизо-зеленого цвета. Соцветие – сложный зонтик. Цветки обоеполые, мелкие, желтые. Семена округло-эллиптические или овальные, от светло-серой до коричневой окраски. Плод – вислоплодник, распадается на два односемянных полуплодика.

Укроп пахучий – ценное лекарственное растение. Настой травы укропа расширяет кровеносные сосуды, понижает артериальное давление. Рекомендуются для улучшения пищеварения, как успокаивающее средство (Подымов, Суслов, 1990).

Изучение жизненного цикла и возрастной структуры популяционных локусов укропа пахучего проводилось в Республике Марий Эл на агробиостанции Марийского государственного университета.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения высотой 2-3,2 см с розеточным побегом, с двумя узкими продолговатыми семядольными листьями. Розеточный побег имеет один ассимилирующий лист дважды перисторассеченный, широкояйцевидной формы с двумя сегментами I порядка. Длина листовой пластинки 0,4-1 см, ширина 0,6-1,2 см. Длина черешка 0,8-1,6 см. Высота стебля 0,5-1,2 см. Главный корень тонкий, длиной 1,3-5 см, неветвящийся, диаметр у основания менее 1 мм.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения – однопобеговые растения высотой 2-4,6 см. Высота стебля 0,8-1,4 см. Сохраняются семядольные листья. Розеточный побег с 2-3 непарноперистыми трижды рассеченными листьями широкояйцевидной

или яйцевидной формы с тремя парами сегментов I порядка. Есть сегменты II, III порядков. Длина листовой пластинки 0,4-1,7 см, ширина 0,5-1,5 см. Длина черешка 0,9-2,8 см. Главный корень тонкий, неветвящийся, длиной 2-6 см и более, диаметр у основания менее 1 мм.

ИММАТУРНЫЕ растения – однопобеговые растения высотой 4,9-8,5 см. Высота стебля 1,1-1,5 см. Сохраняются семядольные листья. Розеточный побег с 3-4 непарнопери-сторассеченными листьями широкояйцевидной или яйцевидной формы, с 3-4 парами сегментов I порядка. Есть сегменты II, III, IV порядков. Длина листовой пластинки 1,2-3,5 см, ширина 0,9-1,7 см, длина черешка 1-5 см. Главный корень ветвящийся, длиной 4,5-7 см и более, диаметр у основания 1 мм.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения – однопобеговые растения высотой 8,3-11,0 см. Высота стебля 0,4-1,2 см. Сохраняются семядольные листья. Розеточный побег с 4-5 непарнопери-сторассеченными листьями с 4-5 парами сегментов I порядка. Длина листовой пластинки 2,7-5,8 см, ширина 1,6-4,3 см, длина черешка 2,6-4,5 см. Главный корень длиной до 11 см, диаметр у основания 1 мм.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНОЕ состояние. Растения характеризуются тем, что в верхушечной почке заложено соцветие. Семядольные листья сохраняются, однако в конце этого возрастного состояния они отмирают. В начале возрастного состояния растения достигают высоты 8-15 см. Полурозеточный побег имеет 2-3 прикорневых листа, 1-2 стеблевых листа, из пазухи которого выйдет побег II порядка. Длина листовой пластинки стеблевых листьев 3,5-5,5 см, ширина 2-3,5 см. Лист имеет 4-5 пар сегментов I порядка. Длина черешка 3,5-7,5 см. Главный корень длиной 6,6-11 см и более, диаметр у основания 1 мм.

В конце возрастного состояния растения имеют высоту 13-27 см. Полурозеточный побег имеет 2-3 прикорневых

листа, 3-5 стеблевых листа с 5-8 парами сегментов I порядка. Длина листовой пластинки 5-16 см, ширина 4-10 см. Длина черешка 3-8,5 см. Главный корень длиной 9,8-18 см, диаметр у основания 0,1-0,4 см.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют прямостоячие генеративные побеги высотой 12-85 см. Полурозеточный побег имеет 1-5 побегов II порядка, 4-7 стеблевых листьев. Побег несет 1-3 сложных зонтика. Главный корень длиной 9-19,5 см, диаметр у основания 0,2-0,45 см.

Морфо-физиологические параметры онтогенетических состояний

Выделенные по морфологическим признакам онтогенетические состояния укропа пахучего различаются по физиологическим показателям.

Прегенеративный период онтогенеза укропа пахучего характеризовался невысоким содержанием белка и флавоноидов, переход растений в генеративное возрастное состояние сопровождался увеличением содержания белка более чем в 2 раза, а также увеличением содержания флавоноидов.

Кроме того, обнаружено изменение активности железосодержащих ферментов: пероксидазы и каталазы – пик активности которых приходится на виргинильное и средневозрастное генеративное состояния.

Редко посаженные растения укропа пахучего характеризовались большей продуктивностью в расчете на одно растение.

Укроп пахучий применяется в кондитерском производстве, парфюмерии, при изготовлении консервов, в медицине и др.

Онтогенез укропа пахучего представлен на рис. 19.

Онтогенез укропа пахучего (*Anethum graveolens* L)

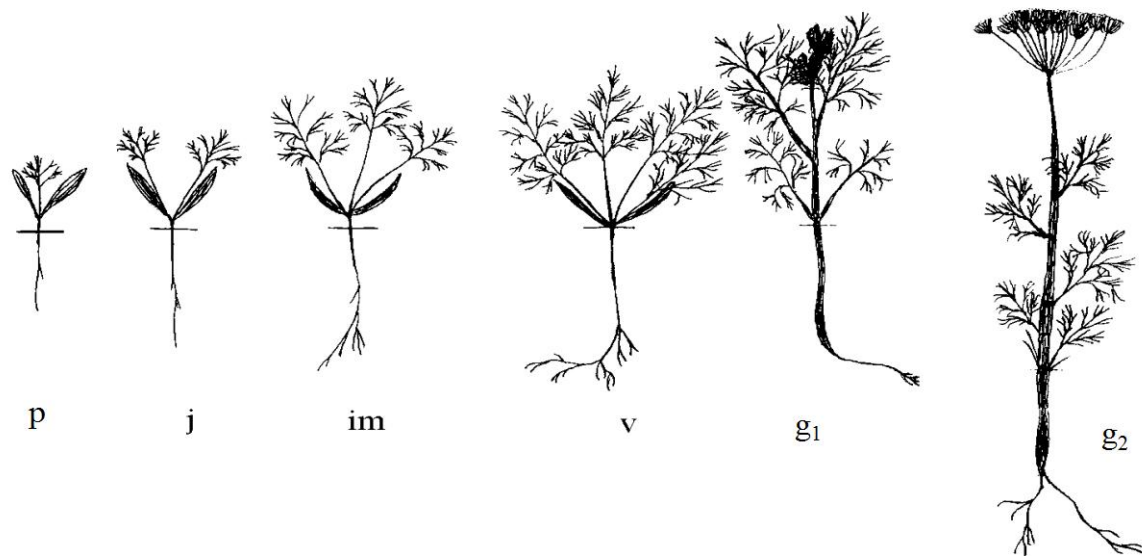


Рис. 19

Малолетники

Стержнекорневые

11. Онтогенез болиголова пятнистого (*Conium maculatum* L.)

Болиголов пятнистый – двулетнее, стержнекорневое, травянистое, растение высотой до 180 см, из семейства зонтичных.

Растение на первом году жизни образует розеточный побег, а на второй год – полурозеточный генеративный побег. На генеративном побеге стебель полый с дудчатыми междоузлиями, тонкоборозчатый, совершенно голый, с сильным налетом, при основании с темно-красными пятнами. Генеративный побег заканчивается соцветием щитковидной метелкой из сложных зонтиков. У основания полурозеточного побега листья на тонких длинных черешках. Нижние листья голые, их листовая пластинка длиной до 60 см, в очертании широкотреугольная, трижды перисторассеченная на продолговато-ланцетные доли, перистораздельные на ланцетовидные лопасти. Средние и верхние листья более мелкие, почти сидячие, с коротким узким влагалищем, конечные доли листьев продолговатые перисторассеченные.

Цветки мелкие, невзрачные, белые, собранные в щитковидно-метельчатое соцветие с 7-20 неравными, растопыренными, шероховатыми лучами. Обертки и оберточки из 3-5 яйцевидно-ланцетных, по краю узкопленчатых листочков. Околоцветник двойной, но зубцы чашечки незаметные. Венчик раздельнолепестный, свободные лепестки в числе 5, обратосердцевидные с короткой, загнутой внутрь долькой. Андроей состоит из 5 тычинок, чередующихся с лепестками. Тычиночная нить тычинки длиннее ноготка. Пыльник продолговатый, раздвоенный, прикреплен неподвижно. Гинецей представлен двумя плодолистиками, образующими

пестик с нижней двугнездной завязью и двумя столбиками, заканчивающимися двумя рыльцами, подстолбие коротко-коническое. Растение цветет в конце июня-июле (Нейштадт, 1963; Зимин, 1992; Штанько, Штанько, 1992).

Растение издает неприятный мышиный запах. Очень ядовито. Ядовиты все части растения, но особенно незрелые плоды. Ядовитость обусловлена содержанием ряда алкалоидов: кониин, метилкониин, конгидрин, псевдоконгидрин, коницеин. Кроме алкалоидов в соке растения найдены дубильные вещества, в плодах – эфирное и жирное масла. В состав жирного масла входят глиcerиды петрозилиновой и петрозилидиновой кислот. В листьях найдены флавоноиды (кверцетин и кемпферол), эфирное масло, кофейная кислота, витамин С и каротин. В цветках – кверцетин и кемпферол (Орлов и др, 1990; Решетникова, Семчинская, 1993).

Алкалоид кониин, подобно никотину и кураре, сначала вызывает возбуждение организма, затем парализует окончания двигательных нервов. В медицине используется в качестве анестезирующего средства. Для этой цели выпускается специальный препарат «Гидробромид кониин» (Баранова, Алексеев, 1991).

Болиголов пятнистый – лекарственное растение, оно применяется в гомеопатии и народной медицине. С лекарственной целью применяют только верхние части генеративных побегов (15 см) в виде сока, настоя или спиртовой настойки в очень малых дозах. В народной медицине употребляется как болеутоляющее средство при различных болях, возникающих со стороны желудочно-кишечного тракта и мочеполовых органов, а также при запорах, задержке мочи, при малокровии, ночных поллюциях, задержке менструации, при упорном болезненном кашле, при общем истощении и слабости организма в следствии старческого одряхления или тяжелых хронических болезней (Решетникова,

Семчинская, 1993; Новикова, 1997а, б; Кортиков, Кортиков, 1998; Палов, 1998). Болиголов используется при лечении рака, фибромы матки, при болезнях, сопровождающихся судорогами или спазмами внутренних органов: хорее, эпилепсии, коклюше, мигрени. Экстракт из травы болиголова, пластырь и просто припарки из листьев этого растения применяют наружно при ушибах, ревматическом воспалении суставов, при рожистом воспалении, волчанке, подагре, опухолях. Будучи сильным ядом, болиголов раздражает клетку, провоцируя организм на выработку иммунитета. Он стимулирует также работу кроветворных органов, избавляет от варикозных расширений. Из-за токсичности применяется как инсектицид.

Conium maculatum встречается по всей территории России, за исключением Северных районов. Это юг Европейской части России, Крым, Кавказ, заходит в Западную Сибирь и Среднюю Азию, Джунгарский Алатау, произрастает в Томской, Тюменской, Челябинской, Омской, Семипалатинской, Московской, Горьковской областях, Республике Мордовия, Республике Марий Эл (Баранова, Алексеев, 1991; Зимин, 1992; Абрамов, 1995).

Болиголов растет у заборов, дорог, строений, на залежах, по берегам рек, озер, во влажных ущельях предгорий, как сорное: в посевах, садах, огородах и в рудеральных сообществах: на пустырях и свалках.

Материал был собран в Волжском, Медведевском и Оршанском районах Республики Марий Эл.

Онтогенез болиголова пятнистого представлен на рис. 20.

СЕМЯ болиголова находится в плоде-вислоплоднике (Комарницкий и др., 1975) серовато-зеленого цвета. Вислоплодник распадается на два полуплодика яйцевидно-шаровидной формы, длиной 3-3,5 мм. Каждый полуплодик немного сжат с боков и имеет выступающие волнистые ребра более светлого цвета. Семена созревают в августе-

сентябре. В созревшем семени имеется сформированный зародыш, снабженный запасными питательными веществами, покрытый семенной кожурой. При наличии тепла, света, воды семена начинают прорастать. Прорастание надземное, так как семядоли выносятся на поверхность.

ПРОРОСТКИ – небольшие растения высотой до 5,2 см. К ним относятся растения, имеющие, кроме семядольных листьев, один настоящий лист. Листовая пластинка семядольного листа узкая, продолговато-ланцетной формы, длиной до 2,2 см, шириной 0,5-0,7 см, у основания суживается в черешок. Листовая пластинка настоящего листа широко-яйцевидной формы, трижды перисторассеченная, расположена на длинном черешке. Средняя длина пластинки 2,3 см, ширина 2,4 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют розеточный побег с двумя семядольными листьями, которые могут долго сохраняться, вплоть до имматурного возрастного состояния и двумя листьями ювенильного типа. Лист ювенильного типа имеет трижды перисторассеченную листовую пластинку в очертании треугольной формы, ширина листовой пластинки в основании превышает ее длину. Средняя длина листовой пластинки 2,2 см, ширина 2,8 см. Длина их черешка около 4,1 см.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют розеточный побег с 3-5 листьями. Растения подразделяются на две подгруппы, отличающиеся друг от друга наличием или отсутствием семядольных листьев.

В этом возрастном состоянии выделено две подгруппы: im1, im2, они отличаются наличием или отсутствием семядольных листьев.

im1 – растения, которые имеют два семядольных листа и три сложных листа небольших размеров. Средняя длина листовой пластинки 3,8 см, ширина 4,0 см, длина черешка 6,4 см.

im2–растения, не имеющие семядольных листьев. Число настоящих листьев 4, листовая пластинка по форме и рассечению подобна взрослым растениям: трижды тройчаторассеченная на продолговато-ланцетные сегменты, перисторазделенные на ланцетовидные доли, в очертании широкотреугольной формы.

Средняя длина пластинки 6,0 см, ширина 6,6 см, длина черешка 5,9 см. Корневая система стержневая. Главный корень длиной до 10,5 см (средняя длина 6,4 см), диаметр у основания 0,1 см (иногда 0,3 см). Имеет веретенообразную форму.

Продолжительность возрастного состояния – в посадках 13-15 дней.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ болиголова крапчатого продолжает функционировать розеточный побег. Количество листьев на побеге от 4 до 15.

Листовая пластинка широкотреугольной формы, трижды тройчаторассеченная на широкотреугольные сегменты, перисторазделенные на ланцетовидные доли. Средняя длина листовой пластинки достигает 14,3 см, ширина – 19,4 см, длина черешка – 21,0 см. Ширина листовой пластинки преобладает над его длиной.

Корневая система стержневая, имеются тонкие, как волоски, боковые корни. Диаметр корня у основания – 0,6 см, длина корня достигает 18 см.

Продолжительность возрастного состояния от нескольких месяцев до одного года.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ у болиголова крапчатого начинается с вытягивания верхнего междоузлия и перехода розеточного побега в полурозеточный.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ в природных ценопопуляциях имеют полурозеточный генеративный побег высотой 53,4 см с прикорневыми и стеблевыми листьями. В природе среднее число прикорневых листьев

равно 2. Листовая пластинка отличается большими размерами. Средняя длина пластинки 22,8 см, ширина 24,9 см, длина черешка 17,6 см. Среднее число стеблевых листьев равно 4.

В верхней части генеративного побега из пазух стеблевых листьев выходят побеги II порядка, образуя щитковидную метелку из зонтиков. Зонтики имеют цветки, находящиеся на разных этапах развития: бутонизации, начало разворачивания цветков, полное разворачивание цветков. Среднее количество зонтиков 5, осей II порядка – 3.

Корневая система стержневая, хорошо выражен главный корень, средняя длина корня 13,5 см, максимальная длина, 19,5 см, боковые корешки тонкие. Толщина корня у основания 1,1 см.

Продолжительность возрастного состояния в посадках до 20 дней.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ крупные, с полурозеточными, генеративными побегами. Высота генеративного побега в природных ценопопуляциях достигает 150,5 см.

Два прикорневых листа имеют среднюю длину листовой пластинки 23,5 см, ширину пластинки 25,6 см, длину черешка 18,0 см. Количество стеблевых листьев равно 5. Количество зонтиков и осей II порядка в этом возрастном состоянии больше, чем в молодом генеративном, так как наряду с процессом отмирания нижних листьев происходит процесс новообразования – ветвление за счет побегов II и III порядков. В соцветии имеются бутоны, цветки и незрелые плоды.

Главный корень толстый, твердый, длинный, светло-коричневого цвета. Длина достигает 25,4 см, средняя длина 22,6 см. Толщина корня у основания 1,4 см. Боковые корни более толстые, чем в g₁ состоянии.

Продолжительность онтогенетического состояния в посадках – 30-34 дня.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ в природных ценопопуляциях имели генеративные полурозеточные побеги, высотой до 150,0 см

Генеративный побег сильно разветвлен, появляются оси II и III порядков. На побеге хорошо видны рубцы от отмерших стеблевых листьев. Прикорневые листья вялые или совсем отсутствуют. Средняя длина листовой пластинки 32,0 см, ширина 40,0 см, длина черешка 34,0 см. В соцветиях отмечены фенофазы: конец цветения, незрелые и зрелые плоды.

Главный корень толстый, длинный, темно-коричневого цвета. Внутри корень разрушается. От него отходят боковые корни. Длина корня – до 20,0 см, средняя длина – 16,8 см, толщина корня у основания – 1,5 см.

Продолжительность возрастного состояния в посадках – 60-65 дней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены розеточным побегом, с 3-5 листьями, которые по внешнему виду похожи на ювенильные и имматурные листья. Листья широко-треугольной формы, средняя длина листовой пластинки 13,4 см, ширина 19,8 см, длина черешка 15,6 см.

Корень небольших размеров, сухой, сжавшийся с боков, сильно разрушенный, боковые корни в виде тонких волосков. Длина корня достигает 13,5 см, толщина корня у основания – 1,4 см.

Длительность онтогенеза в природных популяциях не установлена.

Онтогенез болиголова пятнистого (*Conium maculatum* L.)

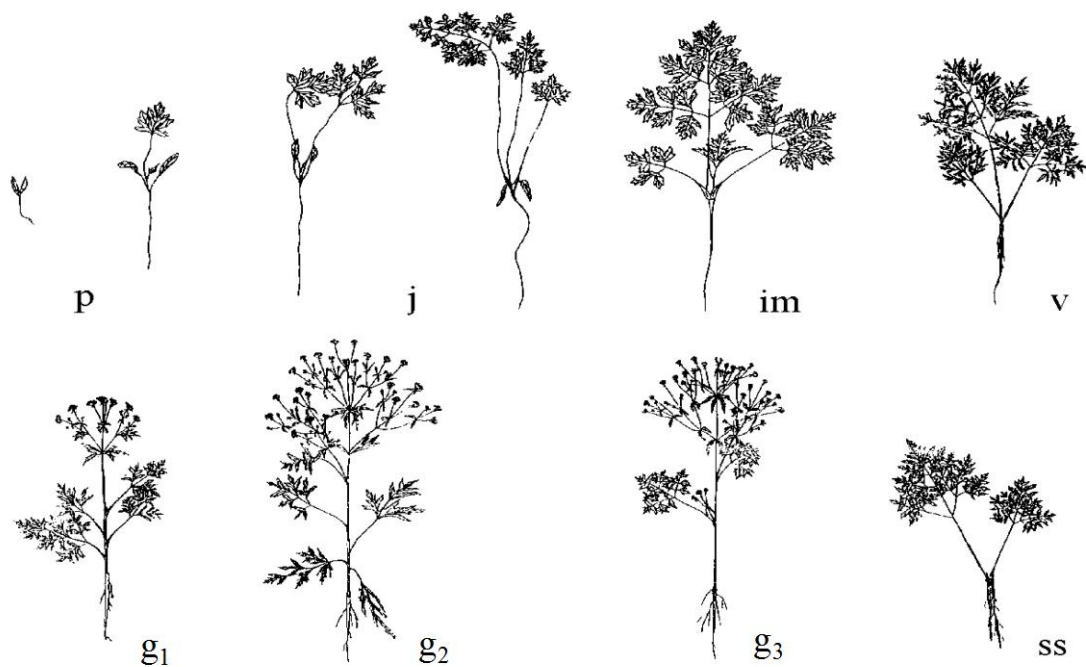


Рис. 20

12. Онтогенез тмина обыкновенного (*Carum carvi* L.)

Тмин обыкновенный – стержнекорневой монокарпический травянистый дву-, реже одно- или малолетник из семейства зонтичные. Главный корень хорошо развит, уходит глубоко в почву (Рысина, 1973), веретенообразный или цилиндрический мясистый, до 1 см в диаметре; желтоватый или светло-бурый, на срезе белый, утолщенная часть длиной 10-20 см, обладает втягивающей способностью. Боковые корни тонкие, волосяные, расположены малочисленными пучками по всей длине главного корня. Крупные боковые корни одиночные, имеются не у всех экземпляров, отходят на глубине 4-14 см. Корневище ортотропное вертикальное, до 1 см длины и 1 см в диаметре, способно удлиняться при присыпании до 5 см. Побеги розеточные вегетативные и полурозеточные генеративные. Одиночные или малочисленные стебли прямостоячие, в верхней части ветвистые (иногда ветвление начинается почти у основания), высотой 30-80 (115) см; округлые, голые, бороздчатые, зеленые, во время плодоношения светло бурые, при созревании плодов приобретают антоциановую окраску, 1-2 мм в диаметре, длина междоузлий – 3-6 см. Листорасположение очередное. Листья простые, нижние на длинных (до 10 см) черешках, верхние – сидячие или на коротких черешках, расширенных при основании во влагалище, по краям бело или розово перепончатые. Листовые пластинки в очертании продолговатые, дважды- или триждыперистые, с глубокозубчатыми или надрезанными долями (сегментами) III порядка; конечные дольки линейные или линейно-ланцетные, у прикорневых листьев короткие, у стеблевых листьев чем выше, тем все более тонкие и длинные, до нитевидных; сегменты I порядка сидячие, длиной 3-4 мм и шириной 1-1,5 мм. При основании влагалищ стеблевых листьев,

особенно верхних, развиты как бы прилистнички (за счет смещения нижней пары сегментов листа).

Объединенное соцветие (синфлоресценция), формирующееся из одной верхушечной почки возобновления, полителическое метельчатое. Таких синфлоресценций у особи может быть одно или несколько, и каждая состоит из одного или нескольких соцветий – сложных зонтиков. Они имеют 4-8 см в диаметре, с 5-16 неодинаковыми голыми лучами; обертка отсутствует или она из 1-2 листочков. Простые зонтики в поперечнике около 1 см, в них до 28 цветков; обертка отсутствует. Цветки мелкие, зубцы чашечки почти незаметны. Венчик актиноморфный, пятилепестной. Лепестки белые или розовые, обратнойцевидные, глубоковямчатые, с загнутой внутрь верхушкой, около 1,5 мм длины. Тычинок 5, они светло-желтые. Пыльцевые зерна бледно-желтые. Завязь полунижняя, двугнездная; столбиков 2, они отвороченные с головчатыми рыльцами; подстолбие (нектарники, стилоподий) светлое, почти белое, сплюснутое, подушковидное с волнистым краем, лежит открыто.

Тмин обыкновенный – гемикриптофит, зимует с зелеными листьями, которые к концу сентября приобретают желтоватый оттенок и опускаются к земле.

Тмин обыкновенный, в основном, евро-азиатский вид с дизъюнктурным ареалом. Этот вид распространен в Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье, в Северной Африке, на Балканах, в Малой Азии, Синь-Цзянь Китая, в Монголии и Гималаях. Занесен в Северную Америку и Новую Зеландию. В России основная часть ареала простирается от западных границ до западного Забайкалья в лесных и лесостепных районах; восточнее фрагменты ареала встречаются, вплоть до Камчатки и Приморья (Роллов, 1908; Флора СССР, 1950; Атлас ареалов ..., 1976).

Плоды тмина действуют раздражающе на вкусовые рецепторы, рефлекторно повышают функцию пищеварительного

аппарата, усиливают его тонус и перистальтику, снижают процессы гниения и брожения в кишечнике, облегчают переваривание и усвоение жирных и тяжелых блюд. В научной медицине настой плодов используется при гипофункции желудка и кишечника, метеоризме. Тмин входит в фармакопеи многих стран: в тибетской медицине применяется при неврозах, нарушении обмена веществ, интоксикациях, опухолях, болезнях глаз; в китайской и индийской медицине используется для лечения болезней органов желудочно-кишечного тракта, хроническом холецистите и как лактогенное средство. В фармакопею СССР (IX изд. № 213) введены вполне зрелые плоды (Соболевская, 1972).

В народной медицине применяется как седативное, отхаркивающее, диуретическое и как антигельминтное средство; плоды входят во многие сборы: аппетитный, желудочный, ветрогонный, слабительный, седативный. Плоды используются при бронхиальной астме, асците, лихорадках, экземе и при метеоризме (Роллов, 1908; Основные лекарственные..., 1984).

Эфирный экстракт в эксперименте проявлял антибактериальную активность, эфирное масло оказывало противотуберкулезное действие и проявляло бактериологическую активность. Эфирное масло из плодов используется для ароматизации лекарственных препаратов (Агабабян, 1956; Атлас ареалов ..., 1976; Растительные ресурсы, 1988; Губанов, 1993; Губанов и др., 1993; Фроленко, 1993).

Плоды тмина широко применяются в пищевой промышленности при хлебопечении, изготовлении кондитерских изделий, сыров, колбас, при квашении капусты. Их также используют в ликерном и парфюмерном, табачно-махорочном производствах, мыловарении. В домашнем хозяйстве плоды используют при засолке капусты, помидор и огурцов.

Молодые витаминизированные листья употребляют как салаты и пряность. Корни однолетних растений отваривают,

тушат, обжаривают, добавляют в гарниры, супы как пряность, сырыми – в салаты; на зиму их заготавливают с уксусом и медом или сахаром. Молотые семена добавляют в салаты, сыры, паштеты, а в целом виде – во все жирные блюда для облегчения пищеварения (Роллов, 1908; Беляева, 1946; Агабабян, 1956; Синяков, 1990; Лебедева, 1992).

Тмин – хорошее кормовое растение, приравниваемое в ранние периоды развития по питательности к луговому клеверу. В сене хорошо поедается. Примесь его в сене повышает удои коров. При высоком содержании протеина и белка имеет очень небольшое количество клетчатки, мало увеличивающееся по мере перехода в более зрелое состояние. Отрицательная особенность – осыпание листьев при сушке. Тмин считается желательным в виде небольшой примеси (до 5%) на лугах и пастбищах как растение, способствующее поеданию трав, пищеварению и обмену веществ у животных. Его семенами кормят молочный скот для повышения удойности (Агабабян, 1956; Шилов, 1978). Семена тмина рекомендуется добавлять при посевах кормовых смесей, особенно клевера, так как у коров снимается опасность вздутия живота при поедании влажного молодого красного клевера (Беляев, 1905); а так же включать в состав травостоя низинных лугопастбищных угодий (Trzaskos, 1992).

Медоносное и перганосное растение (Глухов, 1955; Демьянова и др., 1989; Бабарыкина, 1992).

Тмин обыкновенный введен в культуру задолго до нашей эры в Малой Азии, с IX века нашей эры возделывается в Европе. В настоящее время промышленные посевы есть в ближнем Зарубежье на Украине, в Белоруссии, Латвии и Эстонии, в России – Осетии, Воронежской, Ростовской, Ярославской, Орловской, Курской и Тульской областях. Но большая часть плодов в России собирается в природных попу-

ляциях в Архангельской, Вологодской, Вятской, Пермской, Воронежской областях.

Плод – серовато-коричневый продолговатый (эллиптический), сплюснутый со спинки вислоплодник (двусемянка) легко распадается на 2 полуплодика. Карпофор на верхушке двураздельный. Плод длиной 3-5 мм и шириной 1-2 мм с сильным ароматом и своеобразным пряным вкусом. Полуплодики голые цилиндрические, шириной 2-2,5 мм, слабо изогнутые с 5 примерно равными светло-серыми ребрами и широкими красновато-коричневыми ложбинками; три ребрышка проходят по спинке, а два других отодвинуты к краям; секреторные каналца в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне их 2. Эндосперм с внутренней стороны почти плоский (Флора СССР, 1950, Маевский, 1964, Атлас ареалов..., 1980).

Семена тмина могут прорасть сразу после созревания на 5-7 день в лабораторных условиях (Рысина, 1973), потом через 2-3 месяца процент прорастания снижается, далее происходят незначительные его колебания. Способность прорасть в течение года – 58-88% (Formanowiczowa, Kozlowski, 1961). По данным И.А.Курлянчик и др.(1989), всхожесть семян из разных географических пунктов была 70-96%. При хранении в полотняных и бумажных мешочках способность прорасть сохраняется в течение 3-х лет. Всхожесть через 10 лет хранения составила 29% за 21 день, но за время выявления энергии прорастания (7 дней) не проросло ни одно семя. Семена прорастают на свету (Formanowiczowa, Kozlowski, 1961).

Всхожесть зависит от экологических условий, сбора и районов выращивания (Formanowiczowa, Kozlowski, 1961), от места образования плодов в соцветии, что определяет вес и размер плодов (Ражинская, 1967). Мелкие плоды (абсолютный вес 1,7019 г.) из зонтиков нижних ярусов имели лабораторную всхожесть 74,3% при энергии прорастания

61%, начало прорастания происходило в лабораторных условиях на шестой день, в полевых – на 22-й день. Эти показатели у средних (абс. вес 2,3561 г) и крупных (2,5283 г) плодов гораздо выше: лабораторная всхожесть 89-90%, энергия прорастания 67-77%, начало прорастания в лаборатории происходило на 4-5-й день, в полевых условиях – на 17-18-й день. К сходным выводам еще раньше пришел А.А.Хотин (1957): наивысшим качеством обладают плоды, сформированные на центральном и I порядка зонтиках верхних ярусов ветвления. С центрального зонтика абсолютный вес семян был 3,18 г, энергия прорастания 97% и общая всхожесть 73%; с зонтиков II порядка соответственно: 1,8 г, 67% и 67,5%. В фазе молочной спелости семена не прорастают. Предпосевная обработка (стратификация, тепловой обогрев и ферментирование) улучшает посевные качества семян.

В природных условиях часть семян сохраняет всхожесть в течение осенне-зимнего периода. При хранении в лаборатории в апреле-мае в чашках Петри за 18 дней проросло в среднем 35% семян, в последующие 8 дней еще 26% от первоначального количества. На делянках при летнем посеве прорастание произошло за 18 дней (наши данные).

При прорастании первым появляется главный корень. Над землей проростки тмина возникают в виде продолговатых узких семядолей. Первый настоящий лист формируется через 9-11 дней от появления всходов, а каждый следующий – через 7-8 дней (Ражинская, 1967).

Начальные этапы онтогенеза тмина обыкновенного были описаны Г.П.Рысиной в 1973 г., полный онтогенез (без латентного периода) в 1983 г. – И.М.Ермаковой. Изучение в течение 24-х лет и наблюдения на постоянных площадках на протяжении от 2 до 10 лет в природе и 8 лет в питомнике в Центральной России (Калужская, Московская, Рязанская области) показали, что онтогенез тмина обыкновенного может

быть разделен на 3 периода (латентный, прегенеративный и генеративный) и 5 возрастных состояний (Ермакова, 1983).

Онтогенез тмина обыкновенного представлен на рис. 21.

ПРОРОСТКИ – растения высотой 1,5-2,5 см, с розеточным побегом I порядка, с двумя узкими (1-1,5 мм) линейными, продолговатыми длиной до 1,5-2,5 см, на верхушке тупыми, книзу постепенно суженными в черешки, при основании расширенными в небольшое влагалище и слегка разросшимися семядольными листьями и 1-2 широкояйцевидными или обратноширокояйцевидными пальчатотрехраздельными или пальчатотрехрассеченными листьями на длинных черешках. Главный корень тонкий, менее 1 мм в диаметре у основания. Гипокотиль слабо выражен. В посеве это состояние длится 30-40 дней.

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений семядоли отсутствуют. Главный побег – розеточный, с 2-4 простыми яйцевидными или узкояйцевидными непарноперистыми, дважды рассеченными листьями, с 2-3 парами сегментов I порядка. Главный корень – 1,3-2,0 мм в диаметре. На лугах это состояние длится от 3 до 12 месяцев.

У **ИММАТУРНЫХ** растений розеточный побег I порядка с 3-5 яйцевидными или узкояйцевидными непарноперистыми, трижды рассеченными листьями с 4-5 парами сегментов I порядка. Есть отмершие листья. Диаметр главного корня 2,5-5 мм. Продолжительность возрастного состояния на лугах 1,5-3 месяца.

У **ВИРГИНИЛЬНЫХ** растений продолжает функционировать главный розеточный побег с 3-8 продолговатыми непарноперистыми трижды рассеченными листьями с 6-7 и более пар сегментов. Главный корень утолщен до 3-11 мм. Образуется вертикальное эпигеогенное корневище до 0,2-0,5 см длины с хорошо выраженной зоной втягивания. При присыпании песком, наилком, корневище удлиняется до 5 см. Продолжительность возрастного состояния по

нашим наблюдениям от 1 месяца до 2 лет. Задержка в развитии наступает при неблагоприятных условиях и, по данным Т.И.Серебряковой (1956) и Г.П.Рысиной (1973), может продолжаться несколько лет. Весь виргинильный (прегенеративный) период при загущенном подсеве в луговой ценоз продолжался 7 и более лет (Работнов, 1966).

ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ формируют прямостоячий ветвящийся генеративный побег. Прикорневые розеточные листья, если сохраняются, продолговатые, дважды или трижды перисторассеченные. Главный корень утолщен до 1 см. Вертикальное корневище 0,5-1 см длины. Продолжительность возрастного состояния – 1 месяц.

Общая продолжительность жизни, по нашим наблюдениям, 2 года, гораздо реже – до 4-х лет, по данным Т.И.Серебряковой (1956) – в культуре 2 года, в травостое тмин обычно вегетирует несколько лет до цветения.

Онтогенез тмина обыкновенного (*Carum carvi* L.)

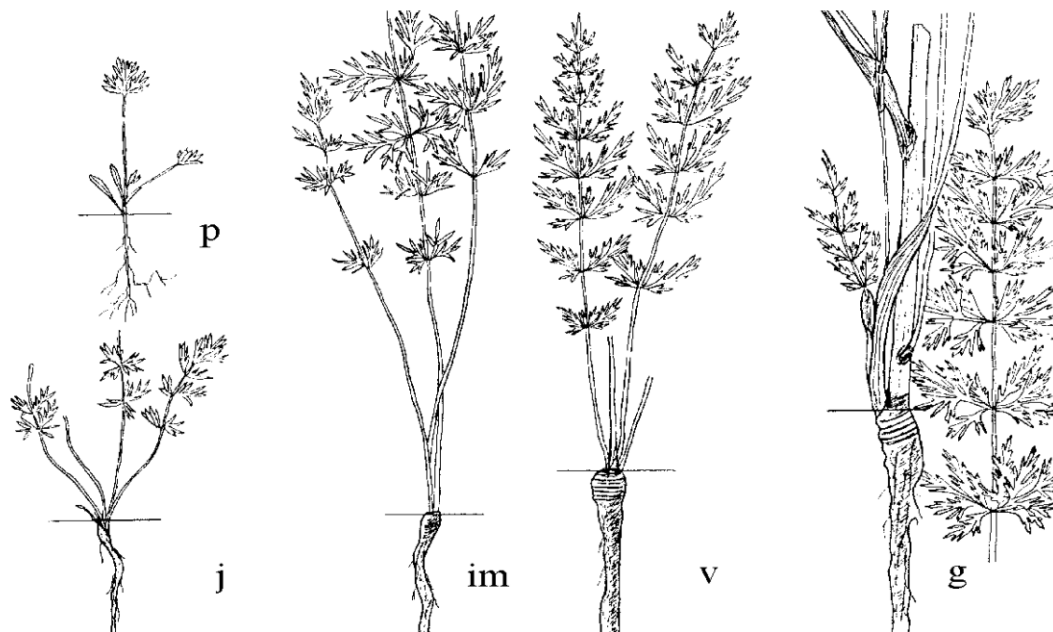


Рис. 21

13. Онтогенез чернокорня лекарственного (*Cynoglossum officinale* L.)

Чернокорень лекарственный – стержнекорневое, иногда образующее многоглавый каудекс, травянистое, покрытое щетинистыми волосками растение, высотой 30-100 см, из семейства бурачниковые. Вегетативные побеги розеточные, генеративные – полурозеточные. Стебель прямостоячий, крепкий, крылато-ребристый, в верхней части ветвистый. Листорасположение очередное. Листья простые, крупные, широколанцетные, заостренные, цельнокрайние, с отчетливым сетчатым жилкованием, мягкоопушенные, без прилистников. Нижние листья постепенно сужаются в крылатый черешок, остальные низбегающие. Цветки некрупные, собраны в метельчатое соцветие – тирс (Ботаника: морфология и анатомия растений, 1988). Цветки на коротких цветоножках, обоеполые, актиноморфные, пятичленные, четырехкруговые. Чашечка глубоко-пятираздельная, с ланцетными заостренными долями. Венчик трубчато-колокольчатый,

5-лопастной, пурпурный или розовый, в 2 раза превышающий длину чашечки (Рандушка и др., 1990). Из каждого цветка характерно образование четырех плодиков – крупных орешков с крючковатыми цепкими шипами – эремов ценобия (Вехов и др., 1974). На территории республики цветет в июле-августе (Подымов, Суслов, 1990). Все растение имеет неприятный мышиный запах.

С лекарственной целью используются корни и листья. Корни содержат алкалоиды, глюкоалкалоид, сложный эфир, горькое вещество, дубильные и красящие вещества, смолы. В листьях имеются алкалоиды, холин, эфирное масло, смолы и другие вещества (Подымов, Суслов, 1990).

В народной медицине употребляется как обезболивающее при болях в желудке и кишечнике, отхаркивающее

средство при кашле, противовоспалительное и смягчительное при ожогах, язвах, ранах и фурункулах; противосудорожное средство, а также стимулирует регенерацию тканей при переломах костей. Чернокорень обладает также инсектицидным и ретицидным действием (Голышенков, 1971; Подымов, Суслов, 1974; Махлаюк, 1992).

Чернокорень лекарственный распространен в европейской части нашей страны, на Кавказе, в Средней Азии, Западной и Восточной Сибири; а также в Средней и Атлантической Европе, в Северной Америке, в областях со субсредиземноморским умеренным и океаническим климатом.

Чернокорень растет в лесной зоне на супесчаных и суглинистых почвах. Он встречается в лесах, на сырых лугах по склонам оврагов, по берегам рек, а также как сорняк (в посевах, в садах и огородах) и в рудеральных сообществах (на пустырях, железнодорожных насыпях, вдоль заборов, около жилья).

На территории Республики Марий Эл встречается довольно часто на известковых склонах, песчаных берегах рек, на лесных опушках, вырубках, по краям полей (Абрамов, 1995).

Сбор материала проводился в окрестностях села Алексеевское Волжского района Республики Марий Эл.

Онтогенез чернокорня лекарственного представлен на рис. 22.

ОРЕШКИ сплюснутые, широкояйцевидные, по всей поверхности покрыты колючими цепкими шипиками. На концах шипиков имеются серебристо-блестящие крючочки. Длина орешков немного больше или почти равна их ширине. Внешняя сторона орешков с ясно утолщенным краем (рантом), внутренняя – в верхней части с большой клиновидной, лишенной шипиков, площадкой (место прикрепления орешка). Окраска орешков темно-бурая и коричневая,

длина их около 6 мм, ширина 5 мм, толщина 3 мм (Майсурян, Атабекова, 1978).

ПРОРОСТКИ имеют главный розеточный побег с 4-5 настоящими листьями ювенильного типа. Эти листья резко отличаются от листьев взрослых растений как по форме, так и по размерам. Листовая пластинка широколанцетная, цельнокрайняя, с суживающимся основанием и заостренной верхушкой. Длина первого листа 6-15 см, ширина 0,9-3 см. Последующие листья проростка несколько больших размеров. Корневая система проростка стержневая. Главный корень длиной до 6-7 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют главный побег розеточного типа, на котором развито до 7 ассимилирующих листьев. При переходе растений в ювенильное состояние процесс заложения листовых зачатков постепенно ускоряется. Листовая пластинка ланцетной формы с довольно острой верхушкой и ровным краем. Длина листовой пластинки около 18 см, ширина 4-5 см. Главный корень длиной 10-12 см, диаметром 1-1,5 мм, уходит отвесно вниз. Он покрыт мелкими всасывающими боковыми корнями II-III порядков.

ИММАТУРНЫЕ растения сохраняют розеточный побег I порядка, несущий до 16 листьев. Среди них есть листья ювенильного типа, но большая часть – это листья, приближающиеся по форме и размерам к листьям взрослых вегетативных растений. У растений чернокорня в имматурном состоянии наблюдается дальнейшее ускорение темпов листообразования. Листовые пластинки широколанцетной формы, с заостренной верхушкой, ровным краем и хорошо развитой средней жилкой. Главный корень уходит на глубину до 20 см, диаметр его около 5 мм.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с 16-20 листьями, значительно различающиеся по форме и размерам. Большая часть их крупные: длина листовой

пластинки колеблется от 13 до 30 см, ширина достигает 3-7,5 см. По форме эти листья ланцетной формы с заостренной верхушкой, ровным краем. У растений, развивающихся поздней осенью, листовая пластинка небольшая, с цельным краем и заостренной верхушкой. Эти листья, прикрытые остатками отмерших листьев, сохраняются живыми в течение зимы и становятся первыми листьями в прикорневой розеточной части генеративных полурозеточных побегов, которые формируются весной. Растения имеют хорошо развитую стержневую корневую систему диаметром 6-6,5 см. Длина главного корня достигает 20-25 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения довольно продолжительное время сохраняют прикорневую розетку. Частично листья прикорневой розетки закладываются и разворачиваются осенью. Розеточные листья (в среднем 18) постепенно желтеют и отмирают к началу цветения.

Из верхушечной почки развивается генеративная часть полурозеточного побега. Генеративные побеги (1-3) облиственные, листорасположение очередное. Нижние листья ланцетные, черешковые (верхние – сидячие) длиной до 20 см, шириной 2-3,5 см. Нижние листья в 1,5-2 раза больше верхних. Зацветает чернокорень в мае-июне, максимальное цветение наблюдается в июле. Корневая система образована главным корнем, от которого отходят молодые боковые корни II-IV порядков.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены системой, состоящей из 5-6 генеративных и 9-11 вегетативных побегов. Для растений чернокорня в этом состоянии характерно ветвление генеративного побега. Цветение на боковых побегах продолжается часто до отмирания растений. Высота растений достигает 60-80 см. Длина листовой пластинки около 15 см, а ширина – 2,6 см. Корневая система генеративных растений стержневая. Дли-

на главного корня до 25 см, диаметр – 6,5-7 мм. В конце цветения на корнях заметны следы отмирания.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения развивают 1-3 генеративных полурозеточных побега и имеют 6-7 вегетативных побегов, образующих парциальные кусты. У растений в этом состоянии уменьшается количество живых листьев, а их размеры несколько увеличены по сравнению с предыдущим состоянием. Длина листовой пластинки – 17,5 см, ширина – 3,1 см. Генеративная функция снижается. Имеется много отмерших листьев, побегов, придаточных корней. Процессы отмирания захватывают внутренние ткани главного корня, образуются внутренние полости.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ период не выделен.

Онтогенез чернокорня лекарственного (*Cynoglossum officinale* L.)

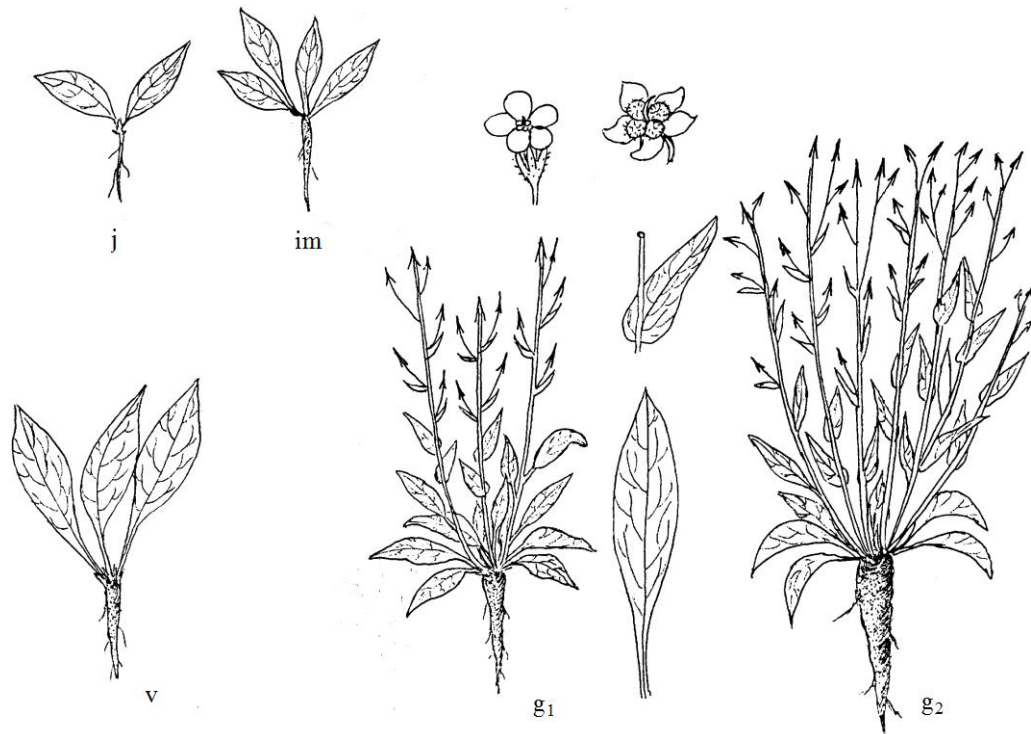


Рис. 22

14. Онтогенез цмина песчаного (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.).

Цмин песчаный – это стержнекорневое травянистое малолетнее растение из семейства сложноцветных (Asteraceae). Надземная часть растения представлена двумя типами побегов: вегетативными розеточными и генеративными полурозеточными. Полурозеточные побеги ортотропные или анизотропные, цилиндрические, опушенные, у основания нередко одревесневающие. Листья очередные, простые, цельнокрайние. Верхушка листа заостренная. Прикорневые и нижние стеблевые листья обратнойцевидно-продолговатые, к основанию постепенно суженные в черешок; срединные стеблевые – обратноланцетовидно-продолговатые, сидячие; верхние стеблевые – узкие, линейные, сидячие. Цветки желтые или желто-оранжевые собраны в корзинки. Краевые цветки однополые, немногочисленные; центральные – обоеполые. Плоды продолговатые односемянные, нераскрывающиеся семянкис 20-25 лучевым хохолком, участвующим при распространении семян ветром. Цветет в июле-августе. Плоды созревают в августе-сентябре. Корневая система представлена хорошо развитым главным корнем, от которого отходят боковые корни I-III порядков.

Цмин песчаный относится к растениям с западно-палеарктическим типом ареала. Распространен по всей степной и южной части лесной зоны Средней и Восточной Европы, в степных районах Казахстана и южных районах Западной Сибири (Атлас ареалов..., 1974).

Встречается в сухих борах, в посадках сосны, на вырубках, около лесных дорог, на просеках. Является индикатором песчаных почв (Абрамов, 1995).

Лечебными свойствами обладают соцветия цмина песчаного. Препараты улучшают желчеотделение, уменьшают

содержание кислот в отделяемом секрете печени, повышают тонус желчного пузыря, усиливают секрецию желудочного сока. В народной медицине применяют при заболеваниях желудочно-кишечного тракта и мочеполовых органов; в качестве кровоостанавливающего и противоглистного средства (Подымов, Суслов, 1990; Махлаюк, 1992; Горбунова, 1995).

В ряде литературных источников описан неполный онтогенез цмина песчаного (Исайкина, 1974; Шохина, Валуцкая, 1984).

Для описания онтогенеза материал был собран в природных сообществах и искусственных посадках на территории Республики Марий Эл в 1999-2000 годах.

Выделение возрастных состояний проводилось по периодизации полного онтогенеза Т.А.Работнова (1950), А.А.Уранова (1975), с дополнениями Л.А.Жуковой (1995).

Онтогенез цмина песчаного представлен на рис. 23.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД представлен **СЕМЯНКАМИ**, нескрывающимися плодами. Семянки продолговатые, четырехгранные, призматической формы, светлобурые или коричневые. Поверхность семянок мелкобороздчатая. Верхушка усеченная, основание тупозакругленное, немного усеченное. К центру основания прикрепляется хохолок. Длина семянок 2,0-3,0 мм, ширина и толщина 1,0 мм (Золотницкая, Авакян, 1950; Исайкина, 1974).

ПРОРОСТКИ – маленькие растения с главным розеточным побегом I порядка высотой 0,7-1,5 см. Прорастание семян надземное. Вынесенные на поверхность почвы гипокотилем две семядоли имеют светло-зеленую окраску. Семенная кожура, как правило, остается в почве. Семядоли располагаются в горизонтальной плоскости, увеличиваются в размерах и изменяют свою форму от овальной до линейно-ланцетовидной. Из верхушечной почки развиваются первые простые ассимилирующие листья, супротивные,

линейно-ланцетовидные с хорошо заметной срединной жилкой. Длина листьев 0,5-0,7 см. Край листовой пластинки цельный, основание низбегающее. Опушение у листьев и гипокотыля отсутствует.

Гипокотиль длиной 0,8-1,2 см, округлый, тонкий, голый, четко ограничен от главного корня. Корневая система представлена главным корнем, который проникает в субстрат на глубину 0,9-1,5 см. От главного корня отходят до 2 боковых корней I порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой 1,5-2,0 см. Формируют один главный розеточный побег с 4-6 листьями. Семядольные листья сохраняются до появления 5-6 листа, а затем отмирают. Форма первых настоящих листьев обратной, с заостренной верхушкой (длина – 0,6-1,2 см; ширина – 0,3-0,6 см). Появляется редкое опушение. Цвет листьев, как правило, светло-зеленый. Гипокотиль сохраняется, но приобретает светло-коричневую окраску, может укорачиваться. Главный корень растет и достигает длины 2,0-3,2 см. Число боковых корней I порядка увеличивается до 4.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют один главный розеточный побег высотой 3,2-4,6 см. Листья, в числе 5-10, увеличиваются в размерах, но сохраняют форму листьев ювенильного типа. Основной отличительной особенностью листьев имматурных растений является густое опушение и серо-зеленый цвет, как и у взрослых растений. Длина листа – 1,5-3,0 см; ширина – 0,3-0,7 см. Первые ассимилирующие супротивно расположенные листья отмирают. Главный корень хорошо развит и достигает длины 4 см. Количество боковых корней I порядка увеличивается до 6, на которых появляются боковые корни II порядка.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения в естественных условиях, как правило, это однопобеговые растения высотой 7,4-11,0 см. В посадках образуются розеточные побеги

следующих порядков в количестве 2-15. Форма листьев обратнойцевидная или обратноланцетовидная. Верхушка листовая пластинки заостренная. Основание листа низбегающее, постепенно суживающееся в черешок. Длина листа – 5,0-8,0 см, а его ширина – 0,8-1,0 см. Корневая система сохраняется как стержневая. Главный корень удлиняется до 10-20 см, от которого отходит до 10 боковых корней I порядка.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют 1-2 ортотропных полурозеточных генеративных побега высотой 13-30 см и иногда 1-3 розеточных вегетативных побега. Нижние стеблевые листья обратнойцевидные (длина – 3,5-5,0 см; ширина – 0,8-1,0 см). Срединные стеблевые листья обратноланцетовидные длиной 2,5-4,0 см, шириной – 0,5-0,8 см. Верхние – узкие, линейные (длина – 1,3-1,8 см; ширина – 0,3-0,5 см). Незначительное количество листьев отмирает. В ряде случаев может формироваться эпигеогенное или гипогеогенное корневище коричневого цвета. Диаметр его 0,3-0,5 см. Корневая система светлобурого цвета, представлена главным и боковыми корнями I и II порядка. Длина главного корня мало изменяется.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 2-5 полурозеточных генеративных побега и 1-3 розеточных вегетативных побега II порядка. Высота растения 24-35 см. Форма, размеры стеблевых листьев такие же, как и у молодых генеративных растений. Корневище, которое образуется не у всех растений, имеет толщину 0,5-0,7 см. Главный корень и корневище начинают одревесневать. У основания генеративных побегов сохраняются остатки отмерших листьев и генеративных побегов прошлых лет. Корневая система имеет максимальные размеры.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют 1-2 полурозеточных генеративных побега высотой до 29 см и 1-2 розеточных вегетативных побега II порядка. Стеблевые

листья, их число, форма и размеры такие же, как и у молодых генеративных и средневозрастных генеративных растений. Цвет корневища изменяется и становится темно-коричневым. На нем могут быть следы и остатки отмерших листьев и генеративных побегов. Большая часть главного корня одревесневает. Небольшое число боковых корней II-III порядков отмирает.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения образуют 1-2 розеточных побега II-III порядка с 4-6 листьями имматурного и виргинильного типа. Высота растения 5-8 см. Корневище темно-коричневого цвета с многочисленными остатками отмерших листьев и генеративных побегов. Корневая система стержневая. Главный корень хорошо выражен. Число боковых корней уменьшается до 5-8.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют 1 розеточный побег высотой 0,7-1,3 см. Листья имматурного типа в числе 2-4. Корневище разрушается и уменьшается в размере. Корневая система стержневая. Длина главного корня уменьшается до 1,5-4,0 см.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез цмина песчаного (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.)

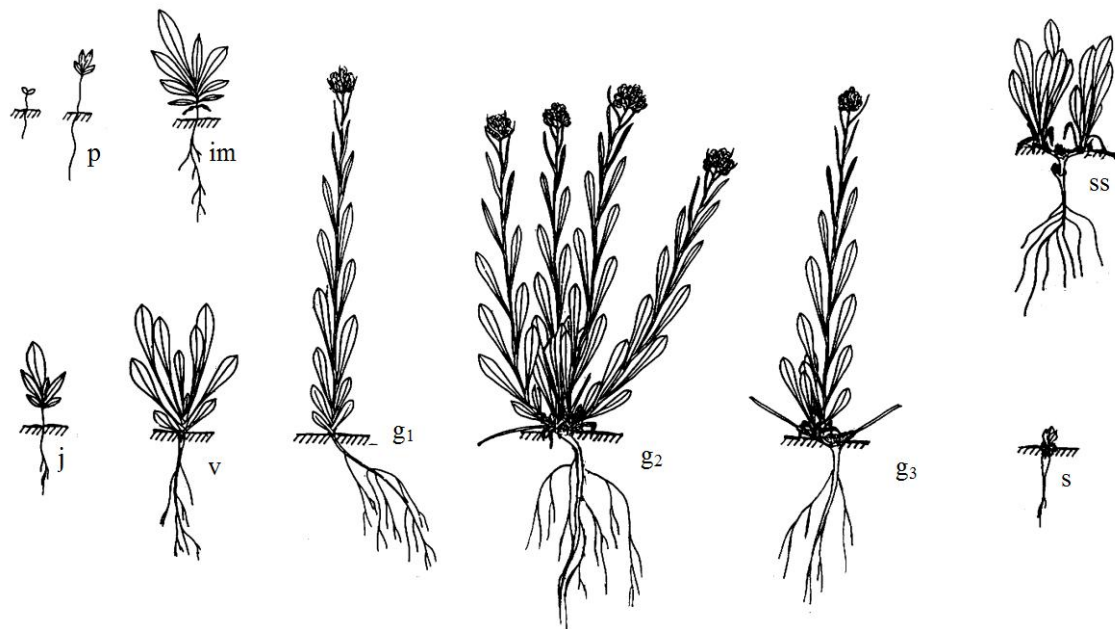


Рис. 23

Клубне-столонообразующие

15. Онтогенез стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.)

Стрелолист стрелолистный Род *Sagittaria* L. относится к трибе *Sagittarieae* Dumort семейства *Alismataceae* и объединяет 25-30 видов, распространенных преимущественно по мелководьям пресных водоемов и болот умеренных и тропических областей Америки и Евразии. На территории России произрастает 5 видов стрелолиста, включая интродуцированный из Северной Америки *S. latifolia* Willd.

Стрелолист стрелолистный – клубне-подземно-столонообразующий вегетативный малолетник, иногда ведущий себя как вегетативный однолетник или многолетник, с мочковатой корневой системой. Ортотропные, розеточные, гетерофильные побеги. Нижние (подводные) листья – сидячие и широколинейные, некоторые из них разделены на черешок и широкую овальную пластинку. Верхние листья розеточного побега (плавающие и надводные) с длинным трехгранным черешком, у плавающих листьев пластинки округлояйцевидные или слегка стреловидные, а у надводных – отчетливо стреловидные, с широко или узкотреугольными боковыми лопастями (Катанская, 1981). Цветонос безлистный, трехгранный, возвышающийся над водной поверхностью, а иногда и над листьями розеточного побега. Соцветие – мутовчатая кисть, обычно многоцветковая, но всегда рыхлая. Цветки актиноморфные, однополые или (редко) обоеполые, на цветоножках разной длины. Мужские и женские цветки собраны в общее соцветие мутовками по три. Пестичные цветки расположены в одной или двух нижних, а тычиночные – в остальных мутовках. Околоцветник образован тремя чашелистиками и тремя лепестками. Чашелистики зеленые, широкояйцевидные, разрастающиеся при плодах; лепестки белые или бледно-розовые, с фиоле-

товым или пурпурным пятном в основании, округлой формы (Кокин, 1963). Тычинки многочисленные, с фиолетовыми двухгнездными пыльниками, гинецей образован большим количеством свободных плодолистиков. Плод многоорешек, орешки мелкие, кожистые, и с воздухоносной тканью. $2n = 16, 20, 22$ (Макрофиты..., 1993).

Гигрофит, водный геофит, гидроохтофит, гелиофит, валлиснериид, нимфеид, аллисматид, номофил, гидрохор, анемохор. R-S стратег и K-стратег. Цветет в июле-августе, плодоносит в августе-сентябре. Наиболее обильное цветение и плодоношение наблюдается на глубине 0,1-0,8 м. Надводные листья распространяются до глубины 0,7-0,8 м, а при глубине 0,8-0,9 надводные и плавающие листья развиваются в одинаковых количествах, затем при глубине более 0,9 м преобладают плавающие листья.

Стрелолист стрелолистный хорошо размножается семенами и вегетативно. Способ распространения семян стрелолиста стрелолистного – гидрохория, однако нельзя исключить и участие водных животных в их распространении.

Вегетативное размножение осуществляется с помощью клубней. В зависимости от условий произрастания одно растение образует 3-9 (в культуре до 15) клубней (Hroudova, Hroudova, Zakovsky, 1988).

Одно растение за вегетационный период продуцирует от 400 до 4000 плодиков и 3-9 клубней. При этом сухой вес растения составляет от 1 до 20 г.

Особенно хорошо стрелолист стрелолистный развивается в спокойных водоемах или в слабо текущей воде. При сильном течении его особи (генеты и раметы) могут быть вымыты из грунта и снесены в другие участки водоема. Стрелолист стрелолистный растет преимущественно в водоемах с глинистым дном и считается видом-индикатором таких мест. Многие рассматривают стрелолист стрелолистный как индикатор эвтрофных водоемов, однако не избегает

он и водоемов с бедным торфянистым грунтом. Рост растений может лимитироваться либо небольшим содержанием в почве солей, либо низкими значениями pH (Смиренский, 1952).

Вид характерен для ассоциаций *Sagittario-Sparganietum emersi*. Образует одновидовые заросли – фация *Sagittaria sagittifolia*. Содоминант в сообществах *Nympharion*, *Potamion*, в сообществах обнаженных донных отложений *Nanocyperion* и *Littorellion* (Макрофиты..., 1993).

S.sagittifolia – политопный вид, отличается чувствительностью к трофности водоемов в разных частях ареала. Индикатор водоемов с илистым или глинистым субстратом, кислой и нейтральной реакцией среды, низким и средним содержанием питательных веществ и сильного загрязнения воды. Массовое развитие характеризует частые колебания уровня воды.

В стрелолисте стрелолистном содержатся дитерпеноиды: сагиттариол, 18-дезоксагиттариол (Juneja et. al., 1986; Sharma et al., 1975); стероиды: ситостерин, В-Д-гликозид ситостерина; высшие алифатические кетоны, в частности гентриаконтатион (Sharma, 1972, 1975a, 1975b). В подземных органах – углеводы: глюкоза, фруктоза, сахароза, рафиноза, стахиоза, крахмал (Stich, 1957); в листьях – флавоноиды в гидролизате: гомоориентин, ориентин, скопарин, изоскопарин; в семенах – углеводы: глюкоза, фруктоза, сахароза, рафиноза, стахиоза.

Экстракт из листьев стрелолиста обладает противоопухолевым действием и проявляет антифунгальную активность (Айзенман, 1963; Лесников, 1969). Свежие листья оказывают вяжущее и ранозаживляющее действие, их используют для лечения гидрофобии, в виде аппликаций при рожистом воспалении (Роллов, 1908).

Клубеньки имеют пищевое значение, их употребляют в печеном и вареном виде, как добавка к муке, особенно в Японии (Знаменский, 1932; Клобукова-Алисова, 1958).

Стрелолист стрелолистный декоративен и используется для озеленения бассейнов, прудов и других искусственных водоемов (Растения луговые, прибрежные, водные и солончаковые, 1988).

Онтогенез стрелолиста стрелолистного представлен на рис. 24.

СЕМЕНА. Плод многоорешек, орешки мелкие, кожистые, с воздухоносной тканью от 3 до 7-8 мм в длину, подковообразно изогнутые с волнистой поверхностью. Семена – с эндоспермом, подковообразно изогнутые, с волнистой поверхностью. Зародыш дифференцированный, крупный подковообразной формы (Меликян, 1985).

ПРОРОСТКИ развиваются очень медленно. В условиях культуры через 2,5 месяца после прорастания они представляют собой небольшие растения с одной семядолей, и 5-6 линейными листьями до 5 см длины, образующими розеточный побег, и 6-8 придаточными корнями длиной до 5 см.

В естественных условиях (оз. Мушеньер, Республика Марий Эл), вполне развитый проросток имеет ортотропный розеточный побег высотой 1,6 см с 2-3 линейными листьями, имеющими одну жилку, ширина листовой пластинки – от 0,1 до 0,2 см. Корневая система мочковатая и состоит из 4-7 придаточных корней длиной 2,8 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются отсутствием семядоли, так как по данным О.А.Коровина (1987) семядоля отмирает после формирования 7-9 листьев. В естественных условиях обитания у ювенильных растений образуется розеточный побег с 4-9 листьями длиной до 2,1-15,4 см, причем первый дифференцированный лист розетки имеет стеблеобъемлющее влагалище и слегка расширенную верхушку, второй лист – хорошо выраженный черешок и овальную

пластинку (длина черешка – 0,1-9,2 см, ширина листовой пластинки – 0,2-0,5 см), количество жилок – 3-5. Число придаточных корней увеличивается до 8, они достигают длины 1,1-10,0 см.

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются наличием главного розеточного побега, появлением 3-7 листьев со стреловидной листовой пластиной. При этом длина черешка составляет 2,3-6,2 см, ширина и длина листовой пластинки соответственно – 0,4-1,0 и 0,8-2,3 см. Корневая система мочковатая, по сравнению с предыдущим возрастным состоянием в 2-2,5 раза увеличивается длина и число придаточных корней. В редких случаях имматурные растения сразу переходят в генеративное состояние (Васильченко, 1948, 1965).

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют высоту розеточного побега до 22,5 см, который несет 6-12 листьев со стреловидной листовой пластинкой. Каждая листовая пластинка с 11 жилками. Большая часть листьев розеточного побега – плавающие. Плавающие верхние листья имеют трехгранный черешок, длиной 4,1-17,5 см и пластинку отчетливо стреловидной формы; длина и ширина листовой пластинки составляет соответственно 1,6-6,2 и 0,8-3,1 см. В мочковатой корневой системе до 30 придаточных корней длиной 2,2-5,9 см. Виргинильные растения начинают формировать клубни.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения зацветают только после образования надводных листьев. Растения стрелолиста стрелолистного (в Республике Марий Эл) достигают высоты 20,7-42,9 см. Длина черешка увеличивается в 1,5 раза; происходит двукратное увеличение длины листовой пластинки и в 2-2,5 раза, ширины листовой пластинки. Форма листовой пластинки резко стреловидная. Корневая система мочковатая. Длина корней – 4,6-13,7 см. В этом

состоянии поочередно образуются до трех подземных столонов (плагиотропных удлинённых побегов).

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений период цветения растянут за счёт последовательного образования 2-3-х генеративных побегов. Они достигают максимального развития: высота растений 26,70-40,7 см, длина черешка – 6,0-29,4 см, увеличивается длина лопастей листовой пластинки, однако ширина листовой пластинки практически не увеличивается. Придаточные корни становятся толстыми, желтовато-оранжевыми, количество и длина их остается такой же, как и у молодых генеративных особей. Количество столонов – от 1 до 3.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ особей происходит отмирание нижних листьев розетки (от 1 до 3). На генеративных побегах формируются плоды. Придаточные корни темнеют, длина столонов увеличивается в 1,5-3 раза.

К осени вся побеговая часть растения отмирает, остаются только клубни, которые и перезимовывают. Одно материнское растение, выросшее из клубня прошлого года, образует до 8 дочерних покоящихся клубней.

Онтогенез стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittipolia* L.)

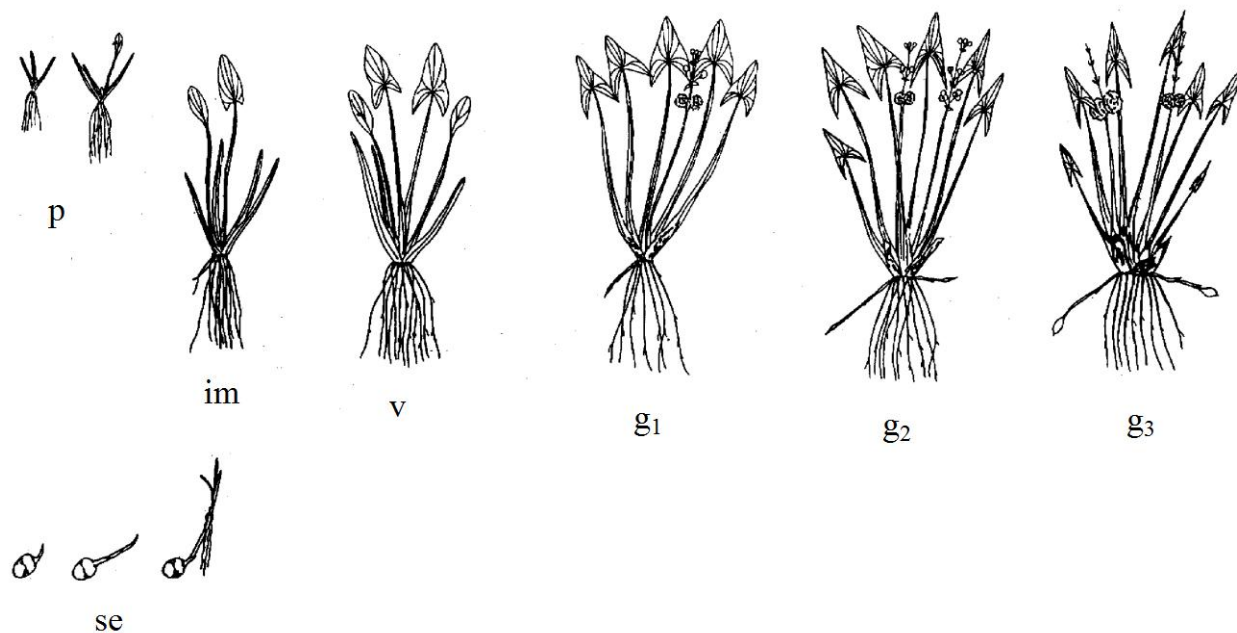


Рис. 24

Многолетники

Кистекорневые

16. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.)

Частуха подорожниковая – многолетнее, короткокорневищное кистекорневое растение из семейства Alismataceae. Корневище толстое, клубнеобразное. Розеточный побег несет лентовидные подводные простые листья, плавающие листья имеют длинный черешок и продолговато-эллиптическую пластинку, воздушные листья на длинных черешках, листовая пластинка крупная, яйцевидная или широкояйцевидная, обычно с сердцевидным или слабо-сердцевидным, реже с округлым основанием с приостренной или острой верхушкой (Кокин, 1982, Макрофиты..., 1993). Соцветие – пирамидальная метелка, кверху постепенно суженная, из 5-6 (10) несколько сближенных мутовок, по 6-9 ветвей в каждой мутовке. Цветоносы длинные, тонкие, длиной около 2 см. Цветки мелкие, многочисленные, обоеполые. Чашелистики зеленые, яйцевидные или широкояйцевидные. Лепестки белые или бледно-розовые с желтым ноготком, вдвое длиннее чашелистиков, быстро опадающие, на верхушке округленные, около 6 мм в диаметре. Тычинки достигают длины пестика, пыльники продолговатые, желтые. Пестик не доходит до середины цветка, столбик прямой, длиннее завязи (Макрофиты..., 1993). Плод – многорешек, плодики кольцеобразно расположенные, многочисленные, свободные, с одним семязачатком, длиной 1,5-2,0 мм (Катанская, 1981). Орешки – мелкие, кожистые с воздухоносной тканью, часто подковообразно изогнутые, поверхность гладкая (Меликян, 1985).

Частуха подорожниковая – гигрофит, водный гемикриптофит, гидроохтофит, гелофит, анемофил, энтомофил,

гидрохор, эндозоохор, К – стратег. Цветет в июне-августе, плодоносит – июль-сентябрь (Макрофиты..., 1993).

Частуха подорожниковая обладает широкой экологической амплитудой. Встречается по берегам водоемов с грунтовым подтоплением и на прибрежных мелководьях эвтрофных пресноводных и слабосолоноватоводных замкнутых малопроточных водоемов с илистыми, реже илисто-песчаными отложениями, на глубине 5-15 (30) см. При понижении уровня воды жизненность и продуктивность популяций повышается. Возникновение разных форм листьев зависит от глубины воды. Вид не выносит значительного засоления воды и почвы, в его местообитаниях минерализация редко превышает 3%, приурочен к местообитаниям с толстым слоем ила, обогащенного органическими соединениями. При благоприятных условиях образует сплошные заросли и оказывает влияние на газовый режим и температуру воды (Макрофиты..., 1993).

Вид – космополит, отсутствует только в Арктике и на островах Тихого Океана, на территории России произрастает 8 видов этого рода. Вид встречается в сообществах *Oenanthion*, ассоциациях *Sagittario-Sparganietum emersi*, *Glycerio fluitantis-Oenanthetum aquaticae agrostietosum stoniferae*, *Scirpeturn radicantis*. Характерный вид ассоциаций *Alopecuro-Alismetum*, *Alismato-Salicornietum* (Голуб, 1985). На обнаженных почвах в сообществах *Alismato-Monochorietum Kosakovii*, *Nanosuperion*; создает плотные заросли в зоне илоосаждения в прудах (в ассоциации *Eleocharito-Caricetum bohemicae* субассоциации *Eleocharitosum ovatae*). Рассеяно в прибрежных сообществах *Phragmition* или на мелководьях при сниженном уровне воды в сообществах *Potamoon* и *Nymphaeion*. Частуха подорожниковая доминирует в местах, временно свободных от растений (после снижения уровня воды или после затопления обнаженной почвы).

Это растение – индикатор эвтрофных пресноводных участков водоемов с аллювиальными отложениями, участков понижения уровня воды и наличия мощных илистых отложений, опресняющихся участков солонатоводных водоемов, а также местообитаний, нарушенных вследствие выпасания. Выдерживает умеренное антропогенное влияние (удобрение прудов, нарушение донных отложений). Исчезает при регулярном выкашивании травостоя (Макрофиты..., 1993).

Пионер зарастания аллювиальных участков, сорняк рисовых полей. Оказывает отрицательное воздействие при зарастании каналов, прудов, способствуя их заиливанию (Макрофиты..., 1993).

В надземной части частухи подорожниковой имеется жгучий ядовитый сок, который при высушивании теряет ядовитые свойства. Листья содержат: флавоноиды, в том числе, рутин (Hegnauer, 1963), углеводы: глюкозу, фруктозу, сахарозу, рафинозу, галактозу, арабинозу, стихиозу (Hegnauer, 1963). Корневища и корни содержат крахмал, сахар, эфирное масло, а также – сесквитерпеноиды: алисмол, алисмоксид (Oshima, Iwalawa, Hikino, 1983) и тритерпеноиды: алисол Д, 11-дезоксалисол С, моноацетат алисола В, моноацетат алисола С, моноацетат 16 В – метаксалисола В, моноацетат 16 В – гидросиалисола В (Fukuyama, 1988).

Частуха обладает мочегонным действием, снижает выделение молока у кормящих женщин, стимулирует центральную нервную систему (Уткин, 1931; Верещагин и др., 1959; Левчук, 1929; Решетникова, Семчинская, 1993).

Медонос (Роллов, 1908), перганос (Пельмене, Руднянская, 1976), декоративное (Дикорастущие..., 1971; Макрофиты..., 1993), кормовое для свиней, уток (Таубаев, 1970, Пашкевич, Юдин, 1978). Ядовито в свежем виде (Смирнова, 1951). Корневища съедобны в печеном виде (Павлов, 1947).

Материал собран на территории Национального парка «Марий Чодра» по берегам озер Яльчик, Глухое, Кожла-Сола и реки Илеть.

Онтогенез частухи подорожниковой представлен на рис. 25.

ПЛОД – нераскрывающийся многоорешек. Орешки мелкие, кожистые, с воздухоносной тканью длиной от 3 до 7-8 мм (1,5-2; 1,2-1,5 мм, Рычин, 1948), подковообразно изогнутые с гладкой поверхностью (Лисицина, 1993), масса 1000 плодов равна 1,07-2,05 г (Деев, 1984). Эндосперм в зрелых семенах представлен в виде небольшой пленки, располагающейся между спермодермой и зародышем. Зародыш дифференцированный, крупный, характерной подковообразной формы (Меликян, 1985).

ПРОРОСТКИ частухи в естественных условиях встречаются далеко не во всех местообитаниях. Оптимальные условия для их развития – прибрежные и мелководные участки со стоячей водой. Проростки представляют собой небольшие растения высотой 2,9-5,3 см, семядоля зеленая, поэтому ее трудно отличить от листьев. Растения характеризуются наличием 1-4 линейных листа, несущих одну центральную жилку и 6-10 придаточными корнями длиной 1,1-3,7 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения формируют розеточный побег высотой 2,2-6,7 см, на котором помимо линейных листьев имеются 1-3 листа, дифференцированных на черешок и продолговато-яйцевидную пластинку с 1-3 жилками. Длина черешка составляет 2,3-4,7 см, длина листовой пластинки – 0,4-1,2 см. Образуется небольшое корневище, корневая система мочковатая, количество придаточных корней увеличивается до 15-20, их длина 1,1-4,3 см.

ИММАТУРНЫЕ растения образуют главный розеточный побег высотой 4,2-15,9 см. Количество листьев возрастает до 2-4, форма листовой пластинки – продолговато-

яйцевидная, линейные листья сохраняются лишь у особей, произрастающих в условиях повышенного увлажнения. Длина черешка примерно в 3 раза превышает длину листовой пластинки. Ширина листовой пластинки увеличивается до 1,0-2,8 см. Корневище незначительно утолщается до 0,1-0,4 см, количество молодых придаточных корней увеличивается до 20-25, их длина – 1,6-5,6 см.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения высотой 8,2-30,7 см, сохраняется главный розеточный побег с 2-6 продолговатояйцевидными листьями, имеющими по пять жилок. Длина черешка – 5,1-24,4 см, ширина листовой пластинки – 1,2-4,4 см, длина листовой пластинки – 2,4-9,5 см. Корневище незначительно утолщается (диаметр – 0,3-1,2 см), на нем увеличивается число молодых придаточных корней, их толщина и длина 3,0-7,0 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются сформировавшимся генеративным побегом II порядка. Высота растений увеличивается до 40,7-75,5 см. Сохраняется соотношение длины черешка и листовой пластинки 2:1. Ширина листовой пластинки возрастает до 2,9-8,7 см. Диаметр корневища достигает 0,7-2,4 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Высота растений составляет 37-117 см. Растения характеризуются 1-2 сформировавшимися генеративными побегами II порядка. Соотношение длины черешка и листовой пластинки сохраняются как 2:1. Ширина листовой пластинки существенно не изменяется по сравнению с молодыми генеративными растениями. Диаметр корневища достигает 1,1-2,7 см. Появляются старые, имеющие желтовато-коричневую окраску придаточные корни.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Розеточный побег I порядка образован 3-10 продолговатояйцевидными листьями с 7 жилками. Длина черешка в 2,3 раза превышает длину листовой пластинки. Генеративных побегов II порядка

от 1 до 2. Иногда образуются розеточные вегетативные побеги II порядка. Возрастает число отмерших листьев. Корневище разрастается в толщину, при этом начинается его разрушение, возможно отделение партикул. Корневая система представлена только старыми придаточными корнями.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения имеют один розеточный побег II порядка, количество листьев уменьшается. Генеративные побеги отсутствуют. Корневище достигает максимальных размеров. Старые придаточные корни более короткие.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег II порядка с 3-5 листьями. Площадь листовой пластинки уменьшается. Корневище темное, полуразрушенное, уменьшается число придаточных корней и их длина.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез частухи подорожниковой **(*Alisma plantago-aquatica* L.)**

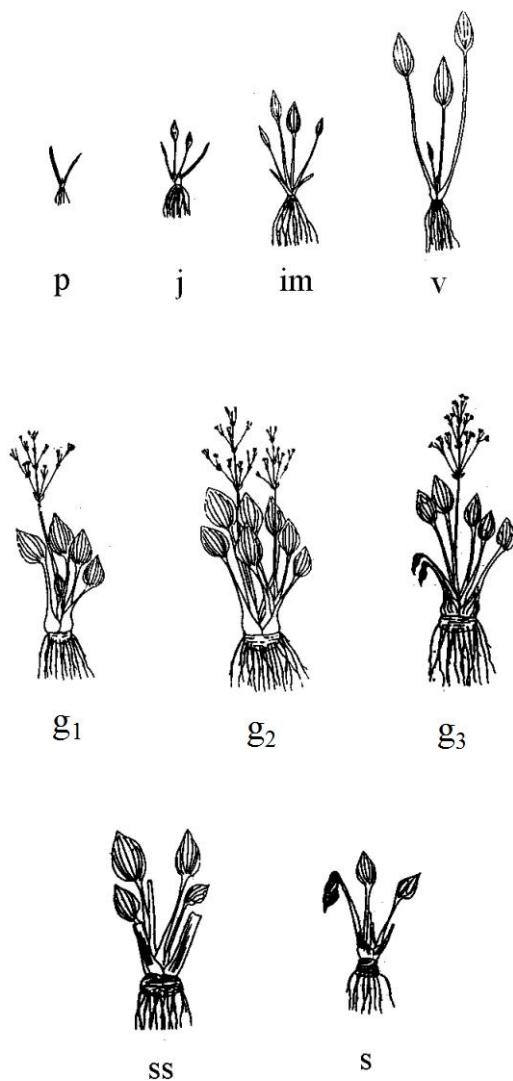


Рис. 25

Стержнекорневые

17. Онтогенез борщевика сибирского (*Heraclеum sibiricum* L.)

Борщевик сибирский – многолетняя или двулетняя моно- или поликарпическая стержнекорневая трава с озимыми или дициклическими полурозеточными генеративными побегами и розеточными вегетативными (сем. Umbeliferae). Оси побегов обогащения заканчиваются двойными зонтиками. Гемикриптофит. Летнезеленое растение со среднелетним сроком цветения. Луговой сорняк. В засилосованном виде молодые зеленые побеги поедаются скотом. Медонос.

Борщевик сибирский рекомендуется при нарушениях пищеварения; в качестве спазмолитического средства при поносах, дизентерии, катаре желудка и кишечника и при кожных заболеваниях (Йорданов, Николаев, Бойчинов, 1969).

Материал собирался в Калужской и Рязанской областях на пойменных лугах.

Онтогенез борщевика сибирского представлен на рис. 26.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения с двумя продолговатыми семядолями и 1-2 простыми листьями, с округлой трехлопастной, цельной или с мелкогородчато-зубчатым краем, пластинкой на длинном черешке (ювенильный тип листа). Корневая система стержневая. Главный корень не утолщен. Продолжительность состояния – около 40 дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ – однопобеговые растения с 1-2 тройчато-лопастными листьями ювенильного типа. Главный корень почти не утолщен (до 1-1,5 мм в диаметре), светлый, корневище почти не сформировано. Находится в этом состоянии от 3 до 8 месяцев.

ИММАТУРНЫЕ – однопочковые растения с 1-2 тройчато-лопастными листьями, с острой верхушкой. Каждая лопасть с неравномернопильчатозубчатым краем (имматурный тип листа). Главный корень слабо утолщен (до 3-6 мм), светлый. Одноглавый каудекс с наметившейся зоной вытягивания длиной до 2 см. Это состояние длится от 15 дней до 15 месяцев, по нашим данным, иногда до 3-х лет.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют 1-2 розеточных побега с тройчато или перистосложными листьями. Главный корень до 1 см в диаметре, светлый. Одноглавый каудекс ясно выражен, длиной менее 1 см. В этом состоянии борщевик находится от 2 до 10 лет, а по нашим данным – от 4 до 12 месяцев.

У **МОЛОДОГО ГЕНЕРАТИВНОГО** растения отсутствуют остатки генеративных побегов прошлых лет жизни и рубцы от них, имеется один полурозеточный генеративный побег. Розеточные листья отмерли или сохраняются. Листья перистосложные с 3-5 перистосложными сегментами. Главный корень 1-1,5 см в диаметре, упругий, светлый. Одноглавый каудекс около 1 см длиной. Продолжительность этого возрастного состояния от 6 месяцев до 1 года.

У **СРЕДНЕВОЗРАСТНОГО ГЕНЕРАТИВНОГО РАСТЕНИЯ** остаток отмершего генеративного побега I порядка. Генеративных побегов 2; листья дважды перистосложные рассеченные или перистосложные с 3-5 перисто-лопастными сегментами. Главный корень упругий, до 1 см в диаметре. Формируется дву- или многоглавый каудекс длиной до 3,5 см.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ** есть один генеративный побег и остатки от отмерших генеративных побегов прошлых лет. Розеточные листья, как у имматурного растения. В корне и корневище есть дупло, или корень частично отмирает, начиная с верхушки. Продолжительность всего генеративного периода – 3-5 лет.

У СУБСЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ нет генеративных побегов, но есть рубцы от них. Сохраняются 1-3 розеточных побега с мелкими перисторассеченными листьями (с трехпятилопастными сегментами). Главный корень почти полностью разрушается, сохраняются несколько боковых корней, а на корневище – несколько придаточных корней до 0,5 см в диаметре.

У СЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ розеточный побег с мелкими листьями ювенильного или имматурного типов, перегнившие главный, боковые и придаточные корни. Длительность сенильного периода составляет 1,5 года.

ОТМИРАЮЩИЕ растения – без надземного побега, с остатками придаточного корня, корневища и слабой почкой.

Продолжительность жизни – до 25 лет.

Онтогенез борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.)

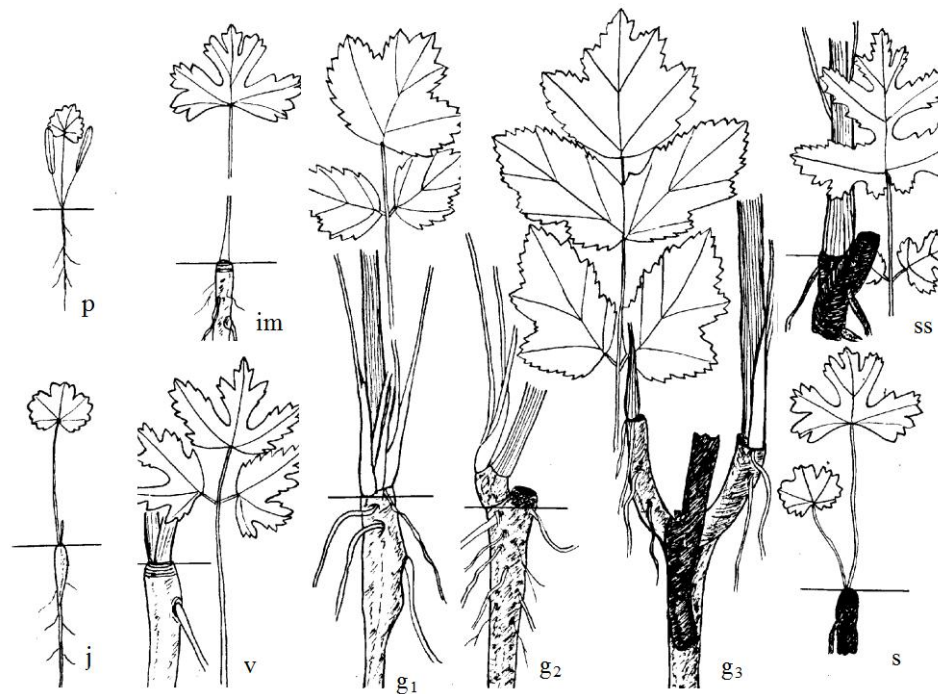


Рис. 26

18. Онтогенез одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.)

Одуванчик лекарственный – многолетний стержнекорневой факультативно корнеотпрысковый поликарпик с симподиальной системой вегетативных розеточных, полу- и безрозеточных генеративных моно-, ди-, полициклических побегов. Соцветие – корзинка. Гемикриптофит. Зимне-летне-зеленое растение. Прекрасно поедается скотом и своим присутствием улучшает качество травы и сена, молокогонное, медоносное, лекарственное, пищевое. На сенокосах при большом обилии – сорняк.

Материал собирался на пойменных и суходольных лугах, полях Калужской, Рязанской и Московской областей.

Онтогенез одуванчика лекарственного представлен на рис. 27.

ПРОРОСТКИ – маленькие растения с розеточными побегами I порядка, двумя округло-эллиптическими черешковыми семядолями, 1-2 маленькими обратнойцвидными или ромбическими листьями с закругленной верхушкой и суженным в черешок основанием. Край пластинки листа цельный или 1-2 зубчатый (ювенильный тип листа). Главный корень тонкий, диаметром меньше 1 мм, длиной 2-3 см. Продолжительность возрастного состояния 7-44 дня.

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений семядоли отсутствуют. Главный розеточный побег с 2-3 листьями ювенильного типа. Длина пластинки листа от 1,2 до 3,3 см, ширина – 0,7-1,2 мм. Длина главного корня 3-3,5 см, диаметр его в базальной части – 0,1-0,2 мм. В этом возрастном состоянии находится от 1 до 9 месяцев.

У **ИММАТУРНЫХ** растений отсутствуют ювенильные листья. Розеточный побег с 4-5 листьями, по форме напоминающими взрослые, обратноланцетные или продолговатые, со

слегка заостренной верхушкой. Листья перистонадрезные. Рассеченность листа от $1/5$ до $1/3$ ширины пластинки. Длина пластинки листа 2,7-5,7 см, ширина 0,9-1,96, длина черешка – 3,1-4,1 см. Главный корень 0,2-0,3 мм в диаметре, длиной до 5 см, упругий. Продолжительность возрастного состояния от 25 дней до 1 года и больше.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений на розеточном побеге 4-5 обратноланцетных или продолговатых листьев со слегка заостренной или острой верхушкой. Листовая пластинка расчленена на $1/3$ ширины половины пластинки и больше. Количество надрезов больше 7. Длина листовой пластинки 8-12 см, ширина 2-3 см, длина черешка – 5-8 см. Главный корень молодой, светлый, упругий до 0,5 см в диаметре, бывает двуглавый, тогда растение имеет главный розеточный побег и розеточный побег II порядка. В этом возрастном состоянии находится от 2-х месяцев до 1 года и больше.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – впервые цветущие растения, у которых нет остатков отмерших генеративных побегов (см. после выкопки или подкопки), с одним генеративным побегом и розеточным побегом II порядка, развертывающим до 10 листьев взрослого типа. Листья перисто-надрезные, расчленены на $1/3$ - $1/2$ ширины половины пластинки. Главный корень светлый (если растение цветет в первый год жизни), упругий, диаметром 0,5-0,9 см. Длительность этого возрастного состояния от 2-х месяцев до 1 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – мощные растения со следами отмерших генеративных побегов с живыми 4-8 генеративными побегами и 2-4 розеточными побегами II-III и т.д. порядка. На каждом побеге формируется по 10-20 листьев. Листовая пластинка расчленена до $2/3$ ширины половины пластинки. Она становится перистораздельной. Главный корень твердый, в диаметре до 0,9-1,6 см. При разломе корня темных отмерших частей

мало. Продолжительность возрастного состояния от 1 года 2-х месяцев до 2-х лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – менее мощные растения со следами отмерших генеративных побегов, формируют 1-7 генеративных побегов и 1-2 розеточных побега с 8-9 менее рассеченными листьями ($1/3$ ширины половины пластинки, как у молодых генеративных растений). От молодых генеративных отличаются наличием следов от отмерших генеративных побегов и мягким корнем, у которого на разломе видно много темных отмерших тканей. Минимальный срок прохождения этого возрастного состояния – 2 месяца.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения – нецветущие растения с расчлененным на продольные части мягким корнем, при разломе видны темные участки. Расчлененность листа – $1/3$ – $1/5$ – листья перистонадрезные. Розеточный побег имеет 3-5 листьев, таких же размеров как у виргинильных и имматурных. Минимальный срок нахождения в этом возрастном состоянии – 1 месяц.

СЕНИЛЬНЫЕ растения – маленькие растения с одним розеточным побегом, на котором 2-4 листа, по форме и размерам напоминающие листья ювенильных и имматурных растений. Они ромбической формы (обратнойцевидные или овальные) с закругленной верхушкой, цельным или (с 1-2) зубчатым краем. Отличается от молодых растений мягким гнилым главным корнем.

Общая продолжительность жизни – 10-20 лет.

Онтогенез одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.)

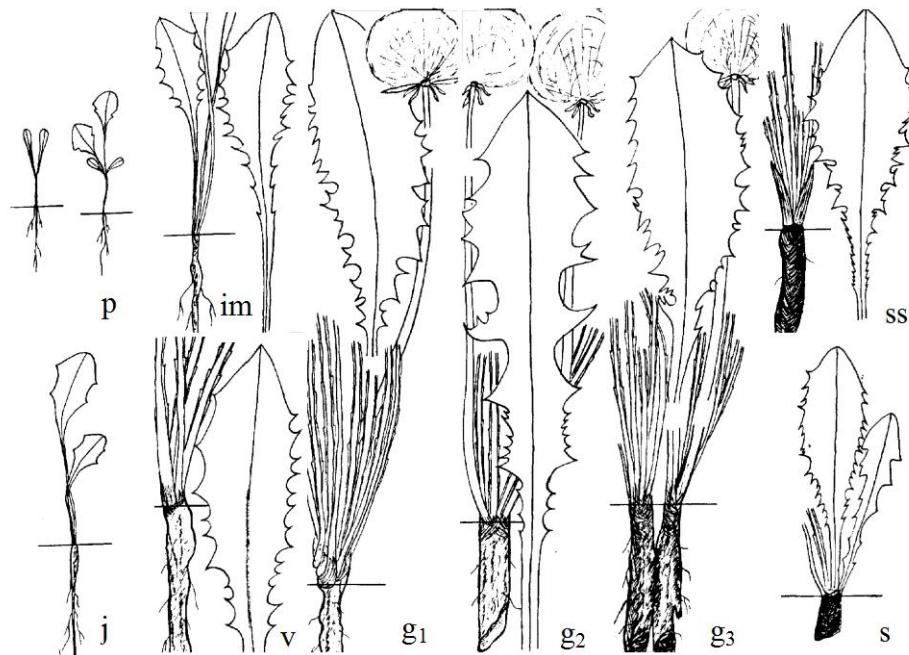


Рис. 27

19. Онтогенез окопника лекарственного (*Symphytum officinale* L.)

Окопник лекарственный – многолетнее, стержнекорневое, травянистое растение, с коротким корневищем и длинными, толстыми, черно-бурыми (на изломе белыми) веретенообразными корнями (Подымов, Суслов, 1990), высотой до 1 м, из семейства бурачниковых. Стебель прямостоячий, ветвистый, снизу угловатый, вверху крылатый, по граням крючkovато-шиповатый, покрыт жесткими волосками (Кортиков, Кортиков, 1998). Листорасположение очередное. Листья простые, без прилистников, крупные, цельнокрайние, шершавые, снизу с выступающим сетчатым жилкованием. Нижние листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, длинно-заостренные, черешковые; верхние – более мелкие, ланцетовидные, сидячие. Листья при растирании имеют слабый огуречный запах (Махлаюк, 1992). Цветки без прицветников, актиноморфные, обоеполые, пятичленные, четырехкруговые, собраны в завитки, образующие метельчатое соцветие. Околоцветник двойной. Чашечка из пяти сросшихся в нижней части чашелистиков. Венчик спайнолепестный, из пяти лепестков, колокольчатый (трубка его длинная, зубцы короткие). Венчик при расцветании розовый, затем становится фиолетовым или грязно-пурпурным, позже – голубым. В зеве венчика расположены придатки – чешуйки, которые образуют колечко – привенчик, закрывающий нектар и препятствующий его испарению. Чешуйки большие, ланцетные, по краям усажены двумя рядами железок с крупными желтыми блестящими головками. Андроцей из 5 тычинок, расположенных в один круг, сросшихся с трубкой венчика в нижней части тычиночной нити (верхняя часть свободная). Гинецей из двух сросшихся плодолистиков, образующих верхнюю, вначале двугнездную завязь с двумя семязпочками в каждом гнезде. Впоследствии (довольно рано) каждое гнездо завязи делится ложной перегородкой на два,

завязь становится четырехгнездной и содержит по одному семязачатку в каждом гнезде. При этом стенки каждого из четырех гнезд завязи разрастаются, и она приобретает четырехдольчатое строение, а столбик выходит из углубления между четырьмя дольками завязи (гинобазический столбик) (Комарницкий и др., 1975). Цветет окопник в мае-июле. Опыление осуществляется насекомыми.

Плоды созревают в июле-сентябре. Плод сухой, drobный, при созревании распадающийся на четыре черных блестящих односеменных орешка. Плодики имеют мясистые придатки, служащие приманкой для муравьев, распространяющих их (Гордеева и др., 1971).

Лекарственным сырьем являются корни, реже верхушки побегов или свежие листья.

Корни окопника лекарственного содержат 5 алкалоидов, много дубильных веществ, полисахариды, стероидные сапонины, органические кислоты, монотерпеновые гликозиды, много слизистых веществ, лактоны (кумарин), оксикоричные кислоты, аспарагин, производное пурина, смолы, камедь, кальций, следы эфирных масел (Прокопенко и др., 1988; Подымов, Суслов, 1990; Кортиков, Кортиков, 1998).

В научной медицине применение окопника лекарственного очень ограничено. Установлено, что окопник вызывает понижение кровяного давления и сильное возбуждение дыхания, повышение тонуса гладкой мускулатуры и усиление сокращения кишечника и матки (Гейдеман, 1988). При этом у скополетина, выделенного из окопника, установили спазмолитическую активность, а у аллантоина – противовоспалительную и ранозаживляющую (Макарова и др., 1966; Прокопенко и др., 1988). По данным болгарских ученых (Athanassova-Shopova, Raussinov, 1965), окопник обладает противосудорожным и противоопухолевым действием (Изучение..., 1964).

В народной медицине и гомеопатии окопник лекарственный используется давно и находит широкое применение. Внутреннее применение окопника, как ядовитого растения, требует осторожности. Окопник обладает бактерицидным, вяжущим, обволакивающим, смягчительным, эпителизирующим действием на организм. Он считается хорошим средством при желудочно-кишечных заболеваниях (хронический гастрит, энтерит, дизентерия). Иногда принимают настой корней при катарах дыхательных путей для ослабления воспалительных явлений и облегчения отхаркивания мокроты при хронических бронхитах.

Главной особенностью окопника является обезболивание и способность ускорять восстановление поврежденных тканей, особенно костной. Наружно окопник применяют при ушибах, вывихах суставов, переломах, остеомиелите, повреждении надкостницы, ревматизме, подагре, тромбозах, туберкулезе костей, фурункулезе, маститах, трофических язвах, при кольцевидной гранулеме, васкулитах, склеродермии очаговой и гемиатрофии Роумберга, трещинах углов рта, хейлитах, при облысении, а также для остановки наружных и носовых кровотечений (Голышенков, 1971; Ягодка, 1991).

Молодые листья окопника лекарственного употребляют для приготовления салатов и зеленых щей. Старые листья сушат и вместе с корнями цикория и одуванчика употребляют как заменитель кофе (Гейдеман, 1988, Черепнин, 1987). Из корневищ получают красную краску (Вульф, Малеева, 1969). Крепкий отвар травы можно использовать для дубления кожи.

Окопник лекарственный распространен в европейской части России (кроме арктических районов), на юге Западной Сибири, в Крыму, Предкавказье, в Средней Азии и Казахстане; за пределами бывшего СССР – в Средней Европе.

В Республике Марий Эл встречается на сырых пойменных лугах, в лесах, по берегам водоемов, природных канав. По всей территории, кроме Северо-Восточного района. Довольно часто (Абрамов, 1995). Встречается в поймах рек Волги, Ветлуги и других местах (Подымов, Суслов, 1990).

Материал собран в окрестностях г.Йошкар-Олы, в Дубовой роще, на берегу реки Малая Кокшага, под пологом смешанного леса.

Онтогенез окопника лекарственного представлен на рис. 28.

ПРОРОСТКИ характеризуются наличием у них 2 семядольных листьев. Пластика семядолей округлая, продолговатая или яйцевидная, на верхушке тупая или округлая, при основании округлая, округло-сердцевидная. У проростков развивается главный корень, покрытый корневыми волосками.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с 1-3 настоящими листьями. Листья ювенильного типа: черешок листа, как правило, длиннее листовой пластинки, форма листовой пластинки овальная или эллиптическая, на верхушке заостренная. Диаметр главного корня 0,2-0,4 см. Боковые корни тонкие нитевидные.

У **ИММАТУРНЫХ** растений на розеточном побеге от 2-4-х листьев ювенильного и переходного (имматурного) типов. Диаметр главного корня от 0,3 до 0,6 см. Боковые корни тонкие.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с 2-8 листьями взрослого типа (форма листовой пластинки яйцевидная или продолговато-яйцевидная, заостренная; черешок не короче листовой пластинки); длина листовой пластинки от 8,5 до 20,5 см; ширина в среднем около 6,0 см. Диаметр главного корня от 0,6 до 1,2 см. Боковые корни утолщаются до 0,1-0,3 см в диаметре.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются отсутствием остатков генеративных побегов прошлых

лет. При этом происходит удлинение междоузлий, появляется полурозеточный побег. Все побеги с удлиненными междоузлиями являются генеративными. Число генеративных побегов 1, реже 2. Листья на розеточном побеге сохраняются или отмирают. Главный корень твердый, упругий, без признаков отмирания. Его диаметр от 0,7 до 1,6 см. Боковые корни светлые и упругие.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются наибольшей степенью развития побеговой и корневой систем. Генеративных побегов от 2 до 10. Процессы новообразования и отмирания могут быть уравновешены. Имеются остатки отмерших генеративных побегов прошлых лет. В конце этого онтогенетического состояния формируется дву- или многоглавый каудекс. Главный корень упругий, толстый, в диаметре от 1 до 3 см. Иногда в нем образуется дупло. Боковые корни толстые и темные.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения с 1 или 2 менее мощными, по сравнению с растениями в предыдущем состоянии, генеративными побегами. Процессы отмирания преобладают над новообразованием. Хорошо заметны остатки отмерших генеративных побегов прошлых лет. Главный корень частично отмирает. Боковые корни темные, некоторые отмирают.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с рубцами от генеративных побегов прошлых лет. Листья переходного (имматурного) типа в количестве 2-9. Длина листовой пластинки от 6 до 14,6 см, ширина от 1,5 до 5,6 см. Главный корень почти полностью отмирает, сохраняется несколько довольно толстых живых боковых корней.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с мелкими листьями ювенильного типа. Длина листовой пластинки от 2 до 12 см, ширина от 0,8 до 4,5 см. Главный и большинство боковых корней отмирают.

Онтогенез окопника лекарственного (*Symphytum officinale* L.)

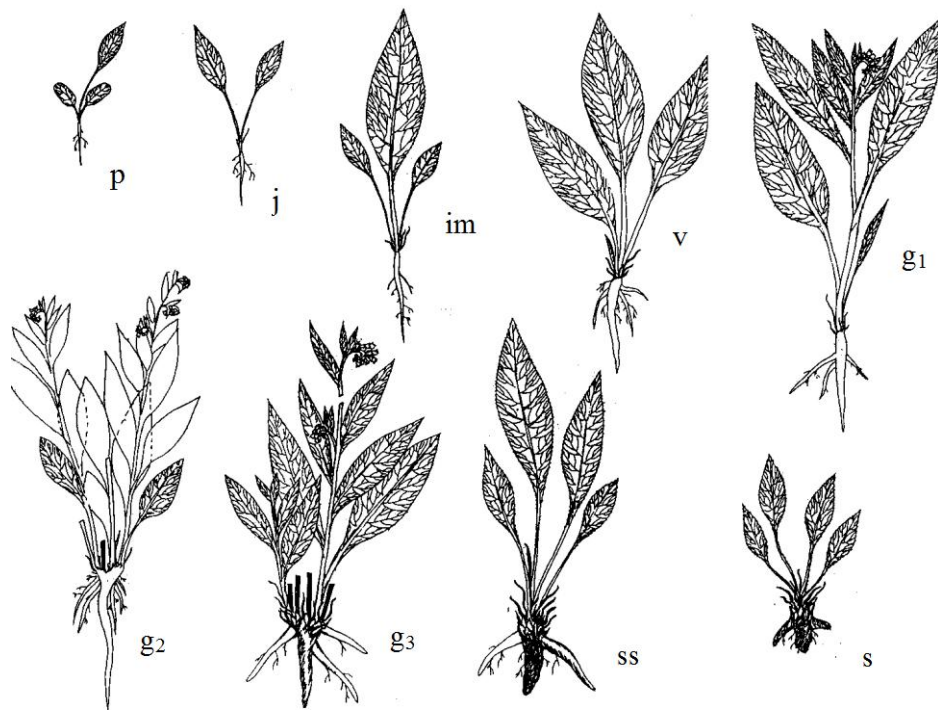


Рис. 28

20. Онтогенез подорожника среднего (*Plantago media* L.)

Подорожник средний – многолетнее, травянистое, поликарпическое, короткокорневищное, стержнекорневое растение.

Система главного корня сохраняется на протяжении всего онтогенеза, достигает значительной глубины (до 90 см) (Sagar, Harper, 1964; Казанфарова, Гасанов, 1979). Ветвление главного корня, как правило, не очень интенсивно. В верхних слоях почвы функционируют тонкие придаточные корни, отходящие от небольшого ортотропного корневища. Есть указания на контрактильную деятельность боковых корней (Серебряков, 1952), что вызывает углубление в почву базальной части розеточного побега и приводит к образованию неспециализированного эпигеогенного корневища. Длина его 2,5-3 см. На протяжении всей жизни растения функционирует розеточный побег I порядка, нарастающий моноподиально; возможно образование боковых розеточных побегов II порядка.

У взрослого растения 5-9 ассимилирующих листьев, они цельные, простые, цельнокрайние или неправильно зубчатые, опушенные (гуще по жилкам). Длина волосков 0,2-0,3 мм (Ворошилов и др., 1966). Волоски пятиклеточные. Жилкование у листьев дуговидное. Листовые пластинки эллиптические или яйцевидные, реже яйцевидно-ланцетные, с острой верхушкой, обычно длина их не более чем в 2-2,5 раза превышает ширину (длина 6-6,5 см, ширина 3-3,5 см).

В посадках при редкой популяционной плотности отношение длины листа к ширине составило 2,6. Общая длина листьев от 3 до 8,5-10 см. Основание листовой пластинки сужено в короткий широкий черешок (в 3-10 раз короче пластинки). В искусственных популяциях разной плотности

черешок в 1,2-1,4 раза короче пластинки. Иногда листья почти сидячие.

Вегетативные полициклические побеги подорожника среднего активно растут в апреле-мае и в августе-сентябре, образуя в течение сезона 5-9 листьев. Генеративные побеги закладываются в пазухах зеленых листьев этого года. В ходе всего онтогенеза верхушечная точка роста не переходит в генеративное состояние, то есть побеги I порядка являются побегами с неполным циклом, как и вегетативные розеточные побеги II порядка. Цветение происходит с начала июня до первых морозов (Sagar, Harper, 1964), в Московской области – в июне-августе (Ворошилов и др., 1966). Семена созревают с июля до сентября. После созревания плодов генеративные побеги отмирают, но могут сохраняться до следующей весны. Зимует подорожник средний с зелеными листьями. Это зимне-летне-зеленый гемикриптофит.

Вегетативное размножение может осуществляться благодаря отделению от главного розеточного побега искусственным или естественным путем дочерних розеточных побегов – рамет. В условиях нарушенных ценозов при интенсивной обработке почвы их может образоваться до 20 за сезон (Sagar, Harper, 1964). На лугах партикуляция гораздо слабее и выражена лишь у старых растений. В литературе описано формирование особей подорожника среднего вегетативного происхождения из отрезанных, в конце лета, участков корневища (Жукова, 1983б).

Генеративные побеги подорожника среднего представляют собой цветочные стрелки высотой 15-70 см, возникающие как боковые удлинённые побеги II, реже III порядка. Они покрыты прижатыми волосками, формируют ботрическое соцветие – простой цилиндрический колос 2-15 см длины. Прицветники яйцевидные или продолговато яйцевидные, туповатые, по краям пленчатые, по длине равные или почти равные чашечке. Чашечка 4-х раздельная.

Чашелистики эллиптические или яйцевидно-эллиптические, 1,5-2 мм длины, пленчатые, с хорошо выраженным килем.

Доли венчика беловатые или бело-розовые, ланцетные, тупые, диаметр венчика 4 мм. Лилово-белые пыльники прикреплены к тычиночным нитям спинной стороной, подвижны; нити красновато-фиолетовые, длиной 0,2-1 см. Гинецей ценокарпный, завязь двураздельная, столбик длинный, рыльце длинное перистое. Цветки протерогиничны, продуцируют огромное количество пыльцы – до 3,3 млн. зернышек в одном соцветии (Kugler, 1970); опыляются ветром, но нередко и насекомыми. При этом цветы, опыляемые насекомыми, имеют короткие тычинки и более прижатые зубцы околоцветника. Отмечено удлинение рылец до 1-2 см при отсутствии перекрестного опыления; на основании этого предполагается возможность самоопыления.

Плод – ценокарпная коробочка яйцевидной формы 2-4 мм длины с (I) 3-4 (7) семенами.

У *Plantago media* L. преобладает семенное размножение. Семенная продуктивность составляет 960 семян на одну особь (Salisbury, 1952). В одном колосе от 52 до 130 коробочек, в среднем – 79 (Dowling, 1935). Семена не покрыты слизью (в отличие от семян подорожников большого и ланцетовидного), способ распространения их не ясен.

Семена многогранно-угловатые, неоднородные почти плоские. На спинке горбинкообразно-приподнятые, на брюшной стороне слабо-лодкообразно-вогнутые или почти плоские. Семенной рубчик в центре семени на брюшной стороне. Поверхность семян точечно-шероховатая, матовая. Окраска темно-коричневая, почти тускло-черная. Зародыш находится на спинной стороне. Семенной рубчик с белесоватым губчатым налетом. Длина 1-1,25 мм, ширина 0,5-0,75 мм, толщина 0,25 мм. Вес 1000 семян около 0,25 г. В 1 кг до 4 млн. семян (Доброхотов, 1961). По данным

Е.Кorsmo (1935), Е.Ј.Salisbury (1952), масса 1 тыс. семян 0,35-0,79 г. По нашим данным, в Республике Марий Эл – 0,115 г.

Число хромосом $2n = 12$ и 14 . Зарегистрированы гибриды с подорожником ланцетолистным (Druce, Britton, 1928; Sagar, Harper, 1964). Получить гибриды с другими видами подорожников не удалось даже в условиях эксперимента.

Подорожник средний широко распространен в Европе, Западной Азии, изолированные местообитания есть в Японии и Китае, отмечен в Северной Америке и Новой Зеландии. На территории бывшего СССР встречается во всех районах Европейской части, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (Флора СССР, т. 23, 1958). Наиболее северные местонахождения: Воркута, Елец, Сейда, Сивая Маска, Адакшелье, Усть-Цильма, р.Пенза, с.Несь (юг Канина). Почти нет сборов с Печоры (только Якша и Усть-Цильма) и к востоку от нее. На Ижме, Мезени, Панеге, Полте становится довольно обильным, и далее к югу встречается повсеместно (Флора Северо-Востока Европейской части СССР т. 4., 1977). Довольно широко распространен по всей территории Республики Марий Эл (Абрамов, 1995).

P.media. встречается на пастбищах, по дорогам, бывает пионером на отмелях и на обнажениях известняка. Подорожник средний нередко закрепляет почву в дюнных сообществах. Вид типичен для пойменных, суходольных, высокогорных лугов, разреженных лесов, залежей. Изредка доминирует в сообществах.

Подорожник средний – индикатор средней сухости почв (2-я ступень шкалы увлажнения Е.Ландольта, 4-я ступень шкалы увлажнения Г.Эленберга), характерен для почв с увлажнением от луго-степного до влажно-лугового (49-74-я ступени шкалы увлажнения Л.Г.Раменского).

К свету довольно требователен. Г.Эленберг относит его к полусветовым растениям (7-я ступень шкалы освещенности).

На открытых местобитаниях встречаются приземистые распростертые растения, в густом травостое – произрастают высокие растения с длинночерешковыми, поднятыми вверх листьями, несколько напоминающими листья подорожника ландцетлистного.

Устойчив как к низким, так и к высоким температурам (Saqar, Harper 1964), при этом высота его розеточного побега (от 5 до 80 см) сильно варьирует.

Максимальной численности достигает на довольно богатых почвах и богатых азотом почвах (10-19-я ступени шкалы Л.Г.Раменского). Может расти на почвах, довольно бедных минеральным азотом (3-я ступень шкалы Г.Эленберга, 2-я ступень шкалы Е.Ландольта). Вид характерен для нейтральных и слабощелочных почв чаще с $\text{pH} = 5,5-8,0$ (4-я ступень шкалы Е.Ландольта, 8-я ступень шкалы Г.Эленберга).

В России наиболее распространен на почвах с $\text{pH} = 5,5-7,5$ (Смелов, Работнов, 1928). По данным некоторых ученых в Западной Европе считается строгим кальцефилом (Salisbury, 1952). Подорожник средний часто растет на тяжелых глинистых почвах (Brenchley, 1920), практически отсутствует на песчаных (Saqar, Harper, 1964).

Поражается различными грибами: *Peronospora alta* Fuck., *Erysiphe communis* (Wallr.) Link., *Sclerotinia trifoliorum* Ericss., *Cyrocera plantaginis* (Saqar, Harper, 1964), вызывающими порошковидный налет и пятнистость. Микосимбиотроф.

С лекарственной целью применяют листья подорожника всех трех видов. В растении подорожника среднего содержатся глюкозид аукубин $\text{C}_{15}\text{H}_{22}\text{O}_9$ и ферменты: инвертин и эмульсин. Листья богаты калием и лимонной кислотой. В семенах находится 15-20% жирного масла. У подорожника среднего отмечено содержание горьких веществ (Землинский, 1958).

Препараты из листьев подорожника обладают противовоспалительным, болеутоляющим действием, стимулируют секрецию желудка (Землинский, 1958). Известно ранозаживляющее, кровоостанавливающее и антимикробное, противосклеротическое и отхаркивающее действие листьев (Синяков, 1992).

В последние годы установлены положительные эффекты препаратов подорожника при атеросклерозе, холецистите, хронических нефритах и неврастении (Синяков, 1992).

В народной медицине листья применяют при ушибах, порезах, нарывах, при воспалении кожи, укусах насекомыми, а также как отхаркивающее и кровоостанавливающее средство. Листья можно собирать от начала периода цветения растения до начала завядания листьев (практически все лето), срывая их вполне развитыми, зелеными, неповрежденными, с небольшим остатком черешка. В последнее время стали применять семена подорожников всех трех видов при лечении поносов, катарах кишок и даже дизентерии (Землинский, 1958; М.А.Носаль, И.М.Носаль, 1991).

Онтогенез *P.media* впервые описан Л.А.Жуковой (1983, а, б). Были выделены 10 возрастных состояний. Данное описание онтогенеза приводится с учетом физиологических особенностей особей в разных возрастных состояниях. Онтогенез подорожника среднего представлен на рис.29.

СЕМЕНА требуют периода покоя, после которого прорастание наблюдалось в течение всего вегетационного периода. При сухом хранении семена теряют всхожесть через 3 года; после двух лет хранения всхожесть составляет 20%. Свежесобранные семена с трудом прорастают на свету. После 2-недельного воздействия температуры +5°C семена полностью проросли на свету при +20-25°C. Если семена хранились 2 недели при 16°C, то свет уже не играл роли для

их полного прорастания. Энергия прорастания и всхожесть семян *P.media* выше, чем у *P.major* и *P.lanceolata*.

ПРОРОСТКИ представлены розеточным побегом с двумя узкопродолговатыми семядолями, на верхушке слегка выемчатыми или двураздельными, каждая с одной жилкой. Первые ассимилирующие листья серовато-зеленые из-за обильного опушения, продолговатые с 1-3 жилками, широкими черешками, расширенными в основании. Гипокотиль 0,7-1,4 см, книзу суживающийся. Четко выражен главный и 1-2 боковых корня.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены главным розеточным полициклическим побегом, с 3-4 продолговатыми черешковыми опушенными листьями, имеющими по 3 жилки. Семядоли не сохраняются. Гипокотиль утолщается незначительно; на нем появляются придаточные корни; одновременно функционирует главный корень, ветвящийся до III порядка.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют главный розеточный побег, формирующий 4-5 продолговатых или овальных черешковых листа с 3 жилками, сильно опушенных. Система главного корня и гипокотильные придаточные корни функционируют, как и у ювенильных растений, корневище еще не сформировано.

У **ВИРГИНИЛЬНЫХ** растений главный розеточный побег образует 5-6 продолговато-эллиптических листьев с 5 жилками, значительно опушенных, на коротких или длинных черешках, в зависимости от условий обитания. Боковые и придаточные контрактильные корни втягивают гипокотиль и нижнее междоузлие надземной части побега. Таким образом, формируется вертикальное корневище с небольшим числом придаточных корней.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений продолжает функционировать главный розеточный побег, на нем 5-7 эллиптических опушенных листьев с 5 жилками. Один-два

генеративных побега (стрелки) формируются как оси II порядка, в пазухе 3-5 листьев. Утолщается корневище, появляются многочисленные придаточные корни, одновременно сохраняется система главного корня. Таким образом, возникает корневая система смешанного типа.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений сохраняется главный розеточный побег. Он развивает 5-6 опушенных овально-продолговатых черешковых листьев с 7 (реже 5) жилками. Генеративные побеги (5-7) возникают как оси II порядка. Возможно формирование 1-2 боковых вегетативных побегов. Корневище разрастается в толщину, несет многочисленные старые придаточные корни, по-прежнему, сохраняется система главного корня. Появляются остатки отмерших листьев и прошлогодних генеративных побегов.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений главный розеточный побег погибает, функционируют 2-3 розеточных вегетативных побега II порядка, образующих по 4-5 овальных листьев с 7 жилками. Формируются 2-3 генеративных побега III порядка. Корневище мощное, темное, с многочисленными старыми придаточными корнями. Главный корень не сохраняется или мало отличается от 2-3 мощных боковых корней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения имеют 1-2 розеточных побега возобновления, генеративных побегов нет. Листья несколько меньших размеров, с 5 жилками, продолговатые или ланцетные. Корневище темное, мягкое, с отмершими участками. Придаточные корни малочисленны.

У СЕНИЛЬНЫХ растений один розеточный побег возобновления, листья на нем короткочерешковые, продолговатые, мелкие с 3-5 жилками. Корневище старое, темное, разрушенное, с единичными придаточными корнями. Система главного корня не сохраняется.

Исследования динамики чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ), накопления общей биомассы и распределения ее по органам в онтогенезе у растений *P.media* показали, что

ЧПФ в онтогенезе возрастала и имела наибольшие значения у особей в средневозрастном генеративном состоянии. В прегенеративный период развития (при переходе от j к v онтогенетическому состоянию) чистая продуктивность фотосинтеза возрастала на 70%. С этим связано значительное увеличение биомассы особей в этот период развития (в 20 и более раз).

Исследования накопления биомассы отдельных органов у *P.media* позволило выявить некоторые особенности в сравнении с другим видом подорожника – *P.major*. Так в j состоянии особи *P.media* имели более развитую корневую систему по сравнению с *P. major*. По мере развития в прегенеративном периоде онтогенеза у *P.media* доля надземных органов (листьев) увеличивалась в общей биомассе особей, в то время как у *P.major* снижалась при значительном увеличении доли корней. У растений *P.major* уже в im состоянии обнаружено отмирание листьев, а у *P.media* этот процесс начинается только в g_1 состоянии.

У генеративных особей исследуемых видов доля корней и листьев в общей биомассе снижалась в связи с формированием генеративных побегов. Снижение доли листьев и корней более выражено у *P.major*, чем у *P.media*. В тоже время у особей *P.media* генеративные побеги давали меньший вклад в общую биомассу.

В генеративный период развития наибольшую биомассу имели особи средневозрастного генеративного состояния. При переходе растений от молодого генеративного состояния к средневозрастному их биомасса увеличивалась в 14 раз и затем снижалась, при достижении растениями старого генеративного состояния, до уровня молодых генеративных растений.

Онтогенез подорожника среднего (*Plantago media* L.)



Рис. 29

21. Онтогенез синеголовника плоско-листного (*Eryngium planum* L.)

Синеголовник плосколистный – многолетняя, поликарпическая, стержнекорневая трава. Главный корень хорошо развит, длиной до 1,5 м, диаметром до 2,5 см (в среднем 1,4 см) конусовидный, шнуровидный уходит вертикально вниз. Боковые корни образуются на глубине 4–40 см и сначала (около 20–30 см) располагаются горизонтально, а затем принимают вертикальное направление. Они намного толще главного. В результате вытягивающей деятельности корней у синеголовника плосколистного образуется вертикальное, ортотропное корневище. У взрослых растений, при вытягивании от двух или нескольких побегов формируется 2-х или многоглавый каудекс, который достигает 1,5 см длины и до 3 см в диаметре.

Наземная часть представлена полурозеточными, ортотропными, прямостоячими, простыми или в верхней части ветвистыми, олиственными, генеративными и розеточными вегетативными побегами. Высота генеративных побегов от 10 до 100 см, вегетативных до 30 см. 1-5 генеративных побегов. Стебли голые, округлые, гладкие или слабо бороздчатые, сплошные, жесткие, $d = 0,2-12$ мм, в верхней части ветвятся на 3-5 ветвей. В нижней части стебли серовато-зеленые, в верхней – лиловато-голубые или сиреневатые. Листорасположение в розетках спиральное.

Прикорневые листья простые, длинно-черешковые без прилистников. Листовые пластинки цельные, продолговатые, эллиптические, овальные или продолговатояйцевидные, обратнояйцевидные с неравно двоякопильчатым шиповатым краем, пальчатонервным жилкованием. Верхушка листа притупленная, основание округлое или почти сердцевидное. Длина черешка до 27 см, листовой пластинки до 15 см, ширина 2-7 см. Черешок в сечении

с одной дугой проводящих пучков, снабженных склеренхимными обкладками или без них. Стеблевые нижние и средние листья – расставленные, очередные, короткочерешковые или сидячие, полустеблеобъемлющие, простые, цельные, яйцевидно-сердцевидные, жесткие с острозубчатым краем и клиновидным основанием, длиной 3-6 см, шириной 2-3 см.

Стеблевые верхушечные листья собраны в мутовки у основания соцветия, трех-пяти отдельные на линейно-ланцетные остисто-пильчатые колючие доли. Листочки обертки (их 6-7) в 1,5-2 раза длиннее головок, или равной с ними длины, узкие, заостренные, отдаленно редко-пильчатые, длиной 1,5-3 см и шириной 1-6 мм, окрашены в интенсивно синий цвет.

Общее соцветие – щитковидное, тирс, частное – головка. Число ветвей соцветия, число головок в нем связано с возрастным состоянием особи и уровнем жизненности. Головки яйцевидные или продолговато-яйцевидные 13-17 мм длины и около 10 мм ширины. Прицветники 5-6 мм длины тонко заостренные, продолговато-треугольные, наружные часто с колючими щетинками по бокам и на верхушке, нижние в трех остриях, верхние цельные, равные по длине чашечки.

Цветки мелкие, актиноморфные, имеют пятичленную чашечку, листочки которой чередуются с пятью лепестками. Зубцы чашечки продолговато-заостренные, вытянутые в длинный (около 2 мм) шипик, листовидные, зеленые, торчащие. Лепестки едва короче долей чашечки, продолговатые с узкой, бахромчатой, загнутой вниз и внутрь долей. Изнутри они зеленые, по краям фиолетовые или беловато-лиловые, просвечивающие, длинные, расположены в один круг. От узкого основания лепесток расширяется в пластинку, заканчивающуюся на верхушке сужением, которое загнуто внутрь цветка – лепесток кажется на верхушке

двулопастным. Эта часть лепестка более интенсивно окрашена. Соприкасаясь друг с другом краями, лепестки образуют как бы трубочку.

Тычинок 5; длинные тычиночные нити тесно прижаты друг к другу и кажутся сросшимися в трубочку. Тычиночные нити светло-лиловые, зрелые пыльники ярко-лиловые, пыльца белая. Пыльник с интрозной ориентацией. Пестик с двумя прижатыми друг к другу столбиками, рыльца немного расширены, завязь нижняя, двугнездная, усажена большим числом чешуек. У основания столбика, чередуясь с тычинками, располагаются нектарники в виде кольцевой пятилопастной оторочки. Они плотно срослись с чашелистиками. Диски остаются и после опадения лепестков. Цветок имеет вид трубки. Нектарники полускрыты.

Синеголовник плосколистный – факультативно зимне-зеленое растение, гемикриптофит и геофит.

В зеленых частях синеголовника плосколистного содержится около 0,5% сапонинов (Агабабян, 1956). Сапонины обладают отхаркивающим свойством, они увеличивают и разжижают выделения слизистой бронхов, обладают противовоспалительными и антифунгальными свойствами (Растительные ресурсы, 1988). Чай из травы с успехом испытан при раздражающем кашле, коклюше, бронхите (Верещагин и др., 1959). Синеголовник используется в качестве слабительного (Российский, 1948), влияет на центральную нервную систему (Турова, Никольская, 1954).

В русской народной медицине – это старое средство от кашля, коклюша, водянки, зубной боли, золотухи, суставного и мышечного ревматизма, женских болезней, при обильных менструациях, как успокаивающее при бессоннице, эпилепсии, колотьях, при водобоязни, сердечных болях, болях в желудке, как потогонное и мочегонное, при желчекаменной болезни, диатезе, рахите (Уткин, 1931; Верещагин и др., 1959), при опухолях. Отваром цветов поили детей,

у которых нет сна, окуривали детей в бане от испуга и переполоха (Крылов, 1876). В Закавказье из листьев синеголовника плоского и корня повоя (*Smilax excelsa* L.) изготавливают мазь от зудящих и мокнущих дерматитов (сыпей) (Роллов, 1908). В Казахстане цветочные головки после цветения вываривают в воде и отвар пьют при желудочных болях (Рубцов, 1934). В Закарпатье отвар травы при кашле и коклюше, от зубной боли, готовят из 10 г травы на 200 г воды; пьют по столовой ложке 4 раза в день (Комендар, 1961). Рекомендуется листья собирать ранней весной, а корни – осенью.

Синеголовник плосколистный распространен в Средней и Южной Европе (Германия от Одера, Австрия, Фракия), на западе Восточного Туркестана в Джунгарии и Калигарии. В Европейской части бывшего СССР произрастает южнее Москвы до северного Крыма, в Карпатах (по низинам), в Бессарабском, Причерноморском и Нижне-Волжском районах. На Кавказе указывается во всех районах, в горы поднимается до 5000 м, встречается в Восточном Закавказье. В Западной Сибири произрастает во всех районах (в Обском – на юге), на равнинах и в предгорьях Алтая. В Казахстане – во всех областях, в Средней Азии, на Северном Тянь-Шане, Прибалхашье, в Арало-Каспийском районе (Флора СССР, 1950; Растительные ресурсы СССР, 1988).

Этот вид произрастает в разнотравных и злаковых степях, в лесостепной зоне – на суходолах и песках, в зоне полупустынь – в речных долинах, в лесной зоне – по песчаным берегам рек, на суходолах вдоль дорог, полей, в населенных пунктах, на опушках лиственных и сосновых лесов, в зарослях кустарников, иногда как сорное.

Онтогенез синеголовника плосколистного изучался нами на прирусловых лугах, пастбищах, залежах и сорных местах в Калужской, Рязанской и Московской областях, а также в посевах в Московской области. Последовательность

прохождения возрастных состояний, их длительность, смертность особей в разных возрастных состояниях, перемены в цветении и в вегетации изучались на постоянных площадках с маркированными особями на приусадебном пастбище, на обочине поля, у тропинки и на залежи в долине реки Угры Калужской области, где мониторинг был наиболее длительным (с 1980 по 1997 гг.), а также в посевах. Онтогенез был описан И.М.Ермаковой в 1983 г., И.М.Ермаковой, И.И.Горячевой в 1987 г.

Онтогенез синеголовника плосколистного представлен на рис. 30.

Плод – двусемянка, серовато-белая, сжато-яйцевидная, 5-6 мм длины, обычно до половины покрыта узкими белыми полупрозрачными пленчатыми чешуйками, на нижнем конце обрублено-притупленная, сверху расширенная. Остающиеся при плоде засохшие чашелистики более темные, чем плод, серовато-бежевые или темно-серые, колючие, торчащие. Полностью зрелый плод распадается на два полуплодика. Они около 3,2 мм длины и 1,1 мм ширины призматической формы. Спина полуплодика – наружная сторона – серовато-белая, плотно покрыта пленчатыми чешуями, брюшная- внутренняя - плоская, коротко густо опушенная (Воронов, 1908, Флора СССР, 1950, автор). Семя, длиной 0,5-1 мм, выполняет полость полуплодика, лежит свободно.

СЕМЕНА синеголовника плосколистного могут прорастать без периода покоя. Всхожесть свежесобранных семян в лаборатории от 0, 6 до 95% в разные годы. При проращивании через 6 месяцев всхожесть оставалась высокой (95%). Семена прорастают на 7-12 день. В природе возобновление происходит ежегодно при наличии семян, свободных мест, влаги.

ПРОРОСТКИ – растения высотой до 2 см, образующие розеточный побег I порядка, с двумя зелеными

продолговатыми семядолями и округлыми, яйцевидными, слабогородчатыми, простыми, нерасчлененными листьями (0,5 × 0,5 см). Главный корень до 1 мм в диаметре. Продолжительность возрастного состояния от 1 до 2 месяцев.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой до 2-4 см с розеточным побегом с 2-3 простыми, округло-овальными, цельными листьями, у которых длина менее чем в 1,5 раза превышает ширину, листовая пластинка длиной 1,1-3 см, шириной 1,1-1,5 см; край листа – мелкогородчатый (лист ювенильного типа). Главный корень тонкий 1-3 мм в диаметре. Продолжительность возрастного состояния – от 1,5 до 50 месяцев.

ИММАТУРНЫЕ растения высотой до 16 см, сохраняют главный розеточный побег с 2-3 более крупными эллиптическими листьями, у которых длина превышает ширину, как правило, в 2 и более раза и край листа зубчато-пильчатый (часть или все зубцы с остями), причем крупные зубцы чередуются с мелкими. Длина листовой пластинки в среднем 4,5- 7 см, ширина 2,7-3,5 см (лист имматурного типа). Главный корень менее 1,0 см в диаметре. В связи с растянутостью этого состояния в популяциях часто присутствуют особи с чертами, переходными от *im* к *v* по числу, размерам листьев, высоте; причем при наблюдениях на постоянных площадках они весной – летом часто выглядят как *v*, а осенью как переходные *im-v* и *im*. В *im-v* состоянии особи находились до 8-9 лет, в имматурном состоянии – от 1 месяца до 9,7 лет, из них от 1 до 50 месяцев в собственно *im*-состоянии.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений продолжает существовать побег I порядка с 5-6 крупными, простыми, цельными, эллиптическими листьями с неравно двоякопильчатым краем. Длина листа 6,6-9,0 см, ширина 1,8-4,1 см. Могут быть 1-2 побега II порядка. Главный корень более 1 см в диаметре. Продолжительность этого состояния от 10 месяцев до

12 лет. Весь прегенеративный период на залежи занимал суммарно от 1 года до 26 лет. Конкретные особи проходили его за время от 2 лет 11 месяцев, до 10 лет 10 месяцев, в посеве – от 1 года 9 месяцев до 8 лет.

У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений один генеративный побег I порядка, высотой 10-36 см, реже один или несколько II порядка (при повреждении побега I порядка) и иногда один розеточный побег II порядка. Остатков от генеративный побегов прошлых лет нет. Листья, как у виргинильных растений. Главный корень крепкий. Корневище, или одностолбовый каудекс, более 1 см в диаметре и длиной 1,3 см. Длится это возрастное состояние от 10 месяцев до 9 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ – мощные растения с 2-3 и более генеративными побегами высотой 21-100 см, с несколькими розеточными побегами II-III порядков. Есть остаток отмершего генеративного побега или рубец от него на вертикальном корневище. Листья, как у виргинильных растений (7,8-14,0 × 4,0-7,3 см), в числе до 19. Образуется многостолбовый каудекс длиной 1,4 см и 2,5 см в диаметре. Главный корень толстый крепкий до 1,5-2,5 см в диаметре. Продолжительность возрастного состояния от 10 месяцев до 11 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ – это менее мощные приземистые растения (10-35 см высоты) с 1-2, реже больше, генеративными побегами и 2-3 и более розеточными побегами с более мелкими, чем у средневозрастных генеративных, листьями (6,3-10,0 × 4,1-6,5 см), с остатками генеративных побегов прошлых лет. Главный корень и каудекс мягкие на ощупь, разрушающиеся. Каудекс длиной 1,5 см и 3,2 см в диаметре. Продолжительность этого состояния от 1 месяца до 2 лет и более.

Весь генеративный период синеголовник плосколистный может проходить за срок от 1,8 года до 22 лет. Всего лишь 2 маркированные особи успели за период наблюдений пройти этот возрастной период за 7 и 12 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения не имеют генеративных побегов, у них могут сохраняться рубцы и пеньки от них. У особи 1-2 розеточных побега с листьями взрослого имматурного и ювенильного типов. Длина их 1,7-5,0 см, ширина 1-4 см. Главный корень мягкий, некоторые главы каудекса отмершие. Продолжительность этого состояния от одного месяца до 2-х лет.

СЕНИЛЬНЫЕ – это низкорослые растения около 5 см высоты с 1-3 розеточными побегами с мелкими листьями ювенильного и имматурного типов (1-2 × 0,7-1,5 см). Главный корень частично перегнивает.

Весь онтогенез синеголовника плосколистного может проходить за срок от 3 до 50 лет (сумма минимальных и максимальных продолжительностей возрастных состояний). За период наблюдений лишь одна особь прошла весь путь (без «перескоков») до ss состояния на залежи за 13 лет и одна в посеве за 8 лет.

Онтогенез синеголовника плосколистного (*Eryngium planum* L.)

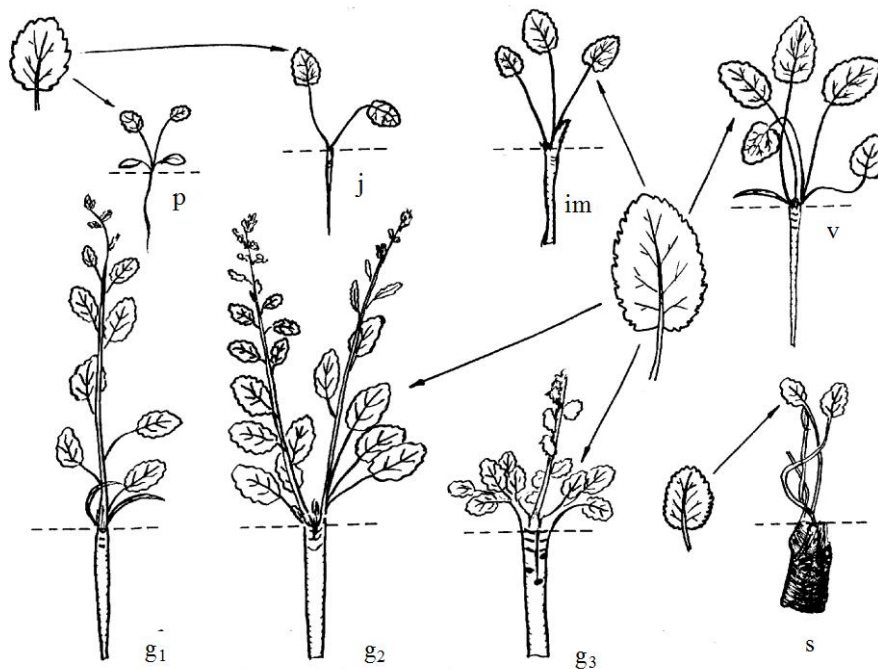


Рис. 30

22. Онтогенез девясила высокого (*Inula helenium* L.)

Девясил высокий – многолетнее, травянистое, поликарпическое, короткокорневищное растение высотой 60-150 см, с толстым, коротким, мясистым, многоглавым корневищем, от которого отходят немногочисленные придаточные корни. Побеги розеточные и полурозеточные. Стебель прямостоячий, бороздчатый, опушенный короткими, густыми, белыми волосками, в верхней части коротковетвистый. В разных экологических условиях варьируется степень ветвления стеблей, форма и величина листьев, характер опушения листочков обертки, степень опушения семянков. Листорасположение очередное, листья крупные, неравнозубчатые, с верхней стороны немного морщинистые, рассеянно-опушенные, снизу бархатисто-серовойлочные. Прикорневые листья черешковые, эллиптические или удлинненно-яйцевидные; пластинка их достигает до 50 см длины. Стеблевые листья продолговато-яйцевидные, длиной до 10-30 см с сердцевидным основанием, охватывающим стебель, нижние – коротко-черешковые, верхние – сидячие (Атлас ареалов..., 1976).

Цветки собраны в корзинки до 8 см в диаметре. На верхушке главного побега и боковых ветвей корзинки образуют рыхлые кисти или щитки. Обертка с многочисленными черепитчато-расположенными листочками; внутренние листочки обертки кверху расширенные, тупые, наружные – более короткие, яйцевидные, травянистые, серовойлочные. Цветки золотисто-желтые, с грязно-белым хохолком волосков, заменяющих чашечку. Цветет в июле-сентябре. Плод – четырехгранная бурая семянка, длиной 4-5 мм, с хохолком вдвое длиннее семянки. Плоды созревают в августе-октябре.

Этот вид имеет дизъюнктивный евро-азиатский ареал, причем европейская часть ареала значительно обширнее

азиатской (Атлас ареалов..., 1976). Его ареал захватывает лесную, степную и лесостепную зону европейской части СССР и Западной Сибири, широко распространен на Кавказе, в Крыму, Средней Азии, Казахстане. Растет на лугах, полянах, по опушкам лиственных и сосновых лесов, чаще всего можно встретить в ивняках и ольшаниках по берегам рек и озер, в местах выхода грунтовых вод (Пастушенков, 1990; Махлаюк, 1992).

В медицине широко применяют настой и отвар корней и корневищ девясила высокого как отхаркивающее, противовоспалительное, антисептическое, противоглистное средство. Традиционно этим препаратом лечат грипп, заболевания органов дыхания (туберкулез легких, катар верхних дыхательных путей), болезни желудочно-кишечного тракта (при отсутствии аппетита, вялом пищеварении), назначают при нерегулярных менструациях, малокровии, заболеваниях почек, геморрое, ревматизме, воспалении седалищного нерва (Нуралиев, 1991; Решетникова, Семчинская, 1993; Горбунова, 1995).

В дерматологии девясил применяется наружно и внутренне при экземе, нейродермите и других дерматозах, в случаях, когда кожный аллергический процесс сочетается с бронхиальной астмой или глистной инвазией, а в виде отвара – для ванн при экземе, кожном зуде, псориазе, красном плоском лишае. При чесотке, нарывах, угрях отваром рекомендуется обмывать пораженные места.

В гомеопатии используют как маточное средство (Скляревский, Губанов, 1989).

В растении содержатся эфирные масла, лактоны.

Из лактонов девясила получен препарат аллантон, который применяется при язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки. Препарат оказывает также противовоспалительное, капилляроукрепляющее и антисептическое действие, ускоряет регенерацию слизистой оболочки желудка

при язвенных поражениях, при этом у больных улучшается аппетит, увеличивается масса тела.

В ветеринарии девясил высокий используют как отхаркивающее, противовоспалительное и антисептическое средство (лечение нагноившихся ран, язв, экзем) и в качестве кровоостанавливающего средства.

В пищевой промышленности девясил используют для приготовления пудингов, конфет, ароматизации ликеро-водочных изделий. Из корней девясила варят супы и готовят напитки. Из-за богатого содержания инулина он является ценным сырьем в консервной промышленности.

Девясил служит материалом для получения синей краски, если его смешать с карбонатом калия или калиевой щелочью.

Его используют для оформления парков, озер, ручейков, берегов искусственных водоемов, для посадок во влажных местах вдоль железных дорог и выращивают для получения дорогого лекарственного сырья.

Материал был собран на агробиологической станции Марийского государственного университета.

Онтогенез девясила высокого представлен на рис. 31.

ПРОРОСТКИ – растения с розеточным побегом I порядка, с гипокотилем, приподнятым на несколько мм над поверхностью почвы или расположенным у поверхности почвы с двумя продолговато-обратнояцевидными семядолями длиной 1,0-1,5 см, суженными в короткий черешок. От главного корня (1,0-1,5 см) отходят боковые корни I порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег I порядка с двумя направленными косо вверх овально-эллиптическими бесчерешковыми листьями (3-5 см). Семядольные листья сохраняются. Укороченный гипокотиль утолщен, с поперечными валиками и морщинками. Корневая система стержневая, главный корень углубляется до 5 см. Боковые корни I и II порядков.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют моноподиально нарастающей розеточный побег I порядка с 3-5 листьями длиной от 17,2 до 33,6 см. Листовые пластинки овальной формы, длина их колеблется от 12,9 до 20,1 см, с острой верхушкой, основание сужено в довольно длинный черешок от 4,3 до 11,9 см. Листья переходного типа. Семядольные листья прекращают функционировать, но не опадают. У особей в этом состоянии начинает формироваться корневище, на котором к осени образуются 3-4 пазушные, часто спящие почки. Но корневая система остается стержневой и углубляется до 10 см, главный корень утолщается, появляются боковые корни II порядка.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточные побеги I порядка с 5-6 листьями взрослого типа длиной 28,2-37,7 см. Листья ювенильного и имматурного типа отмирают, но сохраняются в розетке. Листовые пластинки довольно крупные длиной от 21,2 до 34,7 см, с острой верхушкой, длинным черешком (6,6-7,0 см) и суженным основанием. Корневище утолщается, число почек на нем увеличивается в 1,5-2 раза. Корневая система – до 20 см, стержневая, или смешанного типа, образуются придаточные корни.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются наличием всех черт взрослых растений, появлением генеративных побегов и преобладанием процессов новообразования над процессами отмирания. К молодым генеративным растениям были отнесены растения, имеющие ортотропный удлиненный генеративный побег высотой от 100 до 130 см, с очередным листорасположением. Нижние листья длиной до 56,4 см имеют листовую пластинку до 38,8 см, длина черешка заметно увеличивается по сравнению с длиной черешка растений, находящихся в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях, почти в 2,5-3 раза и равна 17,6 см. Ширина листовой пластинки также увеличивается в 2-3 раза и достигает примерно 18,1 см. Листья верхушечной формации

сидячие, стеблеобъемлющие. Цветки собраны в корзинки. Среднее число цветков в одной корзинке составило 196. Корзинки образуют сложное щитковидное соцветие. Среднее число корзинок на одну особь составляет 11,2. Средняя потенциальная семенная продуктивность одного растения достигает 2195,2 семянки. Корневая система заметно увеличивается в 2-3 раза. У большинства растений она многоосевая и это не всегда зависит от повреждения главного корня. Каудекс утолщается, и в диаметре может достигать 5 см. На нем всегда образуются придаточные почки, из которых на будущий год появятся молодые побеги. Поэтому число боковых побегов на одной особи может быть от 4 до 6.

Для СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений характерно максимальное развитие вегетативных и генеративных органов, максимальная семенная продуктивность, уравнивание процессов отмирания и новообразования. В середине онтогенеза растения самые мощные, имеют удлинённый генеративный побег высотой от 125 до 165 см. Листья крупные длиной до 57, 9 см. Длина и ширина листовой пластинки соответственно 38,8 см и 19,2 см; по сравнению с генеративными растениями увеличиваются незначительно, а длина черешка – 19,0 см.

Среднее число цветков в одной корзинке составляет 265,3, а среднее число корзинок составило на одну особь 13,0. Потенциальная семенная продуктивность особи 4224,4 семянки, что почти в 2 раза больше, чем потенциальная семенная продуктивность растения в молодом генеративном состоянии. Корневая система в этом состоянии достигает больших размеров, становится более мощной. Могут формироваться корни III порядка.

Онтогенез девясила высокого (*Inula helenium* L.)



Рис. 31

Корневищно-стержнекорневые

23. Онтогенез василька сумского (*Centaurea sumensis* Kalen.)

Василек сумский – травянистый корневищно-стержнекорневой многолетник. Корневище короткое, восходящее, часто кверху разветвленное. Растение без развитого главного стебля, с пазушными, лежащими или восходящими генеративными побегами. Побеги распростерты по земле, длиной 7-32 см, не на много превышающие по длине розетки прикорневых листьев, перистораздельные или перисторассеченные, реже цельные, с обеих сторон беловойлочные, без длинных волосков. Прикорневые листья с длинными черешками длиной 8-32 см, шириной до 8 см. Стеблевые листья цельные, продолговато-ланцетные, с коротким черешком. Изредка на розеточном побеге встречаются 1-3 лировидных листа длиной 6,5-8 см, шириной 1,5-3 см. Длина черешка меньше длины листовой пластинки. Верхушка листа острая с остроконечием. Край листовой пластинки неравнозубчатый, иногда неравновымчатопильчатый. На нижней стороне листа войлочное опушение более интенсивное, чем на верхней. Все растение войлочно-паутинисто-опушенное. Каудекс небольшой, его длина 2-3 см, толщина до 1 см, со следами 1-4 отмерших глав. 3-9 боковых придаточных корней длиной 7-21 см. Почти по всей протяженности корней наблюдается их линька. Корзинки приподняты, сидят поодиночке на концах побегов. Обертки яйцевидные шириной 8-14 мм и длиной 5-22 мм. Листочки паутинисто опушенные. Наружные листочки обертки длиной 2,5-5 мм, шириной 2-2,5 мм, с треугольным черноватым придатком, без бахромки. Средние листочки продолговатые или продолговато-яйцевидные, на верхушке сразу переходящие в линейно-ланцетный придаток с 3-5 коротенькими бахромками на каждой стороне или цельно-

крайние, коричневые, по краю рыжеватые, с более темной средней жилкой. Внутренние листочки обертки линейные или узколинейные, длиной 12-15 мм, шириной 0,75-3 мм, придаток пленчатый рыжеватый. Цветки пурпурные или розово-пурпурные. Срединные цветки трубчатые, краевые – трубчато-воронковидные, увеличенные, бесполое. Трубчатые цветки обоеполые. Цветет в мае-июне. Плод паракарпный, с нижней завязью, семянка. Семянки мелкие, длиной 4-5 мм, рассеяннo-волосистые (Маевский, 1964; Определитель растений Среднего Поволжья, 1984; Определитель растений Мещеры, 1987; Травянистые растения СССР, 1971; Флора Европейской части СССР, 1994).

Василек сумский широко распространен в лесостепной полосе Европейской территории бывшего СССР, по долинам рек заходит в лесную и степную зоны. В Республике Марий Эл он отмечен в Ветлужско-Юшутском, Оршанско-Кокшагском, Южных районах (Абрамов, 1995).

Практическое значение василька сумского как лекарственного растения на данный момент мало изучено. У этого вида обнаружено содержание тритерпеноидов, каучука, флавоноидов (Растительные ресурсы СССР, 1993), которые широко применяются в фармакологии.

Онтогенез василька сумского представлен на рис. 32.

СЕМЯНКИ мелкие, плосковатые, длиной 0,4-0,5 см, шириной 0,18-0,25 см. Имеют рыжеватый хохолок длиной 0,1-0,15 см.

ПРОРОСТКИ имеют мясистые округло-продолговатые семядоли с хорошо выраженной срединной жилкой. Длина семядолей – 0,5-1,0 см, ширина – 0,3-0,6 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с 2-3 цельными листьями длиной 2,5-3,5 см и шириной 0,3-0,7 см, растущими косо вверх. Листья черешковые, длина черешка равна или больше листовой пластинки. В основном листья продолговатые, бывают яйцевидные, реже

обратнойцевидные, цельнокрайние или со слабо пильчатым краем. Верхушка листа острая с остроконечием.

Черешки и нижняя часть листовой пластинки войлочные. Листовые черешки густо опушены с верхней стороны длинными, простыми, вильчатым или реже неравновильчатыми волосками. Черешки на верхней стороне листа с ложбинкой. Нижняя часть листовой пластинки нисбегающая, с хорошо выраженной средней жилкой. Гипокотиль укорочен, главный корень равномерно утончается от 0,15 до 0,01 см, его окраска светло-коричневого цвета. Он уходит в почву на глубину – 6-7,5 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения второго года жизни имеют розеточный побег с 2-3, иногда 4 цельными листьями более крупными по размеру по сравнению с ювенильными особями первого года жизни. Длина листа составляет 3,5-8,5 см, ширина – 0,7-2,0 см. Длина листовой пластинки равна или больше (в отличие от типично ювенильных листьев) длины черешка. В основном листья продолговатые, имеются яйцевидные, обычно цельнокрайние, реже слабовыемчатопильчатые. Верхушка листа острая с остроконечием. Черешки и нижняя часть листьев войлочные, иногда верхняя часть листовой пластинки тоже войлочная. Основание листа нисбегающее. Черешки на верхней стороне листа с ложбинкой. В основании розетки имеются тонкие отмершие темно-бурые черешки листьев.

Корневище длиной 2-3,5 см, толщиной до 0,3-0,5 см, в верхней части темно-коричневого цвета. Корень длиной 5,5-11,0 см, ветвится и составляет в диаметре 0,05-0,15 см.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют на розеточном побеге наряду с цельными листьями ювенильного типа количеством от 1 до 6, длиной – 3,5-13 см, шириной – 0,3-2 см более крупные лировидные листья, их число – 1-3, длина – 4-12,5 см, ширина – 1-3,5 см; в нижней половине листовой

пластинки с одной или двух сторон располагаются от 1 до 3 яйцевидных или продолговатых долей.

Иногда встречаются перисторассеченные листья, но с более крупным верхушечным сегментом, чем у взрослых вегетативных особей. Форма листовой пластинки продолговатая эллиптическая или лировидная. Основание суженное, черешки густо опушенные, с ложбинкой на верхней стороне листа. Длина черешка больше, реже равна длине листовой пластинки. Край слабонервноымчатопильчатый. Верхушка листа острая с остроконечием. Молодые листья имеют более нежную светло-зеленую окраску по сравнению со старыми.

Около поверхности почвы толщина корневища достигает 0,3-0,5 см, длина его равна 2-5 см. Количество придаточных корней варьирует от 3 до 4. Наблюдается частичная линька корней.

Особую форму поливариантности представляют имматурные растения с двумя розетками. В первой розетке только 4 цельных (3 продолговатых и один эллиптический) листа длиной – 5,5-8,5 см, шириной – 0,7-1,3 см. Край листовой пластинки неравноымчатопильчатый. Верхушка листа острая с остроконечием, основание суженное. Черешки

и нижняя часть листа густо опушены. Длина черешка меньше длины листовой пластинки. На верхней стороне листа имеется глубокая ложбинка.

Во второй розетке насчитывается два цельных, два лировидных и один рассеченный листья.

Диаметр корневища в верхней части равен 0,5 см, длина составляет 5,5 см. Корни проникают на глубину 9-11 см, они частично шелушатся.

Растения второго года имеют от 1 до 6 перисторассеченных до основания листьев, иногда листья лировидные. Верхняя доля листа чаще продолговатая, иногда яйцевидная

или эллиптическая. Длина листьев – 3-9 см, ширина – 1,5-3,5 см, боковых сегментов – 2-4. Длина черешка превышает длину листовой пластинки. Край листа цельный, неравнозубчатый, местами выемчатый. Верхушка сегментов листовой пластинки острая, с остроконечием. Основание листа нисбегающее. Черешок на нижней стороне листа выемчатый. Листья войлочно-опушенные, молодые – серебристые, старые – тускло-зелёные,. В основании розеточного побега находятся остатки отмерших листьев. Толщина корневища равна 0,7 см, длина – 5,5 см. Придаточных корней 4–6, их длина – 3-14 см, толщина 0,05-0,3 см; от них, равномерно по всей длине, отходят тонкие боковые корни.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения (взрослые вегетативные) могут быть семенного или вегетативного происхождения.

Виргинильные растения семенного происхождения имеют розеточные побеги I порядка с 2-5, редко с 7 перисторассеченными листьями длиной – 7-15 см и шириной – 2-5,5 см. В розетке 1-2 цельных или лировидных листа. Изредка листья не имеют перисторассеченной пластинки, а являются цельными с одним крупным зубцом или сегментом. Сегменты перисторассеченного листа располагаются чаще супротивно, реже очередно. Количество боковых сегментов колеблется от 2 до 8, иногда 10. Некоторые сегменты на верхней стороне листа лишены войлочного опушения, которое сваливается и исчезает. Длина листовой пластинки равна длине черешка, но чаще больше последней. Верхняя долька листа эллиптическая, реже яйцевидная или продолговатая. Верхушка листовой пластинки острая с остроконечием. Край листа варьирует от ровного до неравновыемчатопильчатого. Основание листовой пластинки нисбегающее, черешки на верхней стороне листа имеют глубокую ложбинку.

Молодые листья по цвету слабо отличаются от старых и имеют густое войлочное опушение, более интенсивное на нижней стороне листа. Иногда старые листовые пластинки на верхней стороне могут быть желтовато-зеленоватого цвета, они лишены опушения. Нижние листья в розетке отмирают, от них остаются короткие черешки темно-бурого цвета.

У поверхности почвы диаметр корневища 0,6-1,1 см, его длина 3-7 см. Главный корень достигает глубины 19-28 см, его диаметр равен 0,1-0,5 см. Придаточные корни светло-коричневого цвета, шнуровидные, с небольшим числом боковых тонких корней. Наблюдается частичная линька корней.

Виргинильные особи вегетативного происхождения представляют систему короткокорневищных розеточных вегетативных побегов. У корневищ может быть 1-3 отмерших глав каудекса. На розеточном побеге от 1 до 7 перисторассечённых листьев длиной 6,5-12 см и шириной – 1-4 см. Число сегментов колеблется от 3-7 до 9. Дольки сегментов варьируют по форме, верхние обычно яйцевидные, иногда продолговатые.

Верхушка листовой пластинки острая с остроконечием. Более распространены листья с ровным краем, реже встречается выемчатый и слабо зубчатый край листовой пластинки. Основание листа нисбегающее, у черешков на верхней части листа имеется ложбинка.

Молодые серебристо-зеленые листья отличаются от старых тускло-зеленых по цвету. Войлочное опушение на верхней стороне листа сохраняется, но местами войлок отсутствует и поэтому лист приобретает желтовато-зеленоватый оттенок.

Толщина корневища равна 0,5-0,7 см, длина 6-9 см. Придаточные корни светло-коричневого цвета в числе от

2 до 7 уходят на глубину 14-23 см. Боковые корни распределены неравномерно.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют лежачие генеративные побеги I или II порядка высотой 10-15 см с 1-6 корзинками с сиреневыми цветками.

Обычно листья розеточного побега перисторассеченные, иногда цельные или лировидные. Количество типичных взрослых листьев – 2-6, их длина 3,5-12 см, ширина – 3,5-5 см. Лист имеет от 3 до 6 боковых сегментов, располагающихся поочередно, реже супротивно. Верхушка листьев острая с остроконечием, иногда тупая, редко закругленная. Край листовой пластинки ровный или неравнопильчатый, реснитчатый, край верхней дольки листа редко с одним зубцом.

Листья генеративных побегов отличаются меньшими размерами и более мелкими сегментами. Иногда генеративные побеги несут только простые листья, в нижней части могут быть и лировидные листья.

Перисторассеченные листья располагаются в основании генеративного побега и в средней его части, верхняя часть генеративного побега несет простые продолговатые очередные листья, их верхушка острая с остроконечием, с ровным реснитчатым краем, изредка на верхней части листовой пластинки бывают две пилочки. Черешок на верхней стороне листа имеет глубокую ложбинку. По длине он короче длины листовой пластинки.

В основании розеточного побега находятся отмершие черешки листьев темно-бурого цвета.

Каудекс небольшой, одно- или двух-, редко трехглавый, цельный, неразрушенный, его толщина равна 0,6-0,8 см, длина – 2,5-3,5 см. Корневая система стержневая, углубляется на 25-30 см, выделяются 3-5 крупных боковых скелетных корня. Главный корень утончается от 0,45 до 0,1 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют хорошо развитый многоглавый каудекс, разветвленный до II–III порядка, от которого отходят 2-5 вегетативных побегов и 1-5, редко 7 лежачих генеративных побегов II–III порядка, высотой 10-7 см.

Количество рассеченных листьев розеточного побега 4-11, их длина равна 6,5-15 см, ширина – 2,8-5 см. Число боковых сегментов варьирует от 6 до 8-10. Листорасположение супротивное, реже очередное. Верхушка листовой пластинки острая, с остроконечием, иногда закругленная. Край листа ровный, неравнопильчатый, реснитчатый.

Перисторассеченные листья располагаются в основании генеративного побега и в средней его части, верхняя часть генеративного побега несет только простые продолговатые листья. Иногда у генеративного побега имеются лишь простые цельные листья, чаще очередные, реже супротивные. Длина листовой пластинки больше длины черешка, у которого на верхней стороне находится глубокая ложбина. У молодых листьев преобладает серебристо-зеленый цвет, у старых – темно-зеленый. Листья имеют густое войлочное опушение, более интенсивное с нижней стороны листа. Нижние листья в розетке отмирают, от них остаются короткие, почти черные, сухие черешки.

Общее количество корзинок с розово-сиреневыми цветками варьирует от 12 до 36, число корзинок на генеративном побеге равно 2–9.

Диаметр корневища у поверхности почвы составляет 0,8-1,2 см, длина 3-7,5 см. Главный корень достигает длины 23-45 см, он утончается от 0,5 до 0,18 см, имеет светло-коричневую окраску, несет тонкие боковые корни.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют старый, частично разрушающийся каудекс толщиной – 0,6-0,7 см, длиной – 3-4,5 см с 1-2 отмершими главами. Иногда встречаются особи, у которых от короткого корневища отходят

3 каудекса, один из них заканчивается розеткой листьев, а два других имеют по одному короткому ответвлению, которое представляет собой часть отмершего розеточного побега. На этих осях под острым углом развиваются новые главы каудекса, несущие новую молодую розетку листьев. От короткого пальцеобразного корневища отходит до 8 придаточных корней. Половина из них толстые, старые, их перидерма шелушится и снимается. Мелкие боковые корни имеются как на старых, так и на молодых боковых корнях.

Листья вегетативного побега перисторассеченные и лировидные, их число равно 2-5, длина – 6-10,5 см и ширина – 1,5-4,5 см. Иногда встречаются 2-3 лировидных листа, их длина 5-9 см, ширина 1,8-3 см. Листья таких особей имеют признаки, характерные для листьев виргинильного типа (форма листовой пластинки, особенности черешка, опушение, край листа). Исключение составляет верхушка сегментов листа, она обычно тупая, но с характерным остроконечием.

1-2 генеративных побега высотой 12-15 см, обычно лежащие, на конце приподнимающиеся. На одной особи 1-2 генеративных побега с 2-3 корзинками.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи имеют вегетативные розеточные побеги с 3-6 перисторассеченными листьями, длиной 4-10 см, шириной 2-5 см, то есть меньшего размера, чем у виргинильных растений. Встречаются цельные и лировидные листья, каждого по одному на особь.

Цельный короткочерешковый лист (длиной 3,5 см, шириной 2 см) имеет тупую верхушку с остроконечием, неравноыемчатый край и нисбегающее основание листа. Лировидные короткочерешковые листья, длиной 5-7,5 см, шириной 1,5-2 см, имеют острую верхушку листа с остроконечием, край листовой пластинки неравноыемчатопильчатый. Число боковых сегментов варьирует от 1 до 6, их листорасположение очередное, реже супротивное.

На листовой пластинке и черешке наблюдается войлочное опушение, поэтому листья имеют серебристо-зеленый цвет. Черешок на нижней стороне листа выемчатый. В основании розеточного побега имеются старые засохшие листья и черешки темно-бурого цвета. Каудекс частично разрушен, его длина 3-4,5 см, толщина в верхней части 0,5-0,7 см. Количество боковых придаточных корней варьирует от 3 до 5, некоторые из них местами шелушатся, их длина 9-19 см, толщина 0,1-0,25 см.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют вегетативные розеточные побеги, упрощающиеся по своей организации. В розетке могут быть 1-3 короткочерешковых цельных листа ювенильного типа, длиной 6,5-9,5 см, шириной 0,6-1,2 см. Верхушка листа острая, с остроконечием, иногда закругленная. Край листовой пластинки неравновыемчатопильчатый. Основание листа нисбегающее. У некоторых листьев войлочное опушение местами отсутствует или сваливается. На верхней стороне черешка имеется ложбинка.

**Онтогенез василька сумского
(*Centaurea sumensis* Kalen.)**

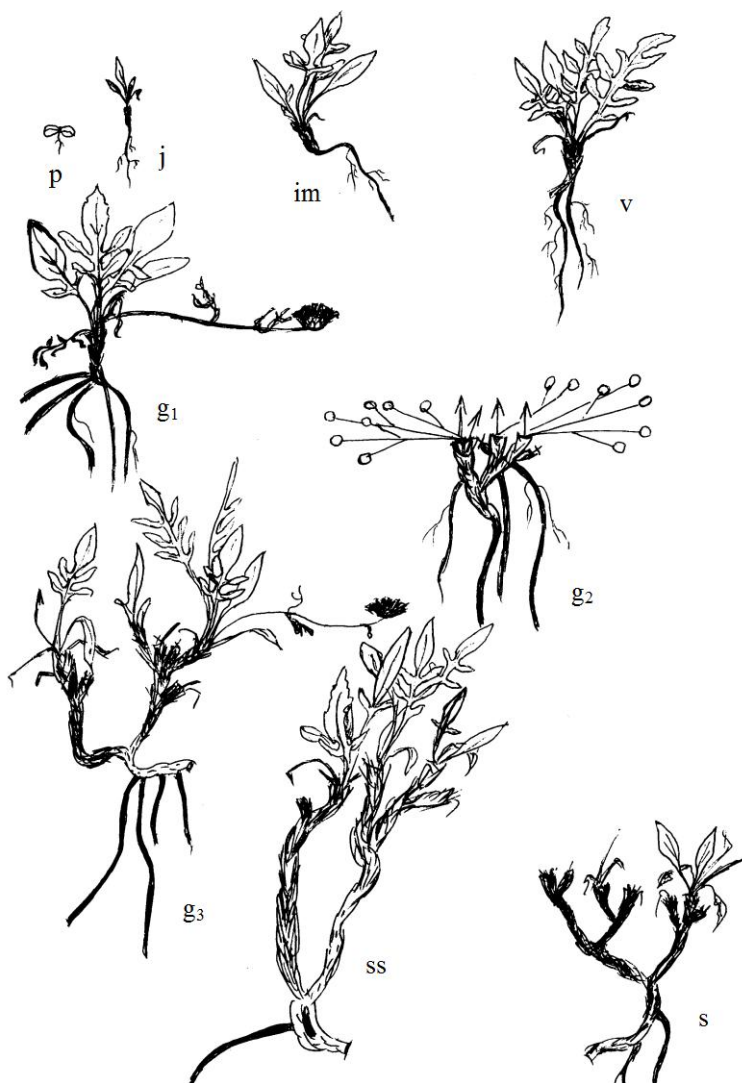


Рис. 32

24. Онтогенез шлемника байкальского (*Scutellaria baicalensis* Georgi.)

Шлемник байкальский – стержнекорневой каудексовый многолетник, с симподиально нарастающими генеративными моноциклическими побегами из семейства губоцветные. В течение всего онтогенеза у шлемника байкальского сохраняется моноцентрическая семенная особь (Банаева, 1994). Стебли многочисленные, четырехгранные, ветвистые, высотой 15-35 см. Листья узколанцетовидные, супротивные, сидячие или короткочерешковые, цельнокрайние, голые, лишь по краю реснитчатые. Корень вертикальный, имеется короткое разветвленное корневище. У взрослых растений корни часто продольно-скрученные, длиной до 50 см, снаружи темно-бурые, на изломе лимонно-желтые. Цветки сидят по одному в пазухах мелких верхних листьев, образуя простые односторонние кисти. Венчик двугубый, синий с вогнутой цельной верхней губой (шлемом) и трехлопастной нижней губой. Плод – ценобий, распадающийся на четыре зачатка (эрема).

Относится к переходной группе между геофитами и гемикриптофитами (Горшкова, 1966).

Ценное лекарственное растение. В России настойка шлемника байкальского разрешена к применению в качестве гипотензивного и седативного средства (Лекарственные препараты..., 1979). В последнее время ведутся активные работы по изучению экстракта шлемника байкальского для применения по новому назначению – в онкологии. Корни шлемника байкальского содержат байкалин, байкалеин, скутелларин, скутеллареин; дубильные вещества, эфирное масло, крахмал (Лекарственные растения, под.ред. Н.И.Гринкевич, 1991).

На территории России шлемник байкальский встречается в Забайкалье (Читинская обл.), редко на территории

Бурятии, в Среднем Приамурье (Амурская обл.) и Южном Приморье (Приморский край).

Типичное обитание шлемника пижмовые степи, реже встречается на песчаных почвах долин, где его корни достигают крупных размеров (Лекарственные растения, под.ред. Н.И.Гринкевич, 1991).

Материал собирался на открытых степных местах, склонах сопок в Читинской области, в степных местах и редколесье в Амурской области и Приморском крае, а также в условиях культуры (г. Новосибирск). Сергиевская с соавт. (1968) отмечает, что в естественных местах произрастания у выкопанных растений шлемника байкальского самостоятельные партикулы механически и легко обособляются от материнского куста. По нашим наблюдениям, в естественных условиях произрастания и в культуре шлемник байкальский размножается только семенным путем.

СЕМЕНА мягкие, продолговато-эллиптической формы, без каких-либо придатков, на верхушке и у основания закругленные, в поперечном сечении трехгранные. Черные, имеют скульптурированную бугорчатую поверхность, длиной около 2 мм и шириной около 1-1,5 мм. Осыпание семян происходит в конце августа – сентябре в непосредственной близости от материнского растения. В природе семена прорастают на следующий год после осыпания. В лабораторных условиях семена прорастали при 18-20°C на 3-4-е сутки. Лабораторная всхожесть семян, собранных из природных ценопопуляций составила 60-70%, собранных в культуре – 95-98%.

ПРОРОСТКИ – небольшие однобеговые растения, семядоли округлые, опушенные мелкими волосками, на длинных черешках; зеленые, возможен антоциановый оттенок у основания листовой пластинки. Средняя жилка хорошо видна. Гипокотиль выражен слабо (длиной до 0,1 мм), переходящий в главный корешок с 1-2 придаточными корнями. Эпикотиль хорошо выражен. Первые листья проростков

цельные, опушенные, располагающиеся парами супротивно вдоль моноподиально нарастающей оси. Величина междоузлий уменьшается к вершине побега. Основная масса проростков появляется в июне. В состоянии проростков растения могут находиться до двух месяцев – в природе, до 2-2,5 недель – в культуре.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения могут иметь один или два симподиально нарастающих, неветвящихся ортотропных побега, с 4-7 парами ланцетовидных листьев длиной 0,8-1,0 см и шириной до 0,2 см. Корневая система представлена главным и придаточными корнями. Происходит дальнейшее утолщение базальной части главного корня, где уже на этой стадии появляются признаки начала контрактильности. Ювенильные растения в ценопопуляциях представлены особями разного календарного возраста, о чем свидетельствуют засохшие остатки прошлогодних побегов. Ювенильное возрастное состояние может длиться до 2-4-х лет в природе, до 2-х недель – в культуре.

У **ИММАТУРНЫХ** растений из пазушных почек 3-4-ой пары нижних листьев начинают развиваться боковые побеги II порядка. Листья полувзрослые узколанцетные. Особи в имматурном возрастном состоянии характеризуются интенсивным ростом корневой системы. Благодаря контрактивным свойствам, базальная часть главного корня продолжает втягиваться в почву на глубину 2-3 см. На корневой шейке закладываются по 4 почки возобновления. Продолжительность этого возрастного состояния в природе, по-видимому, невелика; в культуре – от 5-10 дней до года.

У **ВИРГИНИЛЬНЫХ** растений хорошо развиты боковые побеги. Из почек главной и боковых осей развиваются новые скелетные оси все более высоких порядков. Очертание листовой пластинки остается узколанцетовидным, но увеличивается общая площадь листа (листья достигают длины до 3 см и ширины до 0,5 см). Возрастает число отмерших

остатков побегов предыдущих лет. Формируется каудекс, центральная часть корня начинает отмирать. Продолжительность возрастного состояния в природе до 8-10 лет, в культуре – от 7-12 дней до 2-х лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения многопобеговые. Обычно все побеги генеративные (до 5-10 в природе и до 15 – в культуре), ветвятся до III порядка. Монокарпический побег моноциклический безрозеточный. Генеративные молодые растения имеют до трех глав каудекса. Некротические процессы в центральной части корня продолжают, боковые корни могут достигать значительной толщины. В природе шлемник байкальский зацветает на 10-12 год жизни (Горшкова, 1966), в культуре – в первый год. В Читинской и Амурской областях бутонизация продолжается с середины июня до июля. Цветение с середины июля до сентября. Бутонизация и цветение Приморских популяций наступает на две недели позднее. Период созревания плодов шлемника байкальского растянут и продолжается с сентября до октября. По мере созревания семена осыпаются. К концу вегетационного сезона у генеративных молодых особей почки возобновления формируются на корневой шейке, которая втянута в почву на глубину 2-3 см. Необходимо отметить, что при неблагоприятных условиях произрастания у шлемника байкальского могут появляться генеративные особи, побеги которых не ветвятся вообще, или имеют по 1-2 побега I порядка. Продолжительность возрастного состояния до 10-15 лет

в природе, до 2-х лет – в культуре.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Надземная часть состоит из многочисленных монокарпических побегов (до 15 – в природе и до 40 – в культуре), высотой до 40-70 см. Подземная часть представлена глубоко уходящим главным корнем, сохраняющимся в течение всей жизни растения, и мощным многоглавым каудексом, кото-

рый может иметь до 5-8 глав. В центральной части каудекса хорошо заметны признаки разрушения. В результате ежегодного развития новых почек возобновления подземная часть особей шлемника байкальского представляет собой сложную систему боковых ветвлений различных порядков, переходящих постепенно в стержневопальчатый корень. Продолжительность возрастного состояния – 12-15 лет в природе, до 4-х лет – в культуре.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений каудекс распадается на несколько частей, главный корень сохраняет целостность в апикальной части. При отмирании боковых глав каудекса может образовываться однобокий каудекс, за счет чего могут уменьшаться его размеры. Процессы разрушения в главном корне усиливаются, внутри него может образовываться полость. Вегетативные побеги преобладают над генеративными. Процесс партикуляции у шлемника байкальского не приводит к полному обособлению от старых экземпляров самостоятельных партикул, оставшиеся главы каудекса всегда сохраняли связь с главным корнем. Продолжительность возрастного состояния – 8-10 (возможно и более) лет в природе, до 2-3-х лет – в культуре.

СЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются отсутствием генеративных побегов при наличии сильных процессов разрушения в главном корне. У шлемника байкальского это онтогенетическое состояние выражено неясно. Флоря (1990) говорит о наличии сенильных особей шлемника байкальского при интродукции в Молдове. Нами не было встречено ни одной особи шлемника байкальского, которую можно было бы на основании морфологических признаков отнести к группе сенильных. Возможно это связано с кратковременностью этого возрастного состояния.

Общая продолжительность онтогенеза шлемника байкальского в природе составляет 40-50 лет, в культуре

(в условиях г.Новосибирска) – до 9-12 лет. Онтогенез шлемника байкальского представлен на рис. 33.

Онтогенез шлемника байкальского (*Scutellaria baicalensis* Goergi.)

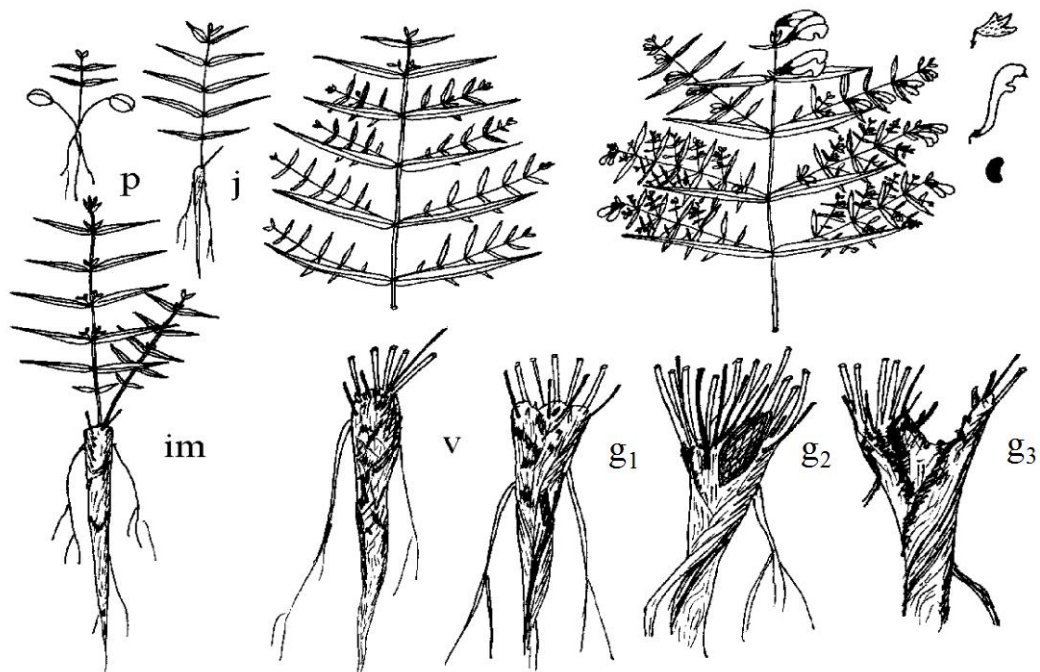


Рис. 33

Короткокорневищные

25. Онтогенез борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle)

Борец северный – вертикально-короткокорневищный (партикулирующий) одно- или многолаво-каудексный травянистый поликарпик из семейства Ranunculaceae. Цветоносный побег полурозеточный, опушенный отстоящими или слегка спутанными простыми волосками. Стебель высокий (65-200 см), ребристый; листовые пластинки крупные, в очертании сердцевидно- или почковидно-округлые, в среднем 35 см ширины и 20 см длины, пальчато-трех-девятираздельные на широкие, почти ромбические кверху трехнадрезанные зубчатые, по края реснитчатые доли. Соцветие – длинная, до 40 см, терминальная рыхлая разветвленная многоцветковая брактеозная кисть. Цветки зигоморфные с двойным грязно-лиловым или серовато-фиолетовым околоцветником, ациклические. Чашечка венчиковидная пятилистная, верхний чашелистик шлемовидный. Шлем прикрывает два лепестка-нектарника. Каждый нектарник в основании имеет длинный ноготок, переходящий в тонкий спирально закрученный шпорец, на дне которого помещается нектароносная железка. Многочисленные тычинки голые, с уплощенными в нижней половине нитями и округлыми пыльниками. Пыльцевые зерна эллипсоидные, трехбороздные с мелкоточечной поверхностью (Савицкий, 1982). Пестиков апокарпного гинецея три. Плоды трехлистовки, многосемянные (до 9 семян). Семена длиной около 4 мм, шириной 2-2,5 мм трехгранные, темно-коричневые, поперечно-морщинистые с прозрачно перепончатыми чешуйками.

Борец северный – евросибирский, бореальный вид, ареал которого широкой полосой проходит от Скандинавии до Китая, захватывая лесную полосу Европейской части

России, юг Сибири, горы Средней Азии, поднимаясь до субальпийского, реже альпийского поясов.

Содержащиеся в борце алкалоиды (лаппаконитин, цинноктонин, септентрионалин) обуславливают применение этого вида в качестве лекарственного растения. В народной медицине он издавна используется при лечении желудочно-кишечных заболеваний, при почечных и печеночных коликах, эпилепсии, зубной боли, при паразитарных болезнях кожи (Растительные ресурсы СССР, 1983). В последние годы предлагают использовать в официальной медицине борец северный как заменитель борца белоустого для получения препарата аллапинина – эффективного антиаритмического средства. Запасы борца белоустого невелики. Это редкий вид, ареал которого к тому же располагается преимущественно за пределами России. Борец северный из всех видов этого рода имеет самый обширный ареал и большие сырьевые ресурсы, особенно в Башкирии, где он является доминантом травяного покрова некоторых типов лесов (Цицилин, Шретер, 1990). В качестве сырья рекомендуется использовать собранные во время плодоношения корневища с корнями, содержание лаппаконитина в которых в десять раз выше, чем в надземных органах борца белоустого. Возможна заготовка сырья весной в начале вегетации. Часть цветущих растений следует оставлять нетронутой для обеспечения восстановления популяции. Повторные заготовки в одной и той же заросли необходимо проводить не чаще одного раза в 8-10 лет.

СЕМЕНА с маленьким (длиной около 0,65 мм) дифференцированным на семядоли и осевую часть зародышем, окруженным обильным эндоспермом (Рис.34, sm).

ПРОРОСТКИ имеют две длинночерешковые семядоли с широкоовальными пластинками, очень короткий гипокотиль (прорастание котиледонарное), тонкий главный корень, проникающий на глубину 3-4 см, охристого цвета.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ образуют розеточный побег с 1-2 пальчато-лопастными листьями, которым предшествуют два катафилла. Осеваая часть втягивается в почву, формируя эпигеогенное корневище.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ стержнекорневые, с розеточным моноподиальным побегом, несущим 2-3 пальчато-раздельных листа; короткие корневища обнаруживают первые признаки партикуляции в виде продольных щелевидных углублений.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения становятся вертикально-короткорневищными; функция отмирающего главного корня переходит к стеблеродным придаточным корням.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи (8-10-й год) характеризуются наличием единственного цветоносного побега, усилением партикуляции корневища, симподиальным возобновлением.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫМ ГЕНЕРАТИВНЫМ растениям присущи ветвление корневищ, развитие многочисленных (до 15) цветоносных побегов, большой запас спящих почек.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ и **СУБСЕНИЛЬНЫЕ** растения не выделяются.

СЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ предствлены отделившимися отмирающими партикулами с единичными листьями виргинильного облика (Гуланян, 1976; Михайловская, 1976; Барыкина, Чубатова, 1995).

По данным сотрудников Института биологии Уфимского научного центра РАН, при переходе виргинильных растений к репродукции содержание лаппаконитина в подземных органах увеличивается в 1,5-2,4 раза и составляет 0,47-2,31%, в то время как в надземном побеге оно не превышает 0,1%.

Учитывая особенности морфогенеза, не следует заготавливать сырье борца северного на ранних этапах онтогенеза.

Онтогенез борца северного представлен на рис. 34.

Онтогенез борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle)

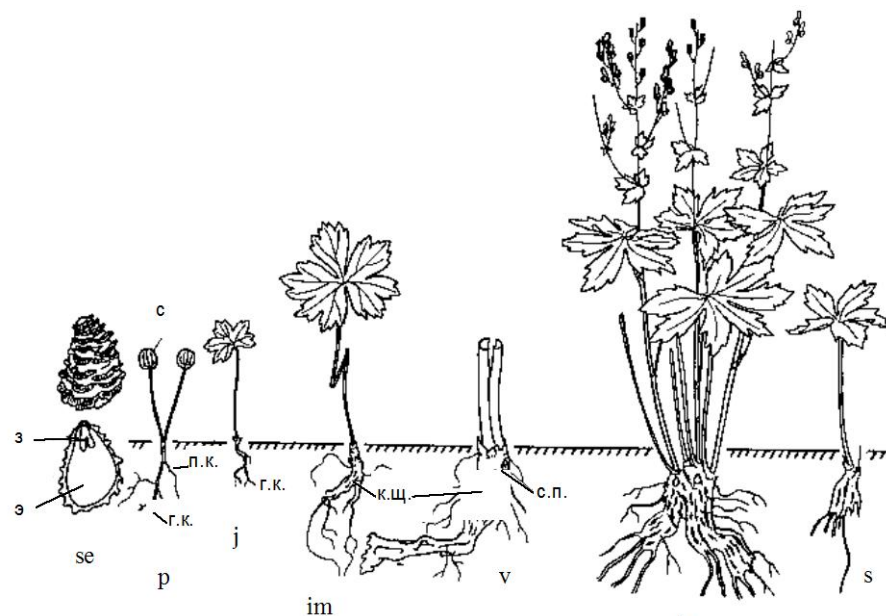


Рис.34

Условные обозначения: з – зародыш, э – эндосперм, с – семядоли, г.к – главный и п.к – придаточный корни, кщ – партикулирующее корневище, с.п – спящие почки, о.п – отмирающая партикула

26. Онтогенез девясила британского (*Inula britannica* L.)

Девясил британский – преимущественно многолетнее, редко малолетнее травянистое, короткокорневищное, факкультативно-корнеотпрысковое растение. В разных экологических условиях варьирует по степени ветвления стеблей, форме и величине листьев, по характеру опушения листочков обертки, по степени опушения семянков. Растение высотой 15-65 см, прижато-волосистое, покрытое многочисленными, длинными, белыми, тонкими волосками, часто в основании расширенными.

Побеги розеточные и полурозеточные; стебель прямой, продольноребристый, восходящий, в верхней части ветвящийся, в нижней – иногда красноватый. Листья простые. Нижние листья эллиптические или ланцетные длиной 4-11 см и шириной 1,0-2,5 см, суженные в основании в черешок длиной 1-5 см, Листья средней и верхней формации продолговато-ланцетные длиной 2,5-9,0 см шириной, 0,6-2,2 см, сидячие, с сердцевидным, стеблеобъемлющим основанием, в верхней части с рассеянными волосками, с нижней – густо железисто-волосистые. Эпигеогенное корневище 1-2 мм в диаметре цилиндрическое; узловатое, косое, ползучее.

Цветки желтые, образуют корзинку. От 2 до 8 корзинок собраны в рыхлый щиток; иногда корзинки одиночные. Корзинки в диаметре до 3 см, в основании с длинными ланцетными острыми листочками длиной 0,7-1,5 см, шириной 1-5 мм, цветоносы тонкие длиной 1,0-4,5 см.

Плод – семянка с хохолком (Васильченко, 1975).

Отвар всего растения (с корнями) обладает антигельминтным свойством. Его используют также от алкоголизма. Цветки содержат флавоноиды. Настой из корзинок пьют при внутренних кровотечениях и заболеваниях, вызванных

поднятием тяжести. Водный отвар и настойку на водке пьют при женских заболеваниях (Кортиков, Кортиков, 1998).

Девясил британский встречается в Азии, Африке, Европе, в частности, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии, Крыму, на Кавказе. Его ареал захватывает лесостепную, степную, полустепную зоны, встречается в лиственных, смешанных и сосновых лесах, по лесным полянам, вырубкам и опушкам, на заливных лугах, по берегам рек, ручьев, озер, прудов и на приречных песках (Флора СССР, 1956). На территории Республики Марий Эл девясил британский встречается довольно часто (Абрамов, 1989, 1995).

Материал был собран в экотонно-опушечном фитоценозе Звениговского района Республики Марий Эл.

Онтогенез девясила британского представлен на рис. 35.

СЕМЯНКИ мелкие до 0,1 мм, ребристые, вдоль последних в один ряд располагаются волоски. Семянки с хохолком, в 3-4 раза длиннее самой семянки (Васильченко, 1975).

ПРОРОСТКИ имеют главный розеточный побег с двумя семядольными листьями овальной формы. Подземная часть представлена главным корнем с 2-3 боковыми корнями.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются отсутствием семядольных листьев вследствие их отмирания. Розеточный побег высотой до 4 см имеет 1-3 длинночерешковых листа овально-эллиптической формы, нарастание побега моноподиальное. Корневая система стержневая, главный корень увеличивается в размерах почти в два раза.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют 3-4 более крупных, чем у ювенильных растений, длинночерешковых цельнокрайних листа (длина черешка до 3 см). Листья ювенильного типа в этом состоянии отмирают, но долго остаются на розеточном побеге. Появляющийся молодой лист сильно

опушен простыми волосками. В базальной части розеточного побега формируются 2-3 придаточных корня светлого цвета, что способствует формированию корневища. Следовательно, корневая система становится смешанной. Главный корень сохраняется, но не выделяется среди придаточных корней (длиной до 4 см и более). Последние могут расти как вертикально, так и горизонтально.

Растения в ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии характеризуются появлением основных черт, характерных для взрослых растений. Розеточный побег высотой 6-15 см имеет в среднем 5-8 крупных листьев с длиной листовой пластинкой, в среднем до 6 см, а шириной до 2 см. В пределах этого онтогенетического состояния можно выделить две категории растений: 1) растения с розеточным типом побега с довольно крупными листьями, причем молодые листья сильно опушены; 2) растения с полурозеточным типом побега. Последние можно отнести к скрытогенеративному состоянию (g_0). Расположение листьев на стебле очередное, черешок сохраняется только у нижних листьев, верхние листья сидячие, стеблеобъемлющие со слабым опушением. Подземная часть представлена коротким корневищем с хорошо развитой системой придаточных корней. Главный корень темнеет, утрачивает свои функции, но сохраняется, хотя в большинстве случаев все же разрушается.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют ортотропный побег высотой до 65 см, с очередным листорасположением, листья в числе от 8 до 13. Опушение листьев более слабое. Стебель тоже покрыт волосками, в нижней части красного цвета. Цветки желтого цвета, собраны в соцветие – корзинка. Среднее число цветков в одной корзинке 420,8. В этом онтогенетическом состоянии генеративный побег чаще несет одну корзинку. Число придаточных корней увеличивается незначительно, формируется каудекс.

Корневище узловатое, косое, ползучее, 3-5 мм в диаметре. Длина придаточных корней достигает 10-15 см и более.

Для СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений характерно максимальное развитие вегетативных и генеративных органов, максимальная семенная продуктивность, уравнивание процессов отмирания и новообразования. К этой группе растений были отнесены растения, имеющие удлинённый генеративный побег высотой от 28 до 65 см. Число листьев колеблется от 28 до 37. Длина листовой пластинки варьирует от 7,5 до 11,0 см, ширина – от 1,5 до 2,2 см. Цветки собраны в корзинки, последние образуют сложное щитковидное соцветие. Среднее число корзинок 6-8 шт., среднее число цветков в корзинке 1018,6. Вертикальное корневище длиной до 2,0 см, корневая система смешанного типа. Иногда в нестандартных местобитаниях у этого вида образуются корневые отпрыски, что приводит к формированию полицентрических систем.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются удлинёнными генеративными побегами высотой до 35 см, с 16-18 листьями. Нижние стеблевые листья отмирают, но долго сохраняются на стебле. Среднее число цветков в корзинке 685,6. Короткое корневище частично разрушается, количество темных отмирающих придаточных корней на нем увеличивается.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются полным отсутствием плодоношения, резким преобладанием процессов отмирания над процессами новообразования. Растения имеют розеточный побег с 2-3 эллиптическими, длинночерешковыми листьями. Корневище старое, темное, разрушающееся.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют 1-2 длинночерешковых листа. Корневище разрушается больше чем на половину.

Онтогенез девясила британского (*Inula britannica* L.)

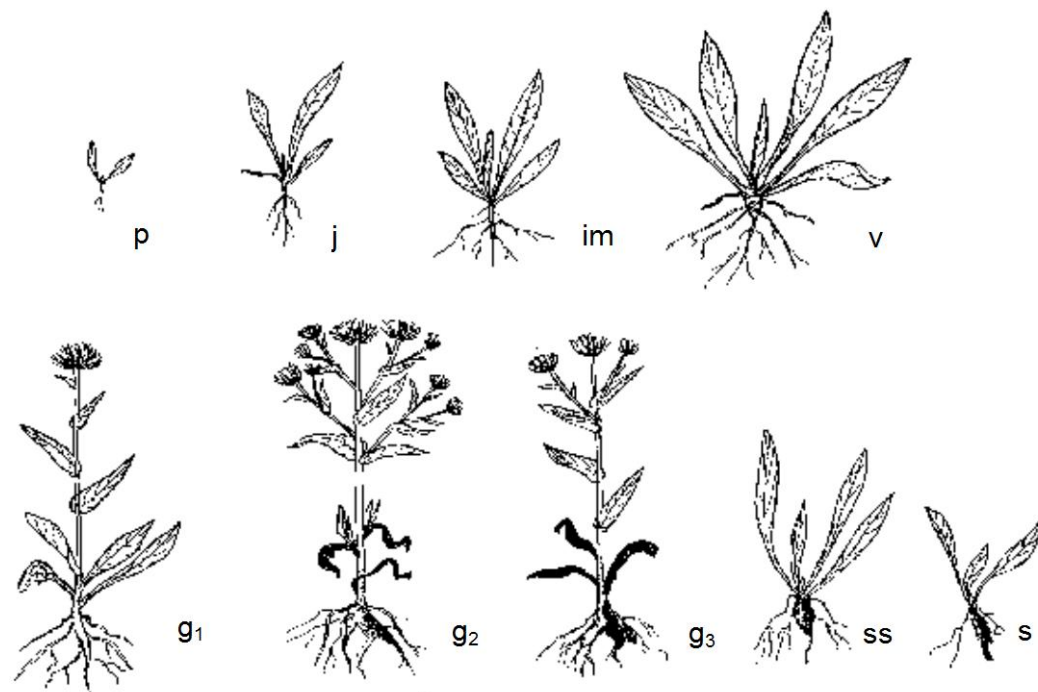


Рис. 35

27. Онтогенез репешка обыкновенного (*Agrimonia eupatoria* L.)

Репешок обыкновенный – многолетнее, травянистое, короткокорневищное растение, высотой до 30-120 см из семейства розоцветные. Стебель прямостоячий, шершавоволосистый, простой или слабоветвистый. Листорасположение очередное. Листья опушенные, прерывисто-непарноперистые, с зубчатыми, до основания продолговатыми листочками. Цветки обоеполые, мелкие, золотисто-желтые, собраны в длинную густую колосовидную кисть. Плоды мелкие, щетинистые орешки, цепляющиеся за одежду людей и шерсть животных. Время цветения – июнь-июль.

Лекарственным сырьем служит трава, иногда корни. Препараты репешка оказывают противомикробное, противовоспалительное, тонизирующее, мочегонное, желчегонное, обезболивающее, кровоостанавливающее, вяжущее, противоглистное, противоопухолевое действия (Горбунова, 1995). Настой травы применяют при различных болезнях печени, желудка, подагре; наружно – при заболеваниях полости рта, кожных заболеваниях, усталости, после больших переходов пешком (Зимин, 1992; Махлаюк, 1992). Отвар корней принимают при запущенном ревматизме, геморрое и опухолях (доброкачественных и злокачественных) (Махлаюк, 1992).

Растения содержат эфирные масла, дубильные вещества, следы витамина К (Махлаюк, 1992), горький гликозид, минеральные соли, горечи, следы никотиновой кислоты, витамины группы В, флавоноиды, кумарин, стероидные сапонины, следы алкалоидов (Зимин, 1992).

Распространен в европейской части бывшего СССР, на Дальнем Востоке, в Средней Азии (Зимин, 1992).

Произрастает на всей территории Республики Марий Эл, встречается часто (Абрамов, 1995). Растет на лугах, склонах, опушках, в изреженных лесах.

Выделение онтогенетических состояний было сделано на основании критериев выделения возрастных состояний Работнова (1950а), Уранова (1975) с дополнениями (Жукова, 1995).

Сбор материала проводился в Советском районе Республики Марий Эл.

Онтогенез репешка обыкновенного представлен на рис. 36.

ПРОРОСТКИ – небольшие растения высотой до 2-3 см, с двумя овальными семядолями и с одним или двумя веерообразными листьями, длина черешка которых в один или два раза больше листовой пластинки. Край листовой пластинки пильчатый. Имеется хорошо выраженный главный корень, от которого отходят до пяти молодых боковых корней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения образуют укороченный розеточный побег I порядка с 2-4 листьями ювенильного типа (листовая пластинка расчленена на три сегмента), семядольные листья начинают отмирать. Черешки листьев ювенильного типа в 2-3 раза длиннее листовой пластинки. Главный корень утолщается, число молодых боковых корней увеличивается до 4-6.

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются отсутствием семядольных листьев. Образуется один или два вегетативных побега. Листовая пластинка расчленена на 3 сегмента и на черешке появляются маленькие сегменты листа, которые у взрослых листьев расположены между большими сегментами листовой пластинки. Сохраняется главный корень, который приобретает темно-бурую окраску, характерную для взрослого растения. Боковые корни немногочисленны, до 5-8.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены главным побегом, который несет от 6 до 10 прерывисто-перистых листьев с явно выраженным пильчатым краем листовой пластинки. Длина листовой пластинки больше черешка в 4 раза. У основания побега имеются чешуевидные листья.

Главный корень, от которого отходят молодые боковые корни, хорошо выражен.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются одним прямостоячим генеративным побегом. Стеблевые листья по мере увеличения побега в длину уменьшаются в размерах. Главный корень отмирает, появляется короткое корневище, от которого отходят 5-8 шнуровидных придаточных корней. Сохраняются остатки отмерших листьев.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения образуют от 2 до 4-х генеративных побегов. Корневище разрастается в толщину. На нем имеются рубцы и остатки побегов прошлых лет. Корневая система сформирована молодыми и старыми шнуровидными придаточными корнями.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений наблюдается уменьшение числа генеративных побегов до 1. Происходит разрушение темного корневища, возрастает число остатков отмерших побегов и листьев. Корневище более темного цвета, чем у молодых генеративных. Корневая система представлена, главным образом, старыми придаточными корнями. Количество молодых придаточных корней невелико – от 4 до 6.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одним или двумя вегетативными побегами с 4-6 листьями виргинильного типа. Корневище темное, полуразрушенное с большим количеством остатков и рубцов от побегов и листьев.

СЕНИЛЬНЫЕ растения с одним вегетативным побегом с листьями имматурного типа. Корневище старое, с единичными придаточными корнями, легко подвергается разрушению.

Онтогенез репешка обыкновенного (*Agrimonia eupatoria* L.)

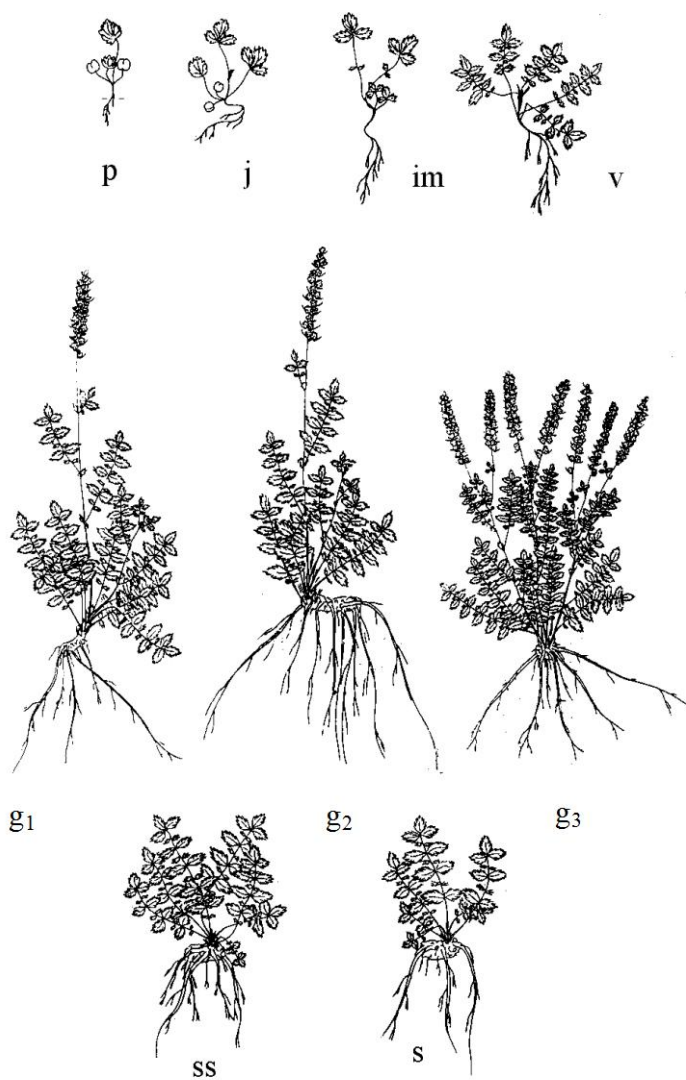


Рис. 36

28. Онтогенез родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.)

Родиола розовая – золотой корень, очиток розовый, скрипун – многолетнее, поликарпическое, короткокорневищное, травянистое растение из семейства толстянковые. Корневище обычно горизонтальное, довольно хрупкое, толстое (до 5 см), мясистое, часто ветвящееся, переходящее в толстый корень длиной до 1 м. Снаружи корневище имеет цвет старой позолоты, на изломе белое, при сушке розовеющее. От корневища отходят мясистые придаточные корни толщиной до 1,5 см, длиной до 55 см. Подземные органы имеют специфический запах розового масла и обладают горьковато-вяжущим вкусом (Кортиков, Кортиков, 1998). Летом на корневище закладывается несколько крупных почек возобновления. Почки хорошо защищены кожистыми чешуйками. Они зимуют. Весной из них развиваются надземные побеги. Переход от корневища к надземному побегу резко выражен. Побеги родиолы розовой многочисленны, диаметром 4-6 мм, сочные, прямостоячие, неветвящиеся, высотой до 70 см. Стебель снизу покрыт чешуевидными листьями, выше – зелеными. Листьев на побеге много. Листорасположение очередное. Листья простые, сидячие, продолговато-яйцевидные или эллиптические, длиной от 0,7-3,5 см, шириной от 0,5-1,5 см. Листья почти цельнокрайные или с немногочисленными неравными зубцами в верхней части. Верхние листья (под соцветием) обычно наиболее крупные. Растения двудомные. Цветки однополые, желтые или зеленоватые, четырехчленные (реже пятичленные), мелкие (длиной 3–4 мм), собраны в конечные густые многоцветковые щитковидные соцветия диаметром до 6 см. Околоцветник двойной. Чашелистики ланцетно-

линейные, желто-зеленые. Лепестки желтые, линейные или продолговатые.

Растения начинают вегетировать под покровом снега, через который позднее пробиваются молодые побеги. Стадии вегетации, бутонизации, цветения проходят быстро. Цветет в июне-августе. Наиболее длительна стадия плодоношения. Плоды созревают в июле-сентябре. Плоды – красноватые или желто-зеленые листовки с коротким носиком, длиной от 6 до 8 мм. Листовки имеют двухслойные стенки (Скляревский, Губанов, 1989; Махлаюк, 1992). Родиола розовая размножается семенами и вегетативно – частями корневищ.

У родиолы розовой используют корневища с корнями. В них содержатся 9 флавоноидов, флаволигнан, родиолин, 5 гликозидов, тирозол, дубильные вещества, эфирное масло, органические кислоты, антрагликозиды, фитостерины, сахара (Хоружая, Краснов, 1970; Почему растения лечат, 1990; Гончарова, 1999). В цветках родиолы розовой содержатся флавоноиды, алколоиды (морфин, кокаин, никотин и др.), гликозиды, дубильные вещества, сапонины, витамины, фитонциды. В спиртовом экстракте надземной части родиолы розовой обнаружены вещества различных классов: жиры, воск, стерины, третичные спирты, непредельные соединения, вещества фенольного характера, гликозиды, флавоноиды, органические кислоты, танины, белки, но все эти вещества имеются в меньшем количестве, чем в экстракте, полученном из корней.

Препараты родиолы розовой обладают стимулирующим действием на центральную нервную систему, антигипнотическим, антинаркотическим, антитоксическим по отношению к различным химическим веществам (нитриту натрия, анилину, хлорофосу, стрихнину). Они оказывают адаптогенное действие, регулируя и нормализуя многие физиологические процессы деятельности мозга и эндокринных желез, желчеотделение, повышают кровяное давление, улучшают слух,

проявляют туберкулостатическую активность, повышают устойчивость к инфекции, индуцируя образование интерферона. Препараты родиолы розовой проявляют противоопухолевую активность – оказывают антиканцерогенное, противометастатическое действие, в опытах на животных тормозят рост опухолей на 40-75% (Саратиков, Краснов, 1987; Кортиков, Кортиков, 1990; Баринова, Алексеев, 1991; Зимин, 1992; Кучина, 1992).

В научной медицине препараты родиолы розовой показаны практически здоровым людям для профилактики и снятия переутомления, возникающего при выполнении напряженной умственной и мышечной работы, для ускорения восстановительных процессов при интенсивных тренировочных нагрузках а также после соматических и инфекционных заболеваний. Родиола розовая используется в психиатрической практике при неврозах, психопатиях, шизофрениях, сексуальных расстройствах у мужчин.

В народной медицине золотой корень используется в виде примочек из отвара травы при простуде, трахоматозных воспалениях глаз. На Алтае она очень популярна, ее применяют при нервных и желудочных заболеваниях, как тонизирующее средство при импотенции, а также при надсаде, диабете, золотухе, при обильных маточных кровотечениях, для лечения малокровия (Скляревский, Губанов, 1989; Махлаюк, 1992).

Народы многих стран использовали листья родиолы розовой в пищу в качестве салата, в рецептуре безалкогольных тонизирующих напитков. Такой напиток под названием "Златен тоник Алтай" выпускается в Болгарии.

Родиола розовая встречается в Арктике, на севере Европейской части России, на Алтае, в горах Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Характерными местообитаниями являются галечники, скалы, каменистые россыпи, берега рек

и ручьев. Кроме того, родиола розовая встречается в лиственнично-кедровых редколесьях, зарослях субальпийских кустарников, на влажных высокогорных лугах (Журба, 1997).

Материал был собран в Республике Горный Алтай.

Онтогенез родиолы розовой представлен на рис. 37.

СЕМЕНА имеют удлинённо-яйцевидную форму, 1,8-2,2 мм длины и 0,8-1,0 мм ширины. Цвет семян от светло- до темно-коричневого, семенная кожура имеет резко выраженную продольную ребристость, абсолютная масса 1000 семян 0,190-0,192 мг. Семена хорошо приспособлены к суровым условиям горного климата. Оболочка их очень плотная, двухслойная, обеспечивает длительную сохранность семян в неблагоприятных условиях. Зародыш семени родиолы розовой состоит из двух семядолей, слабо развитой первичной почки и массивного первичного корешка. Прорастание семян надземное. Следует отметить, что семена при прорастивании в лабораторных условиях имеют низкую всхожесть – от 4 до 24%.

В ПРЕГЕНЕРАТИВНОМ ПЕРИОДЕ у особей родиолы розовой корневище может состоять из 8-10-летнего первичного моноподия I порядка. Средняя длина первичного моноподия может быть около 30-40 см. Ежегодно на верхнем апикальном конце корневища развиваются 2 (реже 1 и 3) надземных побега. С верхней стороны у основания каждого побега закладываются 2-3 почки возобновления, с нижней стороны, одновременно, закладываются точки роста придаточных корней.

У ПРОРОСТКОВ семядоли выносятся на поверхность почвы, сбрасывают семенную кожуру и функционируют как первые листья. Растение имеет высоту до 2 см. Главный корень небольшой, длиной до 2 см.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений семядольные листья отмирают. Растения имеют высоту от 2 до 5 см, число надземных

побегов от 1 до 3. Корневая система представлена главным корнем и боковыми корнями I и II порядков.

Для ИММАТУРНЫХ растений характерно наличие свойств и признаков, являющихся переходными от ювенильных растений к взрослым (Ценопопуляции растений, 1976). Растения высотой от 5 до 14 см, имеют от 2 до 8 вегетативных побегов, появляются корневища длиной от 1 до 4 см.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения характеризуются появлением основных черт, свойственных для взрослых растений (Ценопопуляции растений, 1976). К виргинильным растениям были отнесены растения, имеющие высоту до 26 см, вегетативных надземных побегов от 5 до 20. Кроме главного корня, формируется небольшое корневище длиной до 6 см, с системой придаточных корней.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. Основным признаком генеративных растений является наличие генеративных органов. В генеративный период наряду с ростом первичного моноподия, развивается несколько боковых побегов, представляющих моноподии следующих порядков ветвления, то есть корневище ветвится и представляет собой систему моноподиев разного порядка ветвления. У взрослых особей корневище в среднем имеет 8-10 видимых порядков ветвления, иногда 13-18. В природных сообществах особи родиолы розовой в генеративный период вступают в возрасте около 10 (8-15) лет. В возрасте 20-30 (40) лет отмечен максимальный годичный прирост подземных органов. После 30 (40) лет происходит резкое снижение процессов новообразования.

Для МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений характерным являются наличие всех черт взрослых растений, появление генеративных побегов и преобладание процессов новообразования над процессами отмирания. Молодые генеративные растения имели от 4 до 20 надземных побегов, из них 1-3 генеративные. Высота растения до 35 см. Корневище хорошо

выраженное, разветвленное, длиной 15 см и толщиной до 5 см, от которого отходят придаточные корни.

Для СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений характерны максимальное развитие вегетативных и генеративных органов, максимальная семенная продуктивность, уравнивание процессов новообразования и отмирания. К этой группе растений были отнесены особи, имеющие удлиненные генеративные побеги, высотой до 45 см, имеющие 5-25 надземных побегов, из которых до 20 были генеративными. Корневище мощное, сильно разветвленное, длиной до 18 см и с большим количеством придаточных корней.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений процессы отмирания преобладают над процессами новообразования, происходит снижение генеративных функций и ослабление процессов корнеобразования (Ценопопуляции растений, 1976). К группе старых генеративных растений были отнесены особи с удлиненными генеративными побегами, высотой до 40 см. Из 7-28 надземных побегов генеративными были 3-10. Корневище длиной до 20 см сильно разветвлено. Имеются разрушенные участки корневища, придаточные корни темные.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются полным отсутствием цветения и плодоношения, резким преобладанием процессов отмирания над процессами новообразования (Ценопопуляции растений, 1976). К субсенильным растениям отнесены особи, имеющие до 20 надземных вегетативных побегов, высотой до 29 см, длина корневищ 8-16 см. Есть разрушенные части корневища и отмершие надземные побеги.

СЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются накоплением отмерших подземных частей (корневищ и придаточных корней), вторичным появлением некоторых ювенильных черт организации у надземных органов. К этой группе были отнесены растения, имеющие от 5-12 надземных побегов. Высота растения до 24 см, а длина корневища до 10 см.

Полный онтогенез золотого корня длится около 50 лет, в отдельных случаях и больше.

Онтогенез родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.)

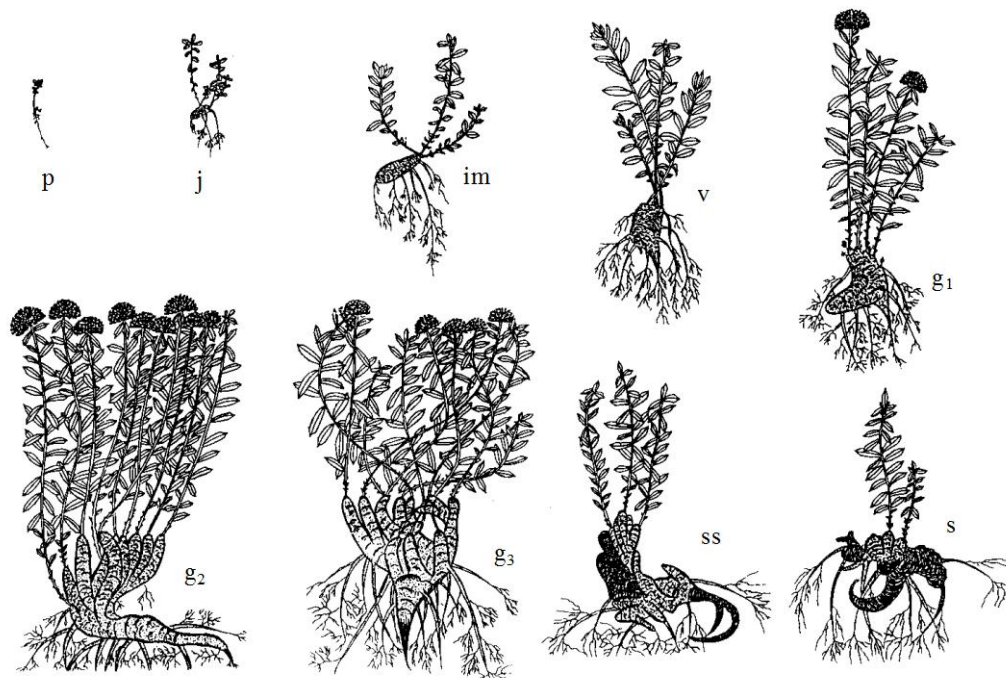


Рис. 37

Длиннокорневищные

29. Онтогенез коптиса трехлистного (*Coptis trifolia* (L.) Salisb.)

Коптис трехлистный (сем. Ranunculaceae Juss., подсем. Coptidoideae Tamura, триба Coptideae Langlet) – длиннокорневищный, симподиально возобновляющийся, вегетативно подвижный, летне-зимне-зеленый гемикриптофит с полициклическими, реже дициклическими монокарпическими побегами. Корневище длинное (до 30 см), ползучее, интенсивно ветвящееся, оранжево-бурое или желтоватое. Генеративный побег высотой 4-15 см, розеточный с 2-6 тройчато-сложными листьями. Листочки обратнойцевидные или почти округлые, 0,5-2 см длины и ширины, неравнопильчато-зубчатые, кожистые, блестящие. Цветки одиночные, терминальные (реже их 2), 1-1,6 см в диаметре, с двойным околоцветником. Чашелистики в числе 5, продолговатояйцевидные, белые. Лепестков-нектарников 5 (6-11), они короче чашелистиков, узковоронковидные, светло-желтые или оранжевые. Тычинки многочисленные. Пыльники эллиптические. Пыльцевые зерна мелкие, 16,5-20 мкм в диаметре, 9-12-поровые (Храмова, 1985). Пестики в числе 5-7, на коротко опушенных ножках. Плоды – многосеменные многолистовки.

Коптис трехлистный – дальневосточно-североамериканский бореальный вид, ареал которого охватывает притихоокеанские районы Дальнего Востока России (Хабаровский край, Магаданская и Камчатская области, Сахалин, Курилы, север Приморья), а также Японию (острова Хоккайдо, Хонсю), Канаду, север и северо-восток США, Аляску, юг Гренландии.

Наличие в вегетативных органах коптиса алкалоидов (коптин, коптизин и др.) обуславливает перспективность его применения в официальной медицине (Schramm, Tang, 1959; Uphof, 1959; Фруентов, 1987) в качестве

противовоспалительного, кровоостанавливающего средства при лечении язвы желудка, энтеритах, энтероколитах, нематодозах и др. В качестве лекарственного сырья предлагается использовать корневище с придаточными корнями и надземные побеги (траву).

Сбор лекарственного сырья (корневищ с корнями) необходимо проводить у растений генеративного периода в сентябре, а травы – в июле-августе, в фазу цветения. Заготовку на одном месте следует осуществлять с интервалом в 4-5 лет.

Онтогенез коптиса трехлистного представлен на рис. 38.

Онтогенез коптиса трехлистного подразделяется на латентный, прегенеративный, генеративный периоды; постгенеративный период в связи с интенсивным вегетативным размножением не выражен.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД длится 8-10 месяцев.

СЕМЕНА 1,5-2 мм длины, 11,2 мм ширины, продолговатые, слабо бороздчатые, бурые, блестящие. Зародыш зрелого семени маленький, длиной 9-16 мкм, состоящий из зародышевого корешка, гипокотилия, 2-х семядолей и недифференцированной почечки; эндосперм обильный.

ПРЕГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. Прорастание надземное, гипокотиллярное.

ПРОРОСТОК имеет гипокотиль до 1 см длины, светло-коричневый главный корень около 3 см длины и длинноребристые продолговато-яйцевидные семядоли с дуговидно-дланевидным жилкованием. Состояние всхода определяется появлением первого настоящего тройчатосложного листа.

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** (двулетних) особей образуется укороченный розеточный побег с 1-2 тройчатосложными зимне-зелеными листьями, сохраняющимися живыми до весенней генерации новых листьев; формируется эпигеогенное корневище. Главный корень и гипокотиль осенью отмирают; растение становится короткокорневищным.

ИММАТУРНОЕ возрастное состояние не выражено.

Для ВИРГИНИЛЬНЫХ (взрослых вегетативных) растений характерно наличие коротких восходящих эпигеогенных и длинных горизонтальных столоновидных ветвящихся гипогеогенных корневищ, обуславливающих вегетативную подвижность полицентрической особи. Надземные побеги розеточные с тройчатосложными кожистыми листьями. Особи вегетативного происхождения повторяют жизненный цикл материнского растения с ювенильной фазы развития.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД начинается с 5-7 года онтогенеза. Цветоносные побеги обычно полициклические, ортотропные с 2-6-тройчатосложными сближенными листьями в основании, которым предшествуют 3-5 чешуевидных, и удлинённым цветоносом, заканчивающимся одиночным цветком. У одной особи ежегодно образуются 1-2 (реже 3-4) генеративных побега.

Динамика накопления биологически активных веществ коптиса трехлистного в ходе его онтогенеза не изучалась.

Онтогенез коптиса трехлистного (*Coptis trifolia* (L.) Salisb.)

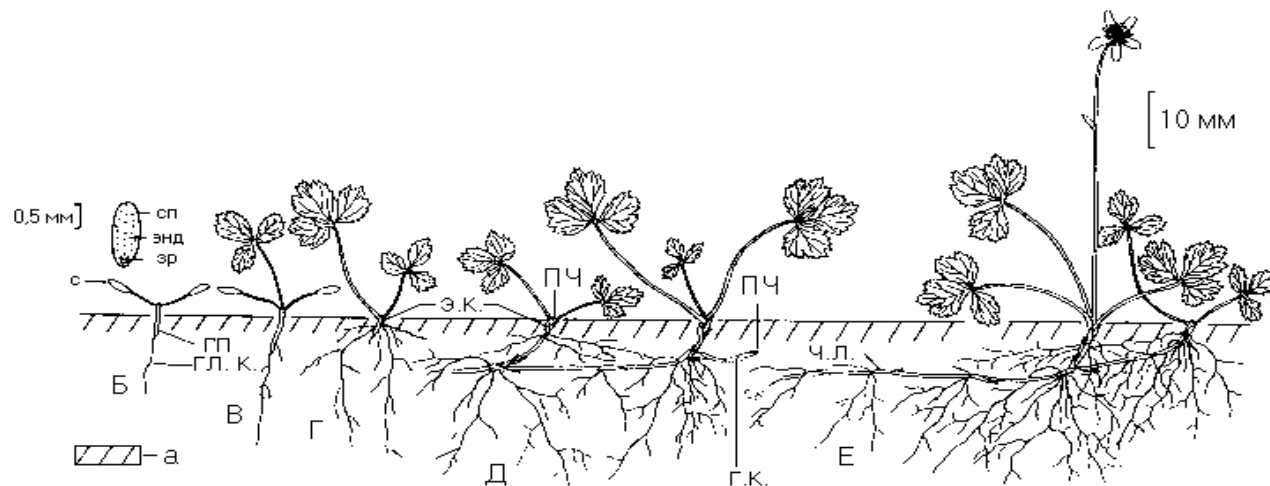


Рис. 38

А – схема строения семени (sm) в продольном разрезе. Разновозрастные особи (Б-Е): Б – проросток (pl 1), В – всход (pl 2), Г – ювенильные (j), Д – взрослые вегетативные (v), Е – генеративные растения (G); г.к. – гипогеегенное корневище, э.к. – эпигеогенное корневище, гл.к. – главный корень, гп – гипокотиль, зр – зародыш, п.к. – придаточный корень, пч – почка, с – семядоля, сп – спермодерма, ч.л. – чешуевидный лист, энд – эндосперм; а – уровень почвы

30. Онтогенез майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt.)

Майник двулистный – многолетнее, травянистое, длиннокорневищное растение из семейства Asparaginaceae. Побеги удлинённые с укороченным основанием. Корневище тонкое, плагиотропное, гипогеевое, располагается на глубине 3-4 см. По приуроченности корневой системы к верхним почвенным горизонтам майник относится к корнеподстильным растениям (Кирикова, 1975). По всей длине корневища равномерно, “мутовками”, по 4-5 расположены придаточные корни длиной около 50 мм, по числу мутовок можно судить о возрасте особи (Ипатов, Кирикова, Спрингель, 1966). Побеги удлинённые, с укороченным основанием, стебель высотой 8-20 см, прямостоячий, опушённый в верхней части, несет 2 (реже 1-3) листа, сближенных у основания цветоноса. Листья черешковые, простые, цельные, с глубокосердцевидно-яйцевидным основанием, острой верхушкой, с дуговидным жилкованием. Цветки белые. Соцветие – верхушечная кисть. Количество цветков колеблется от 4 до 23. Зацветает майник во второй половине мая и цветет весь июнь. Запах цветков нежный и приятный; возможно самоопыление, без участия насекомых. Плод – синкарпная ягода с 1-3 почти шаровидными семенами. М.И.Нейштадт (1963) указывает, что майник зацветает на 3-й год. По Л.А.Кириковой и И.В.Спрингелю (1966) побеги майника зацветают на 3–4 год и живут не более 7 лет. Прорастают семена весной. Распространение семян происходит с помощью птиц (дроздами и рябчиками) (Левина, 1981). Большинство исследователей отмечают, что основная роль принадлежит вегетативному размножению при партикуляции клонов.

Майник двулистный используется как противовоспалительное, жаропонижающее, антигельминтное, вяжущее

средство (Зимин, 1992, Растительные ресурсы, 1994). В народной медицине применяется наружно при заболевании ногтей и конечных суставов рук и ног, а также в виде отвара внутрь при сердечно-сосудистых заболеваниях, болезнях почек, простуде, высокой температуре.

Майник двулистный относится к евро-азиатскому бореальному виду. Ареал включает значительную часть Европы (от Скандинавии до Средиземноморья) и Азии (Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Китай, Япония). В лесной зоне растет от Карелии и до берегов Балтийского моря. На востоке – от Урала до Камчатки и Сахалина включительно, на юге до Молдавии и Волгоградской области, очень редок на Кавказе, (Федченко, 1935).

Рядом исследователей он относится к формационным спутникам еловых лесов (Порфирьев, 1961), встречается как в коренных, так и во вторичных сообществах. Наибольшая продуктивность его отмечена в нарушенных ценозах (Вахрамеева, Малева, 1990; Файзуллина, Закамский, Шестакова, 1993).

Материал для описания онтогенеза собран в лесных ценозах Национального парка “Марий Чодра”, а также на территории Русско-Шойского лесничества.

Онтогенез майника двулистного представлен на рис. 39.

СЕМЕНА относятся к типу семян однодольных растений с эндоспермом. Они шаровидные, светлые, по 2-3(4) в плоде (Федченко, 1935), внутри семян маленький до 1,5 мм овальноцилиндрический недифференцированный зародыш (Трофимов, 1963). Прорастание подземное (Рысина, 1973, Трофимов, 1963).

ПРОРОСТКИ ведут подземный образ жизни. При прорастании семени с влагалищной частью семядоли выносятся точка роста и зачаток корешка. Черешок короткий, до 1,0 – редко 1,5 мм длины. Влагалище трубчатое. Вместе с влагалищем семядоли выносятся и конус нарастания. Из

эндосперма к конусу нарастания питательные вещества переносятся по укороченному черешку семядоли – связнику, длина которого обычно не превышает 1-1,4 мм. В пазухе трубчатого влагалища семядоли закладывается почка, которая к осени имеет длину до 10-15 мм. В течение всего первого года жизни почка остается под землей. Хорошо сформированные проростки в середине июня имеют почку до 1,0-1,5 см длины, своей верхушкой доходящую до уровня почвы. Длина главного корня колеблется от 0,2 до 0,4 см. У части проростков имеются боковые корни длиной до 0,5-1,0 см. (Трофимов, 1963). Продолжительность состояния – 2 года.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения – однопобеговые, имеют сердцевидный лист с заостренным концом, непохожий на листья взрослых особей. В основании удлинённого побега имеется 2-3 чешуевидных листа. Формируется корневище. На корневище развиваются придаточные корни. В этом возрастном состоянии высота растения достигает 40-50 мм, длина листовой пластинки – 22-28 мм, ширина листовой пластинки – 15-22 мм. Продолжительность этого онтогенетического состояния 1–2 года.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены удлинённым вегетативным побегом с укороченным основанием высотой 30–50 мм. Лист похож на листья взрослых растений, но меньшего размера. Длина листовой пластинки варьирует от 30 до 40 мм, ширина листовой пластинки – 23-32 мм. Корневище начинает ветвиться. Продолжительность онтогенетического состояния 2-3 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения семенного происхождения представлены полицентрической системой из 3-6 парциальных удлинённых побегов, с укороченным основанием, соединённых коммуникационными корневищами. Каждая особь имеет 4-12 отбегов и 2-6 коммуникационных корневища. Парциальные побеги возникают из верхушечных почек

молодых корневищ – отбегов. Отбеги формируются из пазушных почек на корневище. От растений предыдущих возрастных состояний они отличаются более крупными размерами. Средняя высота побегов равна 73-120 мм, длина листовой пластинки – 40-60 мм, ширина листа варьирует от 30 до 40 мм. Корневище утолщается, увеличивается число придаточных корней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения образуют полицентрическую систему из 1-2 генеративных и 8-15 вегетативных побегов. Зачатки генеративных органов закладываются с осени и зацветают на следующий год весной, но кроме заложенных заранее элементов генеративного побега, происходит образование еще новых (Серебряков, 1952). У особей вегетативного происхождения генеративные побеги возникают в более старых полицентрических системах. Побеги, возникающие на корневище, зацветают на 3-4 год, а живут не более 7 лет (Вахрамеева, Малева, 1990). Число отбегов больше коммуникационных корневищ. Высота генеративного побега достигает 200 мм, количество листьев 2 (3), длина листовой пластинки равна 30-45 мм, ширина – 21-40 мм. Молодые придаточные корни – светлые, появляются более старые – темные.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ образуют полицентрическую систему из многих парциальных побегов. Число генеративных побегов возрастает. Растения в этом возрастном состоянии обильно цветут и плодоносят. Система придаточных корней развита наиболее сильно. Высота генеративных побегов достигает 105-150 мм, длина соцветия – 40-50 мм, длина листовой пластинки – 39-50 мм, ширина листовой пластинки равна 25-40 мм.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. В природных популяциях майника двулистного обнаружены только парциальные побеги этого возрастного состояния. Им характерны следующие особенности: высота побега бывает 107-150 мм,

длина листовой пластинки 28-50 мм, ширина 20-40 мм, длина соцветия 30-40 мм. Число живых придаточных корней в этом возрасте сокращается.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения утратили способность к цветению. Происходит разрушение коммуникационных корневищ и обособление парциальных побегов. Листья им-матурного типа. Высота побега 45-55 мм, длина листовой пластинки 20-45 мм, средняя ширина листовой пластинки 28 мм, в целом эти особи напоминают им-матурные, от которых они отличаются старыми придаточными корнями темного цвета.

СЕНИЛЬНЫЕ особи представлены парциальными побегами высотой от 40 до 50 мм, имеют листья, похожие на листья ювенильных растений. Наблюдается массовое отмирание придаточных корней. Живых корней в сенильном состоянии очень мало.

Таким образом, диагностическими признаками онтогенетических состояний майника двулистного являются: степень развития полицентрической системы, соотношение коммуникационных корневищ и отбегов, размеры листьев.

Онтогенез майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt.)

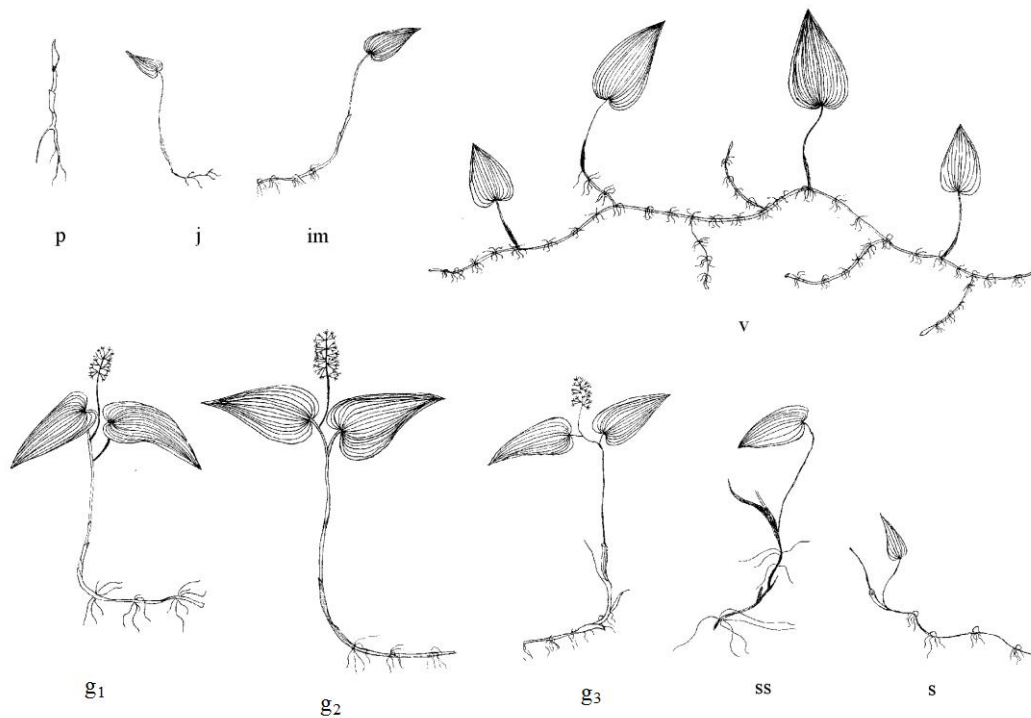


Рис. 39

Ползучие травы

Наземно-столонообразующие

31. Онтогенез живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.)

Живучка ползучая – наземно-столонообразующий травянистый многолетник из семейства губоцветные. Имеет главный розеточный побег с 2-3 (4) парами листьев. Листья зимующие, двух (осенне-весенне-летней и летне-осенней) генераций (Комарова, 1986). В пазухах нижних розеточных листьев развиваются надземные столоны с укореняющимися дочерними розеточными побегами, которые образуются из терминальной почки столона. Цветы собраны в неограниченный колосовидный тирс с парциальными цимозными соцветиями. Живучка ползучая – перекрестно опыляемый вид, но при долгой плохой погоде возможна клейстогамия (Нейштадт, 1963). Плоды – ценобии, семена эллиптические, блестящие, слабоволнистые, крупносетчатоячеистые, с полнотью сформированным прямым зародышем, обычно без эндосперма (Рысина, 1973; Николаева и др., 1985).

Распространена в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах в Скандинавии, центральной и восточной Европе, Иране и на Кавказе. Евроазиатский вид. Культивируется как декоративное растение. Натурализовался в Америке, Японии.

Материал для описания онтогенеза живучки ползучей собран на северной границе распространения вида, в подзоне средней тайги Республики Коми (в Сысольском, Сыктывдинском и Койгородском районах). Исследованы ценопопуляции живучки ползучей на суходольных лугах, в мелколиственных и смешанных хвойно-мелколиственных лесах.

Лекарственное экистероидсодержащее растение. Применяется в народной медицине как кровосвертывающее и средство против лихорадки (Нейштадт, 1963).

Онтогенез живучки ползучей представлен на рис.40.

ОНТОГЕНЕЗ ГЕНЕТЫ:

СЕМЕНА (se). Окраска зрелых семян светло-коричневая. Длина $2,07 \pm 0,02$ мм, ширина $1,27 \pm 0,03$ мм. Масса 1000 семян составляет 0,9735 г. Выполненность (Левина, 1981) достигает 60-80%. Зародыш сформирован полностью, эндосперм отсутствует.

ПРОРОСТКИ развивают розеточный побег. Семядоли овально-яйцевидные голые. Первые листья всходов супротивные, овальные, с неровно-волнистыми краями, черешки длинные. Корневая система представлена главным и боковыми корнями.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи состоят из розеточного побега, имеющего 1-2 пары листьев с широкоовальными пластинками. Семядоли отсутствуют. Длина листовых пластинок у исследованных нами растений колеблется от 0,5 до 6,2 см. У ювенильных особей по мере развития настоящих листьев из узлов побега напротив каждого листа развивается придаточный корень, и их корневая система смешанного типа представлена уже системой разветвленного главного корня и придаточными корнями.

ИММАТУРНЫЕ особи имеют главный розеточный побег с 2-3 парами выемчато-зубчатых длинночерешковых с овальной пластинкой листьев. В пазухах прошлогодних листьев заложены слаборазвитые (0,1-0,2 мм) боковые почки, из которых не развиваются столоны. Корневая система состоит из системы разветвленного главного и придаточных корней. Абсолютный возраст особи – 2-3 года.

Семенные особи составляют очень незначительную часть исследованных растений живучки ползучей. Подавляющее большинство из них являются ракетами, или побегами вегетативного происхождения.

ОНТОГЕНЕЗ РАМЕТЫ:

ИММАТУРНЫЕ раметы – молодые, отделившиеся от материнского растения, розеточные побеги. Они отличаются от имматурных особей наличием остатков столона, их корневая система состоит из малоразветвленных придаточных корней. Размеры листьев имматурных особей и рамет одинаковы и составляют в среднем $10,57 \pm 0,12$ см. В этом возрастном состоянии в подзоне средней тайги Республики Коми растения находятся от 1 до 6 и более лет.

В дальнейшем описании возрастных состояний живучки ползучей объединено описание особей семенного и побегов вегетативного происхождения. На северной границе распространения побеги живучки ползучей в подавляющем большинстве развиваются по полициклическому типу, зацветая часто на 3-6 и более поздние годы жизни. Установить достоверно происхождение такого растения часто невозможно из-за разрушившейся нижней части укороченного розеточного побега.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представляют розеточный укороченный побег с 2-4 парами листьев, в пазухах нижних листьев которого развиваются почки, дающие начало столонам. Длина наибольшего листа таких растений составила в среднем $11,80 \pm 0,13$ см. На побеге развивается $1,6 \pm 0,4$ столона. Их развитие происходит в течение всего сезона, часть пазушных почек побега в состоянии покоя. Корневая система состоит из придаточных корней, у особей иногда сохраняется главный корень. После укоренения молодых розеточных побегов до распада плагиотропной части столона виргинильные растения представляют парциальный куст. На границе ареала молодые розетки переходят в это возрастное состояние на 2-3-й год жизни, но чаще – в более поздние сроки.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения состоят из полурозеточного генеративного побега. Цветочная почка часто закладывается осенью. Весной происходит одновременное развитие

удлиненного генеративного побега и столонов из пазушных почек розетки. В районе исследований на парциальном побеге развивается единственный цветонос с 7-14 ложными мутовками. Высота удлиненного генеративного побега $21,49 \pm 0,48$ см, длина соцветия $13,92 \pm 0,37$ см. Столоны в ряде местообитаний отсутствуют. Новая генерация листьев и корней на побеге не развивается.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют побеги, на которых в следующий год после цветения образуются столоны из проснувшихся пазушных почек. Они дают начало новым парциальным побегам. Корневая система развивается только на новой розетке и состоит из придаточных корней.

ОТМИРАЮЩИЕ растения представляют остатки укороченного розеточного побега, которые постепенно разлагаются.

На северной границе распространения обнаружены следующие варианты онтогенеза особей и парциальных побегов живучки ползучей: с последовательным прохождением всех онтогенетических состояний, с пропуском одного или нескольких возрастных состояний, отмирание на разных этапах развития.

В районе исследований ярко выражено такое проявление временной поливариантности, как нормальное и замедленное онтогенетическое развитие живучки ползучей. Основой служит ди- и полицикличность развития генеративных рамет. Дициклическое развитие характерно для побегов в центральной части ареала (Серебряков, 1952) и встречается довольно редко в районе исследований, только в наиболее благоприятных для вида экотопических условиях. Для большинства рамет характерно замедленное, полициклическое развитие побегов, когда цветение наступает на третий или последующие годы жизни. Развитие таких рамет происходит с задержкой в имматурном и виргинильном возрастных состояниях. Для особей характерно замедленное развитие с задержкой в ювенильном, имматурном и виргинильном возрастных состояниях.

Онтогенез генеты (А) и раметы (Б) живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.)

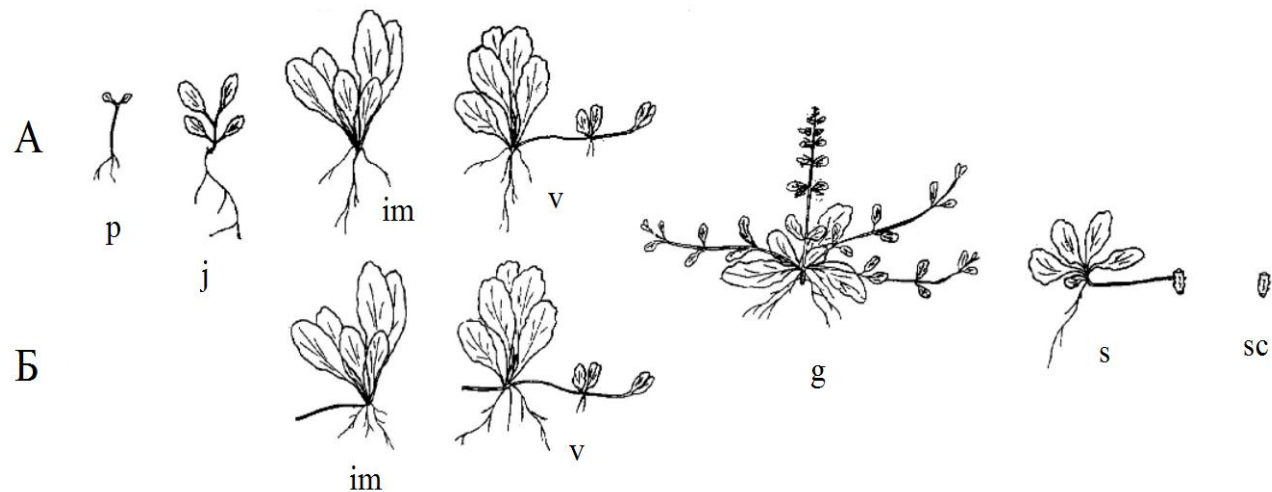


Рис. 40

32. Онтогенез кошачьей лапки двудомной (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.)

Кошачья лапка двудомная – наземно-ползучее, многолетнее, поликарпическое, травянистое растение. Ее можно отнести к группе наземно-ползучих травянистых растений, образующих специализированные "плети" с зелеными ассимилирующими листьями (Серебрякова, 1981). По классификации жизненных форм растений Раункиера – гемикриптофит или активный хамефит (Воронов, 1973).

Побеги диагеотропные. В начале они развиваются как плагиотропные, затем верхушка побега принимает ортотропное положение, побег укореняется, развиваясь далее как укороченный (розеточный – до перехода в генеративное состояние, полурозеточный после перехода в генеративное состояние). Многолетняя побеговая часть взрослого растения состоит из эпигеогенных корневищ, образованных базальными частями розеточных побегов, связанных постепенно разрушающимися (в течение 1-3-х сезонов) корневищами – бывшими плагиотропными побегами.

Таким образом, у *A.dioica* побеги дифференцированы на ортотропные и плагиотропные, но не очень глубоко: как правило, это связано лишь со сменой форм роста одного и того же побега. Розеточные ортотропные побеги достигают высоты 5-7 см, плагиотропные – до 10-12 см длины. Нарастание системы побегов симподиальное.

Листья розеточных побегов лопатчатые 3-10 мм ширины, тупые, иногда с маленьким остроконечием, к основанию постепенно сужены в черешок; с нижней стороны беловойлочные, сверху голые зеленые; молодые листья часто опушены с обеих сторон.

Корневая система образована придаточными корнями, которые сосредоточены, главным образом, на корневищах (на базальных участках розеточных побегов), реже на "пле-

тях”. Длина придаточных корней 15-25 см, диаметр – 0,4-0,6 мм. Длина корней II порядка 1-3 см, диаметр 0,2 мм, III порядка – 0,5-2 см и 0,1 мм (Рысин, Рысина, 1987). Большая часть придаточных корней сосредоточена в подстилке и приповерхностном слое почвы, лишь немногие корни уходят в глубину до 15-20 см в вересковом и черничном типах сосняков, зафиксировано проникновение ее корней в почву на большую глубину – 28 и 45 см соответственно. Длина отдельных корней I порядка составляет 8-45 см в вересковом типе и 6-59 см – в черничном. Значительно менее развитые корневые системы это растение имеет на белоусовом лугу – длина корней 7-12 см, глубина – 2-10 см.

Растение двудомное. Наряду с нормальным половым процессом имеет место апомиксис.

Для *A.dioica* изучено (Волкович, 1972) соотношение полов в разных сообществах от сосняка в Литве до пустошно-го луга (3200 м) на Чегете. Во всех случаях преобладают женские особи, но выше в горах возрастает процент мужских особей. Это связано с большей ксерофитностью и психофитностью мужских особей, затрудненным опылением в горах. Преобладание женских особей связывают с апоспорией – образованием зародышевого мешка из вегетативных клеток семязпочки, так как в этом случае из женских особей возникают только женские особи. Во всех случаях процент женских особей больше, но в высокогорьях эта разница менее значительна.

Наши исследования этого вопроса позволяют отметить, что раздельнополые растения этого вида не отличаются по набору морфологических признаков в прегенеративный период. Нами отмечено, что в популяциях *A.dioica* Московской области мужские растения составляют только 25% всех генет (клонов) популяции.

Генеративные побеги одиночные, беловойлочные, прямые, высотой до 30 см; с 5-10 листьями, более или менее

прижатыми к стеблю, сидячие, с обеих сторон беловойлочные, верхние почти линейные или продолговато-ланцетные, длиной 10-15 мм, шириной 1-1,5 мм, на верхушке с остроконечием. Генеративные побеги женских особей значительно длиннее таковых мужских (на 10 см). Корзинки в числе 3-15 сжаты в простые щитковидные или головчатые соцветия. Цветоносы, как и основания корзинок, беловойлочные, обычно короткие, иногда удлиненные. Корзинки 5-6 мм ширины. Корзинки с мужскими цветками с шириной, превышающей высоту; корзинки с женскими цветками вытянуты, цилиндрические. Листочки обертки мужских корзинок: наружные – обратнояйцевидные, тупые, внутренние более вытянутые все белые или розовые, цельнокрайние или на верхушке неглубоко и неравно зубчатые, у основания войлочные, иногда желтовато-коричневые. Листочки обертки женских корзинок от ланцетных до линейно-ланцетных и линейных, острые или заостренные, по краю слегка зазубренные, розовые или белые, в нижней половине светло-зеленые и травянистые, сверху перепончатые, самые наружные у основания скудновойлочные.

Цветоложе женских корзинок зеленое, коническое, ямчатое, шероховатое, длиной 31 мм, шириной около 2 мм, высотой 1,5 мм. Цветоложе мужских корзинок зеленое, коническое, ямчатое, около 1 мм ширины и 0,7 мм высоты.

Венчик мужских и обоеполых цветков белый, ворончатотрубчатый, 3-5 мм длины, расширенный в верхней части и с 5 (4) зубчиками; у немногочисленных (5-6) цветков в корзинке тычинки несколько выдаются из венчика и превышают хохолок, у остальных – равны венчику или короче. Прилистники линейно-ланцетные, сросшиеся в трубку, на верхушке островатые, у основания с нитевидными придатками. Пыльца обильная, желтая. Хохолок мужских цветков из ряда сросшихся при основании, снежно-

белых, булавовидно-расширенных, плоских, перистых образований.

Женские цветки тонкотрубчатые, длиной около 5 мм, розоватые или беловатые с розовым хохолком в розовых корзинках и с белым – в белых. Волоски хохолка очень тонкие, шелковистые, шероховатые, очень мелко перистые, но не расширенные на верхушке, едва превышают венчик. Трубка венчика на верхушке с 5 (4) нитевидными неравными долями. Столбик выдается из венчика на 1 мм, раздвоенный, с двумя торчащими вверх неравными окрашенными лопастями рыльца, у основания луковичеобразно расширенный (Флора СССР, 1954).

A.dioica – широко распространенный вид с евроазиатским типом ареала, растущий в лесной и тундровой зонах, в горах – до альпийского пояса. Местообитания – открытые каменистые, песчаные участки, опушки лесов, встречается на сухих и открытых склонах, на речных террасах и сухих лугах. Типичный боровой вид, встречающийся почти исключительно в суховатых и светлых сосновых лесах, может расти и в сосняках других типов – черничных, молиниевых, и даже долгомошных, но неизменно – на открытых и сухих участках латками и куртинами различных размеров.

Растение обычно не поедается крупным и мелким рога-тым скотом, лошадьми. Надземная часть содержит алкалоиды. С лекарственной целью используют цветочные корзинки, содержащие дубильные вещества, смолу, углеводород – $C_{18}H_{58}$, фитостерин и обладающие сильным желчегонным свойством (Землинский, 1951).

Схема онтогенеза генеты *Antennaria dioica* представлена на рис. 41а.

СЕМЕНА мелкие, длиной около 1 мм; вальковатые, гладкие. Всхожесть семян сохраняется в течение 2-3-х лет. Для прорастания не требуют периода покоя. Прорастание семян надземное.

ПРОРОСТКИ появляются на 5-7 день после посева. Семядоли ассимилирующие, продолговатые, на верхушке закруглены, длиной 1-3 мм. Гипокотиль утолщен, его длина 1-3 мм. Растение имеет один главный корень длиной до 4 мм. Эпикотиль не выражен. Главный побег укорочен, несет 1-3 продолговатых, беловойлочных с обеих сторон листа. Длина листа 3-5 мм. Продолжительность онтогенетического состояния 1-3 недели.

ЮВЕНИЛЬНОЕ растение теряет семядольные листья. Розеточный побег несет 2-4 спирально расположенных продолговатых или обратно узко-яйцевидных, на верхушке острых листа длиной 3-10 мм. В диаметре розеточный побег – 1,0-1,5 см.

Корневая система образована главным корнем длиной 2-3 см с 3-5 боковыми корнями.

Продолжительность онтогенетического состояния около одного месяца.

ИММАТУРНОЕ растение имеет розеточный побег, который несет 3-7 листьев длиной 5-25 мм. Диаметр розетки листьев увеличивается до 2-5 см. Розеточный побег несет все переходные формы листьев от обратнойяйцевидной до обратно узко-яйцевидной. Размеры листьев, однако, менее таковых у взрослых растений.

Появляются придаточные корни, что служит качественным критерием перехода в это онтогенетическое состояние. В корневой системе растения главный корень может выделяться по толщине и длине.

Продолжительность онтогенетического состояния около 3-х месяцев.

Растение в **ВИРГИНИЛЬНОМ** состоянии представлено розеточным побегом, несущим 4-10 листьев. Листья обратнойяйцевидные с суженным основанием и острой верхушкой. Диаметр розетки листьев – 3-7 см. Листья достигают размеров взрослых растений (20-50 мм длины,

5-12 мм ширины). Хорошо развита система придаточных корней. Главный корень не выделяется. Длина корней 2-12 см.

В этом онтогенетическом состоянии начинается образование плагиотропных побегов-плетей, то есть происходит начало вегетативного разрастания – симподиального нарастания системы побегов.

Продолжительность онтогенетического состояния около одного года или более.

В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии растение представляет собой небольшой клон, образованный 1-5 генеративными полурозеточными побегами и 15-50 дочерними раметами, которые образованы розеточными побегами (побеги II - III порядков, одного-двух последовательных поколений рамет). Раметы такой генеты (клона) достигают j-g₁ онтогенетического состояния.

Центр поселения клона хорошо дифференцирован.

Продолжительность онтогенетического состояния 1-2 года.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии генета образована совокупностью рамет j-g₃ онтогенетического состояния. Число рамет – десятки-сотни штук. Диаметр генеты-клона 0,5-3 м.

Центр поселения клона можно выделить: четко определяются старая (центральная) и молодая (периферическая) зоны. Элементы клона пространственно не разобщены.

Продолжительность онтогенетического состояния 2 года и более лет.

Генеты СТАРОГО ГЕНЕРАТИВНОГО состояния представляют собой пространственно разобщенные участки клона, составленного разновозрастными (j-ss) раметами. Продолжительность онтогенетического состояния не определена. Генеты A.dioica образуют компактные клоны, которые, имеют центробежный характер разрастания: более

старую центральную и молодую периферическую зоны. Центростремительное нарастание связано с тем, что в развитии клона не реализуется приживание всех побегов разрастания в силу большей вероятности приживания периферических, по отношению к центру клона, плетей каждой раметы. Последнее обстоятельство усиливается относительно большой (по сравнению с *H. pilosella*) длительностью жизни рамет и относительно небольшой (сравнимой с диаметром раметы) длиной плетей.

Завершается онтогенез генеты гибелью последнего поколения пространственно разобщенных моноподиально нарастающих розеточных побегов-рамет, находящихся в субсенильном онтогенетическом состоянии.

Онтогенез раметы кошачьей лапки двудомной представлен на рис. 41б.

Раметы *A. dioica* возникают обычно на концах плагиотропных пазушных побегов-плетей, образованных материнским растением v-g онтогенетического состояния. Верхушка такой плети принимает ортотропное положение, в месте перегиба интенсивно возникают придаточные корни; происходят заложение и развитие розеточного побега новой раметы.

Другие варианты образования рамет встречаются крайне редко. Образование рамет происходит: 1) из почек возобновления материнского розеточного побега на следующий год после его цветения; 2) из почек на коммуникационных побегах (плетях) генеты. Такие раметы не имеют в своем основании плагиотропного участка (или он очень слабо выражен). Считать такую структуру раметой нам позволяет то обстоятельство, что она всегда образует собственную корневую систему. Укоренение рамет происходит в мае-июне или августе-сентябре. Ниже приведено подробное описание онтогенеза рамет.

Как было упомянуто выше, образование раметы начинается с того, что из почки, расположенной в пазухе листа материнского розеточного побега, образуется удлинённый, плагиотропный побег – плеть. Он несет зеленые листья, несколько меньшие по размерам (17-25 мм), чем листья материнского розеточного побега. Длина такой плети составляет обычно около 7 см (3-15 см). Относительно быстро (через месяц) плагиотропное нарастание сменяется ортотропным, побег становится розеточным. На участке стебля, где происходит изменение направления роста побега, обязательно образуются придаточные корни. Образование корней на плагиотропной части побега возможно, но необязательно. Такой только что образованный розеточный побег с 3-6 листьями первых сближенных узлов и первым собственным придаточным корнем мы дифференцируем как рамету ЮВЕНИЛЬНОГО онтогенетического состояния. Розеточный побег раметы несет листья ювенильного типа – обратно-яйцевидной формы. Длина укороченного побега – 5-15 мм. Длина листьев 9-24 мм, ширина 4-7 мм. Листовая пластинка беловолочная. Диаметр розетки листьев 2-4 см, что составляет менее половины размера розетки взрослой раметы. Корень обычно один, длина его не превышает 4 см. Продолжительность ювенильного онтогенетического состояния 1-4 недели.

Раметы в ИММАТУРНОМ онтогенетическом состоянии отличаются большее число листьев розеточного побега (7-11 листьев) и начало формирования системы придаточных корней. Диаметр розеточного побега составляет половину от диаметра розеточного побега взрослой раметы. Форма листьев отличается от таковой у ювенильных рамет. Листья взрослого типа обратно узко-яйцевидные. Листья сильно опушены. Длина листа 20-40 мм, ширина до 10 мм. Число корней 3-5, максимальная длина 5 см. Продолжительность

онтогенетического состояния 0,5–4 месяцев. В этом онтогенетическом состоянии растения чаще всего зимуют.

Раметы в ВИРГИНИЛЬНОМ онтогенетическом состоянии имеют розеточный побег диаметром 3-7 см. Ортотропный розеточный побег несет 7-28 листьев этого года и 3-14 прошлогодних, отмерших или отмирающих. Соотношение этих двух групп листьев составляет обычно 3:1. Длина листьев 15-50 мм, ширина 5-15 мм. Молодые листья более опушены, чем старые. Раметы в этом состоянии уже способны образовывать побеги вегетативного размножения – плети. Таких пазушных побегов обычно 2-7, длина их 3-10 см, они олиственны несколько меньшими по размерам листьями. У виргинильных рамет отмечена хорошо развитая система придаточных корней, отходящих от плагиотропной части розеточного побега. Корни шнуровидные, мало ветвящиеся (ветвление до III порядка). Число корней 5-8, длина их составляет 8-18 см. Продолжительность онтогенетического состояния 0,5-12 и более месяцев.

Онтогенез раметы завершается с переходом ее в генеративное состояние. Эта особенность рамет *A. dioica* связана с тем, что единственный побег, образующий ее, по природе своей монокарпичен. Таким образом, завершение онтогенеза раметы связано с расхождением всей апикальной меристемы розеточного побега раметы на образование генеративных органов. Переход в генеративное онтогенетическое состояние всегда сопровождается образованием розеточного побега, пазушных плагиотропных побегов-плетей.

Рамета ГЕНЕРАТИВНОГО онтогенетического состояния представляет собой розеточный побег, несущий 5-15 листьев, длина листьев – 30-70 мм. Рамета имеет 5-10 хорошо развитых придаточных корней длиной 8-15 см. Завершается розеточный побег раметы всегда единственным цветonoсным побегом длиной 5-35 см. В пазухах нижних листьев розетки образуются 1-7 плетей длиной 3-7 см.

Как было описано выше, онтогенез генет, образованных монокарпическими ракетами, проходит с постепенным старением в череде поколений ракет. Тем самым генеративный период ракет как элементов генеты, имеющей собственный онтогенез, можно подразделить на три традиционных для генеративного периода онтогенетических состояния.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАМЕТЫ в пазухах листьев образуют плети, несущие мелкие (до 15 мм) листья. Число плетей 3-5 на ракету. Длина плетей 3-7 см. Листья розеточного побега ракета длиной 20-60 мм, шириной 7-20 мм. Число молодых фотосинтезирующих листьев от 3 до 14; стареющих листьев – 3-9. Соотношение молодых и старых листьев – 3:2. Длина придаточных корней 5-17 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАМЕТЫ. Образуют 7 и более плетей. Количество возникающих плетей максимально именно для ракет этого онтогенетического состояния. Длина плетей 3-10 см. Листья розеточного побега ракета, как и в других онтогенетических состояниях, лопатчатые, цельнокрайние, сидячие. Длина листовой пластинки 20-70 мм, ширина – 6-22 мм. Соотношение длины к ширине листа 3:1. Соотношение молодых и старых листьев составляет 2:3. Листьев этого года – 3-14. Прошлогодных листьев – 7-16. Хорошо развита система придаточных корней. Длина корней 5-20 см.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАМЕТЫ. У большинства ракет в этом онтогенетическом состоянии отсутствуют пазушные побеги (плети). Генеративный побег чаще всего один. Уменьшается диаметр розеточного побега ракета. Размеры листьев розеточного побега ракета: длина 15-50 мм, ширина 5-19 мм. Большая часть листьев в розетке – это отмирающие, прекращающие фотосинтез. Отношение числа живых листьев к числу стареющих составляет 1:4. Живых листьев этого года – 3-6. Отмирающих листьев – 9-23. Растения имеют хорошо выраженное эпигеогенное

корневище с системой придаточных корней. В ходе онтогенеза раметы меняется соотношение между листьями этого года и прошлогодними листьями (следствие изменения интенсивности процессов новообразования и отмирания): в v -состоянии оно составляет 3:1, в g_1 – 3:2 (преобладание процессов новообразования), в g_2 – 2:3, в g_3 – 1:4 (наиболее интенсивны процессы отмирания).

Характерной особенностью рамет в СУБСЕНИЛЬНОМ онтогенетическом состоянии является уменьшение диаметра розеточного побега, что хорошо видно по относительно-му размеру старых и молодых листьев розетки. Длина листьев уменьшается вдвое. Средняя длина листовой пластинки равна 9 мм, ширина 3-4 мм. Обедняется обычно и корневая система, число корней уменьшается до 1-3 на рамету. Для розеточного побега раметы в этом состоянии характерно накопление старых, отмерших листьев (обычное соотношение – 2-3 молодых, 5-9 старых). Происходит уменьшение размеров последних 5-6 листьев. Раметы, образованные на "пеньках" побега материнской раметы, завершившей свой онтогенез образованием соцветия, чаще всего из $im-v$ онтогенетического состояния переходят в ss . Здесь определенно сказывается влияние старых частей растения на ускоренное старение раметы (Ефейкин, 1970; Казарин, 1969).

Онтогенез генет кошачьей лапки двудомной (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.)

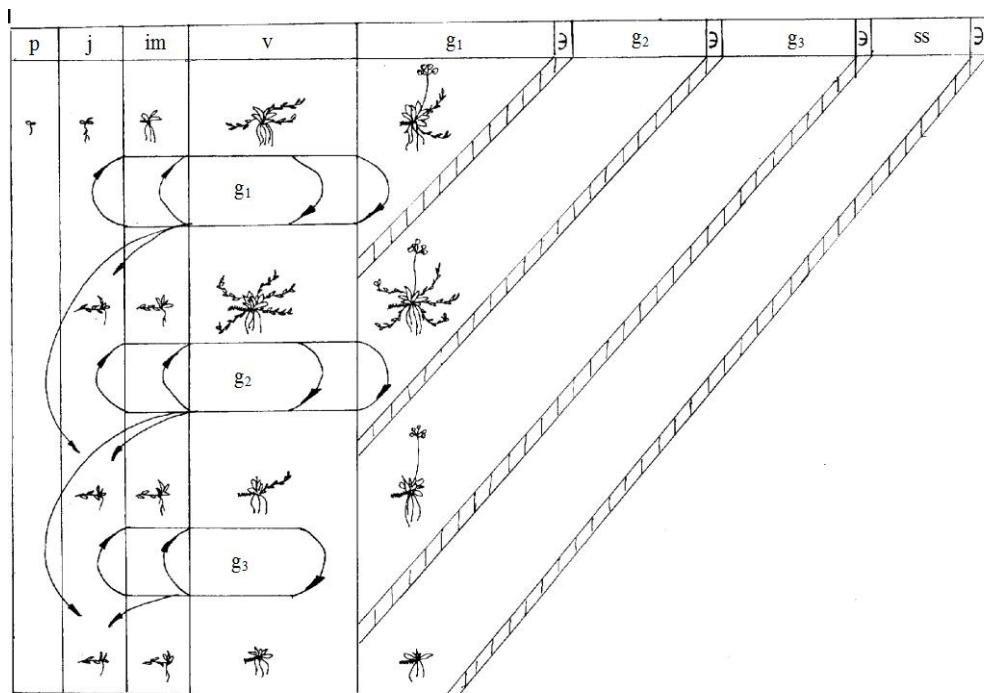


Рис. 41а

Онтогенез рамет кошачьей лапки двудомной (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.)



Рис. 416

Подземно-столоно-клубнеобразующие

33. Онтогенез седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.)

Седмичник европейский – столоноклубнеобразующий травянистый многолетник с моноциклическими побегами из семейства Primulaceae. Имеет верхнерозеточные и верхне-полурозеточные побеги (термин Е.Л.Нухимовского, 1997) с широколанцетными или округлыми листьями разной длины, сближенными в верхней части побега. Срединные стеблевые листья в числе 1-3, зеленые, мелкие, длиной 10-16 мм, шириной 5-8 мм, сидячие, обратнойцевидные. Низовые листья в числе 1-3, очередные, чешуевидные, длиной 3-7 мм, шириной 1-2 мм, расположены в основании побега. Корневище короткое, покрыто буроватыми чешуйками. Из почек корневища формируются подземные столоны с клубеньками. Цветки одиночные, белые, семичленные (реже 5-9), на длинных тонких цветоножках, расположены в пазухах верхних листьев. Плод – синкарпная многосемянная коробочка, до 3 мм в диаметре, в коробочке 5-7 семян.

Встречается в хвойных и широколиственных лесах, на краях болот, облесенных берегах рек и ручьев (Абрамов, 1995). Бореальный голарктический вид, характерный представитель таежного флористического комплекса (Толмачев, 1954).

Трава седмичника европейского используется в качестве ранозаживляющего, противовоспалительного, противомаларийного, потогонного и рвотного средства (Растительные ресурсы, 1986).

В европейской части России седмичник европейский встречается от Мурманской и Архангельской до Саратовской и Оренбургской областей, практически по всем районам Западной и Восточной Сибири и Дальнего Востока, включая Сахалин (Толмачев, 1954; Флора СССР, 1951).

Материал для описания онтогенеза собран в лесных ценозах Национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл.

В настоящее время биоморфология седмичника европейского изучена достаточно хорошо (Серебряков, 1947, 1962; Любарский, 1964, Грызлова, Вахрамеева, 1990). Начальные этапы онтогенеза седмичника европейского описаны В.Н.Голубевым (1956), Г.П.Рысиной (1973). Но в этих работах нет последовательного описания онтогенетических состояний развития седмичника европейского.

Онтогенез седмичника европейского представлен на рис. 42.

Диагностическими признаками онтогенетических состояний седмичника европейского являются: высота растений, диаметр розетки, длина и ширина листа, длина столона.

СЕМЕНА мелкие, диаметром 1 мм, почти черного цвета, многогранные, на поверхности сетчатые (Флора СССР, 1951; Серебряков, 1952). Зародыш семени, заключенный в плотный белый эндосперм, прямой, полностью развитый, двусемядольный, длиной около 1 мм (Рысина, 1973). Семена созревают в июле-августе и опадают на почву сразу, либо после полного отмирания надземной части растения, реже – перезимовывают на засохшем растении. Сведения о длительности покоя семян несколько противоречивы. В одних случаях указывается, что проростки появлялись лишь на следующий год (Голубев, 1956), в других отмечается, что единичное прорастание начиналось на 69-й день, а основная масса семян прорастала через 6 месяцев после опадения семян (Рысина, 1973).

ПРОРОСТКИ появляются в середине мая. Прорастание подземное. Проростки представляют собой небольшие однопобеговые растения (высотой около 1,4-3,2 см) с двумя рожковидными продолговатыми семядолями, срастающимися при основании, 1-2 чешуевидными листьями длиной

1-2 мм на стебле и с 3-4 овальными мелкими розеточными листьями длиной 4-5 мм в верхней части побега. Проростки имеют небольшой, несколько утолщенный гипокотиль, длинный тонкий главный корень. По литературным данным (Грызлова, Вахрамеева, 1990), во второй половине мая в пазухах семядолей появляются бесцветные столоны, на концах которых в середине лета формируются маленькие клубни, похожие на клубни взрослых растений, но меньшего размера. Развитие клубней протекает весьма быстро, в течение 2-3 суток: прекращается рост в длину, утолщается верхушка и образуется клубенок (5-6 мм в длину и 2-3 мм в толщину) (рис. 42). Формирование клубней в зависимости от условий местообитания может происходить в разные сроки от первой декады июня до конца июля, при благоприятных условиях – раньше. На клубнях закладываются зачатки придаточных корней и к концу лета от клубенька отходят многочисленные придаточные корни. К осени клубни и придаточные корни наполняются крахмалом (Голубев, 1956). В августе надземные побеги отмирают. С разрушением материнских столонов дочерние клубни становятся самостоятельными и дают начало новым особям. Проростки с клубнями в природе не обнаружены. Все наблюдаемые нами проростки к концу вегетационного периода перешли в ювенильное состояние.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одним верхнерозеточным побегом высотой 2,3-6,2 см (рис. 40-43), имеющим 4-5 овальных или округлых листьев в верхней части побега, с 2-3 боковыми жилками. Стебель тонкий, с 2-4 чешуевидными листьями. Из гипокотилия формируется небольшое эпигеогенное корневище длиной 5-7 мм с молодыми придаточными корнями. Растения светло-зеленого цвета. В конце июня-июле из пазушной почки на корневище формируется стolon. Верхушечная почка stolона образует небольшой клубень. Длина stolона варьирует от 0,6 до 1,7 см

в зависимости от местообитания. Клубни формируются не у всех ювенильных растений и их количество зависит от условий местообитания. Наибольшее количество ювенильных растений с формирующейся полицентрической системой обнаружено нами в березняке сфагновом и сосняке чернично-сфагновом.

ИММАТУРНЫЕ растения в надземной части – однопобеговые, верхнерозеточные, высотой 3,8-9,5 см, образующие 4-7 ланцетных или округлых листьев с 3-5 боковыми жилками, с 1-2 листьями на удлинённой части стебля и 2-4 чешуевидных листа в основании стебля. Корневая система представлена придаточными корнями, расположенными на эпигеогенном корневище. В начале июня из пазушных почек на корневище появляются 1-2 бесцветных столона, тонких, растущих геотропно, длиной 2,8-6,2 см. Количество и длина столонов зависят от жизненности растений и от условий произрастания растения. В июле надземные побеги седмичника европейского отмирают, остаются только клубни с почками возобновления, из которых осенью образуется новые побеги. Из придаточной почки на корневище формируется стolon. Верхушечная почка столona образует небольшой клубень. Длина столona варьирует от 0,6 до 1,7 см в зависимости от местообитания. Клубни формируются не у всех имматурных растений и их количество зависит от условий местообитания.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют верхнерозеточные побеги высотой 7,3-12,5 см, с 5-8 (9) ланцетными или округлыми листьями с 6-9 боковыми жилками. Листовые пластинки к основанию сужены в короткий (1-3 мм) черешок. Ассимилирующих листьев на удлинённой части стебля – 3, чешуевидных – от 3 до 5. В июле корневище утолщается, увеличивается количество придаточных корней. Из пазушных почек на корневище образуются 1-3 (до 8) столонов длиной 1,4-9,6 см, которые могут ветвиться. В июле на

концах столонов формируются клубни, из которых осенью образуются новые побеги.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены верхнеполурозеточным побегом высотой 7,3-12,5 см с 5-8 ланцетными или розеточными округлыми побегами с листьями примерно одинаковой длины. На удлинённой части стебля имеются 2-3 срединных и 2-4 чешуевидных листа. Цветки всегда одиночные. Корневище такое же, как у виргинильных растений. Столоны длиной до 40 см, одиночные, реже их 2. На конце каждого столона формируется 1-2 клубня.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены верхнеполурозеточным побегом высотой 7,3-16,3 см с 5-8 (9) ланцетными или округлоланцетными листьями неодинаковой длины, с 2-3 срединными и 4-6 чешуевидными листьями. Цветки одиночные, реже их 2. Корневище утолщённое, есть отмершие придаточные корни. 3-5 столонов, длиной до 30 см, развиваются из пазушных почек на корневище. Формирующиеся на концах столонов 1-2 клубня среднего размера.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены верхнеполурозеточным побегом высотой 8,5-14,0 см, с 5-8 ланцетными или округлыми листьями неодинаковой длины. Цветок один. В конце июня – начале июля эти растения раньше других начинают желтеть и отмирать. На утолщённом корневище образуются 2-3 коротких столона длиной до 12,0 см. Формируются 1-2 небольших клубня.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения весной внешне не отличаются от виргинильных. Высота растений 4,8-12,0 см, 5-8 верхушечных, 1-2 срединных и 2-5 низовых листьев. На корневище уменьшается количество придаточных корней, на нем образуются 1-2 коротких столона длиной 1,3-5,7 см. Иногда столоны не образуются вовсе.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены верхнерозеточным побегом высотой 0,4 см с небольшими листьями. Отличительной особенностью является наличие утолщенного корневища длиной 2,5-3,0 см. Придаточные корни немногочисленные. За 4 года наблюдений обнаружено только одно растение в этом онтогенетическом состоянии. Длина stolона 0,2 см.

ОТМИРАЮЩИЕ растения. Иногда в почве можно обнаружить маленькие клубни, не давшие начало новому растению.

Полный онтогенез седмичника европейского (по данным О.В.Грызловой, М.Г.Вахрамеевой, 1990) может составлять несколько десятков лет.

Онтогенез седмичника европейского (*Trientalis europaeae* L.)

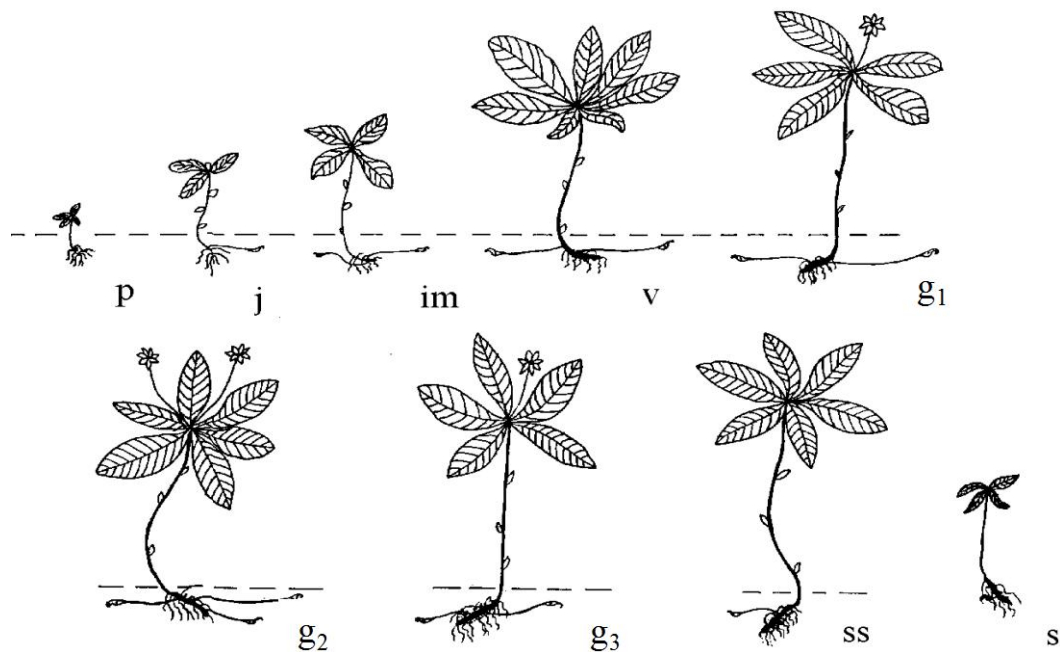


Рис. 42

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значительное ухудшение состояния биосферы под воздействием антропогенных факторов приводит к снижению продуктивности растительного покрова в целом, к сокращению флористического богатства, уменьшению ресурсов лекарственных и других хозяйственно ценных видов растений.

Интенсивная эксплуатация экосистем леса и луга требует научно обоснованных рекомендаций по защите и рациональному использованию растительных ресурсов, базирующихся на знании биологии, адаптивных возможностях организмов и популяций растений.

На кафедре ботаники, экологии и физиологии растений проводятся комплексные исследования онтогенеза лекарственных растений в естественных и искусственных ценозах. Концепция дискретного описания онтогенеза, используемая в этой работе, была предложена Т.А. Работновым (1964)

и А.А. Урановым (1975) и получила дальнейшее развитие в работах их учеников. К настоящему времени в основных типах фитоценозов умеренного климата получены данные по онтогенезу более 500 видов преимущественно семенных растений, описания которых собраны в ряде публикаций МГУ и МГПУ им. В.И.Ленина (Диагнозы и ключи онтогенетических состояний..., ч. 1-5., М., МГПИ им. В.И.Ленина, 1980; 1983; 1987; 1989), МарГУ (Вопросы онтогенеза растений, Йошкар-Ола, 1988; Онтогенетический атлас лекарственных растений, ч.1., Йошкар-Ола, 1997). В отличие от предыдущих публикаций, издаваемый онтогенетический атлас лекарственных растений содержит описание полного онтогенеза (включая латентный период) 33 видов растений, относящихся к 14 жизненным формам, при этом онтогенез 16 видов не был ранее опубликован.

Кроме морфологических признаков, исследован ряд физиолого-биохимических параметров, маркирующих разные этапы онтогенеза. В каждой статье авторы описывают ареал и сообщества, где произрастают ценопопуляции изученных видов, дают общую морфологическую характеристику, а также приводят рекомендации по сбору лекарственного сырья на определенных этапах онтогенеза.

Все описываемые онтогенетические состояния у растений в атласе представлены на рисунках, которые могут быть использованы для сопоставления с собираемыми образцами растений сходных жизненных форм. Атлас предназначен для ботаников, экологов, ресурсоведов, сотрудников ботанических садов, национальных парков, специалистов по интродукции и возделыванию лекарственных растений, для преподавателей и студентов биологических специальностей. Материалы атласа могут использоваться в общих и специальных курсах по экологии, морфологии, биологии лекарственных растений в школах с углубленным изучением биологии, в экологических лагерях и школьных лесничествах.

SUMMARY

Considerable deterioration of the biosphere as a result of anthropogenic factors leads to the lowering of the productivity of some phytocoenoses and herb layer on the whole, to the declining of the floral variety, to the deterioration of the herb resources and other economically valuable species. Extraordinary exploitation of wood and meadow ecosystems demands of the scientifically proved recommendations on protection and the rational use of the plant resources, based on the knowledge of biology, the adaptable possibilities of the organism and the populations of plants.

At the chair of Botany, Ecology and Physiology of Plants of the Mari State University complex researches of ontogenesis of herbs in natural and artificial coenoses, take place.

The conception of discrete description of ontogenesis used in this work was suggested by T.A. Rabotnov (1964) and A.A. Uranov (1975) and it received further development in the works of their disciples. By the present time in the main types of phytocoenoses of the temperate climate the data on the ontogenesis of more than 500 species mainly of seed ones had been collected, the description of which is given in the series of publications of the Moscow State University and the Moscow State Pedagogical University named after V.I. Lenin ("Diagnoses and clues of ontogenetic conditions", parts 1-5, Moscow, MPSI named after V.I. Lenin, 1980, 1983, 1987, 1989); of the Mari State University ("The questions of Plant Ontogenesis", Yoshkar-Ola, 1988; "The Ontogenetic Atlas of Herbs", part 1, Yoshkar-Ola, 1997).

Unlike the previous publications the Atlas of Herbs Ontogenesis being published contains the description of the complete ontogenesis (including Latent period) of 33 herb species referring to 14 life forms, moreover the descriptions of 16 species was not published before.

Besides morphological characters (of ontogenetic conditions), a number of physiological and biochemical parameters were investigated, which also mark different ontogenesis stages. In every article the authors give information about areal and populations where coenopopulations of the studied species can be found, give general morphological characteristics and recommendations for collecting herbs in different stages of ontogenesis. All ontogenetic plant conditions being described in the Atlas are presented with scientific drawings which can be used for comparing with the samples of the herbs of the same life forms being gathered.

The Atlas is for botanists, ecologists, resource investigators, botany garden and national park staff, for specialists on introduction and cultivating herbs, biology teachers and students. The Atlas material can be used in general and special courses in Ecology, Morphology, Herb Biology, and at schools with specialized teaching of Biology, in ecological camps and school forestries.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов Н.В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1989. – 147 с.

Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. – 192 с.

Авдошенко А.К. Биология северных брусничных // Ученые записки Ленинградского госпединститута. – 1949. – Т.82. – С.85-88.

Агабабян Ш.А. Синеголовник плосколистный // Кормовые растения сенокосов и пастбищ. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1956. – Т.3. – С. 96.

Агабабян Ш.А. Тмин обыкновенный // Кормовые растения сенокосов и пастбищ. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1956. – Т.3. – С. 121-124.

Айзенман Б.Ю. Дослідження in vitro протипухлинної активності з вищих распин // Мікробіол.журн. – 1963. – Т.25, вып.4. – С. 46-52.

Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. – Л.: Наука, 1990. – 202 с.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. – М.: ГУГК, 1976. – 340 с.

Бабарыкина А.Н. Тмин – медоносное растение // Пчеловодство. – 1992. – № 3-4. – С. 12-13.

Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. Брусника обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып. 4. – М., 1978. – С. 167-178.

Банаева Ю.А. Шлемник байкальский (*Scutellaria baicalensis* Georgi.): Экология, биология, интродукция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1994. – 12 с.

Баранова Л.И., Алексеев В.А. Лесная аптека. В мире лекарственных растений. – Харьков: Региональное отделение САДПР, 1991. – 192 с.

Баринова Л.И., Алексеев В.А. Лесная аптека. – Харьков: Региональное отделение САДПР, 1991. – 192 с.

Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Борец северный // Биологическая флора Московской области. Вып.11. – М.: Аргус, 1995. – С. 154-165.

Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств. // Тр. ботан. ин-та им. В.Л.Комарова. – Л., 1994. – № 11. – С. 1-63.

Беляев В.Г. Критический свод русских данных по кормовым растениям. – М., 1905. – 153 с.

Беляева В.А. Пряно-вкусовые растения их свойства и применение. – М., 1946. – 107 с.

Бережной И.В. Черничники Украинских Карпат (структура, динамика особенности естественного возобновления, происхождения, пути развития, биологические основы рационального использования): Автореф. дис... канд. биол. наук. – Львов, 1964. – 23 с.

Биометрия: Учеб. пособие / Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н.; Под ред. М.М.Тихомировой. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982.– 264 с.

Богданова Г.А., Муратов Ю.М. Брусника в лесах Сибири. – Новосибирск: Наука, 1978. – 117 с.

Борзова И. А., Самсель Н.В., Чистякова О.Н. Ботаника. Морфология растений. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 72 с.

Ботаника: Морфология и анатомия растений / Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.

Брезгин Н.Н. Лекарственные растения Центральной части России. – М.: Академкнига, 1993. – 320 с.

Брусника: Морфология и анатомия. Фитоценотическая приуроченность. Урожайность. Хранение и переработка. Химический состав ягод / Юдина В.Ф., Белоногова Т.В., Колупаева К.Г. и др. – М., 1986. – 78 с.

Ванин А.И. Определитель деревьев и кустарников. – М.: Лесная пром-ть, 1967. – 236 с.

Васильков Б.П. Дикорастущие лекарственные растения МАССР. – Йошкар-Ола, 1946. – 100 с.

Васильченко И.Т. Неотония у цветковых растений //Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер.1. – Л., 1948. – Вып. X. – С. 149.

Васильченко И.Т. Неотонические изменения у растений. – М.; Л.: Наука, 1965. – 85 с.

Васильченко И. Т. Гербарии Советского Союза. – Л.: Наука, 1975. – 60 с.

Вахрамеева М.Г. Рябина обыкновенная// Биол. флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1975. – Т.2. – С. 73-80.

Вахрамеева М.Г., Малева Н.В. Майник двулистный // Биол. флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – Т.8. – С. 91-102.

Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филлин В.Р. Практикум по анатомии и морфологии растений. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 196 с.

Верещагин В.А., Соболевская К.А., Якубова А.И. Полезные растения Западной Сибири. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 238 с.

Волкович В.Б. Соотношение полов и особенности роста разнополых особей *Antennaria dioica* L. // Бот. журн. – 1972. – Т.57, № 10. – С. 1278-1286.

Воронин Н.С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. – М.: Просвещение, 1972. – 160 с.

Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высшая школа, 1973. – 383 с.

Воронов Ю.Н. Род *Egungium* в Крыму и на Кавказе // Изв. Тифлисского Бот. сада: Отдельный оттиск. – 1908. – Вып. 10. – 17 с.

Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. – М.: Наука, 1966. – 137 с.

Восточноевропейские широколиственные леса. / Попадюк Р.В., Чистякова А.А., Чумаченко С.И. и др.; Под. ред. О.В.Смирновой. – М.: Наука, 1994. – 364 с.

Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений. – Л.: Наука, 1969. – 568 с.

Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Ященко-Хмелевский А.А. Лекарственные растения (Растения-целители). – М.: Высш. шк., 1990. – 540 с.

Гейдеман Т.С. *Symphytum officinale* L. – окопник лекарственный (Boraginaceae) // Растения луговые, прибрежные, водные и солончаковые. – Кишинев: Штиница, 1988. – С.162-163.

Глухов М.М. Медоносные растения. – М.: Сельхозиздат, 1955. – 512 с.

Гогина Е.Е. Род Чабрец (тимьян) – *Thymus* L. // Биологическая флора Московской области / Под ред. Т.А.Работнова. – М., 1975. – Вып. 2. – С. 137.

Голуб В.Г. К характеристике ассоциации *Alismato-Salicornietum* ass. nova в дельте р. Волги // Антропогенные процессы в растительности. – Уфа: БФАН СССР, 1985. – С. 35-47.

Голубев Н.В. К онтогенезу седмичника (*Frientalis europae*) и о некоторых закономерностях развития корневищ травянистых растений // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1956. – Т. 61, вып. 1. – С. 73-76.

Гольшенков П.П. Лекарственные растения и их использование. – Саранск, 1971. – 156 с.

Гончарова Т.А. Энциклопедия лекарственных растений: Лечение травами. – М.: Изд. Дом МСП, 1999. – Т.1. – 560 с.; Т.2. – 528 с.

Горбунова Т.А. Атлас лекарственных растений. – М.: Аргументы и факты, 1995. – 352 с.

Гордеева Т.Н., Круберг Ю.К., Письяукова В.В. Практический курс систематики растений: Пособие для пед. ин-тов. – М.: Просвещение, 1971. – 256 с.

Горшкова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. – М.: Наука, 1966. – 236 с.

Грызлова О.В., Вахрамеева М.Г. Седмичник европейский // Биол. флора Моск. обл. – М.: МГУ, 1990. – Т.8. – С. 198-209.

Губанов И.А. Лекарственные растения. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1993. – 272 с.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С. Дикорастущие полезные растения. – 2-е изд. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1993. – 300 с.

Гулянин Т.А. Морфолого-анатомическое исследование жизненных форм некоторых лютиковых в онтогенезе: Дис... канд. биол. наук. – М., 1976. – 192 с.

Гупало П.И. Возрастные изменения и их значение в растениеводстве. – М.: Наука, 1969. – 252 с.

Деев С.В. Стрелолист // Химия и жизнь. – 1984. – № 6. – С. 36-37.

Демьянова Е.И., Лыков В.А., Логинова Е.А. К антэкологическому изучению тмина обыкновенного (*Sagum carvi* L.) в условиях интродукции // Экология цветения и опыления растений. – Пермь, 1989. – С. 58-69.

Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Pheobophylla* Andress // Бюл.МОИП. Отд.биол. – 1966.–Т.71, вып.2. – С. 28-38.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: МГПИ, 1980. – Ч. 1. – 110 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: МГПИ, 1983а. – Ч. 2. – 96 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: МГПИ, 1983б. – Ч. 3. – 80 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемеронды. – М.: МГПИ, 1987. – 80 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М.: МГПИ, 1989. – 106 с.

Дикорастущие полезные растения Крыма / Под. ред. Н.И. Рубцова. – Ялта, 1971. – 278 с.

Доброхотов В.Н. Семена сорных растений. – М.: Сельхозиздат, 1961. – 355 с.

Дослідження in vitro протипухлинної активності з вищих рослин / Айзенман Б. и др // Мікробіол. журн. – 1963. – Т.25, вып. 4. – С. 46-52.

Ермакова И.М. Синеголовник плосколистный (*Eryngium planum* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М., 1983. – С. 15-19.

Ермакова И.М. Тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М., 1983. – Ч.3. – С.19-21.

Ефейкин А.К. Природа образовательной ткани и вопрос о старении и вырождении клонов // Онтогенез высших растений. – Ереван: АН Арм. ССР, 1970. – С. 225-231.

Жуйкова И.В. О некоторых особенностях роста и развития видов *Vaccinium* в условиях Хибинских тундр // Ботан. журн. – 1959. – Т.44, №3. – С. 322-332.

Жуйкова И.В. Особенности формирования морфологической структуры куста черники, голубики и брусники в условиях горных тундр Хибин. // Тез. Докл. Всесоюз. Научн.- произв. конф. – Киров, 1972. – С. 322-332.

Жукова Л.А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. – 1983а. – Т. 44, № 3. – С. 361-374.

Жукова Л.А. Подорожник средний // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М., 1983а. – Ч.3. – С. 36-39.

Жукова Л.А. Подорожники //Биологическая флора Московской области. – М., 1983 – Вып.7. – С. 195-202.

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

Журба О.В. Травник. – М.: Арнадия, 1997. – 544 с.

Зеленуха С.И. Антимикробные свойства растений, употребляемых в пищу. – Киев: Наукова думка, 1973. – 149 с.

Землинский С.Е. Лекарственные растения СССР. – М.: Медицина, 1958. – 272 с.

Зимин В.М. Библиотечка лекарственных растений: собрание народной и научной медицины. – СПб.: АО «Дорваль», 1992. – Т. 1. – 266 с.

Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Ботан. журн. – 1961. – Т. 43, № 3. – С. 414-419.

Знаменский И.Е. Дикие съедобные растения: Химико-технологический справочник: Растительное сырье. – Л., 1932. – Ч.4, вып.12. – 128 с.

Золотницкая С.Я., Авакян А.А. Атлас и определитель семян лекарственных растений. – Ереван, 1950. – С.52.

Изучение окопника лекарственного *Symphytum officinale* L. Константинову Е., Чулей И., Недолеску и др // Изучение лекарственных растительных ресурсов СССР. – Л.: Медицина, 1964. – С. 244-245.

Ипатов Л.И., Кирикова Л.А., Спрингель И.В. К фитоценологии майника двулистного // Проблемы ботаники. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966. – С. 34-37.

Исайкина А.П. Цмин песчаный // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ., 1974. – Вып.1. – С. 160-168.

Йорданов Д., Николов П., Бойчинов А. Фитотерапия. – София: Медицина и физкультура, 1969. – 325 с.

Каверзнева Ю.Г. О сезонном размножении черники // Сб. научн. тр. Костомской ЛОС. – М., 1973. – С. 173-178.

Казанфарова В.К., Гасанов А.Н. Сравнительная морфологическая характеристика *Plantago media* и *Plantago steposa* Kupr. // Изв. АН АзССР, сер. биол. – 1979. – С. 7-11.

Казарин В.О. Старение высших растений. – М.: Наука, 1969. – 313 с.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги // Флора СССР.–М.;Л., 1935. – Т.4. – С. 63-71.

Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. – Л., 1981. – 277 с.

Кирикова Л.А. Эколого-фитоценологическая характеристика некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1975. – 25 с.

Кирикова Л.А., Спрингель И.В. К изучению экологии майника двулистного // Механизмы биологических процессов: Тез. докл. – Л., 1966. – С. 14-19.

Клобукова-Алисова Е.Н. Дикорастущие полезные и вредные растения Башкирии: В 2-х т. – М.; Л., 1958. – Т.1. – 218 с.; Т.2. – 247 с.

Кокин К.А. О роли погруженных макрофитов в самоочищении воды // Тр. ВГБО АН СССР. – М., 1982. – Т.14. – С. 234-247.

Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника. Систематика растений. – М.: Просвещение, 1975. – 608 с.

Комаров А.А. Целительная сила природы. – М.: Рипол, 1996. – 496 с.

Комарова Т.А. Соотношение внутрипочечных и внепочечных фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae) // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1986. – Т. 91, вып.4. – С. 46-52.

Комендар В.И. Лікарські рослини. – Ужгород: Закарп. вид-во, 1961. – 180 с.

Коровин О.А. Морфогенез вегетативных органов *Sagittaria sagittifolia* L. // Изв. Тимирязев. с-х. акад. – 1987. – Вып. 4. – С. 212-127.

Кортиков В.Н., Кортиков А.В. Лекарственные растения. – М.: Рольф, Айрис-пресс, 1998. – 768 с.

Кошечев А.К., Смирняков Ю.И. Лесные ягоды: Справочник. – М.: Экология, 1992. – 270 с.

Краснов В.П. Всхожесть и энергия прорастания семян черники в Полесье (Житомирская область) // Растительные ресурсы. – 1978. – Т.14, вып. 4. – С. 526-529.

Краснов В.П. Урожайность дикорастущих черничников и эффективность их эксплуатации в Центральном Полесье Украины // Лесной журн. – 1982. – № 2. – С. 70-72.

Крылов П.Н. О народных лекарственных растениях, употребляемых в Пермской губернии // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. – 1876. – Т. 5. – С. 3-130.

Курляничик И.А., А.А. Скокова, С.Н. Бобков. Особенности роста и развития тмина обыкновенного. – Рязань, 1989. – 12 с. – Деп. ВИНТИ № 2936-В 89.

Кучина Н.Л. Лекарственные растения средней полосы европейской части России. – М.: Планета, 1992. – 188 с.

Лебедева В.И. Тмин – салатная, пряная культура // Картофель и овощи. – 1992. – № 5-6. – С. 22.

Левин Г.Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция // Бот. журн. – 1963. – Т. 48, № 7. – С. 1039-1059.

Левин Г.Г. Индивидуальность и жизненные циклы растений // Бот. журн. – 1964. – Т.49, № 2. – С. 272-280.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: Обзор проблемы. – М.: Наука, 1981. – 96 с.

Левчук А.П. Сердечные и мочегонные средства растительного происхождения // Тр. Науч. хим.-фармац. ин-та. – М., 1929. – Вып.21. – С. 3-215.

Лекарственные препараты, разрешенные к применению в СССР. – М.: Изд-во Медицина, 1979. – 351 с.

Лекарственные растения Кузнецкого Алатау: Ресурсы и биология / Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Михайлова С.И., Серых Г.И. – Томск, 1991. – 247 с.

Лекарственные растения: (Справочное пособие) / Под ред. Н.И.Гринкевича. – М.: Высш. шк., 1991. – 376с.

Лесников Е.П. Антифунгальные свойства высших растений. – Новосибирск: Наука, 1969. – 194 с.

Лисицина Л.И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 219 с.

Любарский Е.Л. К методике изучения тропизмов подземных плагиотропных побегов // Ботан. журн., – 1964. – Т. 49, № 2. – С. 240-242.

Лянгузова И.В., Мазная Е.А. Влияние атмосферного загрязнения на репродуктивную способность дикорастущих ягодных кустарничков сосновых лесов Кольского п-ова // Растительные ресурсы. – 1996. – Т. 32, вып. 4. – С. 14-21.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. – М.; Л.: Колос, 1964. – 880 с.

Майсурян Н.А., Атабекова А.Н. Определитель семян и плодов сорных растений. – М.: Колос, 1978. – 288 с.

Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. – Киев: Наукова думка, 1993. – 435 с.

Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине. – М.: Нива России, 1992. – 477 с.

Меликян А.П. Семейство Alismataceae // Сравнительная анатомия семян. Т.1. Однодольные. – Л.: Наука, 1985. – С. 36-38.

Михайловская И.С. Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* Rchb. // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1976. – Т.81, вып.6. – С. 95-111.

Нейштадт М.И. Определитель растений средней полосы Европейской части СССР. – М.: Учпедгиз, 1963. – 640 с.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.:Наука, 1985. – 348 с.

Новикова Н.Н. В поединке с опухолью: Резервы здоровья. – Д.: Сталкер, 1997а. – 320 с.

Новикова Н.Н. Альтернативная онкология: Источник надежды. – Д.: Сталкер, 1997б. – 320 с.

Носаль М.А., Носаль И.М. Лекарственные растения в народной медицине. – М.: Внешиберика, 1991. – 256 с.

Нуралиев Ю.Н. Лекарственные растения: Целебные свойства фруктов и овощей: Из опыта народной, древневосточной и современной медицины – Нижний Новгород: СП “ИКПА”, Нижегородский филиал, 1991. – 288 с.

Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. – М.: ОАО Изд-во “Недра”, 1997. – 629 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособ. – Йошкар-Ола, МарГУ, 1997. – С. 3-27.

Определитель растений Мещеры / Под ред. Тихомирова В.Н. – М.: МГУ, 1987. – Ч. 2. – 224 с.

Определитель растений Среднего Поволжья / Отв. ред. Благовещенский В.В. – Л.: Наука, 1984. – 390 с.

Орлов Б.Н., Гелашвили Д.В., Ибрагимов А.К. Ядовитые животные и растения СССР. – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.

Основные лекарственные растения Средней Азии / Х.Х. Халматов, И.А. Харламов, П.К. Лимбаева, М.О. Караев, И.Х. Халтов. – Ташкент, 1984. – 1999 с.

Павлов Н.В. Растительное сырье Казахстана. – М.; Л., 1947. – 550 с.

Паленова М.М. Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав: Дис. ... канд. биол. наук. – М., 1993. – 241 с.

Пастушенков Л.А. Растения – друзья здоровья. – Л.: Лениниздат, 1989. – 140 с.

Пастушенков Л.В., Пастушенков А.Л., Пастушенков В.Л. Лекарственные растения, используемые в народной медицине и в быту. – Л.: Лениздат, 1990. – 384 с.

Пашкевич В.Ю., Юдин Б.С. Водные растения и жизнь животных. – Новосибирск: Наука, 1978. – 127 с.

Пельмене В.К., Руднянская Е.И. Перганосные растения нижнего Поволжья // Растит. ресурсы. – 1976. – Т.12, вып. 2. – С. 181-188.

Подымов А.И., Сулов Ю.Д. Лекарственные растения Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1990. – 192 с.

Половая структура соцветий *Sagittaria sagittifolia* (Alismataceae) в популяциях некоторых рек Волжско-Окского бассейна / А.Г. Сидорский, С.В. Деев, В.Н. Зодионов, О.А. Азизов, Н.В. Комарова, В.М. Сандалкин, А.Г. Яшина // Ботан. журн. – 1984. – Т. 69, № 9. – С. 1173-1183.

Положий А.В., Суров Ю.П., Выдрина С.Н. Некоторые итоги изучения ресурсов лекарственных растений в Туве // Усп. изучения лекарственных растений. – Томск, 1979. – С. 24-63.

Порфирьев В.С. Елово-широколиственные леса Раифы // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанск. ун-те. – 1961. – Т.64. – С. 63-145.

Пособие по систематике цветковых растений / Вехов В.Н., Лотова Л.И., Сладков А.Н., Филин В.Р. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 210 с.

Почему растения лечат / М.Я. Ловкова., А.М. Рабинович., С.М. Пономарева и др. – М.: Наука, 1990. – 256 с.

Прокопенко Т.С., Коммисаренко Н.Ф., Зыкова Н.Я. Биологически активные вещества окопника лекарственного // Вторая респ. конфер. по мед. бот. – Киев: Наукова думка, 1988. – С. 288-289.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – М.; Л., 1950а. – Вып.6. – С. 7-204.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – М.; Л., 1950б. – Вып. 1. – С. 465-483.

Работнов Т.А. Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений // Тр. МОИП, отд. биол. – 1966. – Т.27. – С. 139-153.

Ражинская Д. Тмин обыкновенный и кориандр посевной, их эфиромасличность и перспективы выращивания в Литве: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Вильнюс, 1967. – 20 с.

Рандушка Д., Шомшак Л., Габерова И. Цветовой атлас растений. – Братислава: Изд-во Обзор, 1990. – 416 с.

Растения для нас / Под ред. Г. П. Яковлева, К. Ф. Блиновой. – СПб, 1996. – 653 с.

Растения луговые, прибрежные, водные и солончаковые. – Кишинев: Штиница, 1988. – 276 с.

Растения-целители. – Смоленск: Русич, 1997. – 608с.

Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Цветковые растения, их химический состав, использование, сем. *Butomaceae-Turphaceae*. – СПб.:Наука, 1994. – Т.8. – 271 с.

Растительные ресурсы СССР / Под ред. П.Д.Соколова. – Л., 1983. – Т. 19, вып.2. – С. 243-250.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: семейства *Raeniaceae – Thymelaceae*. – Л.: Наука, 1986. – С.117.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование /Под ред. П.Д. Соколова. – Л., 1988. – Т.4. – 356 с.

Решетникова А.В., Семчинская Е.И. Лечение растениями. – Киев: Феникс, 1993. – 347 с.

Роллов А.Х. Дикорастущие растения Кавказа, их распространение, свойства и применение. – Тифлис, 1908. – 879 с.

Российский Д.М. Лекарственные растения СССР // Медицинская промышленность СССР. – 1948. – № 4. – С.29.

Рубцов Н.И. Дикорастущие, лекарственные и пищевые растения Западного Казахстана. – Алма-Ата; М., 1934. – 28 с.

Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. – М.: Наука, 1987. – 208 с.

Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. – М.:Наука, 1973. – 216 с.

Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. – М., 1948. – 448 с.

Савицкий В.Д. Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства лютиковых. – Киев: Наукова думка, 1982. – 122 с.

Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая – ценное лекарственное растение (золотой корень). – Томск: Изд-во ТГУ, 1987. – 254 с.

Сергиевская Л.П., Блинова К.Ф., Пименова Р.Е. О ресурсах шлемника байкальского *Scutellaria baicalensis* Georgi. в Восточном Забайкалье // Вопросы фармакогнозии. – 1968. – Т. 26, вып. 5. – С. 61-68.

Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестник МГУ. – 1947. – № 6. – С. 75-108.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.

Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях. // Уч. Зап. Моск. пед. Ин-та им. В.П.Потемкина. – 1954. – Т. 37, вып. 2. – С. 3-20.

Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений. – Уч. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. – 1959. – Т. 100, вып. 5. – С. 3-37.

Серебряков И.Г. Ритм сезонного развития Хибинских тундр // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1961. – Т. 66, вып. 5. – С. 78-97.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962. – 377 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. – Т. 3. – С. 164-205.

Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 1. – С. 67-81.

Серебряков И.Г., Чернышова М.Б. Морфогенез жизненной формы кустарничка у черники, брусники и других болотных Ericaceae // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1955. – Т. 60, вып. 2. – С. 35-52.

Серебрякова Т.И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки // Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та. – М., 1956. – Т. 97, вып. 3. – С. 43-120.

Серебрякова Т.И. Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1967. – № 2. – С. 61-73.

Серебрякова Т.И. О растительности в структуре и онтогенезе побегов у злаков // Бюлл. МОИП, Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып. 4. – С. 60-71.

Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 359 с.

Серебрякова Т.И. “Об основных архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1977. – Т. 82, вып. 5. – С. 112-128.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161-179.

Синяков А.Ф. Полезные свойства овощных растений // Картофель и овощи. – 1990. – № 1. – С. 26-27.

Синяков А.Ф. О вершках и корешках: Травник. – М.: Физкультура и спорт, 1992. – 271 с.

Скляревский Л.Я., Губанов И.А. Лекарственные растения в быту. – М.: Росагропромиздат, 1989. – 272 с.

Смелов С.П., Работнов Т.А. Материалы к изучению реакции луговых почв и распределению в связи с ней луговой растительности.// Изв. Гос. лугового ин-та. – 1928. – № 1. – С. 31-44.

Смиренский А.А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. – М, 1952. – Вып.2. – 182 с.

Смирнова А.Д. Ядовитые растения Горьковской области. – Горький: Обл. гос. изд-во, 1951. – 162 с.

Смирнова О.В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* L.) и сныти обыкновенной (*Aegoropodium podagraria* L.) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М., 1967. – С. 100-113.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с.

Соболевская К.А. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. – Новосибирск: Наука, 1972. – 380 с.

Содержание алкалоида лаппаконитина в подземной и надземной частях *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах в Башкирии / Н.И. Федоров, Н.А. Мартыанов, В.С. Никитина, Л.М. Ишбирдина // Растительные ресурсы. – 1996. – Т. 32, вып.3. – С. 96-101.

Соколов С.Я., Замотаев И.П. Справочник по лекарственным растениям. – М.: Медицина, 1984. – 351 с.

Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А Арёалы деревьев и кустарников СССР. – Л.: Наука, 1977. – Т. 1. – 164 с.

Солоневич Н.Г. Материалы к эколого-генетической характеристики болотных трав и кустарничков// Растительность Крайнего Севера и ее освоение. – М.; Л.: АН СССР, 1956. – Вып.2. – С. 307- 497.

Таубаев Т.Т. Флора и растительность водоемов Средней Азии и их применение в народном хозяйстве. – Ташкент, 1970. – 490 с.

Телятьев В.В. Полезные растения Центральной Сибири. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1987. – 400 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.:Наука,1969. – 301 с.

Тимонин А.К. Анатомия вегетативных листьев некоторых видов рода амант. Листовая пластинка, черешок, проводящая система листовой оси// Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1984. – Т. 89, вып. 6. – С. 119-127.

Тимошок Е.Е. Семейство брусничных (*Vacciniaceae*) в Западной Сибири (распространение, экология, популяционная биология и охрана): Дисс. ... д-ра биол. наук. – Томск, 1998. – С. 54-61.

Тимошок Е.Е., Паршина Н.В. Возрастная структура ценопопуляций *Vaccinium vitis - Idaea* L. в Западной Сибири // Растительные ресурсы. – 1992. – Т. 28, вып. 3. – С. 1-14.

Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темно-хвойной тайги. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 156 с.

Травянистые растения СССР. – М.: Мысль, 1971. – Т. 1. – 417 с.

Трофимов Т.Т. О типах прорастания некоторых многолетников // Ботан. журн. – 1963. – Т. 48, № 11. – С. 1583-1597.

Турова А.Д., Никольская Т.С. Краткий обзор лекарственной флоры Московской области (Приокский р-н) // Фармакология и токсикология. – 1954. – Т. XVII, №1. – С. 54-58.

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

Уткин Л.А. Народные лекарственные растения Сибири // Тр. Науч. хим.-фармац. ин-та. – М., 1931. – Вып.24. – С. 1-133.

Файзуллина С.Я., Закамская В.А., Шестакова Э.В. Продуктивность майника двулистного в некоторых фитоценозах европейской части лесной зоны // Материалы VI совещания «Вид и его продуктивность в ареале». – СПб.: Гидрометеониздат, 1993. – С. 340-341.

Федченко Б.А. Род Майник – *Maianthemum* Wigg. // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – Т. 4. – С. 453-454.

Фисюнов А.В. Сорные растения. – М.: Колос, 1984. – 320 с.

Флора Европейской части СССР / Под ред. В.Л. Комарова. – Л.: Наука, 1978. – Т.3. – 280 с.

Флора Северо-Востока Европейской части СССР. Т. IV. Семейства Umbelliferae-Compositae. – Л.: Наука, 1977. – 689 с.

Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т.16. – 646 с.

Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 18. – 802 с.

Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 20. – 555 с.

Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – 703 с.

Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – Т.23. – 776 с.

Флоря В.Н. Биологические основы интродукции растений в ССР Молдова (лекарственные, нектароносные, красильные): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Кишинев, 1990. – 39 с.

Фроленко А.И. Такой обыкновенный тмин // Приусадебное хоз-во. – 1993. – № 3. – С. 37.

Фролова А. Я., Фролов Л. А. Опыт возделывания амаранта “Эльбрус” // Земледелие. – 1990. – № 4. – С. 64.

Фруентов Н.К. Лекарственные растения Дальнего Востока. – Хабаровск, 1987. – 352 с.

Хомякова И.М. Лесные травы. Определитель по вегетативным признакам. – Воронеж; Изд-во Воронежского ун-та, 1974. – 176 с.

Хоружая Т.Г., Краснов Е.А. Углеводный состав некоторых растений семейства толстянковых // Материалы науч.-практ. конферен. по проблеме “ Основы развития формации и изыскания новых способов изготовления лекарств и методов их исследования”. – Тюмень, 1970. – С. 103-104.

Хотин А.А. Биологические основы культуры эфиромасляных растений: Автореф. ... дис. д-ра с.х. наук. – М., 1957. – 24 с.

Храмова Е.Л. Морфология пыльцевых зерен рода *Coptis* (Ranunculaceae) // Ботан. журн. – 1985. – Т. 70, № 11. – С. 1495-1499.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии / Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. – М.: Наука, 1988. – 236 с.

Цицилин А.Н., Шретер А.И. Прогноз природных ресурсов *Aconitum septentrionale* Koelle в Башкирской АССР // Растительные ресурсы. – 1990. – Т. 26, вып. 4. – С. 513-539.

Черепнин В.Л. Пищевые растения Сибири. – Новосибирск: Наука, 1987. – 188 с.

Чиков П.С. Лекарственные растения. – М.: Агропромиздат, 1989. – 240 с.

Шафранова Л.М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* в различных условиях произрастания // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1964. – Т. 69, вып. 4. – С. 101-110.

Шилов М.П. Использование и охрана растительности кормовых угодий // Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. – М., 1978. – С. 161-167.

Шиманюк А.П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР. – М.: Просвещение, 1964. – 480 с.

Шлемник байкальский. Фитохимия и фармакологические свойства / Е.Д. Гольдберг, А.М. Дыгай, В.И. Литвиненко, Т.П. Попова., Н И Суслов. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1994. – 222 с.

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

Шохина Н.К., Валуцкая А.Г. Опыт интродукции *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. в Новосибирскую область // Растительные ресурсы СССР. – Л., 1984. – Т. 20, вып. 4. – С. 515-525.

Шпиляня С.Е., Иванов С.И. Азбука природы (Лекарственные растения). – М.: Знание, 1983. – 144 с.

Штанько А.В. Штанько С.А. Лекарственные растения. – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского гос. ун-та, 1992. – 254 с.

Шутов В.В. К методике изучения возрастной структуры ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. // Растит. ресурсы. – 1983. – Т.19, вып. 2. – С. 243-250.

Юзепчук С.В. Лапчатка – *Potentilla* L. // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – Т. 10. – С. 68-223.

Ягодка В.С. Лекарственные растения в дерматологии и косметологии. – Киев: Наукова думка, 1991. – 272 с.

Яртиев А. Г., Магомедов И.М. Амарант – новая перспективная культура // Земледелие. – 1990. – № 4. – С. 62-64.

Athanassova-Shopova S., Raussinov R. Pharmacological studies of bulgarian plants with a view to their anticonvulsiva effect // Докл. Болг. АН. – 1965. – Т.18, № 7. – Р. 36-42.

11-Deoyalisol C and alisol D: new protstane-type triterpenoid from *Alisma plantago-aquatica* / Fukuyama Y., Geng P., Wang R., Yamoda T., Nakagawa K. // *Planta med.*, 1988. – Vol.54, № 5. – P. 445-447.

Dowling R.E. The ovary in the genus *Plantago*. // *J.Linn.Soc.(Bot.)*. – 1935. – Vol. 50. – P. 5.

Druce G.C., Britton G. *Plantago lanceolata* L. var. *sphaerostachya* Rohl. // *J.Bot.* – 1928. – № 44. – P. 17-21.

Formanowiczowa. H. i Kozlowski. J. Obserwacje Kielkowania nasion roslin leczniczych po dziesiesciu latact przechowywania // *Wiad. bot.* – 1961. – Т. 5, z.3. – S. 254-256.

Geng P., Wang R., Yamoda T., Nakagawa K. // *Planta med.* – 1988. – Vol.54, № 5. – P.445-447.

Harper J.L. Population biology of plants.–New-York; London.: Acad. Press, 1977. – 892 p.

Hegnauer R. Chemotaxonomie der Pflanzen: Bd 1-6. – Basel; Stuttgart, 1963. – Bd 2. – 540 S.

Hroudova Z., Hrouda Z., Zakovsky P. Ecology and distribution of *Sagittaria sagittifolia* L. in Czechoslovakia // *Folia Geobot. et. Phytotax.* – 1988. – Vol. 23, № 4. – P. 337-373.

Juneja R.K., Sharma S.S., Tandon J.S. 18-deoxysagittri- ol from *Sagittaria sagittifolia* Linn. // *Indian J. shem. B.* – 1986. – Vol. 25, 17. – P. 748-749.

Korsmo E. Weed seeds.— Oslo, 1935. – 315 p.

Kugler H. Blüten°kologie. – Stuttgart, 1970. – 70 S.

Oshima Y., Iwalawa T., Hikino H. Alismol and alismoxide, sesquiterpenoids of *Alisma* rhizomes // *Phitochemistry.* – 1983. – Vol.22, 1. – P. 183-185.

Sagar G.R., Harper J.L. Biological flora of the British Isles. *Plantago major* L., *Plantago media* L. and *Plantago lanceolata* L. // J.Ecol. – 1964. – V.52, № 1. – P. 189-221.

Salisbury E.J. Downs and dunes. – London, 1952. – 347 p.

Schramm G., Tang W.-D. Zur Pharmakognosie von *Coptis* CAB 53 // Pharmazie. – 1959. – Jahrgang 14, Heft 7. – S. 405-408.

Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. – London, 1967. – 112 p.

Sharma S.C., Shukla Y.N., Tandon J.S. Constituents of *Colocasia fornicata*, *Sagittaria sagitifolia*, *Arnebia nobilis*, *Ipomoea panisulata*, *Rhododendron niver*, *Paspalum scrobiculatum*, *Mundulea sericeae* and *Duabanga sonneratiodes* // Phitochemistry. – 1972. – Vol. 11, ¹ 8. – P. 2621-2623.

Sharma S.C., Shukla Y.N., Tandon J.S. Alkaloids and terpenoids of *Anacardosladus heyneanus*, *Sagittaria sagitifolia*, *Lyonia formosa* and *Hedychium spicatum* // Phitochemistry. – 1975a. – Vol. 14, ¹ 2. – P. 578-579.

Sharma S.C., Tandon J.S., Dhar M.M. *Sagittariol*: A new diterpene from *Sagittaria sagitifolia* // Phitochemistry. – 1975b. – Vol. 14, ¹ 4. – P. 1055-1057.

Stich G. Glycosides of some Alismataceae // Rev. gen. bot. 1957. – Vol.64. – P.549-571.

Trzaskos M. Some aspects of sowing *Carum carvi* into lowland swards // Proc. of the 14 th general meet of the Europ. grassland federation, Lahti. – 1992. – P. 549-551.

Список латинских названий

| | |
|--|-----|
| <i>Aconitum septentrionale</i> Koelle. | 186 |
| <i>Agrimonia eupatoria</i> L. | 195 |
| <i>Ajuga reptans</i> L. | 216 |
| <i>Alisma plantago-aquatica</i> L. | 123 |
| <i>Amaranthus cruentus</i> L. | 68 |
| <i>Anethum graveolens</i> L. | 83 |
| <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn. | 221 |
| <i>Carum carvi</i> L. | 95 |
| <i>Centaurea sumensis</i> Kalen. | 169 |
| <i>Conium maculatum</i> L. | 87 |
| <i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb. | 206 |
| <i>Cynoglossum officinale</i> L. | 138 |
| <i>Eryngium planum</i> L. | 154 |
| <i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench. | 110 |
| <i>Heracleum sibiricum</i> L. | 130 |
| <i>Inula britannica</i> L. | 190 |
| <i>Inula helenium</i> L. | 163 |
| <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt. | 210 |
| <i>Malva pusilla</i> Smith. et Sow. | 79 |
| <i>Pentaphylloides fruticosa</i> | 30 |
| <i>Pisum sativum</i> L. | 83 |
| <i>Plantago media</i> L. | 144 |
| <i>Rhodiola rosea</i> L. | 199 |
| <i>Rubus saxatilis</i> L. | 61 |
| <i>Sagittaria sagittifolia</i> L. | 116 |
| <i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi. | 180 |
| <i>Sorbus aucuparia</i> L. | 24 |
| <i>Symphytum officinale</i> L. | 138 |
| <i>Taraxacum officinale</i> Wigg. | 134 |
| <i>Thymus steposus</i> Klock et Scost. | 47 |
| <i>Trientalis europeae</i> L. | 234 |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> L. | 51 |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. | 39 |

Список русских названий

| | |
|-----------------------------------|-----|
| Амарант багряный | 68 |
| Болиголов крапчатый | 87 |
| Борец северный | 186 |
| Борщевик сибирский | 130 |
| Брусника обыкновенная | 39 |
| Василек сумской | 169 |
| Горох посевной | 74 |
| Девясил британский | 190 |
| Девясил высокий | 163 |
| Живучка ползучая | 216 |
| Коптис трехлистный | 206 |
| Костяника каменистая | 61 |
| Кошачья лапка двудомная | 221 |
| Майник двулистный | 210 |
| Одуванчик лекарственный | 134 |
| Окопник лекарственный | 138 |
| Подорожник средний | 144 |
| Просвирник приземистый | 79 |
| Пятилистник кустарниковатый | 30 |
| Репешок обыкновенный | 195 |
| Родиола розовая | 199 |
| Рябина обыкновенная | 24 |
| Седмичник европейский | 234 |
| Синеголовник обыкновенный | 154 |
| Стрелолист стрелолистный | 116 |
| Тимьян степной | 47 |
| Тмин обыкновенный | 95 |
| Укроп пахучий | 83 |
| Цмин песчаный | 110 |
| Частуха подорожниковая | 123 |
| Черника обыкновенная | 51 |
| Чернокорень лекарственный | 104 |
| Шлемник байкальский | 180 |

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| К 100-ЛЕТИЮ ВЫДАЮЩЕГОСЯ БОТАНИКА. Жукова Л.А. | 3 |
| ВВЕДЕНИЕ. Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Ведерникова О.П. | 7 |
| ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ | 24 |
| Деревья | 24 |
| 1. Онтогенез рябины обыкновенной (<i>Sorbus aucuparia</i> L.). Дорогова Ю.А., Прокопьева Л.В. | 24 |
| Кустарники | 30 |
| 2. Онтогенез пятилистника кустарниковатого (<i>Pentaphylloides fruticosa</i> L.). Комаревцева Е.К., Годин В.Н. | 30 |
| Кустарнички | 39 |
| 3. Онтогенез брусники обыкновенной (<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.). Прокопьева Л.В., Жукова Л.А., Глотов Н.В. | 39 |
| 4. Онтогенез тимьяна степного (<i>Thymus steposus</i> Klock et Scost.). Головенкина И.А., Файзуллина С.Я. | 47 |
| 5. Онтогенез черники обыкновенной (<i>Vaccinium myrtillus</i> L.). Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В. | 51 |
| ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ | 61 |
| Полукустарнички | 61 |
| 6. Онтогенез костяники каменистой (<i>Rubus saxatilis</i> L.). Закамская Е.С., Панова Г.М., Жукова Л.А. | 61 |
| ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ | 68 |
| Однолетники | 68 |
| 7. Онтогенез амаранта багряного (<i>Amaranthus cruentus</i> L.). Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Женихова Р.Ф. | 68 |
| 8. Онтогенез гороха посевного (<i>Pisum sativum</i> L.). Князева И.В., Пигулевская Т.К. | 74 |
| 9. Онтогенез просвирника приземистого (<i>Malva pusilla</i> Smith. Rt Sow.). Ведерникова О.П. | 79 |
| 10. Онтогенез укропа пахучего (<i>Anethum graveolens</i> L.). Шестакова Э.В., Токарева С.А., Жукова Л.А., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л. | 83 |

| | |
|---|-----|
| Малолетники | 87 |
| Стержнекорневые | 87 |
| 11. Онтогенез болиголова крапчатого (<i>Conium maculatum</i> L.). <i>Ведерникова О.П., Серкова Е.В.</i> | 87 |
| 12. Онтогенез тмина обыкновенного (<i>Carum carvi</i> L.). <i>Ермакова И.М.</i> | 95 |
| 13. Онтогенез чернокорня лекарственного (<i>Cynoglossum</i> <i>officinale</i> L.). <i>Ведерникова О.П., Соколова М.В.</i> | 104 |
| 14. Онтогенез цмина песчаного (<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench.) <i>Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А.</i> | 110 |
| Клубне-столонообразующие | 116 |
| 15. Онтогенез стрелолиста стрелолистного (<i>Sagittaria</i> <i>sagittifolia</i> L.). <i>Алябышева Е.А., Жукова Л.А.,</i> <i>Воскресенская О.Л.</i> | 116 |
| Многолетники | 123 |
| Кистекорневые | 123 |
| 16. Онтогенез частухи подорожниковой (<i>Alisma</i> <i>plantago-aquatica</i> L.). <i>Алябышева Е.А., Жукова Л.А.,</i> <i>Воскресенская О.Л.</i> | 123 |
| Стержнекорневые | 130 |
| 17. Онтогенез борщевика сибирского (<i>Heracleum sibiricum</i> L.). <i>Ермакова И.М.</i> | 130 |
| 18. Онтогенез одуванчика лекарственного (<i>Taraxacum</i> <i>officinale</i> Wigg.). <i>Ермакова И.М.</i> | 134 |
| 19. Онтогенез окопника лекарственного (<i>Symphytum</i> <i>officinale</i> L.). <i>Ведерникова О.П., Матвеева З.В.</i> | 138 |
| 20. Онтогенез подорожника среднего (<i>Plantago media</i> L.). <i>Жукова Л.А., Князева И.В., Пигулевская Т.К.</i> | 144 |
| 21. Онтогенез синеголовника обыкновенного (<i>Eryngium</i> <i>planum</i> L.). <i>Ермакова И.М.</i> | 154 |
| 22. Онтогенез девясила высокого (<i>Inula helenium</i> L.). <i>Османова Г.О., Михеева Н.В.</i> | 163 |
| Корневищно-стержнекорневые | 169 |
| 23. Онтогенез василька сумского (<i>Centaurea sumensis</i> Kalen.). Головенкина И.А., Файзуллина С.Я., Жукова Л.А. | 169 |
| 24. Онтогенез шлемника байкальского (<i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi.). <i>Бананова Ю.А.</i> | 180 |

| | |
|--|-----|
| Короткокорневищные | 186 |
| 25. Онтогенез борца северного (<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle). <i>Барыкина Р.П., Луферов А.Н., Чубатова Н.В.</i> | 186 |
| 26. Онтогенез девясила британского (<i>Inula britannica</i> L.). <i>Османова Г.О.</i> | 190 |
| 27. Онтогенез репешка обыкновенного (<i>Agrimonia eupatoria</i> L.). <i>Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В.</i> | 195 |
| 28. Онтогенез родиолы розовой (<i>Rhodiola rosea</i> L.). <i>Ведерникова О.П., Никандрова Л.М.</i> | 199 |
| Длиннокорневищные | 206 |
| 29. Онтогенез коптиса трехлистного (<i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb). <i>Барыкина Р.П., Луферов А.Н.</i> | 206 |
| 30. Онтогенез майника двулистного (<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt.). <i>Полянская Т.А., Леонтьева И.И.,</i> <i>Шестакова Э.В., Файзуллина С.Я.</i> | 210 |
| Ползучие травы | 216 |
| Наземно-столонообразующие | 216 |
| 31. Онтогенез живучки ползучей (<i>Ajuga reptans</i> L.). <i>Тетерюк Л.В.</i> | 216 |
| 32. Онтогенез кошачьей лапки двудомной (<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.). <i>Паленова М.М.</i> | 221 |
| Подземно-столоно-клубнеобразующие | 234 |
| 33. Онтогенез седмичника европейского (<i>Trientalis europeae</i> L.). <i>Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В.</i> | 234 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 241 |
| SUMMARY | 241 |
| ЛИТЕРАТУРА | 243 |
| СПИСОК ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ | 261 |
| СПИСОК РУССКИХ НАЗВАНИЙ | 262 |

CONTENTS

| | |
|---|----|
| TO THE CENTENARY OF A PROMINENT BOTANIST. <i>L.A. Zhukova</i> | 3 |
| INTRODUCTION. <i>L.A. Zhukova, E.V. Shestakova, O.P. Vedernikova</i> | 7 |
| ARBOREAL PLANTS | 24 |
| Trees | 24 |
| 1. Ontogenesis of <i>Sorbus aucuparia</i> L. <i>Ju. A. Dorogova,</i> <i>L.V. Prokopieva</i> | 24 |
| Shrubberies | 30 |
| 2. Ontogenesis of <i>Pentaphylloides fruticosa</i> L. <i>E.K. Komarevtseva,</i> <i>V.N. Godin.</i> | 30 |
| Undershrubs | 39 |
| 3. Ontogenesis of <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. <i>L.V. Prokopieva,</i> <i>L.A. Zhukova, N.V. Glotov</i> | 39 |
| 4. Ontogenesis of <i>Thymus steposus</i> Klock et Scost. <i>I.A. Golovenkina,</i> <i>S.Ya. Faizullina</i> | 47 |
| 5. Ontogenesis of <i>Vaccinium myrtillus</i> L. <i>T.A. Polyanskaya,</i> <i>L.A. Zhukova, E.V. Shestakova</i> | 51 |
| ARBORESCENT PLANTS | 61 |
| Dwarfsemihrubs | 61 |
| 6. Ontogenesis of <i>Rubus saxatilis</i> L. <i>E.S. Zakamskaya,</i> <i>G.M. Panova, L.A. Zhukova</i> | 61 |
| HERBS | 68 |
| Annuals | 68 |
| 7. Ontogenesis of <i>Amaranthus cruentus</i> L. <i>L.A. Zhukova,</i> <i>O.L. Voskresenskaya, N.P. Grosheva, R.F. Zhenikhova</i> | 68 |
| 8. Ontogenesis of <i>Pisum sativum</i> L. <i>I.V. Knyaseva,</i> <i>T.K. Pigulevskaya</i> | 74 |
| 9. Ontogenesis of <i>Malva pusilla</i> Smith. Rt Sow. <i>O.P. Vedernikova</i> | 79 |
| 10. Ontogenesis of <i>Anethum graveolens</i> L. <i>E.V. Shestakova,</i> <i>S.A. Tokareva, L.A. Zhukova, N.P. Grosheva,</i> <i>O.L. Voskresenskaya</i> | 83 |
| Subprerennialis | 87 |
| Rachis-Rooted | 87 |
| 11. Ontogenesis of <i>Conium maculatum</i> L. <i>O.P. Vedernikova,</i> <i>E.V. Serkova</i> | 87 |
| 12. Ontogenesis of <i>Carum carvi</i> L. <i>I.M. Ermakova</i> | 95 |

| | |
|--|-----|
| 13. Ontogenesis of <i>Cynoglossum officinale</i> L. <i>O.P. Vedernikova,</i> <i>M.V. Sokolova</i> | 104 |
| 14. Ontogenesis of <i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench. <i>L.I. Terentieva, N.V. Ilyushechkina, L.A. Zhukova</i> | 110 |
| <i>Tuber-Stoloniferous</i> | 116 |
| 15. Ontogenesis of <i>Sagittaria sagittifolia</i> L. <i>E.A. Alyabysheva,</i> <i>L.A. Zhukova, O.L. Voskresenskaya</i> | 116 |
| <i>Perennialis</i> | 123 |
| <i>Cluster-Rooted</i> | 123 |
| 16. Ontogenesis of <i>Alisma plantago-aquatica</i> L. <i>E.A. Alyabysheva,</i> <i>L.A. Zhukova, O.L. Voskresenskaya</i> | 123 |
| <i>Rachis-Rooted</i> | 130 |
| 17. Ontogenesis of <i>Heracleum sibiricum</i> L. <i>I.M. Ermakova</i> | 130 |
| 18. Ontogenesis of <i>Taraxacum officinale</i> Wigg. <i>I.M. Ermakova</i> | 134 |
| 19. Ontogenesis of <i>Symphytum officinale</i> L. <i>O.P. Vedernikova, Z. V. Matveeva</i> | 138 |
| 20. Ontogenesis of <i>Plantago media</i> L. <i>L.A. Zhukova, I.V. Knyaseva,</i> <i>T.K. Pigulevskaya</i> | 144 |
| 21. Ontogenesis of <i>Eryngium planum</i> L. <i>I.M. Ermakova</i> | 154 |
| 22. Ontogenesis of <i>Inula helenium</i> L. <i>G.O. Osmanova,</i> <i>N.V. Mikhieva</i> | 163 |
| <i>Rhizom-Rachis-Rooted</i> | 169 |
| 23. Ontogenesis of <i>Centaurea sumensis</i> Kalen. <i>I.A. Golovenkina,</i> <i>S.Ya. Faizullina, L.A. Zhukova</i> | 169 |
| 24. Ontogenesis of <i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi. <i>Yu.A. Banaeva</i> | 180 |
| <i>Short Rhisomed</i> | 186 |
| 25. Ontogenesis of <i>Aconitum septentrionale</i> Koelle. <i>R.P. Barykina, A.N. Luferov, N.V. Chubatova</i> | 186 |
| 26. Ontogenesis of <i>Inula britannica</i> L. <i>G.O. Osmanova</i> | 190 |
| 27. Ontogenesis of <i>Agrimonia eupatoria</i> L. <i>L.I. Terentieva,</i> <i>N.V. Ilyushechkina</i> | 195 |
| 28. Ontogenesis of <i>Rhodiola rosea</i> L. <i>O.P. Vedernikova,</i> <i>L.M. Nikandrova</i> | 199 |
| <i>Long Rhisomed</i> | 206 |
| 29. Ontogenesis of <i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb. <i>R.P. Barykina, A.N. Luferov</i> | 206 |

| | |
|---|-----|
| 30. Ontogenesis of <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt. <i>T.A. Polyanskaya, I.I. Leontieva, E.V. Shestakova,</i> <i>S.Ya. Faizullina</i> | 210 |
| Creeping herbs | 216 |
| <i>Aboveground-Stoloniferous</i> | 216 |
| 31. Ontogenesis of <i>Ajuga reptans</i> L. <i>L. V. Teteryuk</i> | 216 |
| 32. Ontogenesis <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.. <i>M.M.Palenova</i> | 221 |
| <i>Underground-Stolono-Tuberiferous</i> | 234 |
| 33. Ontogenesis of <i>Trientalis europeae</i> L. <i>T.A. Polyanskaya,</i> <i>L.A. Zhukova, E.V. Shestakova</i> | 234 |
| RUSSIAN SUMMARY | 241 |
| ENGLISH SUMMARY | 243 |
| BIBLIOGRAPHY | 245 |
| LIST OF LATIN NAMES OF DESCRIBED HERBS | |
| LIST OF RUSSIAN NAMES OF DESCRIBED HERBS | |

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС
ЛЕКАРСТВЕННЫХ
РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

ТОМ II

Литературный редактор *Смоляр Е.Г.*

Компьютерная верстка *Солуданов Ю.А.*

Лицензия ЛР № 020270 от 12 ноября 1996 г.

Тем. план 2000 г. № 6.

Подписано в печать 29.12.2000 г. Формат 60х84/16.

Усл. печ. л. 16,75. Уч.-изд. л. 15,57.

Тираж 300. Заказ № 3271.

Оригинал-макет подготовлен к печати в РИО и отпечатан ООП
Марийского государственного университета
424001, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1