

Министерство образования Российской Федерации
МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Кафедра ботаники, экологии и физиологии растений

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

ТОМ III

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

Йошкар-Ола
2002

ББК Е53
О-595

Ответственный редактор акад. МАНЭБ, д-р биол. наук *Жукова Л.А.*

Редакционная коллегия: д-р биол. наук *О.В.Смирнова*;
канд. биол. наук *О.П.Ведерникова*;
канд. биол. наук *Э.В.Шестакова*

Рецензенты: д-р с.-х. наук, профессор *В.И.Пчелин*;
канд. биол. наук, доцент *О.А.Макарова*

Атлас печатается при поддержке гранта РФФИ (01–04–48949)

О-595 **Онтогенетический атлас лекарственных растений.** Учебное пособие. Том III. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2002. – 280 с.
ISBN 5-94808-056-0

Онтогенетический атлас лекарственных растений включает описания онтогенезов 45 видов цветковых растений. Во введении дано описание разнообразия жизненных форм кустарничков и для некоторых видов 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.

ББК Е53

ISBN 5-94808-056-0

© Марийский государственный университет, 2002



Татъяна Ивановна Серебрякова
(22.06.1922 – 30.11.1986)

ЗНАЧЕНИЕ ТРУДОВ Т.И.СЕРЕБРЯКОВОЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (К 80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

Серебрякова Татьяна Ивановна (1922–1986) – выдающийся ботаник-морфолог, доктор биологических наук, профессор, заведующая каф. ботаники Московского госпединститута, создавшая совместно с И.Г. Серебряковым крупнейшую морфологическую школу в России в XX веке.

Ее научная деятельность была многогранной и развивалась в разных направлениях. Начало ее научной деятельности связано с ритмологическим направлением, основным выдающимися учеными И.Г.Серебряковым, А.В.Кожевниковым и В.В.Алехиным. Учениками И.Г. и Т.И.Серебряковых была выполнена серия ритмологических исследований в различных природных зонах, в которых существенное место отводилось процессам побегообразования. Наиболее крупные теоретические обобщения по классификации побегов, динамике побегообразования, описанию классификации, эволюции жизненных форм растений представлены в монографии Т.И.Серебряковой «Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков» (1971) и в обобщающей статье «Учение о жизненных формах растений на современном этапе» (1972). До сих пор монография Т.И.Серебряковой воспринимается как незаурядное явление мирового уровня, возникшее в результате общего подъема морфологии растений в России. Несомненная заслуга Т.И.Серебряковой – уточнение и разъяснение понятий «жизненная форма, анализ их разнообразия» в разных таксонах цветковых растений. В последние годы особый интерес Т.И.Серебрякова проявляет к проблеме моделирования морфоструктур и процессов морфогенеза. Она вводит в отечественную морфологию новое понятие «архитектурная модель», определяет ее как «модель побегообразования», описывает основные типы моделей побегообразования различных групп покрытосеменных растений – в родах *Aconitum*, *Potentilla*, *Veronica*, *Viola* (Серебрякова, 1977, 1978, 1979, 1981).

Серебрякова Т.И. – один из инициаторов создания, организатор и активный участник Всесоюзных, а затем Всероссийских школ по теоретической морфологии, проведение которых продолжается до сих пор. Т.И.Серебрякова сыграла важную роль в объединении 2-х научных направлений – урановского направления популяционной экологии и классической морфологии растений. На стыке этих направлений возникло, сформировалось и стало развиваться быстрыми темпами популяционно-онтогенетическое направление, приоритетное для отече-

ственной науки. В настоящее время силами ученых, работающих в области популяционной ботаники, описаны онтогенезы более 500 растений. На кафедре ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ выпускается периодическое издание «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (1997, 2000).

Она была ведущим автором нового, современного учебника по ботанике (1978). Жаль, что при переиздании учебника (1988) так и не была восстановлена справедливость, и ныне здравствующие авторы не поставили ее имя первым, что вполне заслужено, так как ею написана половина глав этой книги и выполнены многие рисунки.

Серебрякова Татьяна Ивановна была не только крупным ученым, но и талантливым педагогом. Ее лекции по анатомии и морфологии растений отличались живостью, оригинальностью, глубоким анализом материала, сопровождалась прекрасными рисунками. Ее влияние, увлеченность и талант определили жизненный путь многих аспирантов, дипломников и курсовиков. Интересы Татьяны Ивановны как активного популяризатора ботаники распространяются и на школьные проблемы. Она регулярно сотрудничала в журналах «Биология в школе» и «Юный натуралист», была членом редколлегии этих журналов, опубликовала в них серию статей, возглавляла методическую комиссию Министерства просвещения СССР и РСФСР. До сих пор труды Т.И.Серебряковой пользуются заслуженным авторитетом среди отечественных и зарубежных ученых, она участвовала в работе оргкомитета XII Международного ботанического конгресса, была организатором и докладчиком симпозиума «Структура и эволюция цветковых растений».

Татьяна Ивановна была талантливым, широко эрудированным человеком, исключительно разносторонним и одаренным не только в области науки, но и во всех отношениях. Ее морфологические рисунки точны и красивы. Большой знаток музыки, живописи, театра, она была наделена большими литературными, поэтическими способностями, писала прекрасные стихи. Ее чертами характера были исключительная честность, порядочность, скромность, интеллигентность.

Умерла Татьяна Ивановна 30 ноября 1986 года в расцвете творческих сил и замыслов. Светлый образ страстного, яркого, честного труженика, выдающегося морфолога всегда будет примером самоотверженной любви к своему делу, будет вдохновлять и воодушевлять тех, кто знал ее и любил.

Авторы посвящают эту книгу памяти
Татьяны Ивановны Серебряковой.

ВВЕДЕНИЕ

В XXI веке сохранение биоразнообразия рассматривается как одна из главных планетарных и национальных задач. Резкое сокращение биоразнообразия в разных районах нашей планеты может привести к дестабилизации биоты и утрате целостности биосферы. Поэтому сохранение разнообразия живых систем на популяционном, ценоотическом и таксономическом уровнях является обязательным условием устойчивого развития человеческой цивилизации. Присоединение многих стран мира, в том числе и России, к конвенции о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 1992) свидетельствует о том, что необходимость решения этой проблемы осознана мировым сообществом.

Это особенно актуально в связи с тем, что в последнюю четверть XX века во всем мире неизмеримо возросло применение лекарственных растений. Преимуществом фитопрепаратов является их относительно малая токсичность и возможность длительного использования вследствие отсутствия коммулятивного эффекта. Однако широко распространенные в различных странах, в том числе и в России, промышленные посадки лекарственных растений не могут полностью обеспечить потребности фармацевтической промышленности и медицины в полноценном лекарственном сырье. Поэтому рациональное использование их природных популяций становится все более распространенным.

В то же время ограниченность растительных ресурсов и ухудшающееся состояние природных экосистем при все возрастающих антропогенных нагрузках требуют новых правил экологического контроля, эксплуатации и охраны популяций лекарственных растений.

Именно такой подход развивается в России с середины XX века. Его основоположниками – профессорами Т.А.Работновым (1945, 1949, 1950а, б, 1974) и А.А.Урановым (1967, 1975) – сформулирована концепция дискретного описания индивидуального развития и онтогенетической гетерогенности популяции растений. Их учениками разработаны алгоритмы выделения онтогенетических состояний растений разных биоморф (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Диагнозы и ключи онтогенетических состояний, 1980, 1983а, б; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Gatzuk et al., 1980; The population structure of vegetation, 1985).

Развитие популяционно-онтогенетического направления показало, что глубокое изучение популяционной жизни растений и анализ гете-

рогенности их популяций невозможен без подробного описания полного онтогенеза особей или рамет.

К настоящему времени в разных фитоценозах умеренного климата получены данные по онтогенезу более 650 видов растений, их описания приводятся в отдельных статьях, отчасти собранных в серии изданий МГУ им. М.В.Ломоносова, МГПИ им. В.И.Ленина и в других публикациях (Биологическая флора Московской области, М., Т. I–XIII, 1974–1996; Диагнозы и ключи..., ч. 1–5, М., (1980–1989); Смирнова, 1987; Жукова, 1988, 1995; Онтогенетический атлас... Том I, 1997; Том II, 2000 и др.). В последние годы онтогенез более 100 видов растений лекарственных растений изучен и описан на кафедре ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ.

В III томе «Онтогенетического атласа...» и двух предыдущих опубликовано описание 111 видов цветковых растений и 1 вида лишайников (*Xaithoria pareetina*). В этих исследованиях приняло участие 96 ботаников из 14 городов России (рис. 1).

В предлагаемом читателю III томе атласа приводятся краткие сведения об ареалах и лекарственных свойствах 45 видов цветковых растений, описания диагнозов и рисунки онтогенетических состояний. Поэтому атлас может быть использован исследователями для сопоставления собираемых гербарных материалов с эталонными образцами на рисунках и проверки правильности выделения онтогенетических состояний. В случае отсутствия диагнозов для интересующего читателя конкретного вида рекомендуется изучить описания онтогенеза других видов той же биоморфы для выявления признаков-маркеров.

В атласе описываемые виды располагаются согласно классификации жизненных форм, предложенной И.Г.Серебряковым (1964) и Т.И.Серебряковой (1971). Принципы выделения и характеристики основных групп жизненных форм приведены в учебнике А.Е.Васильева, Н.С.Воронина, А.Г.Еленевского, Т.И.Серебряковой «Анатомия и морфология растений» (1988). В настоящем атласе мы используем один из вариантов этой классификации, опубликованной ранее в программе популяционного мониторинга (Жукова с соавт., 1989) и во II томе «Онтогенетического атласа...»*.

Все более детальные исследования онтогенеза растений показали, что у многих видов разных биоморф зарегистрировано многообразие путей онтогенеза, вызванное структурной или динамической поливариантностью индивидуального развития (Жукова, 1986, 1995, 2001а, б; Жукова, Комаров, 1991).

В настоящее время опубликовано много работ, посвященных структурному биоразнообразию древесных и травянистых растений (Чистякова, 1978; Истомина, Богомолова, 1991; Ценопопуляции растений..., 1976; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995; Нухимовский, 1997, 2002).

* Латинские названия растений приведены по С.К.Черепанову (1995)

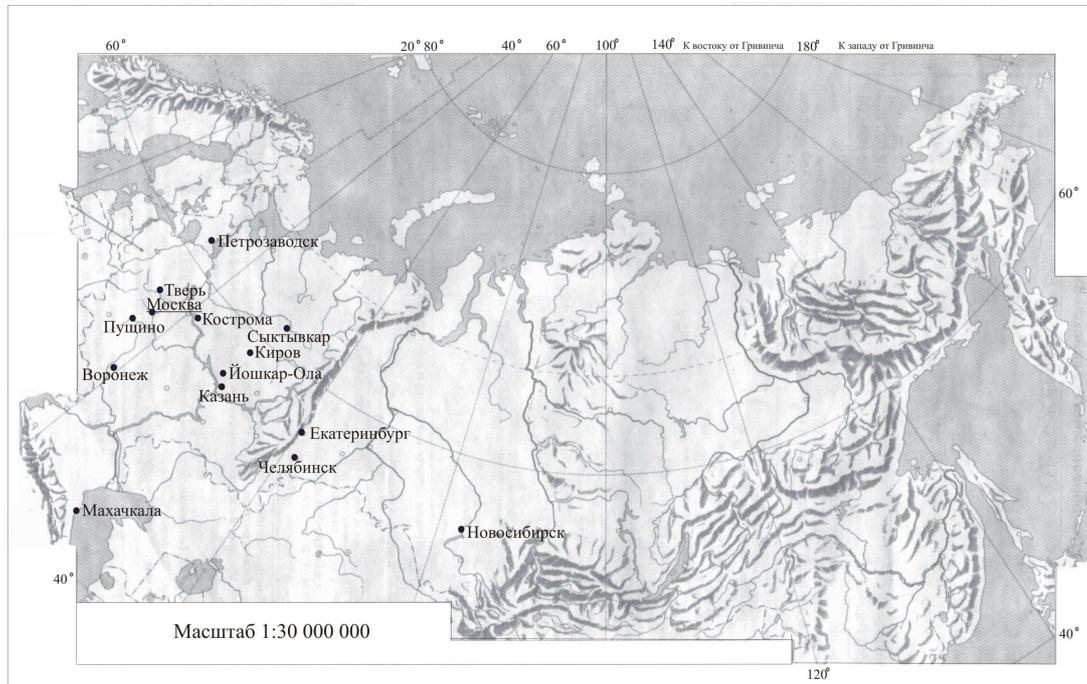


Рис. 1. Города, где имеются научные центры изучения онтогенеза и структуры популяций лекарственных растений, представившие материалы в «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (I, II и III тома)

Крайним проявлением морфологической поливариантности является смена жизненной формы, существование в одной или нескольких популяциях одного вида, не свойственной ему биоморфы или спектра биоморф.

Одним из ярких примеров такого рода являются описанные А.А.Чистяковой (1978) биоморфы липы сердцевидной (*Tillia cordata* Mill). Автор выделяет одноствольное, немногоствольное, многоствольное, куртинообразующее дерево, дерево-куст, факультативный стланник (рис. 2-I).

Аналогичные результаты были получены при изучении онтогенеза ряда кустарников: бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa* Scop.), бересклета европейского (*E. europea* L.), жимолости лесной (*Lonicera xylosteum* L.), крушины ломкой (*Frangula alnus* Mill.), для которых характерны высокая пластичность жизненной формы и формирование ряда биоморф (рис. 2-II): неподвижного аэроксильного кустарника, эпи- или гипогеогенного геоксильного кустарника, одноствольного «деревца», факультативного стланника (Истомина, Богомолова, 1991; Восточно-Европейские..., 1994).

Несмотря на высокую степень специализации различных видов кустарничков, у них также наблюдается разнообразие биоморф, правда, оно не столь велико, как у других древесных растений. Так, для вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), кроме широко распространенной моноцентрической аэроксильной стержнекорневой биоморфы с ортотропным главным побегом, описаны полицентрическая или неяснополицентрическая биоморфы с сильно развитыми и полулежачими укореняющимися побегами и корневой системой смешанного типа; изредка при обламывании и отделении от материнского растения формируются клоны диаметром до 1–1,5 м. Для биоморфы, описанной С. Гревиянусом и О.Кихнером (цит. по Серебрякову, 1962), характерно образование геоксильных побегов при мощном развитии мохового покрова; особый крайне редко встречающийся пятый вариант биоморф – ложноподушковидные стержнекорневые растения, у которых наблюдается отмирание верхушек побегов и торможение роста боковых ветвей из-за воздействия неблагоприятных экзогенных факторов (иссушающее действие ветра, низких температур, пожаров и др.). На рис. 2-III изображен редкий экземпляр подушковидной формы *Calluna vulgaris*, собранный на 7–8-летней гари в Карелии О.В.Смирновой. По мнению И.Г.Серебрякова (1962), наибольшее эколого-морфологическое разнообразие кустарничков свойственно подзоне кустарничковых тундр и альпийскому поясу различных горных систем Старого и Нового Света, где эта жизненная форма могла возникнуть как приспособление к неблагоприятным экологическим условиям, обычно недоступным для деревьев и кустарников.

В современных как морфологических, так и популяционных исследованиях описаны многочисленные примеры морфологического

разнообразия в популяциях травянистых растений. Наиболее полно в этом отношении изучены стержнекорневые травянистые поликарпики. Используя собственные материалы и данные литературы, нам удалось описать 16 вариантов этой жизненной формы.

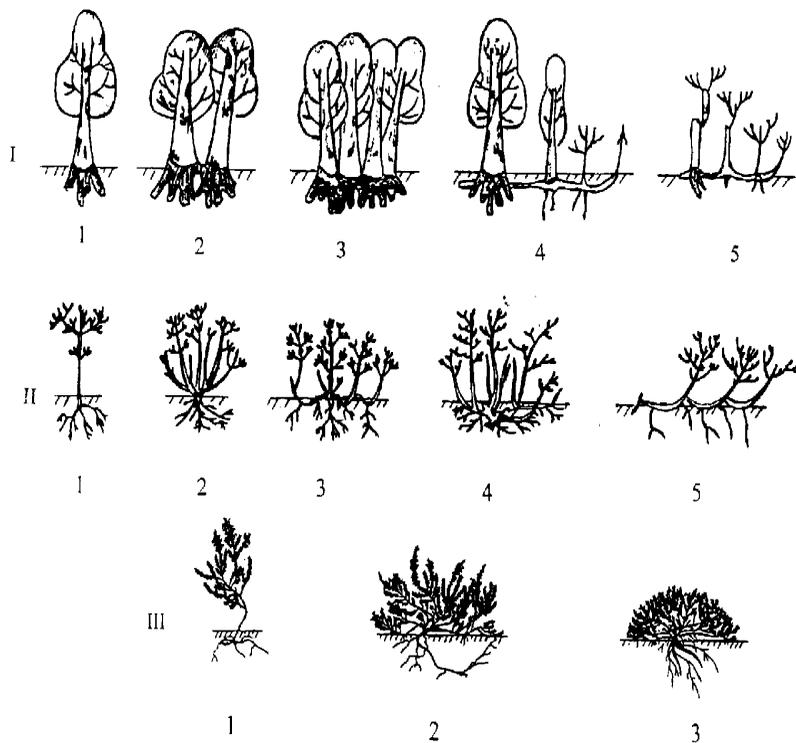


Рис. 2. Многообразие жизненных форм у древесных растений

I – биоморфы липы сердцелистной: 1 – одноствольное дерево, 2 – немногоствольное дерево (Чистякова, 1978), 3 – куртинообразующее дерево с ксилоризомами, 4 – дерево-куст, 5 – факультативный стланник; II – биоморфы бересклета бородавчатого (Истомина, Богомолова, 1991): 1 – древовидный кустарник, 2 – аэроксильный кустарник, 3 – кустарник с эпигеогенными ризомами, 4 – геоксильный кустарник с ксилоризомами, 5 – факультативный стланник; III – биоморфы вереска обыкновенного: 1 – моноцентрический стержнекорневой аэроксильный кустарничек, 2 – явно- или неявнополицентрический ползучий кустарничек, 3 – ложноподушковидная стержнекорневая биоморф

В настоящее время у малолетника – чистотела большого зарегистрировано минимальное число биоморф – две: двулетняя или малолетняя стержнекорневая и многолетняя корневищно-стержнекорневая с компактной зоной укороченных междоузлий, сохраняющая главный побег и главный корень до конца онтогенеза; максимальное – восемь биоморф – у клевера лугового: 1 – однолетняя стержнекорневая, 2 – двулетняя или малолетняя стержнекорневая, 3 – многолетняя корневищно-стержнекорневая с компактной зоной укороченных междоузлий, сохраняющая главный побег и главный корень до конца онтогенеза, 4 – «среднелистная» корневищно-стержнекорневая, сохраняющая главный розеточный побег и формирующая генеративные побеги II и более высоких порядков, 5 – многолетняя стержнекорневая с симподиальной системой замещающих побегов, сохраняющая главный корень, 6 – многолетняя стержнекорневая с одноглавым каудексом, 7 – многолетняя стержнекорневая с многоглавым каудексом, 8 – многолетняя корневищно-кистестержневая с ранним отмиранием главного корня, но сохраняющая главный побег.

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

Еще более пластичен кистекорневой поликарпик подорожник большой (*P. major* L.). В результате многолетних исследований его ЦП в луговых, экотонных и рудеральных сообществах: помимо двух подвидов – *P. major ssp major* и *P. major ssp pleiosperma* (Жукова и др., 1997), удалось зарегистрировать 7 биоморф и 5 вариантов тератов, приведенных на рис. 3.

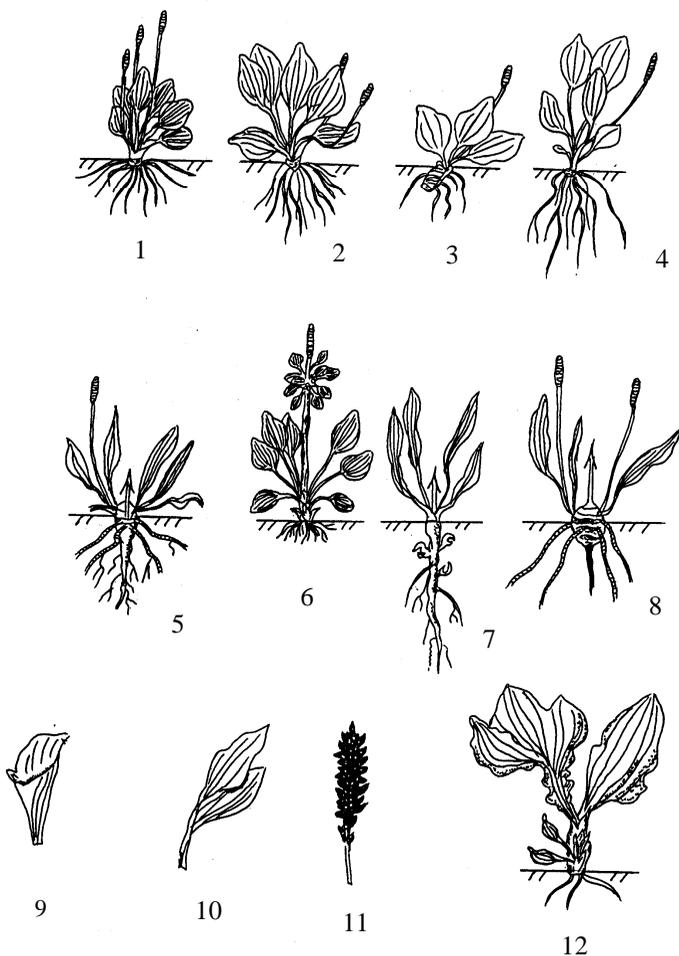


Рис. 3. Разнообразие биоморф в пределах одного вида *Plantago major* L.:

1 – кистекорневая вертикальная короткокорневищная; 2 – кистекорневая вертикальная короткокорневищная с косоапогеотропными генеративными побегами; 3 – симподиальное нарастание апогеогенного корневища; 4 – стержнекорневая неотоническая; 5 – кистестержнекорневая со смешанным типом корневых систем; 6 – двурозеточная кистекорневая; 7 – стержнекорневая корнеотпрысковая; 8 – изменение формы листьев; 9 – воронковидные листья у кистекорневой биоморфы; 10 – ланцетные листья кистекорневой короткокорневищной биоморфы; 11 – метельчатые соцветия кистекорневой короткокорневищной биоморфы; 12 – срастание листьев и побегов

Образование тератов, как и ниже-среднерозеточных или ниже-верхнерозеточных растений *P. major*, связано с воздействием гербицидов, например, 2,4 D (Жукова, Шейпак, 1985) или грибной инфекцией, например, поражение мучнистой росой, распространяющейся в посадках и природных ЦП (Жукова, Шестакова, 1995; Жукова, 2002).

Все эти примеры свидетельствуют о том, что программы морфогенеза вегетативных и генеративных органов у описанных видов либо не реализуются полностью, либо происходит возвращение к ранее существовавшей более «древней программе». Согласно классическим представлениям об эволюции жизненных форм, переход к стержнекорневой биоморфе особей *P. lanceolata* или *P. major* можно представить, как возвращение к предковой программе морфогенеза. Однако, если принять точку зрения Н.Н.Цвелева (2000), следует признать возникновение главного корня как более продвинутый признак, появившийся при изменении морфогенетической программы. Тогда *P. media*, относящийся к стержнекорневой биоморфе, можно рассматривать как один из последующих этапов эволюции в роде *Plantago*.

Регистрация и описание разных биоморф у конкретных видов как проявление адаптационных его возможностей неизбежно приводит к реализации нескольких или многих путей онтогенеза (Жукова, 2001, 2002).

Концепция дискретного описания онтогенеза позволяет использовать разные подходы к классификации вариантов онтогенеза. Если в качестве основного критерия классификации выдвигается возможность завершения полного онтогенеза на протяжении жизни одной особи, а в качестве альтернативы – смена нескольких поколений особей для его осуществления, то следует признать справедливым выделение всего 2 надтипов, 5 типов и 4 подтипов онтогенеза (рис. 4).

I надтип. Полный онтогенез осуществляется в жизни одного поколения – одной особи семенного происхождения.

А-тип. Вся программа онтогенеза завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения, отсутствует постгенеративный период.

Подтип А₁. Длительность существования семенной особи – 1–3 года. Постгенеративный период отсутствует (однолетники, малолетники).

Подтип А₂. Длительность жизни семенной особи 3–30 и более лет. Есть постгенеративный период (стержнекорневые монокарпики, непартикулирующие стержнекорневые поликарпики).

Б-тип. Как правило, полный онтогенез реализуется в одном поколении, есть постгенеративный период, возможна старческая партикуляция.

Семенное растение или его четко видимая сохраняющаяся часть может полностью заканчивать свое развитие. Одновременно каждая отделившаяся от нее партикула будет совершать свой путь развития, свой неполный онтогенез. Как правило, такие партикулы менее жизнеспособны, чем материнское растение; живут очень мало (1–2 года); быстро стареют, переходя в субсенильное или сенильное состояние;

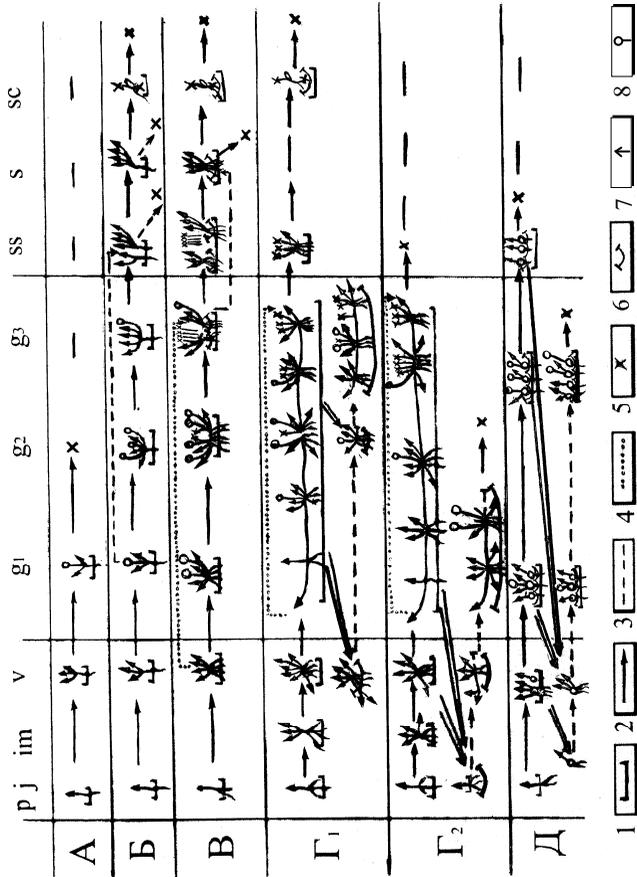


Рис. 4. Типы онтогенезов растений (А, Б, В, Г, Д – типы онтогенеза)

Онтогенетические состояния: р – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсильное, s – сильное, sc – отмирающее; 1 – генета, 2 – полный онтогенез, 3 – сокращенный онтогенез, 4 – неполный онтогенез, 5 – отмирание, 6 – партикула, 7 – вегетативный побег, 8 – генеративный побег

практически не могут повторно партикулировать, нередко отмирают сразу. К этому типу относятся некоторые полукустарнички (*Artemisia arenaria* Dc. – Дорохина, 1973) и стержнекорневые поликарпики (*Bunies orientalis* L. Былова, 1974).

II надтип. Полный онтогенез осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей.

В-тип. Онтогенез семенной особи несколько сокращен, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном и субсенильном состояниях. Партикулы не омолаживаются, то есть сохраняют возрастную уровень материнского организма, но в отличие от Б-типа партикулы живут дольше и сами могут неоднократно партикулировать.

В типе В, как и в предыдущем Б-типе, неполный онтогенез партикулы максимально включает конец генеративного и весь постгенеративный период, а минимально – одно онтогенетическое состояние: g3, ss или s. Таким образом, онтогенез семенной особи также сокращен до старого генеративного или субсенильного состояния. К типу В относятся часто встречающиеся на лугах плотно- и рыхлодерновинные злаки и осоки, ряд корневищно-стержнекорневых и короткокорневищных трав самого разного систематического положения, неспособных к омоложению.

Г-тип. Онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни – в молодом или средневозрастном генеративном состояниях.

Г₁-подтип. Партикулы испытывают слабое омоложение на 1–2 онтогенетических состояния. Длительность их жизни неодинакова: максимально она продолжается от молодого генеративного до субсенильного или сенильного (если нет повторной партикуляции); минимально – от молодого генеративного до средневозрастного, то есть до наступления следующей партикуляции (длиннокорневищные, некоторые наземно-ползучие и столонообразующие растения).

Г₂-подтип. Партикулы сильно омолаживаются до имматурного и даже ювенильного возрастного состояния и преобладают в клонах, где присутствие старых партикул незначительно. Онтогенетический возраст партикул по сравнению с предыдущим подтипом Г₁ увеличивается до 4–6 состояний и длится от ювенильного до старого генеративного. Партикулы также бывают разновозрастными. Такой подтип онтогенеза характерен для некоторых длинокорневищных, наземно-ползучих, корнеотпрысковых и столонообразующих растений.

Д-тип. Полный онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения. Онтогенез семенной особи очень краток –

до виргинильного или молодого генеративного состояния; последние образуют специализированные диаспоры (почки, клубни, луковицы) и прекращают свое существование. Возникшие из диаспор клонисты глубоко омоложены до ювенильного состояния, поэтому их биологический возраст меньше, чем у семенного растения лишь на два состояния – семени и проростка.

В типе Д при полной дезинтеграции материнская особь не может завершить полный онтогенез. Конечным этапом ее жизни становится то онтогенетическое состояние, в котором произошло полное разделение материнской особи на омоложенные дочерние особи вегетативного происхождения (раметы). Для луковичных, клубнелуковичных (Диагнозы и ключи..., 1987) и ряда корнеотпрысковых растений в агроценозах при перепашке (Лебедев, 1984) это может быть средневозрастное или молодое генеративное состояние.

При описании онтогенеза у ранее не изученных видов целесообразно определять тип онтогенеза, что поможет в дальнейшем при мониторинге возрастной структуры их ценопопуляций.

XXI век уже объявлен веком молекулярной биологии, биохимии, генетики, биоинженерии. С этим можно согласиться лишь отчасти, потому что для ботаников, изучающих биоразнообразие популяций растений и фитоценозов, это еще и век «биографической систематики» и «биографических флор» (Нухимовский, 2002), в которых диагнозы видов, в обязательном порядке, будут включать жизнеописание (полный онтогенез) представителей разных биоморф, их «биографический портрет» в сопровождении детальных рисунков разных этапов онтогенеза.

Поэтому усилия ботаников должны быть направлены на интенсификацию исследований индивидуального развития растений и онтогенетической гетерогенности их популяций. Только это поможет решать проблемы сохранения и восстановления биоразнообразия популяций и растительных сообществ, способных обеспечить стратегию устойчивого развития экосистем и биосферы Земли.*

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

ДЕРЕВЬЯ

1. Онтогенез ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench)

Ольха серая – это однодомное, листопадное дерево или крупный кустарник семейства Betulaceae, высотой до 20–22 метров с диаметром стволов 20–30 (40) см, с высокоподнятой, часто асимметричной, узко-яйцевидной или куполообразной кроной, образующейся в сомкнутых сообществах или конусовидной кроной, формирующейся на опушках. Кора гладкая, серого цвета.

Побеги симподиально нарастающие, удлиненные и укороченные вегетативные и укороченные генеративные (Шиманюк, 1964). Молодые побеги трехгранные в сечении.

Почки яйцевидные или почти округлые, на ножках, буро-коричневого цвета, опушенные (Сероольховые..., 1963).

Листья яйцевидные или яйцевидно-эллиптические, край двоякопильчатый, изредка слегка лопастные, верхушки острые или заостренные с округлым или клиновидным основанием; в молодости листья мягковолосистые, не клейкие, позднее – сверху голые, темно-зеленые, снизу – сизо-зеленые, тонко волосистые (Нейштадт, 1963). Размеры листьев достаточно сильно варьируют: длина – от 4,7 см до 11 см, ширина – от 4,2 см до 8,8 см. Листья на молодых побегах часто с прилистниками.

Тычиночные цветки в дихазиях, по 3 в пазухах кроющих чешуй. Каждый цветок с четырехлопастным околоцветником и 4 тычинками, расположенными супротивно долям околоцветника; пыльники четырехгнездные, на верхушке без волосков. Пестичные цветки в более коротких сережках, по 2 в пазухах кроющих чешуй, с 4 прицветниками; каждый цветок голый, состоит из завязи с двумя нитевидными столбиками (Маевский, 1964). Пестичные сережки «шишечки», черно-бурые собраны по 3–8 (10) на общем цветоносе, около 1,5 см, длины и 0,8 см ширины; за исключением конечной, они сидячие или на очень короткой ножке, к зиме их чешуи деревенеют. Плоды – орешковидные, обратнаяйцевидные с двумя узкими крыльями (Сероольховые..., 1963). Растение начинает цвести ранней весной, до распускания листьев и с 9–12 лет на хорошо освещенных местах, как правило, на опушках и обочинах дорог, в сомкнутых сообществах – с 15–21 года.

Ольха серая размножается семенами, корневыми отпрысками, порослью от пня.

Соплодия ольхи серой – «ольховые шишки» содержат тритерпеноиды, стероиды, галловую кислоту, дубильные вещества до 30 %, кумарины, флавоноиды и жирное масло. Из листьев выделены флавоноиды, кофейная, хлорогеновая и протокатехиновая кислоты. В коре имеются дубильные вещества, витамин РР. В почках обнаружены флавоноиды и тритерпеноиды. Настой из соплодий применяют при острых и хронических энтеритах и колитах, дизентерии и диспепсии, язвенной болезни. Наружно используют как вяжущее средство при ожогах и воспалениях кожи, для полоскания горла, полости рта, для укрепления десен. Соплодия ольхи серой входят в состав желудочных сборов (Шретер и др., 1992). В народной медицине отвар соплодий пьют при диарее, молодые, свежие листья прикладывают к гнойным ранам, отвар цветущих сережек пьют и прикладывают к больным местам при диатезе, детских экземах (Лекарственные растения..., 1967). В качестве лекарственного сырья используют зрелые соплодия, которые собирают поздней осенью и зимой (до марта). Опавшие соплодия не собирают (Шретер и др., 1992).

Древесина ольхи серой легкая, употребляется в столярном и токарном деле, благодаря своей прочности, идет на подводные постройки, хороший медонос (Нейштадт, 1963).

Ольху серую в лесном хозяйстве используют как почвоулучшающую и берегозакрепляющую породу.

Область распространения охватывает Европейскую часть России, кроме Крайнего Севера, Урал, Кавказ, Западную Сибирь: до 70° в.д., в низовьях Иртыша и Тобола, изолированно в районе г. Сургута на Оби и в устье Ишима. За пределами России ольха серая произрастает в Северной Америке, Западной Европе, Скандинавии: до 70° с.ш. (Ареалы..., 1977).

Ольха серая является эвритопным растением, произрастая на опушках, обочинах дорог, заброшенных пашнях, вырубках и гарях, по просекам и прогалинам. Но оптимальными для произрастания являются поймы ручьев, малых и больших рек, овраги.

Онтогенез ольхи серой описан нами на растениях семенного и вегетативного происхождения, произрастающих в различных экотопах подзоны южной тайги и зоны перехода к хвойно-широколиственным лесам в пределах Костромской области. Потомство семенного происхождения в полновозрастных сероольховых сообществах встречается довольно редко и приурочено в основном к прорывам в лесном пологом с нарушенным травяным покровом, чаще же это инвазии на антропогенноиз-

менных ландшафтах. Основным способом вегетативного размножения ольхи серой является корнеотпрысковость. Корневые отпрыски возникают на горизонтальных корнях, из придаточных почек, приуроченных к наплывам каллусной ткани. В предлагаемой работе онтогенез рассматривается на уровне раметы – парциального образования или материнского дерева, произрастающих в благоприятных условиях. Учитывая исключительную роль вегетативного размножения в жизни данного вида, приводится описание семенных экземпляров только на начальных этапах онтогенеза, полный же возрастной ряд описан для особой вегетативного происхождения.

Онтогенез семенного и вегетативного ряда представлен на рис. 5.

ПЛОДЫ ольхи серой сплюснутые, обратнойцевидной формы, с узкими крыльями, диаметром 1,5–2,2 мм. Созревают в конце сентября – октябре. Семена высыпаются из соплодий и разносятся ветром и по воде. Всхожесть сохраняется в течение одного года (Нейштадт, 1963).

Семена прорастают ранней весной при сумме положительных температур 12–16° (Сероольховые..., 1963). Прорастание семян надземное.

ПРОРОСТКИ имеют два эллиптических, слегка заостренных семядольных листа с очень коротким черешком, длиной 4–7 мм и шириной 3–6 мм, которые сохраняются до конца периода вегетации. Настоящие листья в количестве 2–4, простые, крупнодвоякопильчатые, по форме округлые, длиной 0,8–1,5 см и шириной 0,7–1,2 см, с 3–4 парами жилок. Корневая система состоит из главного и 1–2 боковых корней, проникающих на глубину до 1 см. Общие размеры растения к концу сезона не превышают 4–5 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи – однопобеговые растения, лишенные семядольных листьев, высотой 15–25 см. Нарастание симподиальное. В условиях светового угнетения формируется плагитропный участок в основании побега. Листья узкояйцевидные, с 3–5 парами жилок, войлочно-опушенные, двоякопильчатые, листовой индекс 1,5–2,0. Гипокотиль полностью втягивается в почву и на нем формируются горизонтально растущие придаточные корни. Глубина проникновения корней – 1,5–7 см, радиус корневой системы – 12–30 см. На придаточных корнях начинается формирование азотфиксирующих клубеньков. Ювенильное состояние растения хорошей жизнеспособности проходят за 2–3 года, пониженной – 4–5 лет.

ИММАТУРНЫЕ особи характеризуются началом ветвления. Листья полувзрослого типа, яйцевидные, с 8–10 парами жилок, с острой верхушкой и округлым основанием, двоякопильчатые. Корневая система сформирована преимущественно придаточными корнями, поверхностная, радиусом 2–4 м. Главный корень тормозит свой рост и выполняет

в основном якорные функции, проникая на глубину до 20–25 см. Азотфиксирующие клубеньки располагаются на корнях всех порядков, за исключением последнего.

Имматурные растения 1-й подгруппы имеют II–III порядки ветвления и высоту от 0,3 до 2,3 м. Длина годичных приростов – от 20 до 45 см. Продолжительность пребывания в этом состоянии особой хорошей жизненности составляет 3–4 года, пониженной – до 6 лет.

Имматурные растения 2-й подгруппы имеют III–IV порядок ветвления, полувзрослые листья сменяются листьями взрослого типа с заостренной верхушкой, слегка клиновидным основанием, 11 парами жилок, листовым индексом 1,15–1,4. Листья лишаются опушения. Продолжительность в 2 состоянии обычно 3–4 года. Растения хорошей жизненности достигают 3–4 метров высоты и имеют ясно выраженную лидерную ось, длина годичных приростов – 50–80 см. Пониженная жизненность выражается в формировании щитковидной кроны и небольших размерах (до 1,5 м), что наблюдается, как правило, в сомкнутых насаждениях. На пастбищах формируются имматурные особи низкой и сублетальной жизненности, которые многократно перевершиниваются и приобретают кустовидную форму вследствие интенсивного порослеобразования. В этом состоянии особи способны находиться от 5 до 10 лет, длина годичных приростов не превышает 5–12 см.

Виргинильное состояние особой семенного происхождения по своим качественным и количественным характеристикам практически не отличается от такового у вегетативных экземпляров, поэтому отдельно характеристика взрослых растений семенного происхождения в работе не приводится.

Онтогенетический ряд вегетативного происхождения

ЮВЕНИЛЬНЫЕ экземпляры формируются из придаточных почек на каллусных утолщениях придаточных корней, причем на таких утолщениях может формироваться до 10–15 (18) ювенильных особей, большинство из которых быстро отмирает, а дальнейшее развитие получают 1–2 корневых отпрыска. Корневые отпрыски не ветвятся, их высота в этом состоянии равна 10–45 см, подземная часть побега – от 2 до 12 см. Листья ювенильного типа. Собственной корневой системы нет. Из спящих почек в основании ствола может возникать ювенилоподобная поросль, отличающаяся от корневых отпрысков более высокими темпами роста и высотой до 0,8 м, а также полувзрослой формой листа. Длительность пребывания в этом возрастном состоянии – 2–3 года.

ИММАТУРНЫЕ особи имеют II–IV порядки ветвления. Листья полувзрослого и взрослого типа. Быстро выделяется лидерная ось с ежегодным приростом до 90 см, высотой до 4 метров. Корневая система

в im 1 состоянии представлена 3–4 тонкими придаточными корнями. В im 2 состоянии формируется достаточно мощная, поверхностная корневая система, радиусом до 1,5 м. Календарный возраст – 4–7 лет.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи отчетливо дифференцированы на ствол и крону. Крона островершинная, в условиях угнетения округлая. Корневая система состоит из хорошо развитых придаточных корней, поверхностная, радиусом 4–5 м. В этом состоянии начинаются процессы формирования собственных корневых отпрысков. Наблюдаются максимальные приросты в высоту – до 95 (105) см. Общая высота – 4, 5–7 м, формируются побеги IV–V порядка ветвления.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются началом цветения и плодоношения. Ежегодные приросты скелетных ветвей несколько меньше, чем в виргинильном состоянии (50–70 см). В условиях хорошей освещенности формируется островершинная, эллиптическая или конусовидная крона, в сомкнутых древостоях крона небольших размеров, овальная или округлая. Побеги IV–VI порядков ветвления. Плодоношение нерегулярное и необильное на побегах последних порядков в средней части кроны. Корневая система полностью состоит из придаточных корней, поверхностная. Основания корней часто приобретают уплощенную форму. В этом состоянии заканчивается формирование одной из вариантов жизненной формы, характерных для ольхи серой: одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, немногоствольное дерево, многоствольное дерево-куст, обладающих облигатной корнеотпрысковостью. Общая высота деревьев – 7–12 м с диаметром стволов 10–15 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются округлой, раскидистой кроной, с незначительным числом мертвых скелетных осей. Главная ось теряется среди других столь же мощных ветвей. Приросты при хорошей жизненности – 25–35 см в год, побеги V–VIII порядков ветвления. Высота деревьев достигает 18–20 метров, с диаметром до 35–38 см. Плодоношение максимально обильное. Основу корневой системы составляют мощные, диаметром до 15 см горизонтальные придаточные корни. Радиус корневой системы – до 8 метров. Корнеотпрысковая деятельность начинает затухать.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют разреженную, округлую или обратноконическую крону, с максимальными для вида VIII–IX порядками ветвления побегов. Ежегодные приросты ветвей резко снижаются и составляют 3–7 см. Плодоношение наблюдается в основном в верхней части кроны. Отмирают крупные скелетные ветви и корни. Корнеотпрысковая деятельность почти не проявляется, но просыпаются спящие почки в основании и средней части ствола. Во влажных

местообитаниях быстро отмирают скелетные корни, и дерево выпадает из древостоя.

СЕНИЛЬНЫЕ особи встречаются достаточно редко. Верхушки скелетных ветвей часто обломлены. Живые побеги образуются в средней части ствола и в верхней части ствола формируют прерывистую вторичную крону. Листья полувзрослого типа. Растения существуют в этом состоянии недолго (1–2 года) и выпадают из древостоя.

ОТМИРАЮЩИЕ особи – единичные экземпляры, которые чаще встречаются на хорошо дренированном субстрате. Сухостойный ствол сохраняется в течение одного года. На живых участках отмирающих скелетных корней формируются слабые ювенильные отпрыски, которые существуют один сезон, а затем отмирают. В отмирающие и сгнивающие корни и упавший ствол интенсивно внедряются всасывающие корни соседних особей ольхи серой.

В сомкнутых древостоях и на опушках сероольховых насаждений ольха серая возобновляется в основном за счет вегетативной деятельности. Семенное возобновление происходит на нарушенных участках растительного покрова.

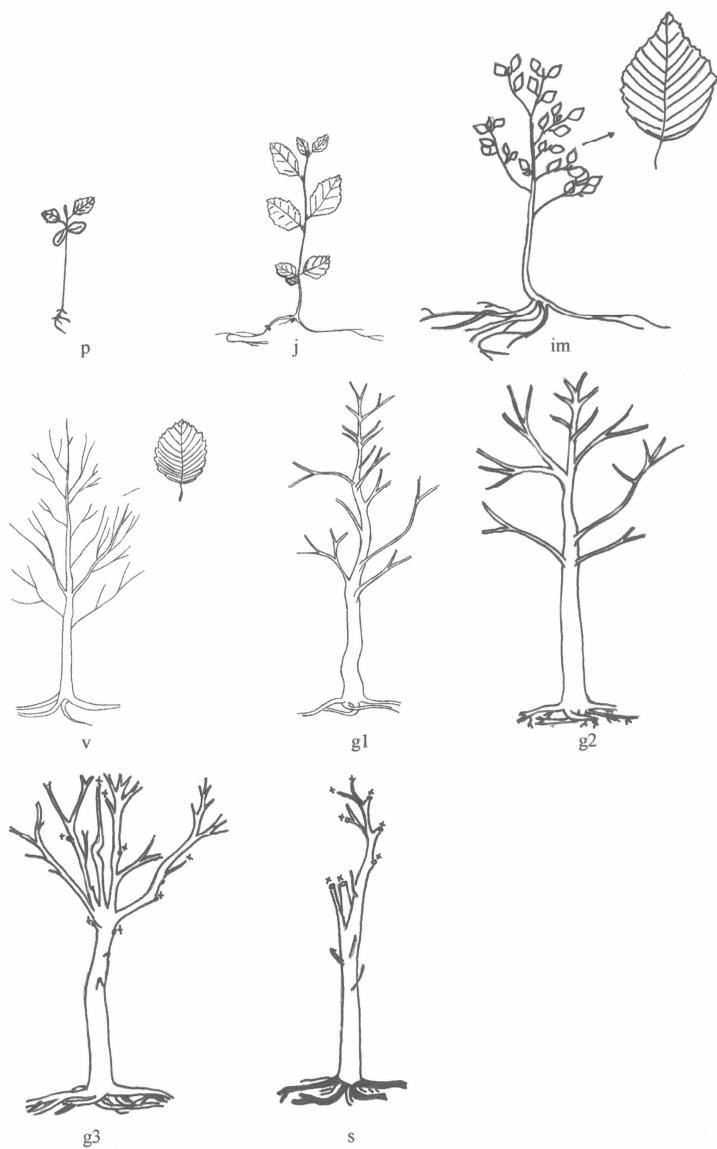


Рис. 5. Онтогенез ольхи серой

2. Онтогенез туи западной (*Thuja occidentalis* L.)*

Туя западная – древесное хвойное растение семейства кипарисовые (Cupressaceae). Обычно это одно- или многоствольное дерево с пирамидальной кроной. Перидерма молодых стволов гладкая, красно-бурая, корка взрослых растений – трещиноватая, лушачаяся продольными лентами, серовато-коричневая. Побеги сплюсненные с чешуевидными листьями, располагающимися супротивно. Они имеют различную форму: на верхней и нижней стороне побега плоские, боковые – ладьевидные (Крюссман, 1986).

Туя – однодомное растение. Микро- и мегаспорофиллы собраны в колоски (мужские) и шишечки (женские), расположенные на верхушках неодревесневших боковых побегов – на концах осей IV–V порядков. Шишки состоят из 3–4-х (5–6) пар крест-накрест расположенных супротивных кожистых чешуек, по мере созревания становящихся бурыми деревянистыми.

В хвое и древесине туи западной содержатся эфирные масла и гликозид пининкрин, используемые в медицине. Из хвои получают эфирное, а из семян – жирные масла, применяемые в косметической и медицинской промышленности. В народной медицине используют напары и отвары молодых побегов, которые применяют при камнях в печени и почках, при болезнях мочевого пузыря, ревматизме, подагре, водянке, при лечении кожных заболеваний и как глистогонное средство (Осипов, 1988).

На родине туя западная распространена в приатлантических штатах США и Канады. Ее северная граница ареала доходит до 53° северной широты, на юге – заканчивается около южной границы Больших озер. В естественных условиях туя произрастает в хвойных и смешанных лесах, на болотистых почвах образует непроходимые заросли, встречается на скалистых берегах горных речек, часто занимает известковые почвы (Hart, Price, 1990). В Европе туя западная встречается в декоративных посадках Скандинавии, Германии, России и ряда других стран.

Материал для описания онтогенеза туи западной собран в посадках г. Йошкар-Олы.

Онтогенез туи западной представлен на рис. 6.

СЕМЕНА мелкие, узкие, плоские, овальные, желтовато-бурые, с двумя узкими, маленькими, соломенно-желтыми боковыми крылышками, превышающими семя по длине. Поверхность семени покрыта смоляными пузырьками. Размер семени с крылышками в среднем

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949 и гранта МарГУ по программе Министерства образования Российской Федерации

5 x 3 x 1 мм. Семена созревают в год цветения во второй половине сентября. Всхожесть семян сохраняется 3–4 года и составляет около 45 %. Прорастание семян происходит по надземному типу.

ПРОРОСТКИ представляют собой неветвящиеся растения с двумя семядолями, высотой около 2–3 см. Подсемядольная часть невысокая (8–21 мм длины и 0,5 ширины), тонкая, светло-зеленая. Семядоли линейные, каждая длиной 6–10 мм и шириной до 2 мм, плоские, на верхушке закругленные. Окраска семядолей сверху матово-зеленая, снизу – светло-зеленая. Первичная хвоя игловидная, образуется в год прорастания. Корневая система стержневая, с 3–5 боковыми корнями II порядка, которые по размерам значительно уступают главному.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи в год прорастания семян имеют неветвящийся первичный побег высотой 3,5–5 см с листьями ювенильного типа. Весной следующего года появляются побеги II порядка. Первые хвоинки супротивные, последующие собраны в мутовках по 3 или 4, короткие (от 4 до 8–9 мм), острые, линейно-игловидные, сверху сизоватые, снизу зеленые, блестящие, с выделяющейся средней жилкой. На концах побегов появляются первые чешуевидные листья. Семядоли обычно уже отмирают. Корневая система стержневая с боковыми корнями II–III порядков.

ИММАТУРНЫЕ особи имеют хвою как ювенильную, так и чешуевидную (взрослого типа). Эту группу объединяют сравнительно небольшие особи с побегами II–IV порядков ветвления, высотой около 8–25 см. Боковые побеги имеют 2–3 пары игловидных листьев, в дальнейшем у таких растений образуется только чешуевидная хвоя. Корневая система смешанного типа, формируются придаточные корни. Календарный возраст – от 7 месяцев до 3–5 лет.

Так как туя западная в культуре размножается преимущественно вегетативным путем (используются черенки длиной 12–25 см – это 2–3-летние побеги с верхушечной точкой роста), то **ИММАТУРНЫЕ** особи вегетативного происхождения представляют собой растения, имеющие более крупные размеры: в среднем – от 15 до 60 см. Ветвление побегов до IV порядка, крона еще не сформирована, общее число побегов невелико – около 10–15. Корневая система поверхностная, состоит из придаточных корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи имеют почти полностью сформированные черты взрослого дерева, но еще не приступили к семеношению. У них хорошо развиты ствол и крона. Деревья достигают 1–1,2 м высоты. Побеговая система состоит из ветвей V–VI порядков. На главном побеге формируется до 23 боковых побегов. В этом онтогенетическом состоянии наблюдается быстрый прирост ствола в высоту (более 10 см в год). У ряда растений возможно появление дополнительных стволов, разви-

вающихся из спящих почек в основании ствола. Первоначально, они уступают по размерам главному стволу, затем становятся равноценными. Таким образом, возникает жизненная форма многоствольного дерева.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – деревья высотой около 1,3–2,5 м, имеют узкую пирамидальную крону, максимальная ширина ее находится ближе к основанию. Растения впервые приступают к семеношению, генеративные органы локализованы в верхней части кроны, формируются побеги VI–VII порядков. Число побегов II порядка – 26–50, на каждом из них могут формироваться около 15 побегов III порядка и более 120 побегов IV порядка. В нижней части кроны появляются сухие ветви и начинается растрескивание корки в нижней части ствола. Диаметр ствола в 3,5 раза превышает диаметр основных кронообразующих побегов. В этом онтогенетическом состоянии для них характерно увеличение прироста, который может достигать 25 см в год. Календарный возраст особей 6–12 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – это мощные растения высотой в среднем 5–10 м и большим числом побегов II порядка. Побеги ветвятся в горизонтальной плоскости до VII–VIII порядков. Крона пирамидальная, хорошо сформирована, позднее приобретает яйцевидную форму. Поверхность ствола трещиноватая почти до половины его высоты. Шишки располагаются равномерно по всей кроне. На данном этапе онтогенеза для растений характерна высокая семенная продуктивность. Корневая система поверхностная, представлена системой придаточных корней. Календарный возраст 15–50 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ, СЕНИЛЬНЫЕ И ОТМИРАЮЩИЕ растения на территории г. Йошкар-Олы не обнаружены.

Онтогенез туи западной можно отнести к I надтипу и Б-типу (Жукова, 1988, 1995, 2001).

Общая продолжительность онтогенеза более 100 лет.

Физиолого-биохимические параметры онтогенетических состояний особей туи западной изучались в генеративном периоде без выделения возрастных состояний. Эти растения исследовались на содержание элементов минерального питания, ферментативную активность и водоудерживающую способность. Для растений туи западной характерно высокое содержание фосфора (1,9 мг %) и калия (0,9 мг %), значительно меньше – азота (0,2 мг %), серы (0,15 мг %) и железа (0,008 мг %). При изучении ферментативной активности в сезонной динамике было отмечено повышение активности каталазы в осенний и зимний периоды (до $1,2 \text{ мл O}_2 \cdot 2^{-1} \text{ мин}^{-1}$). В эти месяцы так же наблюдалось повышение водоудерживающей способности тканей побегов туи западной (почти в 10 раз по сравнению с летними месяцами) при минимальном содержании общей воды (51,4 % от сырой массы).

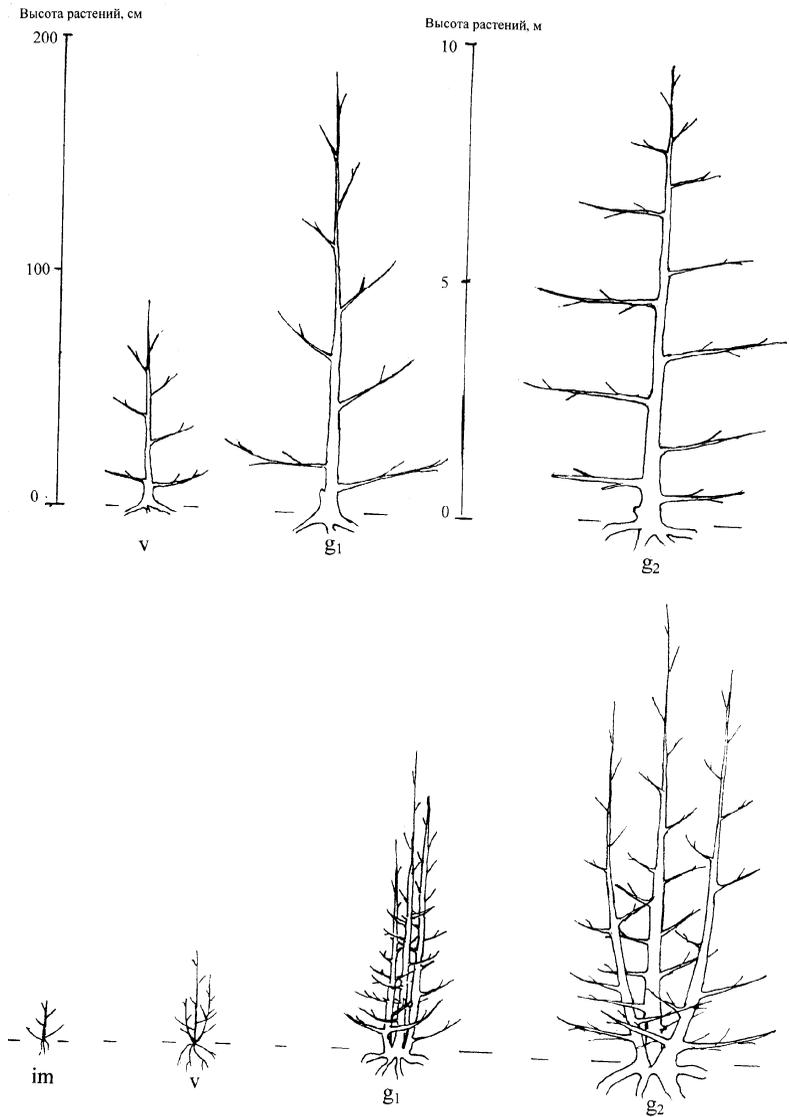


Рис. 6. Онтогенез туи западной

КУСТАРНИКИ

3. Онтогенез мирикарии длиннолистной (*Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb.)

Мирикария длиннолистная из семейства Tamaricaceae – геоксильный кустарник (Серебряков, 1962) до 2-х метров высоты, с коричневато-серой корой на старых побегах и желтовато-зеленой на молодых, однолетних. Листья сизовато-зеленые, на первичных веточках нечастые, сидячие, продолговато-яйцевидные, на вторичных – линейно-ланцетные, длиной 5–10 мм, шириной 1–3 мм, усеяны точечными железками. Цветочные кисти как боковые (на побегах прошлого года), так и верхушечные (на побегах прошлого года и текущего), простые или сложные (метелки), длиной до 10 см, за время цветения удлинняются. Прицветники длиной 5–8 мм, широкояйцевидные, широкопленчатые, цельнокрайные, с небольшим остроконечием. Чашечки длиной 3–4 мм, несколько короче лепестков, доли чашечки ланцетные, к основанию расширенные; лепестки розовые. Гинецей паракарпный. Плоды – узкие коробочки, открывающиеся 3 створками. Семена мелкие (длина 1,2 мм) с остью, покрытой от половины длинными белыми волосками.

Мирикария длиннолистная – декоративна ажурной кроной, серовато-зеленой окраской листьев, обильным и продолжительным цветением, кроме того, это и лекарственное растение. Издавна использовались в тибетской медицине листья и древесина при заболеваниях печени, желчевыводящих путей, интоксикациях и лечении ран. (Растения тибетской медицины..., 1989; Раны и их лечение в тибетской медицине..., 1990).

Распространена на территории России в южных районах Алтайско-Саянской горной области от Енисея на западе, до восточных районов Бурятии. Растет на галечниковых и каменистых берегах горных рек, поднимается до верхней границы леса (Коропачинский, 1983; Лях, 1996).

Онтогенез *M. longifolia* изучался в Бурятии на реке Иркут в районе поселка Монды, а также в культуре на интродукционном участке в питомнике Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). Материал собирался в течение вегетационных периодов с 1993 г. по 1996 г. Описание побегов и побеговых систем проводилось нами в соответствии с терминологией, разработанной И.Г.Серебряковым (1952), М.Т.Мазуренко и А.П.Хохряковым (1977). При описании онтогенеза была принята классификация возрастных состояний, разработанная Т.А.Работновым (1950) и дополненная А.А.Урановым (1975).

Впервые онтогенез *M. longifolia* был описан и опубликован в 1999 году (Лях, 1999).

Онтогенез мирикарии длиннолистной представлен на рис. 7.

СЕМЕНА мирикарии прорастают надземно, всходы появляются через 8–10 часов после посева, а в лабораторных условиях при 18–20°С семена начинают прорастать через 4–6 часов.

ПРОРОСТКИ – в течение первого года жизни образуется удлинённый побег (до 0,5–1 см длины), с двумя овальными семядолями. Гипокотиль переходит в главный корень, который к концу 1 года жизни имеет длину до 5 см и образует боковые разветвления до II порядка. После перезимовки главная ось отмирает за исключением базальной части. В пазухах ассимилирующих листьев закладываются почки. Нарастание симподиальное, за счёт зимующих почек на базальной части главной оси. В дальнейшем образование побегов формирования идет в основном за счёт спящих почек. По мере образования новых скелетных осей подземная скелетная основа куста все более разрастается, причем порядок надземных осей и подземных разветвлений установить уже невозможно. Подобные подземные органы, укороченные и утолщенные, характерные для геоксильных кустарников и ряда других растений, получили название ксилоподиев (Серебряков, 1962).

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений главный побег увеличивается до 10–15 см. На главном побеге начинают появляться из пазух листьев эфемерные вегетативные побеги II порядка. Базальная часть главного побега начинает одревесневать. Главный корень длиной около 10 см, при этом появляются боковые корни по всей длине. В состоянии проростка и ювенильном растении находится 1 год. Итак, в первый год жизни кончается, по выражению И.Г.Серебрякова (1962), «этап древовидного роста», а со следующего года начинается «этап кустовидного роста».

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются тем, что большая часть первичного побега после зимнего периода отмирает. Живой сохраняется лишь нижняя часть главной оси. Первые боковые побеги (1 или 2) образуются из наиболее развитых почек, сформировавшихся в пазухах семядольных листьев. Из них развиваются побеги формирования, которые в дальнейшем и будут составлять скелетную ось растения. На побегах формирования силлептически развиваются эфемерные вегетативные побеги, которые выполняют ассимиляционную функцию.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений продолжает формироваться их разветвленная многолетняя часть. Ветвление базимезотонное. На прошлогодних побегах формирования из зимующих почек развиваются вегетативные побеги ветвления, которые к концу вегетационного сезона одревесневают и включаются в скелетную основу растения. Из спящих

почек в базальных частях развиваются новые побеги формирования. На побегах формирования и ветвления по всей длине образуются эфемерные побеги, которые выполняют ассимиляционную функцию. К концу вегетационного сезона на побегах формирования закладываются генеративные почки. В этом же возрастном состоянии одревесневшая базальная часть куста утолщается, формируется ксилоподий. Образуется горизонтальная стержневая корневая система.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуется началом цветения. Зимующие генеративные почки на побегах формирования в мае – начале июня разворачиваются в эфемерные генеративные побеги. Плодоношение происходит в июле. Главный корень достигает в базальной части около 3 см в диаметре, на глубине 20–30 см от него отходит наиболее мощный боковой скелетный корень с диаметром 0,8–1 см.

У **СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений отмечается начало растянутого цветения. Кроме боковых генеративных почек, заложившихся с осени и цветущих в мае-июне, на побегах формирования в течение летнего периода развиваются верхушечные вегетативно-генеративные побеги, которые зацветают в июле. После плодоношения в августе, генеративная часть отмирает, а вегетативная начинает одревесневать и включаться в скелетную систему куста. Величина растений наибольшая.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений постепенно прекращается нарастание скелетных осей, ассимиляция идет за счет побегов ветвления, начинается постепенное отмирание.

У **СУБСЕНИЛЬНЫХ** растений большая часть побегов отмирает, из спящих почек на ксилоподии формируются 3–5 очень слабых побегов, ксилоподий максимальных размеров.

СЕНИЛЬНЫЕ растения в природе не наблюдали.

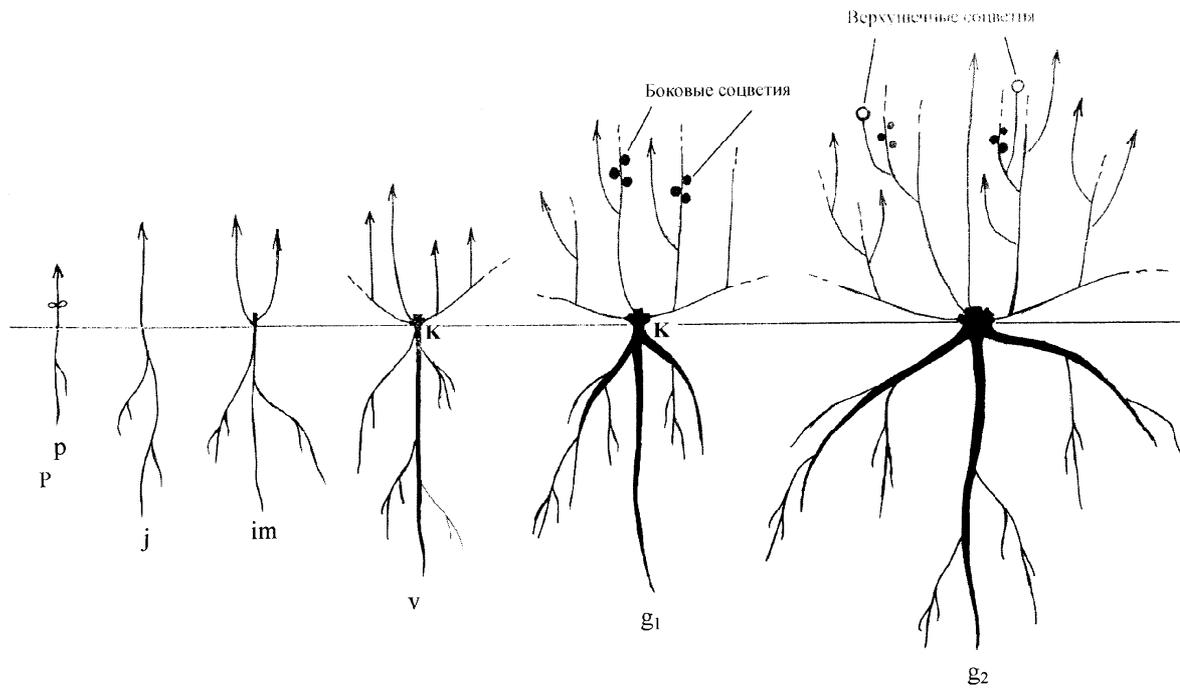


Рис. 7. Онтогенез мирикарии длиннолистной

4. Онтогенез сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.)*

Сирень обыкновенная – крупный декоративный геоксильный кустарник или небольшое дерево высотой до 5–8 м с округлой или яйцевидной формой кроны. Она относится к семейству маслиновые (Oleaceae). Листья сердцевидно-яйцевидные, гладкие, цельнокрайние, длинночерешковые, супротивные (Вехов, 1953; Громов, 1961). Цветет сирень после появления листьев. Цветки актиноморфные, обоеполые, мелкие, очень ароматные. Цветок имеет 4 чашелистика, 4 сростнолистных лепестка, 2 тычинки, гинецей ценокарпный, образованный двумя сросшимися плодолистиками.

Плод – верхняя синкарпная коробочка.

Сирень хорошо известна в народной медицине как лекарственное растение. В качестве лекарственного сырья используют цветки, листья, кору молодых стеблей и почки. Применяется при простуде (цветки белой сирени в смеси с цветками липы) как потогонное, противохлорадочное средство, а также при кашле, бронхите, язвах и расстройствах желудка. Настойка листьев и цветков используется при ревматизме, полиартрите, отложении солей (Подымов, Суслов, 1990; Воробьев, 1996). Из свежих цветков сирени получают эфирное масло, широко применяемое в парфюмерии.

Сирень обыкновенная распространена также в Юго-Восточной и Центральной Азии (Былов, Штанько, Михайлов, 1974).

В европейской культуре этот вид известен с середины XVI века, но в диком виде найден лишь в начале XX века в горных лесах Румынии и особенно многочислен на Балканах на склонах гор; является родоначальником многих культурных сортов, насчитывающих сейчас 1000 наименований.

Сбор материала проводился в искусственных насаждениях с. Семёновка Республики Марий Эл. В исследованиях использована концепция дискретного описания онтогенеза (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988).

Онтогенез сирени обыкновенной представлен на рис. 8.

СЕМЯ сирени обыкновенной относится к типу семян двудомных растений с эндоспермом, содержащим масло, алейроновые зерна, кристаллы оксалата кальция (Поддубная-Арнольди, 1982). Коробочка с 2–4 плоскими крылатыми семенами красновато или желто-бурой окраски, поверхность точечно-буристая. Число завязавшихся семян в соцветии неодинаково и является характерным сортовым признаком (Громов, 1963).

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

ПРОРОСТКИ. Прорастание семян происходит по надземному типу. Гипокотиль цилиндрический, длиной 3–4 см. Семядольные листья обратно-яйцевидные. К концу лета, кроме семядольных, разворачиваются 2 супротивно расположенных ассимилирующих обратно-яйцевидных листа. На главном побеге имеется одна верхушечная почка. Корневая система представлена главным корнем с небольшим числом боковых корней II порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи сирени обыкновенной представлены однопобеговыми растениями высотой 6–8 см. Ветвление отсутствует. Ювенильные особи бывают семенного и вегетативного происхождения. Нарастание моноподиальное. На побеге – от 6 до 8 листьев. Листья ювенильного типа, форма листовой пластинки от яйцевидной до широкояйцевидной, верхушка – от тупой до острой, размеры листовой пластинки 2,2 x 1,0 см. Кроме имеющейся верхушечной почки, закладываются пазушные почки, содержащие 2 почечные чешуи, 2 катафилла и 7–8 зачаточных ассимилирующих листьев. В корневой системе, кроме главного и боковых, появляются придаточные корни.

ИММАТУРНЫЕ особи 1-ой подгруппы высотой 40–80 см характеризуются началом ветвления, образуя небольшое число боковых осей. Размеры листовой пластинки 2,5 x 1,5 см.

ИММАТУРНЫЕ особи 2-ой подгруппы характеризуются продолжением ветвления, увеличивается число боковых осей до 4–5. Листовая пластинка имеет широко-яйцевидную форму с острой верхушкой. Размеры листовой пластинки 3,0 x 1,7 см. В этом онтогенетическом состоянии происходят отмирание верхушечной почки и перевершинивание. На годичном побеге образуются 8–10 боковых почек, емкость которых равна 14.

Стволик одревесневший, в нижней части покрыт коркой пепельно-серого цвета. Продолжается формирование корневой системы смешенного типа, при этом усиливается участие придаточных корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи сирени обыкновенной полностью сформировавшиеся, но не плодоносящие кустарники высотой от 1 до 2 м. Формируется первичный геоксильный куст, с 4–8 стволиками, образовавшимися из спящих почек, расположенных в основании главного ствола; имеются боковые побеги II–IV порядков с листьями взрослого типа. Листовая пластинка – от яйцевидной до широкояйцевидной формы с сердцевидным основанием. Число листьев на годичном побеге – 8–12, число боковых почек – до 20, емкость – 25 (4 почечные чешуи; 6 катафиллов, 15 зачатков ассимилирующих листьев). Корневая система постепенно обретает поверхностный характер, на корнях образуются придаточные спящие почки. В основании подземных частей стволов

увеличивается число придаточных корней, образующих симподиальные ксилоризомы. Главный корень отмирает. Из подземных спящих почек возникает от 5 до 12 корневых отпрысков.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения сирени обыкновенной вступают в фазу плодоношения, имеют островершинную крону. Плодоношение в верхней части кроны необильное и нерегулярное. Сохраняется форма листовой пластинки, типичная для виргинильных растений. Размеры листовой пластинки – 12,2 x 7,6 см. Число стволов от 10 до 15. Ветвление стволов – до II–VI порядков. На побегах имеются генеративные и вегетативные почки. Вегетативные почки состоят из 4 чешуй, 6 катафиллов и 16 зачатков ассимилирующих листьев. Высота особей до 2,5 м. В нижней части стебля появляются трещины на корке. Подземная часть представлена ксилоризомами, придаточными и боковыми корнями. Число корневых отпрысков – от 10 до 25.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют округловершинную крону, ветвление побегов до VI–VII порядков. Плодоношение максимальное. Стволы покрыты коркой с глубокими трещинами почти до половины их длины. Форма листовой пластинки от яйцевидной до широкояйцевидной. Кроме того, в этом онтогенетическом состоянии были обнаружены лопастные листья, с сердцевидным основанием. Число листьев на побеге – 10–12 и, кроме супротивного, наблюдается тенденция к очередному листорасположению. Высота особей – до 3 м. Число стволов – от 12 до 20. Число корневых отпрысков от 24 до 60. Число зачатков ассимилирующих листьев вегетативных почек равно 18.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения сирени обыкновенной способны к плодоношению от обильного до незначительного. Высота особей до 5 м. Особь имеет широкоокруглую крону в связи с прекращением роста в высоту, начинается усыхание крупных скелетных осей и верхушки кроны. В верхней части стволов ветвление – до VII–VIII порядков. Число стволов 18–25. Размеры листьев – 9,9 x 7,5 см. Поверхность стволов почти на всю длину покрывается темной коркой с глубокими трещинами. Корневых отпрысков образуется от 100 до 120.

СЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ сирени обыкновенной имеют небольшое число вегетативных побегов с низким порядком ветвления. Подземная часть представлена остатками отмирающих ксилоризомов и корней.

Полный онтогенез сирени обыкновенной проходит по Г-типу, Г₂-подтипу, при неполном онтогенезе возможен тип Б (Жукова, 1995, 2001).

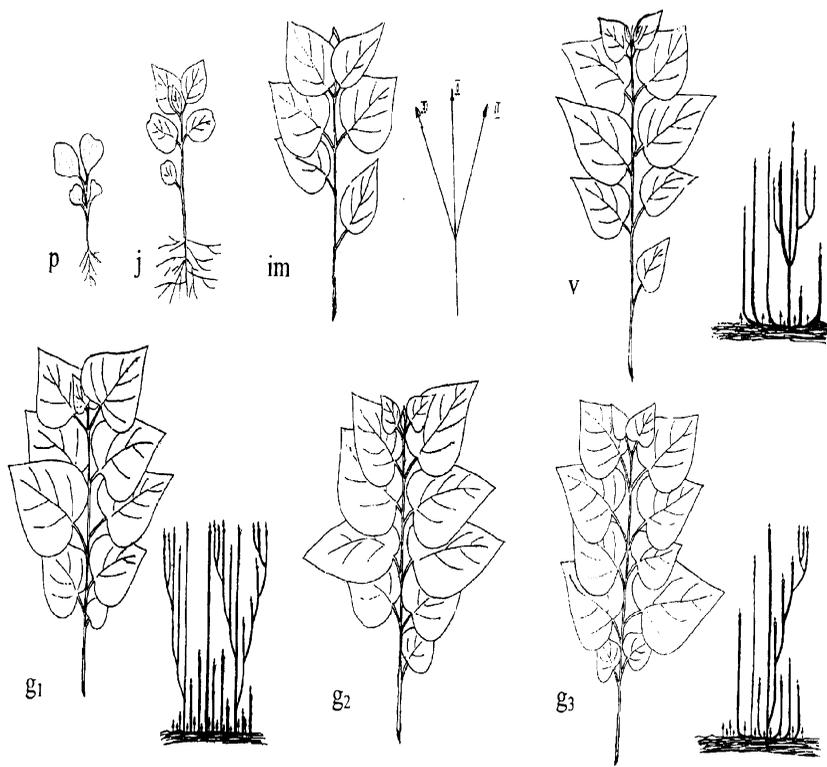


Рис. 8. Онтогенез сирени обыкновенной

КУСТАРНИЧКИ

5. Онтогенез вереска обыкновенного

(*Calluna vulgaris* (L.) Hull)*

Вереск обыкновенный (семейство Ericaceae) – вечнозеленый, симподиально нарастающий, аэроксильный, моноцентрический или вегетативно-подвижный, явно- или неявнополицентрический кустарничек с развитыми одревесневающими корневищами-ксилоризомами, с отходящими от них немногочисленными придаточными корнями и длительно сохраняющейся стержневой корневой системой. Вегетативные и генеративные побеги удлинненные. Стебли прямостоячие, ветвистые, у основания – серые, в верхней части – коричневые. На 1–3-м году жизни на материнской оси формируются стелющиеся побеги – плети (Ротов, 1960). Листья супротивные, тесно черепитчато расположенные в четыре ряда, мелкие, почти трехгранные, коротколинейно-ланцетные, у основания – стреловидные. Цветки правильные, лиловые или лиловато-розовые, собранные в однобокие кисти на верхушке побегов. Чашечка длиннее венчика, пленчатая. Венчик четырехраздельный. Андроецей состоит из 8 тычинок в двух кругах. Гинецей ценокарпный, состоит из 4-х плодолистиков, завязь верхняя. Опыляется насекомыми (Кожевников, 1981). Плод – синкарпная коробочка. Семена прорастают только при образовании микоризы.

Другой род *Erica* широко распространен в северно-западных приатлантических областях Европы, где является эдификатором очень распространенного типа растительности – вересковых пустошей (Griseb, 1979). Ареал *C. vulgaris* охватывает почти всю Европейскую часть России, все районы от севера до степей (Буш, 1952). Островные местонахождения отмечены в Западной и Восточной Сибири (Горчаковский, 1962). В восточной части ареала вереск является вегетативно-неподвижным полупростертым кустарничком, почти не образующим плагиотропных побегов (плетей), которые в Прибалтике (Ротов, 1960) являются основными структурно-биологическими элементами особей. В Западной Сибири (Злобин, Храмченко, 1963) вереск обыкновенный переходит к симподиальному нарастанию еще до начала цветения, тогда как в Прибалтике этот переход совершается только после первого цветения. Формирование вегетативно-подвижных парциальных кустов на торфяниках в условиях европейского севера наблюдала М.Т.Мазу-

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

ренко (1986). По территории Республики Марий Эл проходит восточная граница основного ареала этого вида (Горчаковский, 1963). Вереск обыкновенный встречается в сосновых лесах, на полянах, опушках, окраинах торфяных болот (Абрамов, 1995).

Побеги вереска обыкновенного обладают противовоспалительным, антисептическим, слабым успокаивающим и снотворным действием. В народной медицине их применяют при расстройстве пищеварительного тракта, камнях и песке в печени и почках, ревматизме, подагре, водянке, дизентерии, неврастении, простудных заболеваниях, кашле и бронхитах (Растительные ресурсы, 1985).

В Национальном парке «Марий Чодра», в сосняке молиниеворяжковом нами выделены два варианта онтогенеза вереска обыкновенного. При этом была использована ранее принятая периодизация онтогенеза вереска (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1988; Жукова 1995).

Онтогенез вереска *моноцентрической биоморфы* представлен на рис. 9.

Впервые четыре этапа в морфогенезе вереска в условиях Прибалтики выделил С.Н.Гимингам (Gimingham, 1960). Данные об онтогенетических фазах в условиях Подмосквья приводятся в работах Р.А.Ротова (1960), И.Г.Серебрякова (1962), в окрестностях Ленинграда – в исследовании М.Т.Мазуренко и А.П.Хохрякова (1977). Сведения об индивидуальном развитии вереска в условиях Западной Сибири приведены в работе Ю.А.Злобина и И.А.Храмченко (1964).

СЕМЕНА находятся внутри плода – сухой четырехгнездовой коробочки. Семена мелкие, с маленьким зародышем и крупным эндоспермом (Кожевников, 1981). Сведения о всхожести семян в разных условиях противоречивы. Лабораторная всхожесть семян в Западной Сибири составляет в среднем за 2 месяца 54 %. С.Н.Гимингам (Gimingham, 1960) указывает, что в Англии всхожесть семян вереска за тот же срок достигает 96 %. Проростки и ювенильные растения вереска встречаются на открытых плодоносящих зарослях вереска. Процесс прорастания семян описан Р.А.Ротовым (1960). Семена прорастают надземно, только с помощью микоризы.

ПРОРОСТКИ представляют собой небольшие растения высотой 5–8 мм. Гипокотили проростков несут по паре зеленых овальных сидячих семядолей длиной в 1–1,5 мм и шириной около 1 мм. Наибольшее число всходов (до 25 % от всех особей) в условиях Западной Сибири выделено Ю.А.Злобиным и Н.А.Храмченко (1963) в старых вейниково-вересковых горелых вырубках.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения – однобеговые, высотой 1,5–3,0 см, имеют неразветвленные удлинённые ортотропные побеги, нарастающие моноподиально. К концу вегетационного периода на стебле формируются до 20 чешуйчатых, сидячих, коротколинейных зелёных эрикоидных листьев. Одна–две пары самых нижних первичных листьев, возникающих вслед за семядолями, оказываются плоскими, дорзовентральными. Следующие за ними на главной оси одна–две пары листьев обладают завернутыми на нижнюю сторону краями. Но листовая пластинка у этих листьев оказывается ещё тонкой, плоской. Выше этих переходных листьев начинают формироваться типичные для вереска револютивные листья с недоразвитой нижней поверхностью (Серебряков, 1962). Листья мелкие, длиной до 0,3 см, шириной 0,1 см. На верхушке годичного побега образуются более мелкие и скученные листья, прикрывающие верхушку стебля. У более сильно растущих растений в средней части побега осенью образуются пазушные боковые побеги длиной всего 3–7 мм, то есть материнская ось уже на первом году своей жизни проявляет тенденцию к ветвлению. С образованием боковых пазушных веточек у сеянцев *C. vulgaris* проявляется гетерофилия, вызванная различием листьев на главной оси и боковых ветвях. Листья на главной оси побега длиной в 3–4 мм, в 2–3 раза превышают листья на боковых побегах. На главной оси листья отделены от соседних пар более длинными междоузлиями и отмирают осенью или зимой, тогда как у боковых ветвей они сохраняются зелёными в течение 2–3-х лет. Главный корень волосовидно тонкий и не обильно ветвящийся, длиной до 2 см. Кроме главного, появляются боковые корни II порядка длиной до 0,5 см. Диаметр стебля у основания куста 0,1 см. Возраст – 1–2 года.

ИММАТУРНЫЕ растения высотой 3–5 см. В течение первых трёх–четырёх лет жизни особей вереска обыкновенного происходит моноподиальное нарастание ортотропной материнской оси, в росте боковых побегов наблюдается определённая дифференциация. Нижние боковые веточки каждого годичного побега растут медленнее и через 3–4 года обычно прекращают рост и подсыхают. Верхние боковые ветви годичного побега трогаются в рост. Большинство пазушных почек растут интенсивно, продолжают рост побеги II порядка, начинается формирование первичного куста (Серебряков, 1962). Листья крупнее, чем у ювенильных и виргинильных особей, но тонкие, плоские, длиной до 0,5 см, шириной до 0,3 см. Диаметр стебля у основания – 0,1–0,15 см. Главный корень полудревесневет и ветвится до III порядка, продолжается заложение пазушных почек. Возраст – 3–4 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения высотой 6–10 см, представлены первичным кустом, сохраняющим главную ось. Побеги II порядка полуодревесневают, удлиняются, на них формируются побеги III порядка. Листья взрослого типа, плотные, утолщенные, с недоразвитой нижней поверхностью. Главный корень длиной до 5 см с боковыми корнями II–III порядков. Возраст – 3–5 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой первичные кусты высотой 10–12 см с побегами I–III порядков. На главной оси, в средней или верхней части годичного побега текущего года появляются немногочисленные первые цветки. Листья плотные, утолщенные. С началом цветения у вереска обыкновенного наблюдается более сложная дифференциация побегов, развивающихся на разной высоте материнского годичного побега. В нижней части продолжают формироваться короткие ассимилирующие веточки с плотным расположением более мелких (чем на удлинённых побегах) и вечнозеленых листьев, функционирующих 2–3 года. Эти веточки подсыхают на 3–4 год. В средней части ветвящихся удлинённых годичных побегов, на побегах II порядка начинается отмирание листьев. В средней части и частично верхней половине годичных побегов располагаются цветоносные пазушные побеги. На таком побеге в 2–3 мм длиной развивается терминальный цветок, под чашечкой которого формируется одна пара зеленых листьев – прицветничков или предлистьев. В верхней части удлинённого годичного побега вновь формируются вегетативные пазушные побеги, отличающиеся от нижних ассимилирующих коротких веточек более интенсивным ростом и большим долголетием. Они дают начало сильным боковым ветвям, по росту и долголетию не резко отличающихся от материнских удлинённых побегов. Таким образом, у вереска обыкновенного сохраняется своеобразная дифференциация в росте боковых ветвей (Серебряков, 1962). Диаметр стебля у основания побега 0,2–0,4 см. Корневая система состоит из главного и боковых корней коричневого цвета. Главный корень к началу цветения достигает длины 8–10 см, из боковых корней наиболее интенсивно растут поверхностные, отходящие от основания главного корня, на границе его с гипокотилем. Возраст – 5–7 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой первичные кусты высотой до 30 см. Имеют в своем составе побеги I–VI порядков. Листья плотные, утолщенные. Цветки появляются на сильно растущих верхних боковых ветвях, развиваясь на верхних годичных побегах. Наиболее мощной оказывается вертикально растущая главная ось, на которой, по преимуществу в нижней части оси, распо-

лагаются супротивные боковые побеги. Развитие системы побегов у вереска происходит по аэроксильному типу. Под землей происходит лишь рост главного корня и его боковых корней. На побегах III–IV порядка начинается засыхание старых листьев. Диаметр стебля у основания побега 0,3–0,5 см. Корневая система состоит из главного корня длиной до 12 см с боковыми корнями, которые ветвятся до IV порядка. Возраст – 6–9 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют в своем составе побеги I–VII порядков. В центре куста наблюдается усыхание побегов. Цветоносные побеги сохраняются только на периферии куста. Цветение и плодоношение незначительное. Корневая система состоит из старых, темно-коричневых корней I–IV порядков. Возраст 8–15 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения полностью утратили способность к цветению и плодоношению. Усыхание листьев начинается в основаниях побегов IV–V порядков. Ассимилирующие листья остаются только на половине этих побегов. Корневая система состоит из старых отмирающих корней. Возраст 8–20 лет.

СЕНИЛЬНЫЕ растения состоят из первичного куста, имеют побеги I–VI и больших порядков. Зеленые листья остаются только на 1/3 побегов. Происходит дальнейшее накопление сухих побегов и слабый прирост живых побегов; характерно полное отсутствие побегов замещения. Корневая система представлена старым, отмирающим темно-коричневым главным корнем. Возраст 10–30 лет.

Таким образом, диагностическими признаками онтогенетических состояний моноцентрических особей семенного происхождения являются: особенности формирования первичного куста, степень разветвления кроны, в генеративном и постгенеративном периоде – преобладание процессов старения.

Онтогенез вереска с образованием *полицентрической системы* (Смирнова, 1987) представлен на рис. 10.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены первичным кустом, сохраняющим главную ось и первичную корневую систему. Побеги I порядка светло-коричневые, полудревесневшие. Кусты разветвлены, имеют побеги II–IV порядков, высотой 5–7 см. Листья мелкие, взрослого типа. В наиболее благоприятных условиях – в микропонижениях, на склонах, где происходит скапливание атмосферных осадков, путем развития боковых ответвлений на 3–5 году жизни от материнской оси образуются стелющиеся побеги – плети (термин Р.А.Ротова, 1960), которые укореняются с помощью придаточных корней. Каждая вполне сформированная плеть состоит из хорошо выраженной плагитропной

зоны и приподнимающейся ортотропной верхушечной части. Возраст – 3–5 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены полицентрической системой, состоящей из 1–3 парциальных кустов, диаметр которой достигает 25 см. Сохраняется первичный куст с побегами II–IV порядков. На длинных побегах II порядка появляются немногочисленные цветки. Побеги I порядка темно-коричневые, одревесневшие. Диаметр стебля у основания побега – 1,5–2 см. Листья такие же, как у виргинильных растений. На побегах II порядка наблюдается засыхание и отмирание листьев. Корневища темно-коричневые. Главный корень темно-коричневый, длиной до 7 см. Придаточных корней немного, они светло-коричневые, ветвятся до корней IV порядка. Возраст – до 10 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены полицентрической системой, состоящей из множества (до 60) парциальных кустов, диаметр которой может достигать 1 м и более. В парциальных кустах присутствуют побеги V и больших порядков. Цветение и плодоношение обильное. На парциальных кустах цветки располагаются не только на длинных побегах II порядка, но и на сравнительно коротких побегах III порядка. Листья взрослого типа. На побегах II–III порядка наблюдается засыхание листьев. Корневая система представлена темно-коричневым главным корнем, достигающим длины 50 см, диаметром до 1 см, множественными темно-коричневыми и светлыми боковыми корнями, длиной до 30 см и многочисленными светлыми придаточными корнями, отходящими от корневищ. Возраст – 10–30 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены полицентрической системой, состоящей из большого количества парциальных кустов. В центре системы наблюдается засыхание верхушек побегов I–II порядков, которые до этого сохраняли зеленый цвет. Характерно преобладание процессов усыхания. Цветение и плодоношение незначительное. Характеризуются отсутствием длинных генеративных побегов. Цветки, собранные в виде пучка, сохраняются только на побегах III порядка. Диаметр стебля у основания 1–1,5 см. Корневая система состоит из старых главного и боковых корней, а также большого количества придаточных корней. Возраст несколько десятков лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются наличием парциальных кустов с более чем на 2/3 засохшими побегами. Только по краям полицентрических систем сохраняются парциальные кусты с зелеными листьями. Характерно полное отсутствие цветения и плодоношения. В корневой системе начинают преобладать процессы усыхания, сохраняются живыми только корневища с придаточными корнями.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены полицентрической системой, состоящей из первичного куста, который на 90 % засох и множества парциальных кустов. Для них характерно накопление сухих побегов и слабый прирост живых побегов; полное отсутствие побегов замещения; прекращение роста куртины. Корневая система представлена темно-коричневыми главным и придаточными корнями.

Диагностическими признаками онтогенетических состояний вереска вегетативного происхождения являются: формирование полицентрической системы, соотношение молодых и старых парциальных кустов, длина годичного побега.

У вереска обыкновенного при формировании моноцентрической биоморфы онтогенез проходит по типу Б, у – полицентрической биоморфы – по типу В (Жукова, 1995, 2001).

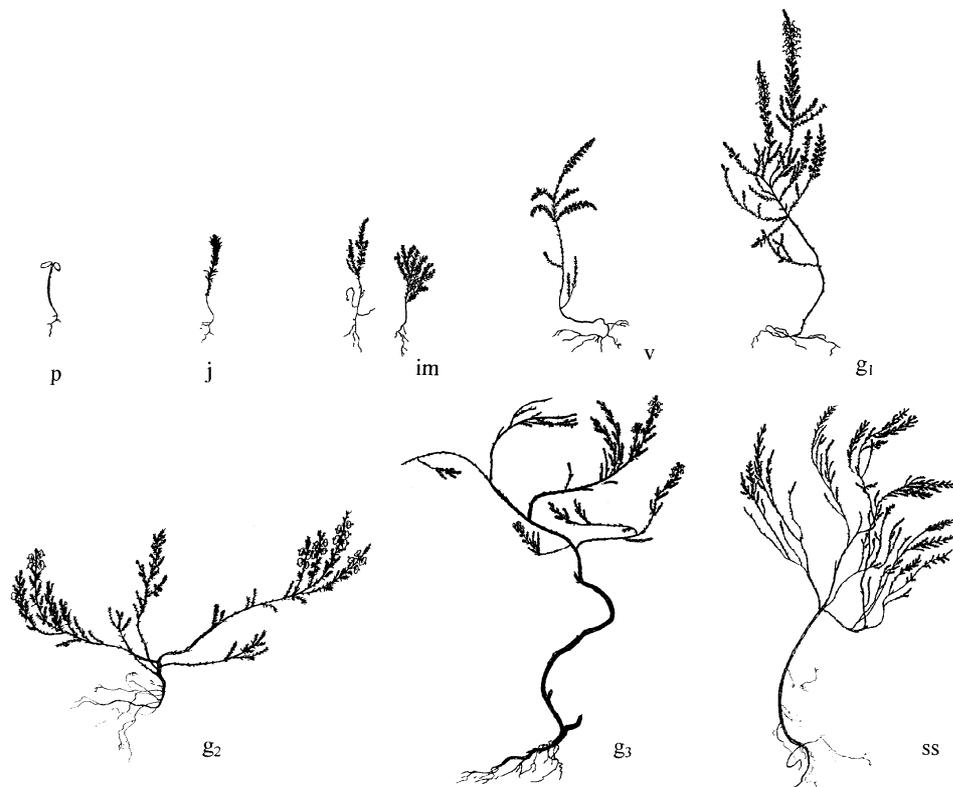


Рис. 9. Онтогенез вереска моноцентрической биоморфы

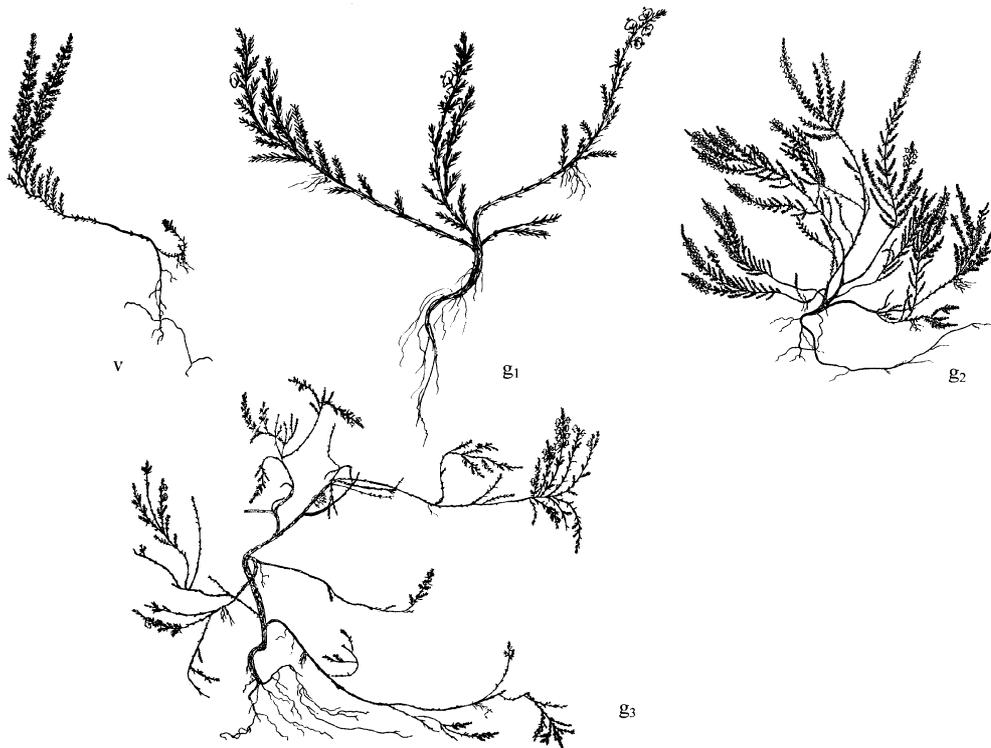


Рис. 10. Онтогенез вереска полицентрической биоморфы

6. Онтогенез зимолюбки зонтичной (*Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton)*

Зимолюбка зонтичная – мелкий, вечнозеленый, геоксилный кустарничек (Хохряков, 1961) из семейства грушанковые (Rugelaceae). Н.В.Шилова (1960) определяет ее жизненную форму как розеточный кустарничек.

Зимолюбка зонтичная имеет ползучее многократно ветвящееся корневище и приподнимающиеся полициклические 2–4-летние надземные побеги высотой до 20 см. На надземных побегах листья сближены кольцами по 6–8, почти мутовчатые. Листья с прилистниками. Они короткочерешковые, толстые, кожистые, вечнозеленые, сверху более темные, чем снизу, продолговато-обратноклиновидной формы с пильчатыми краем. Цветки на длинных цветоножках, собраны по 2–8 (12) в зонтиковидную кисть (Багдасарова, 1993). Прицветники линейные, неравнозубчатые, длиной 2–5 мм. Каждый отдельный цветок поникающий, розово-красный, по форме напоминающий широкий, почти плоский колокольчик диаметром до 15 мм. Цветки с двойным околоцветником, 5-членные, актиноморфные, обоеполые. Чашелистики округлояйцевидные, бахромчатозубчатые (Багдасарова, 1993). Лепестки обратнояйцевидные, вогнутые, по краям коротко реснитчатые, длиной до 7,5 мм. Андроцей состоит из 8–10 тычинок, их нити резко расширяются у основания, по краям расширенной части с короткими волосками. Гинецей ценокарпный, из 5 плодолистиков. Завязь пятигнездная, верхняя, окружена подпестичным диском, не выделяющим нектар. Рыльце широкое, сидячее, в виде конусовидной шапочки на завязи. Плод – приплюснутошаровидная, пятигнездная, короткоопушенная, локулицидная коробочка длиной до 5 мм, шириной 6,5 мм (Багдасарова, 1993).

Цветет в июне-июле, плодоносит в августе-сентябре.

Зимолюбку зонтичную используют как лекарственное растение. Важнейшими действующими веществами в этом растении являются арбутин (гидрохинон-гликозид), урсон (горечь), дубильные вещества (до 5 %) и сложный метиловый эфир салициловой кислоты (Палов, 1998). В траве зимолюбки обнаружены также химафиллин, амирин, эриколин, галловая кислота, смолы, камеди, слизи, андромедотоксин, хинная кислота, флавоноиды, авикулярин и кэмпферол. (Шретер, 1975). Благодаря наличию арбутина используется для дезинфекции мочевыводящих путей, при ревматизме и подагре (Верещагин и др., 1975).

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

Настой и отвар травы применяют в качестве противовоспалительного средства при воспалении предстательной железы, заболевании печени, внутренних заболеваниях, связанных с чрезмерным физическим напряжением, после родов, от кровавой мочи, при туберкулезе, язвенной болезни желудка. Наружно отвар используют при различных кожных заболеваниях, а так же при карциноме, раке молочной железы и различных твердых опухолях. Препараты из зимолюбки эффективны при хронических заболеваниях почек. Они снижают содержание сахара в крови при диабете. (Шретер, 1975; Кортиков В.Н., Кортиков А.В., 1998). Ее рекомендуют как общеукрепляющее и тонизирующее средство. (Палов, 1998). Зимолюбка зонтичная широко используется в гомеопатии.

Зимолюбка зонтичная – бореальный вид, который встречается в сухих сосняках-зеленомошниках, почти во всех районах Европейской части России, иногда в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, но везде рассеяно и обычно небольшими группами, а также вне России – в Средней и Северной Европе, Северной Америке и Японии (Маевский, 1964).

На территории Республики Марий Эл встречается довольно часто, занимает сухие, обычно сосновые леса (Абрамов, 1995).

Материал был собран в сосняках в Волжском районе в окрестностях лагеря «Чайка» и в Юринском районе в окрестностях с. Сидельниково.

Онтогенетические состояния зимолюбки зонтичной представлены на рис. 11.

Периодизация онтогенеза зимолюбки зонтичной проведена в соответствии с концепцией дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1988).

СЕМЕНА очень мелкие, шаровидные, коричневого цвета, лишены семядолей и имеют недоразвитый зародыш, который состоит из нескольких клеток. Для прорастания семян требуется понижение температуры в течение трех месяцев, а затем температура должна быть в пределах 8–20°C. При прорастании семян зимолюбки происходит заражение проростка (прокаулома) микоризным грибом (Багдасарова, 1993).

ПРОРОСТКИ формируют вегетативный побег, высотой около 1 см, с хорошо развитым гипокотилем; имеют 2 овальных семядольных и 2 ланцетных ассимилирующих короткочерешковых листа длиной 1,3–1,4 см и шириной 0,5–0,6 см. Главный корень выражен достаточно четко, его длина – 2,0–2,2 см и толщина – 0,6–0,9 мм. Биомасса надземного побега – 0,19–0,23 г, а корней – 0,21–0,23 г. Проростки в природе встречаются крайне редко.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения сохраняют ассимилирующие листья проростка и имеют верхнерозеточный вегетативный побег I порядка, высотой 6,6–7,2 см, на верхушке которого формируется мутовка, состоящая из 4–6 короткочерешковых, ланцетных, острозубчатых листьев с узкоклиновидным основанием (длина листа 2,4–2,7 см, а ширина – 0,7–0,9 см). Главный корень имеет несколько боковых корней II порядка. Корневая система длиной 3,2–5,2 см и диаметром 1,1–1,4 мм. Биомасса надземного побега – 0,44–0,66 г, а корней – 0,44–0,55 г.

У **ИММАТУРНЫХ** растений первые ассимилирующие листья проростка погибают, образуется главный верхнерозеточный побег I порядка, высотой 9,9–10,8 см, с 5 листьями переходного типа (длина листа 2,9–3,8 см, ширина – 0,9–1,1 см). У имматурных растений начинает формироваться светлое корневище, на котором образуются придаточные корни. Длина подземных органов 4,49–5,97 см, а диаметр – 1,6–1,9 мм. Биомасса надземного побега 0,53–0,88 г, а подземных органов 0,67–0,75 г. Возраст имматурных растений – 1–2 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ сохраняют листья на вегетативных побегах I–III порядков. Высота побегов от 8 до 18 см, диаметр – до 1,9 мм. Листья на побеге располагаются на 3–4 мутовках. Число листьев в мутовках увеличивается от нижней (1–2) до верхней (6–7). Самые крупные в верхней мутовке. Длина листовой пластинки 3,49–3,93 см, ширина – 1,0 см. Корневище утолщается до 2 мм. Длина корневища до 28 см. У особой зимолюбки зонтичной в этом состоянии формируется явнополицентрическая система (Смирнова, 1987). Главный корень не выделяется. Биомасса надземного побега – 1,09–1,81, а подземных органов – 0,97–1,15 г.

Возраст виргинильных растений 4–5 лет.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ** появляются побеги IV порядка и генеративный побег, длиной 4,35–4,85 см. Высота растения до 22 см. Число листьев в мутовке колеблется от 5 до 8. Длина листовой пластинки – 3,81–4,0 см, ширина – 1,0–1,1 см. В верхней части генеративного побега появляется соцветие из 4–5 цветков. У г-растений образуется 3–4 плода. Корневище достигает длины до 30 см и диаметра 2,1 мм. Биомасса надземного побега – 1,99–2,35, а подземных органов – 1,34–1,65 г.

Возраст молодого генеративного растения – 4–5 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ сохраняют листья на вегетативных и генеративных побегах до IV порядка. Высота растения колеблется от 17 до 25 см, диаметр – от 1,9 до 2,5 мм; генеративные побеги длиной от 7 до 9 см. На четвертом году жизни на главном побеге появляются 2–3 побега V порядка. Чаще всего, все вновь

образующиеся побеги имеют цветки. Число плодов на одном генеративном побеге колеблется от 3 до 6. Длина листовой пластинки – от 3,71 до 4,03 см, ширина – 1,02–1,22 см. Корневище длиной – до 50 см, диаметром – 2,2–2,5 мм, ветвится до III порядка. Биомасса надземного побега – 2,31–2,56 г, а подземных органов – 1,66–2,81 г.

Возраст средневозрастных генеративных растений – 5–6, иногда более лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ сохраняют листья на вегетативных побегах последних трех лет, высотой от 18 до 20 см. Листья собраны по 5–6 в мутовки. Длина листовой пластинки 3,6–3,9, ширина – 1,0–1,1. На побегах II порядка происходит отмирание листьев. Длина корневища – около 45 см, диаметр – 2,3 мм. Биомасса надземного побега – 2,27–3,25 г, а подземных органов – 2,55–3,53 г.

Возраст старого генеративного растения – 6–7 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ. Главный побег у них отмирает, возобновление идет за счет почек, находящихся на уровне бывшей 3 мутовки листьев. Новый побег в возрасте от 1 года, диаметром 0,8 мм, длиной от 2,5 до 6,0 см. Листья сближены в верхней части побега в количестве 4–6 штук имматурного типа. Длина листовой пластинки от 3,0 до 3,5 см, ширина до 1,2 см. Корневище длиной до 26 см, диаметром 1,5–2,0 мм. Биомасса надземного побега – 5,17 г, а подземных органов – 2,14 г.

Возраст субсенильных растений – 4–6 лет.

У СЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ главный побег в возрасте 4-х лет отмирает. Возобновление идет за счет почек, находящихся на уровне прежней 4-ой мутовки листьев. Длина листовой пластинки – 3,3 см, ширина – 1,1 см. Корневище длиной – 20 см, в диаметре – 1,0–1,5 мм. Биомасса надземного побега 2,91 г, а подземных органов 1,99 г.

ОТМИРАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ не обнаружены.

Онтогенез зимолубки зонтичной относится к типу Б (Жукова, 1995, 2001).

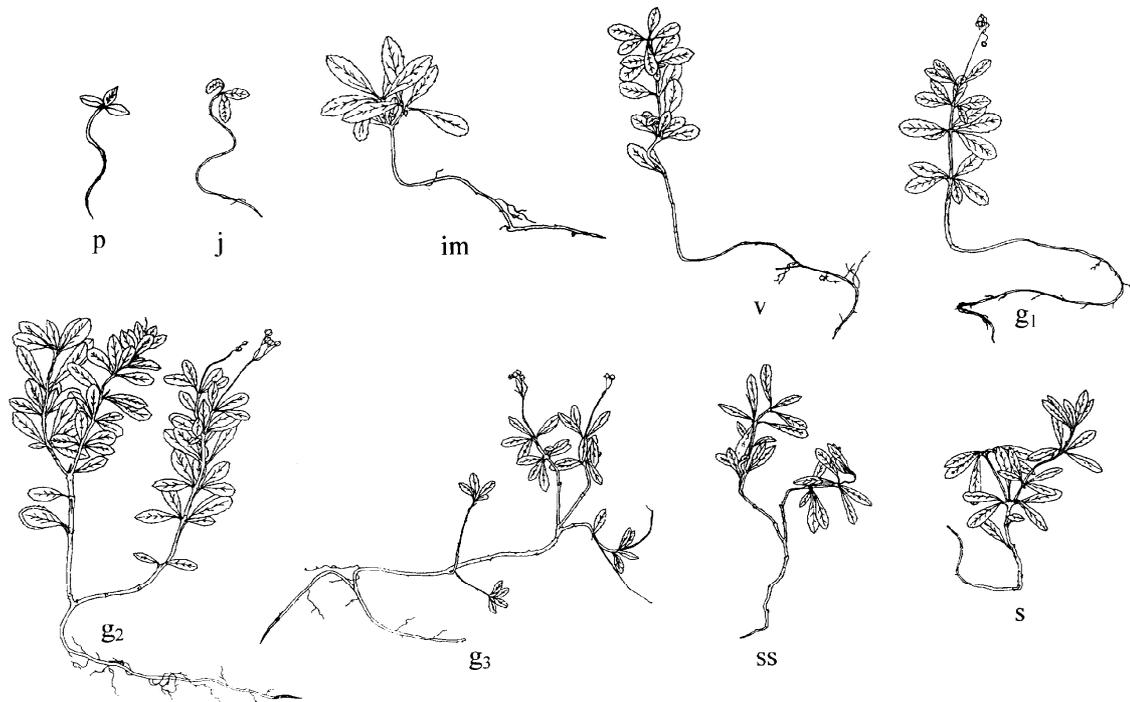


Рис. 11. Онтогенез зимолобки зонтичной

ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

ПОЛУКУСТАРНИЧКИ

7. Онтогенез зизифоры пахучковидной (*Ziziphora clinopodioides* Lam.)

Зизифора пахучковидная – многолетний поликарпический полукустарничек, хамефит (Кононенко, 1972), из семейства губоцветные (Labiatae) или яснотковые (Lamiaceae). Возобновление симподиальное. Из одной из супротивных пролептических почек в базальной части материнского побега, достигающей 1,2–4,0 см длины, развиваются дициклические побеги возобновления, с полным или неполным циклом развития. В первый год они не превышают длины 1–1,5 см и несут 1–2 пары листьев. На второй год разворачивается 4–5 пар листьев. В средней части дициклического побега могут формироваться моноциклические, ортотропные силлептические побеги дополнения или обогащения. Побеги возобновления апогеотропные или косоапогеотропные. Часть из них полегает и может укореняться, образуя парциальные побеги и кусты. Длина плагитропной части такого побега не превышает 5–10 см, она утолщается и древеснеет, образуется ксилоризом, корневая система смешанная. Главный корень интенсивно ветвится. Придаточные корни немногочисленны. Побеги зизифоры достигают 8–40 см высоты, опушенные. Листья 6–25 мм длины, 3–12 мм ширины, широко эллиптические, яйцевидные или продолговато яйцевидные, сужены при основании в черешок, на верхушке коротко заостренные, цельнокрайние или с немногочисленными расставленными, неясными зубцами, железисто-точечные, негусто и коротко опушенные или чаще голые. Прицветные листья похожи на стеблевые, но мельче их, в нижней части по краю реснитчатые. Соцветие – плотный головчатый тирс 1,5–3 см в диаметре, в пазухах верхушечных листьев которого развиваются двойные завитки. Чашечка покрыта короткими волосками, длиной 5–7 мм. Венчик длиной 10–12 мм, розовый или светло-лиловый, снаружи коротко опушенный, трубка почти вдвое длиннее отгиба, верхняя губа продолговато-овальная, на верхушке выемчатая, средняя часть нижней губы почти такой же формы и размера, боковые лопасти косояйцевидные. Две верхние тычинки рудиментарны или редуцированы, две нижние слегка выдаются из венчика или собраны под верхней губой (Флора СССР, 1954). Плод – регма (Артюшенко и др., 1986). Семена мелкие, овальной формы, черные.

Зизифора пахучковидная представляет интерес как эфиромасличное, лекарственное и пряно-ароматическое растение. В наземной части

растений содержится 0,4–1,3 % эфирного масла (Гуськова, 1965; 1967; Тюрина, 1965). В его составе (в %) апинен 2–3; β -пинен, камфен, β -мирцен, лимонен, α -терпинен, η -цимол, терпинеол, ментол, изоментол, пулегон 47–60. Изопулегон, тимол, масляная кислота (Горьев и др., 1964). В надземных побегах обнаружены сапонины (Каррыев, Артемьева, 1970; Каррыев, Артемьева, Мещериков, 1981) и кумарины (Каррыев, 1970), флавоноиды, лютеолин, кемпфенол, гиперозоид, лютеолин 7-глюкозид (Клышев и др., 1978). Листья и соцветия содержат эфирное масло 0,92–1,5 %; 1,8–3,13 %, соответственно (Гуськова, 1973).

В научной медицине эфирное масло употребляется как болеутоляющее, отвары из трав – для компрессов и ароматических ванн. В народной медицине зизифору применяют как мочегонное и ранозаживляющее средство. Наземную массу используют в кулинарии, как приправу к рыбным блюдам, как сырье для ароматизации напитков. Эфирное масло может применяться в парфюмерно-косметической промышленности. Хороший медонос (Растительные ресурсы СССР, 1991).

Ареал вида – евро-азиатский. Западная граница проходит по Нижнему Дону и Кавказу, восточная – по Хакасии, Туве и Монголии. На юге ареал вида охватывает Иран и Кашкарию, северная граница находится в Новосибирской и Кемеровской областях. Прорастает на каменистых и щебенистых склонах гор и холмов, по скалистым берегам рек.

Материал для изучения онтогенеза зизифоры собран в Горном Алтае на степных склонах у подножья г. Солтан, неподалеку от р. Малая Катанда и в луговой степи на южном склоне хр. Камза.

Онтогенез зизифоры пахучковидной представлен на рис. 12.

ПРОРОСТКИ. Прорастание семян надземное. На побеге развиваются 2 семядольных листа и 1–2 пары настоящих ассимилирующих листьев шириной 0,2–0,3 см и длиной 0,5–0,6 см. Высота побега – 4,5–5 см. Главный корень не ветвится и достигает 2–3 см. Длительность состояния – 2–3 месяца (рис.)

ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние наступает в год прорастания и длится 2 года. Ювенильные особи – однопобеговые растения. Материнский побег дициклический. В первый год на нем образуется 1–2 пары листочков, но второй – 4–5. Высота побега – 1,2–4,0 см. Главный корень длиной 1,2–4,5 см, диаметр его – 0,1 см, развиваются боковые корни I–II порядков.

ИММАТУРНЫЕ особи – это одно-двупобеговые растения. Переход в имматурное состояние характеризуется раскрытием почек в пазухах семядольного узла и разворачиванием одной из них. Материнский побег за зиму отмирает до семядольного узла. Боковой побег дициклический. В первый год он несет 1–2 пары листьев, его высота – 1–1,5 см. Во вто-

рой год развивается 4–5 пар листьев. Побег достигает высоты 3,5–4,7 см. Главный корень – 3,5–4,7 см длины, диаметр его – 0,1 см, развиваются боковые корни I–III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи представлены материнским и парциальным кустами. Последний образуется за счет полегания и слабого укоренения побега II порядка. Материнский куст состоит из 2–3 пар побегов II–IV порядков, парциальный – 2–3 побегов III порядка. Высота вегетативного побега увеличивается от 10 до 12 см. На нем развивается до 6–7 пар листочков, в пазухах которых возможно формирование 1–2 побегов дополнения высотой до 2–3 см. Корневая система смешанная. Главный корень – до 0,2–0,3 см в диаметре. Придаточные корни в числе 2–4, развиваются на укороченных базальных частях побегов материнского куста и на полегающей части побега.

Зацветает зизифора на 4 год.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – полицентрические, имеют 2 центра разрастания, в которых развиваются 2–4 генеративных побега высотой до 12–14 см и 3–5 вегетативных побега высотой до 8–10 см. Побег, связывающие их с материнским кустом, одревесневают и превращаются в ксилоризомы. Центр разрастания состоит из 1, реже 2 парциальных кустов и 2–4 побегов, имеющих плагиотропную часть от 2 до 3 см. Побег материнского куста отмирают. Их базальные части и основание главного корня утолщаются и одревесневают, образуется ксилоподий. Корневая система смешанная. Придаточные корни слабо развиты и располагаются на ксилоризомах.

В **СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ** состоянии размеры куста достигают 4–5 см. В нем четко выделяются 5–8 центров разрастания, из них 2–3 с отмершими надземными побегами. В состав центра разрастания входят 3–5 генеративных побегов, в базальной части которых разворачивается 2–4 побега возобновления длиной 1–1,5 см и 2–3 вегетативных побега с неполным циклом развития. Генеративные побеги ветвятся, образуя побеги дополнения и обогащения. Число паракладиев в соцветии от 2 до 4. Парциальные соцветия более мелкие и содержат 15–20 цветков, 2–3 вегетативных и генеративных побега имеют плагиотропную часть. Ксилоподий достигают 1–1,5 см в диаметре. Ксилоризомы толщиной 2–4 см. Главный корень – до 10 см. Корневая система смешанная. Придаточные корни разветвлены и сосредоточены в центрах разрастания.

В **СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ** состоянии часть ксилоризом разрушается, и особь представлена 1–2 центрами разрастания с 3–4 генеративными, высота которых не превышает 14–16 см. Соцветия малоцветковое, не ветвящееся. Иногда в соцветии развиваются от 2 до 4 цветков.

Вегетативные побеги уменьшаются в размерах, число их не превышают 5–6. В кусте много отмерших побегов и парциальных кустов. Главный корень сохраняется.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения не цветут. Ксилоподий разрушается. Партикулы состоят из парциального куста, несущего 2–3 вегетативных побега до 8–10 см высотой. В составе партикулы много отмерших остатков (ксилоризом, побегов). Корневая система, как правило, придаточная. Один придаточный корень утолщается, занимает вертикальное положение и замещает главный.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены участком ксилоризома, на которых из спящих почек развиваются 2–4 побега, несущие от 8 до 12 мутовок листьев, размеры которых 0,5–1 см. Корневая система придаточная. Один из придаточных корней утолщен.

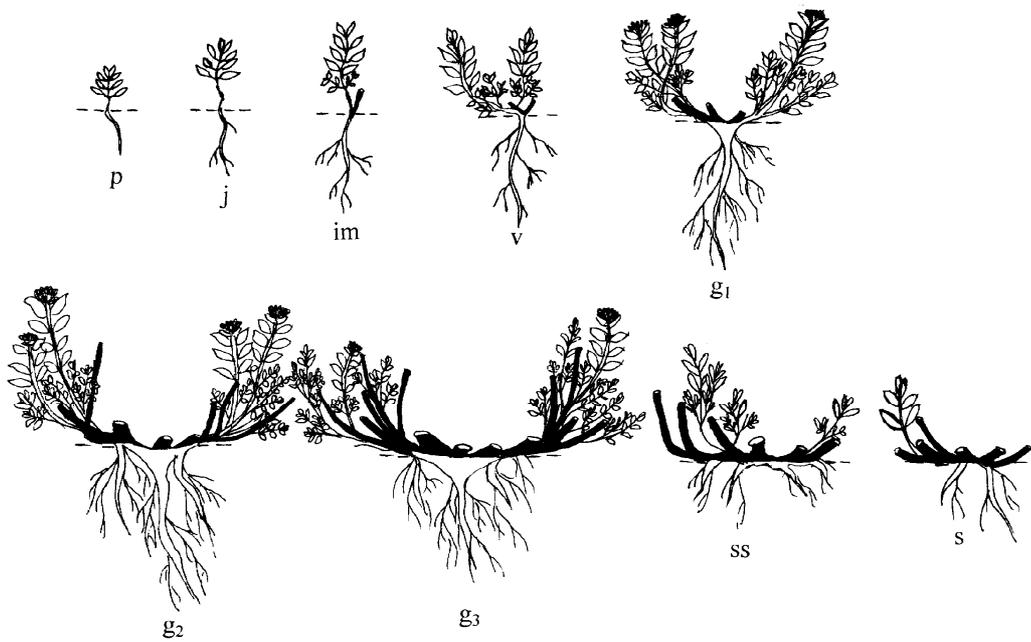


Рис. 12. Онтогенез зизифоры паучковидной

8. Онтогенез морошки приземистой (*Rubus chamaemorus* L.)*

Морошка приземистая – полукустарничек семейства розовых (Rosaceae).

R. chamaemorus – многолетнее двудомное растение (Флора СССР, 1958) с длинно-ползучим симподиально нарастающим корневищем, развивающим однолетние, простые, ортотропные побеги высотой 5–30 см, коротко-волосистые и рассеянно коротко-железистые, одетые при основании немногочисленными чешуйчатыми листьями. Стеблевые листья простые, черешковые (длина черешка 1–6 см), с короткими и широкими прилистниками, складчатые, почковидные, неглубоко 5 (7)-лопастные, с тупыми, городчато-зубчатыми лопастями. Число стеблевых листьев – 1–4, чаще – 1–3. Цветки одиночные, верхушечные, расположенные на цветоносах, белые, однополые, чашелистики туповатые, волосистые, коротко-железистые, лепестки крупные, обратнойцевидные. Гинецей апокарпный. Завязь нижняя. Плод морошки – многокостянка. Корневая система образована придаточными корнями.

Плоды морошкипряно-кисловатого вкуса, ароматные, используются в пищу в свежем, моченом, маринованном, пареном виде, для изготовления варенья и наливок. Сок из плодов морошки содержит фитонциды и обладает сильным бактерицидным действием. Он не теряет этих свойств при разведении водой и при 6–7-месячном хранении (Кошеев, Смирняков, 1992). Плоды, листья и корни считаются мочегонным средством и используются при водянке и болезнях мочевого пузыря; плоды применяются как противогинготное и потогонное средства. Листья и ягоды считаются кровоостанавливающим средством при кровохарканье, их применяют при гастрите и злокачественных опухолях. Листья обладают вяжущим, рано заживляющим и противовоспалительным действием. Листья также используются в качестве заварки. Настой их употребляют при кашле и других простудных заболеваниях (Ареалы..., 1983).

R. chamaemorus – гипоарктический циркумполярный вид. Морошка широко распространена в лесотундровой и таежных зонах Европейской части России и Сибири; на Дальнем Востоке растет в Приморье, по Амуру, на Охотском побережье, на Камчатке, Командорских островах, Сахалине, Курильских островах (Ареалы..., 1983). На севере Европей-

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

ской части России граница ареала охватывает весь Кольский полуостров, проходит через полуостров Канин, огибает остров Колгуев, на Новой Земле доходит до Маточкина Шара и спускается на материк приблизительно по 72° с.ш., пересекает полуостров Ямал и Енисейский залив; на Таймыре проходит через Норильск – Волчанку – Хатангу и следует на восток вдоль побережья океана. На Чукотке доходит до острова Ратманова. Широко представлен на Камчатке и Сахалине. Южная граница ареала проходит от города Городно до Минусинска (Красноярский край) примерно по широте 54–56° с.ш. Восточнее Минусинска она спускается к Большому Енисею (52° с.ш.); далее подходит к южной оконечности Байкала, огибает его, проходит в верховья Чары, затем спускается к Амуру, пересекает Зею и Бурею, проходит южнее Хабаровска и выходит на побережье южнее бухты Светлой. За пределами основного ареала отмечены единичные местонахождения: верховья Медведицы, верховья реки Урал, окрестности Бирска (Южный Урал); окрестности Омска, на Алтае, в Якутии, Средних и Северных Курилах (Ареалы..., 1983).

На территории Республики Марий Эл морощка встречается очень редко и включена в Красную книгу Республики Марий Эл (Абрамов, 1995). На основе материала, собранного в государственном заповеднике «Большая Кокшага», было произведено описание неполного онтогенеза рамет *R. chamaemorus*, представленного на рис. 13.

ПРОРОСТКИ представляют небольшие однобоговые растения, имеющие два овальных семядольных листа. Растение имеет розеточный побег, несущий 1–3 ассимилирующих черешковых листа. Лист простой, трехлопастной. Гипокотиль тонкий. Корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем, а также несколькими боковыми и несколькими придаточными гипокотильными корнями (по Солоневич, 1956).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ раметы – миниатюрные растеньица, имеющие один неразветвленный ортотропный вегетативный побег I порядка, при основании и в нижней части несущий очередно расположенные чешуевидные листья с боковыми почками, находящимися в их пазухах. Это характерно и для более поздних возрастных состояний. В верхней части побега имеется 1 или, реже, 2 ассимилирующих листа, расположенных очередно, но на первый взгляд супротивно, из-за очень короткого междоузлия. Листья трехлопастные, ярко-зеленого цвета, при основании несущие короткие (1–2 мм) округлые пленчатые стеблеобъемлющие прилистники бурого цвета, сохраняющиеся и на последующих стадиях развития. Ксилоподий отсутствует. Корневая система представлена придаточными корнями, слабообразита.

В ИММАТУРНОМ возрастном состоянии рамета более крупного размера с побегами того же типа, что и в ювенильном состоянии, и аналогичным листорасположением. На верхушке побег несет 1 или 2 пятилопастных листа, у которых нижние лопасти значительно меньше боковых и угол между нижними и боковыми лопастями тупой. Листья имеют более темный цвет, чем у предыдущего возрастного состояния, при основании их располагаются прилистники сходного строения. Ксилоподий отсутствует. Корневая система аналогична таковой у ювенильных рамет.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ раметы имеют один неразветвленный ортотропный вегетативный побег II порядка, который несет 1 или 2 явственно очередно расположенных листа, нижние лопасти которых по размеру близки к боковым и угол между ними острый. Листья взрослого типа темно-зеленого цвета, жесткие, почковидные, пятилопастные с городчато-зубчатыми краями, у основания черешка имеющие пару прилистников типичного строения. Ксилоподий представляет собой деревянистое черно-серое образование из отмершего побега I порядка, внешне подобное утолщенному отмершему корневищу с легко опадающими покровными тканями и несущее остатки чешуевидных листьев, а также спящие пазушные почки. Побег II порядка отходит от основания ксилоподия и на поверхности субстрата может располагаться на некотором расстоянии от него. Иногда ксилоподий полностью погружен в субстрат. Корневая система образована придаточными корнями.

В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии раметы крупнее или не меньше, чем в виргинильном состоянии, имеют один неразветвленный ортотропный генеративный побег, в верхней части несущий 1–2 листа взрослого типа, расположенных очередно. На вершине побега находится одиночный цветок. Имеется ксилоподий, по строению и расположению сходный с таковым у виргинильных особей. Корневая система не отличается от таковой у виргинильных рамет.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии раметы внешне похожи на молодые генеративные, однако имеют более крупные размеры, и побег несет 3–4 листа взрослого типа с 5–7 лопастями, расположенные очередно, и один цветок. Ксилоподий имеет типичное строение. Корневая система как у предшествующих состояний.

Старые генеративные и раметы постгенеративного периода не обнаружены.

Онтогенез морошки приземистой относится к Б-типу (Жукова 1995, 2001).

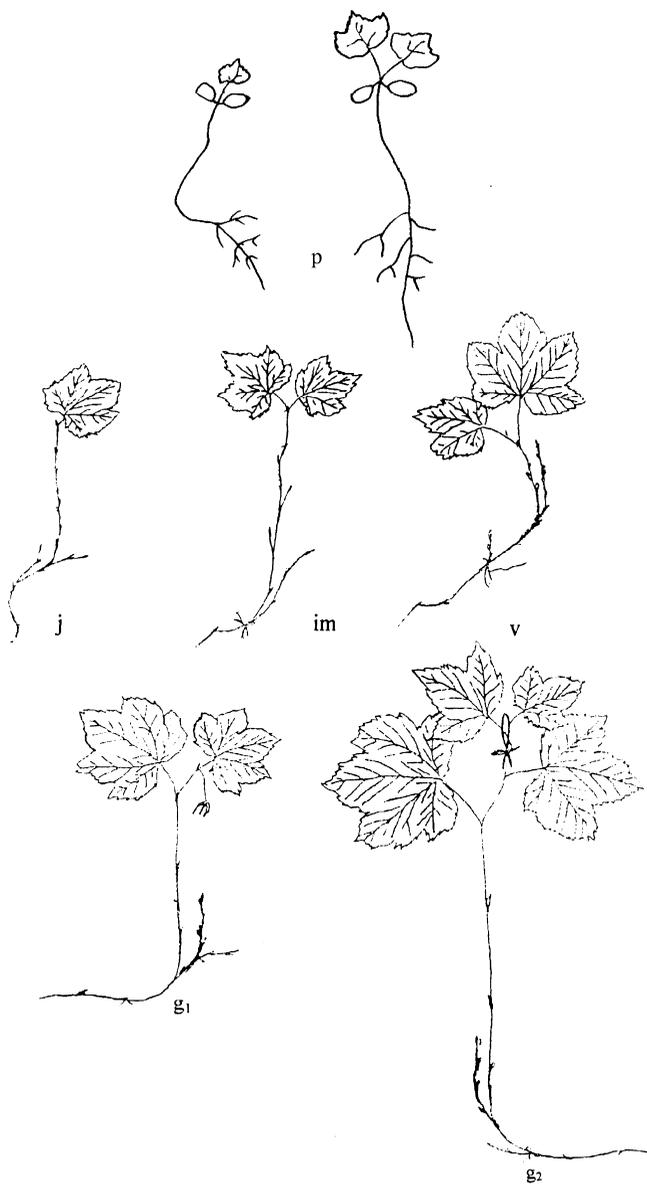


Рис. 13. Онтогенез моршки приземистой

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

Шлемник приземистый, произрастающий в естественных местообитаниях Среднерусской возвышенности, является стержнекорневым короткокорневищным полукустарничком из семейства губоцветных (Labiatae) с травянистыми ортотропными побегами, одревесневающими в нижней части. Побеги отмирают ежегодно на две трети годовичного прироста, многолетней остается только их базальная часть, на которой происходит симподиальное заложение почек возобновления на высоте от 2 до 8 см над уровнем почвы. Побеги безрозеточные, удлинненные, моноциклические. Высота растений 15–45 см. Стебли четырехгранные, покрытые мелкими волосками, нередко обильными в верхней части стебля. Листья продолговато-яйцевидные, супротивные, длиной 1,5–3,5 см и шириной 0,6–2 см, городчато-зубчатые, с 4–7 зубцами с каждой стороны, сверху обычно с рассеянными жесткими волосками. Соцветия верхушечные, фрондозно-брактеозные, открытые (Нухимовский, 2002), длиной 3–8 см. Чашечка небольшая длиной до 2-х мм, железисто-волосистая, венчик крупный длиной до 3-х см, желтый, боковые лопасти верхней губы обычно слегка фиолетово-окрашенные. Гинецей синкарпный из 2-х плодолистиков. Цветет в июне – июле. Плоды созревают в июле – августе. Плод состоит из 4-х односемянных орешков. Орешки длиной около 1,5 мм, трехгранно-яйцевидные, покрытые короткими, звездчато расположенными волосками.

Основной ареал шлемника приземистого располагается в пределах Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, Западной Монголии, где он встречается на каменистых или луговых склонах гор, поднимается до альпийского пояса (Флора СССР, 1954). В условиях Среднерусской возвышенности шлемник приурочен к меловым и известняковым осыпям и скальным обнажениям по склонам речных долин или балок. (Виноградов, Голицын, 1954).

Для описания онтогенеза материал был собран в природных сообществах и искусственных посевах на территории Липецкой области. Вид находится на северной границе ареала, относится к категории уязвимых и требует специальной охраны на данной территории. (Флора Липецкой области, 1996; Хмелев, Кунаева, 1999).

Онтогенез шлемника приземистого представлен на рис. 14.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения до 3 см с двумя семядольными листьями, округлой формы с выемкой на верхушке, опушенными мелкими волосками. Длина семядольных листьев 0,4 см, ширина – 0,3 см, длина черешка до 0,8 см. У проростков хорошо развит гипокотиль и главный корень длиной до 2,5 см, покрытый корневыми волос-

ками. Пластинки первых настоящих листьев яйцевидно-овальные, ювенильного типа, с 1–2 зубцами по краям с хорошо выраженной средней жилкой и слабым опушением. С развитием 3–5 пары листьев семядоли начинают отмирать и моноподиально нарастающие особи переходят в ювенильное состояние. В состоянии проростков растения могут находиться до 1 месяца в посевах и до 1,5 месяцев в природе.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений происходит отмирание семядолей. Одноосные растения образуют четыре пары настоящих листьев ювенильного типа с 3-мя зубцами по краям. Высота растений до 5 см. Гипокотиль и базальная часть корня приобретают темно-фиолетовую окраску. Корневая система представлена главным корнем и боковыми корнями II–III порядка.

У ИММАТУРНЫХ растений из пазушных почек главного побега начинают развиваться боковые побеги II порядка, начиная с пазух семядольных листьев и затем в пазухах следующих листьев, по мере их отмирания. Главная ось сохраняется. У растений образуется до 5 пар полувзрослых листьев с 4 зубцами по краям. Корневая система состоит из главного корня и многочисленных боковых корней. Высота растений – 5–8 см. Эти морфологические изменения характеризуют переход растений в имматурное возрастное состояние, которым заканчивается первый год вегетации. У надземных побегов отмирает только верхняя часть, нижняя одревесневает и на ней закладываются почки побегов возобновления.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют в кусте отмершие побеги I и II порядков прошлого года. На базальной части скелетных побегов из почек возобновления развиваются побеги III и следующих порядков. Листья, сохраняя прежнюю форму, увеличиваются в размере (длина 1,5 см, ширина – 1,0 см), с 6-ю зубцами по краям. Это полностью сформировавшиеся, но не перешедшие к цветению растения. Подземная часть представлена главным корнем с боковыми ответвлениями до IV порядка.

МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ. Появление первого генеративного побега означает переход растения в генеративное состояние. В этом состоянии к цветению переходят 2–4 побега. Соцветие до 5 см длиной, с 5–7-ю парами цветков. Распускание цветков происходит акропетально. После цветения и плодоношения цветоносные побеги отмирают, основание одревесневших побегов, входят в состав многолетней части. Главный корень проникает в почву на глубину до 15 см. Корневая система представлена утолщенным главным корнем и многочисленными боковыми корнями.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ СОСТОЯНИИ формируется мощный куст высотой до 40 см, развивающий до 30 одревесневающих в основании побегов, причем генеративных побегов больше, чем вегетативных. Система главного корня сохраняется, одновременно возникает эпигеогенное корневище длиной 2–3 см.

Растения в СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ СОСТОЯНИИ характеризуются снижением мощности надземных и подземных органов. Число генеративных побегов сокращается до 3-х. Боковые побеги преимущественно вегетативные. Главный корень скручивается, ветвление его резко ослабевает.

СУБСЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ. Цветоносные побеги отсутствуют. Боковые побеги вегетативные с мелкими листьями. Главный корень почти полностью разрушается.

СЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ. Это возрастное состояние характеризует завершающий этап развития. Иногда растение представлено одним живым побегом с мелкими листьями ювенильного или имматурного типов. Корневище старое, темное, разрушенное, с единичными придаточными корнями.

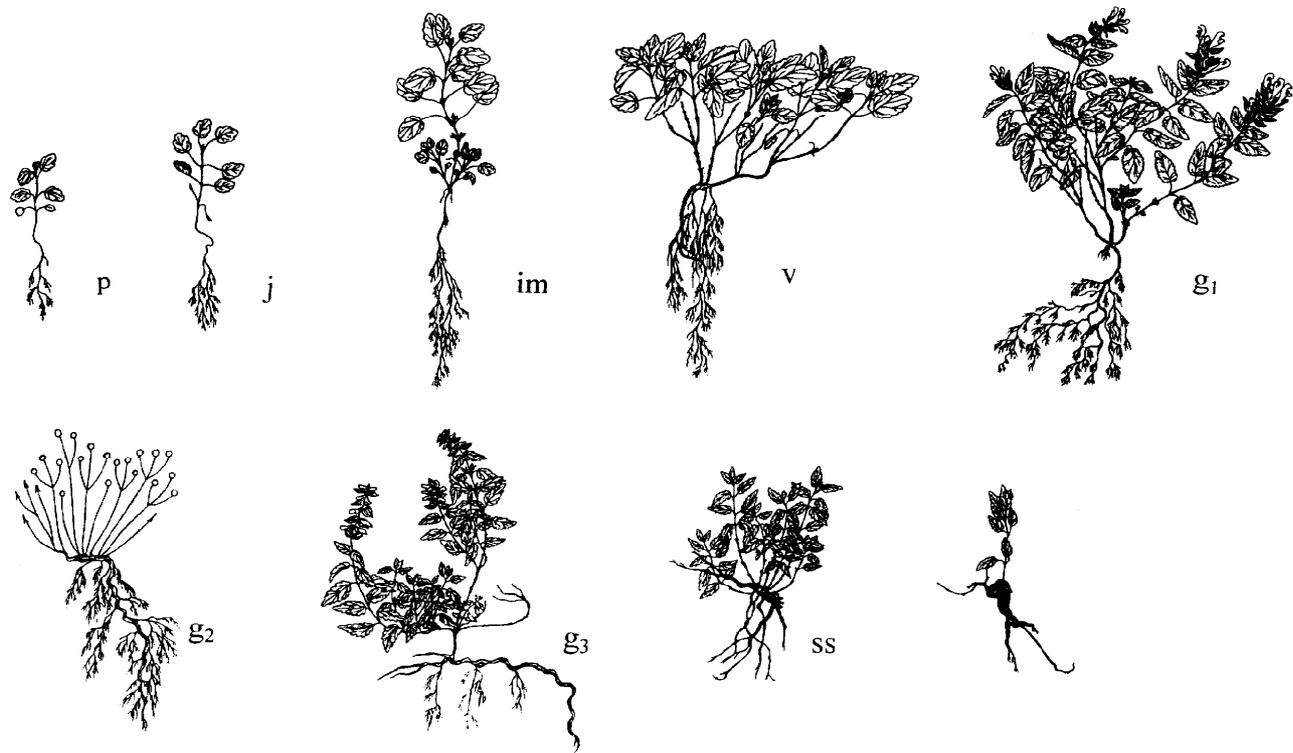


Рис. 14. Онтогенез шлемника приземистого

ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

МАЛОЛЕТНИКИ

10. Онтогенез желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides* L.)

Желтушник левкойный – однолетнее, стержнекорневое растение из семейства (Cruciferae).

Онтогенез желтушника левкойного в природных сообществах был описан Е.С.Закамской (1997).

Материал был собран в искусственно созданных популяционных локусах на экспериментальных участках Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск).

На опытных делянках общей площадью 60–120 м² рядовым способом с междурядьями 70 см высевались семена желтушника левкойного с разной нормой посева:

1 вариант – 3000, *2 вариант* – 1000, *3 вариант* – 500, *4 вариант* – 200, *5 вариант* – 50 штук на 1 погонный метр. Сорняки в междурядьях полностью уничтожались в результате 3–5 кратной механизированной обработки, в рядах сорняки уничтожались вручную.

В популяциях и агропопуляциях желтушника левкойного нами было выделено 4 морфологических типа: акротонный, неветвящийся, мезотонный и базитонный (Гонтарь. 1996). На рис. 15 представлена схема морфологических форм желтушника левкойного: Н – неветвящаяся, А – акротонная, М – мезотонная, Б – базитонная. А-форма имеет удлиненный безрозеточный побег в пазухах листьев, начиная с 8–12, которого формируются боковые побеги, преимущественно II порядка; М-форма формирует боковые побеги в пазухах листьев, начиная с 4–6-ого; Б-форма является временно розеточной и формирует побеги II–III порядков уже в пазухе семядольных листьев или в пазухах 1–2-го настоящих листьев; Н-форма не образует боковых побегов.

В основе Б-формы (рис. 16) лежит брахиморфная структура, то есть фитомер с неразвитым междоузлием, в основе других трех форм лежит долихоморфная структура, т.е. фитомер с развитым междоузлием. Соцветие у желтушника левкойного рацемозное, полителическое, парциально-соцветия – кисть. У Б-формы соцветие – тройная кисть, у А-и М-форм – двойная кисть и у Н-формы – кисть.

Выделенные формы можно отнести к группам особей разного уровня жизненности. Растения высокого уровня жизненности – это особи базитонной и мезотонной форм; среднего уровня жизненности – особи

акротонной формы и низкого уровня жизненности – особи неветвящейся формы.

Желтушник левкойный – лекарственное растение.

Надземная часть желтушника левкойного – источник сырья для изготовления препаратов кардиотонического действия. Цветки использовались для приготовления новогаленового препарата «Корезида» (сумма гликозидов), который применялся при острой и хронической сердечной недостаточности (Мошковский, 1972). В настоящее время из надземной части желтушника левкойного получен препарат «Эрихрозид». Эрихрозид – индивидуальный, высокоочищенный сердечный гликозид с агликоном строфантидином, гликоном Д-дигито-токсозой и Д-ксилозой. Эрихрозид в форме 0,025 % раствора для инъекций в ампулах по 1 мл зарегистрирован в Государственном реестре лекарственных средств Украины (Р/97/112/12) в качестве препарата кардиотонического действия. Новый препарат Эрихрозид в 1,5–1,8 раза активнее строфантина-К, получаемого из импортного сырья (Strophante Kombe) (Маслова и др., 1998). Экстракт из листьев эффективен при лечении сердечной недостаточности I и II степеней, при пороках сердца и кардиосклерозе (Растительные ресурсы..., 1986).

Желтушник левкойный – космополит умеренной зоны Северного полушария, произрастает по всей Европе, Западной Азии до Гималаев, в Китае, Северной Монголии, Северной Африке, Северной Америке (заносное). Это сеgetально-рудеральный вид, который произрастает в нарушенных лесных, лесостепных и степных сообществах, встречается в посевах овса, ржи, клевера, в природных условиях зарослей не образует.

В задачу исследований входило изучение особенностей онтогенеза разных форм желтушника левкойного в культурных популяциях разной плотности.

В онтогенезе желтушника левкойного выделено 4 периода и 9 возрастных состояний: $se, p, j, im, v, g_0, g_1, g_2, g_3$. В популяционных локусах очень высокой и высокой плотности (1–2 варианты). Выделяются три пути онтогенеза: 1 путь – полный онтогенез, 2 и 3 пути – неполный онтогенез:

$$se \rightarrow p \rightarrow j \rightarrow im \rightarrow v \rightarrow g_0 \rightarrow g_1 \rightarrow g_2 \rightarrow g_3 \rightarrow x \text{ (отмирание)} \quad (1)$$

$$se \rightarrow p \rightarrow j \rightarrow im \rightarrow v \rightarrow x \quad (2)$$

$$se \rightarrow p \rightarrow j \rightarrow im \rightarrow v \rightarrow g_0 \rightarrow g_1 \quad (3)$$

Ниже приводится основная характеристика возрастных состояний.

ПЛОД – паракарпный (стручок), состоящий из 2-х сросшихся краями плодолистиков, завязь двухгнездная с многочисленными семезачатками, сидящими на постенных плацентах; двухгнездность возникает за счет перепончатых выростов плацент, образующих перегородку. Число стручков на особь колеблется от 30 до 1200 штук, семена многочисленные (700–21000 шт.).

СЕМЕНА без эндосперма, не имеют периода покоя, оптимальная температура прорастания их составляет 23–30°C. Стручки покрыты четырехраздельными волосками, длина стручков – 1–2 см.

ПРОРОСТКИ – однобогевые растения с двумя семядольными листьями обратно-яйцевидной формы. Семядольные листья покрыты 3-х раздельными волосками. Продолжительность возрастного состояния – 5–12 дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ – однобогевые особи с сохранившимися семядольными листьями и с 2–3-мя настоящими листьями, покрытыми в верхней части 3-раздельными в нижней части – 2-раздельными волосками. Настоящие листья продолговато-ланцетные, суженные к основанию, длиной 0,4 см, шириной 0,2 см. Продолжительность возрастного состояния 6–8 дней. В этот период у некоторых особей начинается вытягивание стебеля.

ИММАТУРНЫЕ растения также однобогевые с 6–7 настоящими листьями, у которых длина максимально развитого листа составляет 0,7–1,0 см, ширина – 0,4–0,5 см, верхняя часть листа покрыта 3-, а нижняя – 2-раздельными волосками, в этот период заметно начинают вытягиваться междоузлия. Корневая система все время остается стержневой.

Продолжительность возрастного состояния – 12–14 дней.

ВИРИГИНИЛЬНЫЕ особи – однобогевые с 8–11 листьями, длина которых составляет 1,5–2,5 см, ширина – 0,5–0,8 см. Стебли имеют длину 1,2–1,7 см, состоят из 4–5-ти междоузлий и покрыты 2-раздельными волосками, листья покрыты 3-раздельными волосками с верхней и 2-раздельными – с нижней стороны. Продолжительность возрастного состояния – 13–16 дней.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – однобогевые, у которых начинают формироваться побеги II–III порядков. На верхушке побега хорошо различается почка с заложенными генеративными органами. На стеблях образуется 12–15 листьев, причем первые стеблевые листья засыхают. Длина и ширина наиболее развитых листьев колеблются и составляют соответственно 2,6–4,5 см и 0,6–1,2 см, длина стебля 5–6,5 см, число междоузлий – 10–12 штук, длина главного корня – 4–6 см. Продолжительность возрастного состояния 7–12 дней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют побеги II–III порядков, наблюдается их интенсивный рост, зацветает главное соцветие и формируются соцветия на боковых побегах. Длина главного побега составляет 16–22 см, число стеблевых листьев – 18–35. Продолжительность возрастного состояния – 6–9 дней.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – растения с полностью сформированными цветущими соцветиями главного и боковых побегов. Длина главного побега составляет 28–43 см, общая длина боковых побегов у А-формы составляет – 46 см, М-формы до 280 см, Б-формы до 950 см. Общее число листьев на особь в зависимости колеблется от формы от 40 до 420 штук. Листья у средневозрастных генеративных растений покрыты 3–4-раздельными волосками, побеги – двух-раздельными. Продолжительность возрастного состояния – 12–22 дня.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – это растения, перешедшие к плодоношению и созреванию семян. Этот период наиболее продолжителен и составляет 21–24 дня. Полный онтогенез растения проходят за 80–90 дней.

У разных форм растений онтогенез протекает несколько различно: у Н-формы в вегетативном состоянии начинают закладываться зачатки боковых побегов, которые в дальнейшем не формируют боковых побегов, и такие растения заканчивают свой онтогенез в ранних возрастных состояниях (рис. 15). Растения А- и М-форм в скрытогенеративном состоянии начинают формирование листовых, а в молодом генеративном состоянии наблюдается интенсивный рост боковых побегов, цветет соцветие главного побега. Растения, как правило, проходят полный онтогенез. У особей А-, М- и Н-форм растяжение междоузлий начинается уже в ювенильном состоянии. У растений Б-формы растяжение междоузлий начинается позднее – в иматурном или виргинильном состоянии. И в этот же период в пазухах семядольных или первого-второго настоящих листьев образуются зачатки боковых побегов, которые в средневозрастном генеративном состоянии ветвятся до II–III, иногда IV порядка (рис. 15). Все особи этой формы проходят полный онтогенез. Таким образом, желтушник левкойный – это представитель моноподиальной длиннопобеговой модели побегообразования.

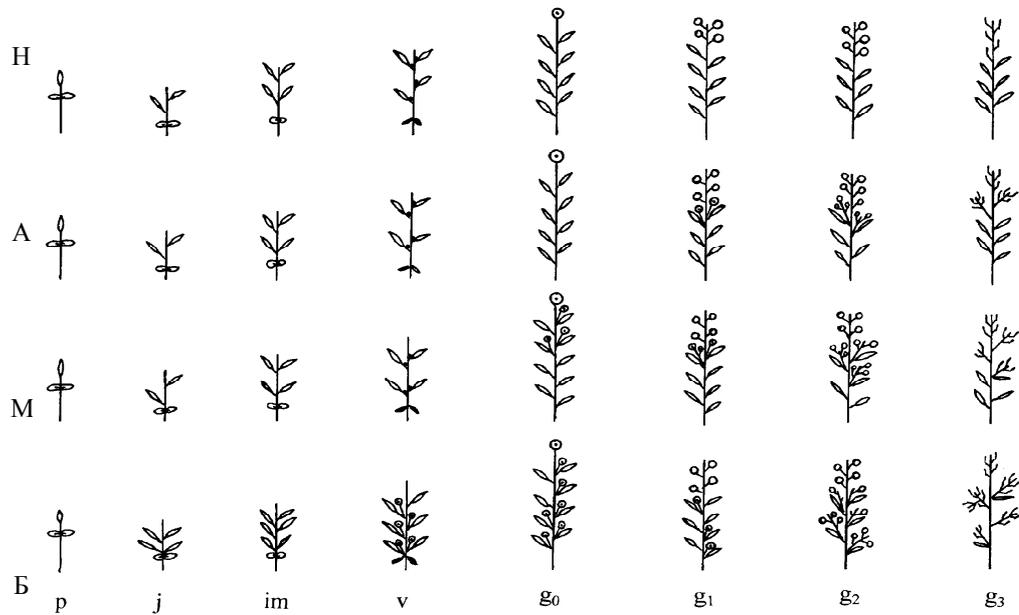


Рис. 15. Онтогенез желтушника левкойного
 H – неветвящаяся; A – акротонная; M – мезотонная; B – базитонная

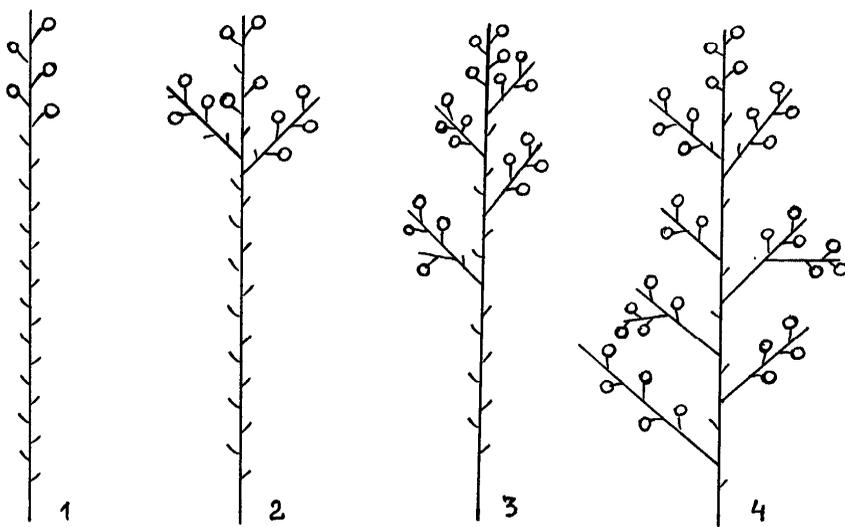


Рис. 16. Схема строения монокарпического побега разных форм желтушника левкойного

1 – кисть (у Н-формы); 2, 3 – двойная кисть (у А- и М-форм),
4 – тройная кисть (у Б-формы)

11. Онтогенез золототысячника обыкновенного (*Centaurium erythraea Rafn*)*

Золототысячник обыкновенный – растение из семейства горечавковые (*Gentianaceae*). Во флоре СССР насчитывается 7 видов этого рода. Все они систематически близки и относятся к одной секции *Eurytracae* Griseb. Двулетнее, реже однолетнее, стержнекорневое, монокарпическое растение, относится к моноподиально-розеточной модели побегообразования. Стебель прямостоячий или ветвистый, четырехгранный, высотой 10–45 см. Растение голое или покрыто короткими сосочками. Имеет моноподиально нарастающие вегетативные и полурозеточные генеративные побеги. Листья на розеточном побеге ланцетно-яйцевидные, цельнокрайние с хорошо выраженными жилками, стеблевые – супротивные эллиптически-продолговатые цельнокрайние. Цветки мелкие, ярко-розовые, с пятираздельным венчиком, собраны на концах стеблей в щитковидную метелку. Гинецей паркарпный, из двух плодолистиков. Плод – линейно-цилиндрическая, двустворчатая коробочка с клювовидным носиком на верхушке. Цветет в июне–сентябре, семена созревают в августе–октябре.

Золототысячник обыкновенный встречается на всей Европейской части СССР, в горах Кавказа, Алтая и Средней Азии (Скляревский, Губанов, 1987).

Золототысячник распространен на суходольных лугах, открытых склонах, лесных полянах и опушках.

С лекарственной целью используют всю надземную часть растения, которую срезают вместе с прикорневыми листьями в начале цветения, пока не завяли листья и сушат в хорошо проветриваемых помещениях. Трава содержит до 1 % алкалоидов (главным образом, генцианина), гликозидов, аскорбиновую и олеаноловую кислоты и другие вещества. В медицине траву золототысячника применяют для усиления функций органов пищеварения, возбуждения аппетита в виде водного настоя (1:10) по столовой ложке 3 раза в день до еды, настойки – по 15–20 капель перед едой. Генцианин обладает антигельминтным действием, поэтому траву золототысячника включают в состав горьких сборов. Благодаря желчегонному действию траву используют при заболеваниях желчного пузыря, при запорах и метеоризме, а также при болезнях крови (Осетров, Лебедь, 1988). Золототысячник входит в состав препарата розобгина, который рекомендован для профилактики повреждений печени при длительном применении антибиотиков тетрациклинового

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

ряда, противоопухолевых средств, что позволяет длительно применять его при химиотерапии (Ажунова и др., 1994). В народной медицине используют отвар (20 г на литр воды) при повышенной кислотности желудка, заболеваниях печени и желудочных путей, воспалительных заболеваниях дыхательных путей, при катарах желудка, малокровии и ослаблении организма (Подымов, Суслов, 1990). Настой часто используют при лечении алкоголизма (Крылов, Ибатов, 1992). В средневековой медицине Грузии использовали при сепсисе, параличах и как слабительное средство (Джанилидзе, 1991), а в Армении – при нервных болезнях, плеврите, коликах, артروزах, а также при укусах бешеных собак, а сок – при головной боли, болезнях мозга, столбняке (Амирдовлад, 1990).

Материал был собран в Волжском районе Республики Марий Эл на берегу озера Яльчик.

Концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т.А.Работновым (1950) для многолетних травянистых растений, была использована и для одно-, двулетнего растения – золототысячника обыкновенного.

Онтогенез золототысячника обыкновенного представлен на рис. 17.

СЕМЕНА округлые, коричневые. Прорастание надземное.

ПРОРОСТКИ – небольшие (до 1 см) однобоговые растения с двумя овальными семядольными листьями, гипокотелем и с хорошо выраженной стержневой корневой системой.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений семядольные листья погибают, побег розеточный, на котором формируются 1–2 настоящих листа продолговато-яйцевидной формы. Листья голые, цельнокрайние, с одной срединной и двумя, не достигающими до середины листовой пластинки, жилками. Корневая система стержневая с хорошо выраженными главным и боковыми светлыми корнями.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют розеточный побег с 3–5 продолговато-яйцевидными листьями с тремя сформированными жилками, причем длина боковых жилок достигает более чем половины длины листовой пластинки. У растений в этом состоянии может появиться 1–2 листа взрослого типа с пятью жилками. Главный корень утолщается, на нем появляются боковые корни II и III порядков.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений сохраняются моноподиально нарастающий розеточный побег I порядка с 4–6 короткочерешковыми листьями с пятью хорошо развитыми жилками. Однако в его основании могут сохраняться 1–2 листа имматурного типа с тремя жилками. Главный корень с многочисленными боковыми корнями уходит на глубину до 5–7 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют один хорошо развитый ортотропный, четырехгранный, полурозеточный, генеративный побег с супротивно расположенными сидячими листьями ланцетной формы. Генеративный побег заканчивается верхушечной щитковидной метелкой. Корневая система остается без видимых изменений.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются наличием 3–5 генеративных побегов. В розеточной части побега, кроме 3–4 живых ассимилирующих листьев с пятью жилками имеются 1–2 отмерших листа. Нижние стеблевые листья начинают желтеть и засыхать, но остаются на стебле. Корневая система сохраняется светлой до конца онтогенеза.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений наблюдается созревание плодов и семян и полное отмирание листьев на побегах.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД отсутствует.

Общая продолжительность онтогенеза 1–2 года.

Онтогенез золототысячника обыкновенного относится к А-типу, А₂-подтипу (Жукова, 1995, 2001).

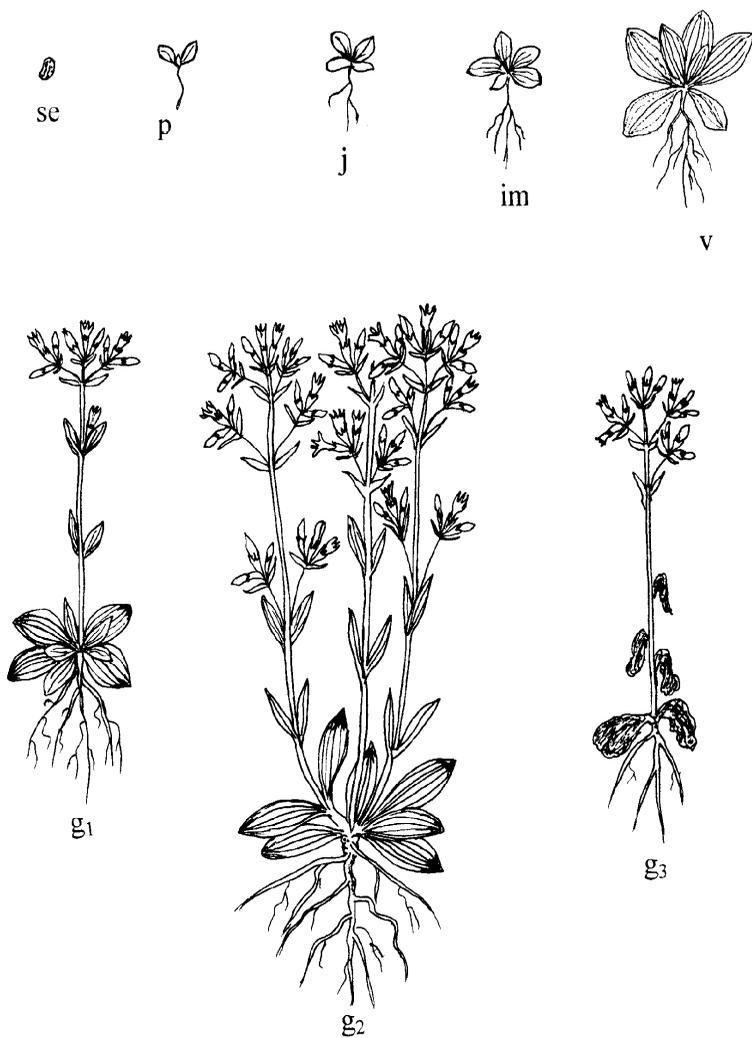


Рис. 17. Онтогенез золототысячника обыкновенного

12. Онтогенез лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus* L.)

Лютик ядовитый (сем. Ranunculaceae) (нарывная трава – Рычин, 1952) – длительно вегетирующий полурозеточный или длиннопобеговый однолетний световой гигромезофит с мочковатой корневой системой. Генеративные побеги прямостоячие, ветвистые по всей длине, реже простые, высотой 5–60 (100) см, стебли бороздчатые, голые, иногда коротко прижато опушенные, полые внутри. Листорасположение очередное. Листья сочные, несколько мясистые, блестящие, светло-зеленые, голые; нижние – на бороздчатых черешках, в очертании почковидные или округло-почковидные, длиной 1–3 см, шириной 1–5 см, глубоко раздельные на 3–5 обратнойцевидных или эллиптических городчато-зубчатых долей; верхние – короткочерешковые или сидячие, рассеченные на ланцетные или линейные сегменты. Цветки мелкие, 6–1 (до 15) мм в диаметре, на прижатоволосистых цветоножках без бороздок, актиноморфные, с двойным пятичленным околоцветником. Пять свободных, несколько превышающих лепестки (длиной 2–4,5 мм), желтоватых, яйцевидных чашелистиков, отогнуты вниз; венчик из пяти (шести) свободных, светло-желтых, эллиптических или обратнойцевидных (длиной 2,5–4 мм) лепестков; медовая ямка у основания лепестка не прикрыта чешуйкой. Тычинки многочисленные, спирально расположенные, с тонкими нитями и продолговатыми пыльниками, экстрорзно вскрывающимися продольными щелями. Пыльцевые зерна сфероидальные или эллипсоидальные, слегка сплюснутые вдоль полярной оси, 3(4–6)-бороздные, с мелкошиповатой поверхностью экзины (Савицкий, 1982). Многочисленные пестики сидят на удлиннном, полом, реснитчато опушенном цветоложе, которое после цветения вытягивается до 10–12 мм и становится цилиндрическим. Плод – сухой эллипсоидально-цилиндрический (длиной 5–20 мм, шириной 3–10 мм) многоорешек, включающий от 20 до 300 плодиков. Орешки длиной 1–1,4 мм, обратнойцевидные, сжатые с боков, слегка морщинистые, по краям с тупым узким окаймлением, голые, с коротким (0,1–0,3 мм) прямым или немного изогнутым стилодием.

Лютик ядовитый – специализированный гидрохор. Семя защищено от намокания плотным эндокарпием. Мезокарпий образован большим числом слоев крупных, особенно в окаймлении, воздухоносных клеток с опробковевшими стенками, которые образуют плавательный пояс (Жизнь растений, 1980).

Масса 1000 семян составляет $0,128 \pm 0,004$ г (Буланый, Соломаха, 1983).

Растение ядовитое, лекарственное, медоносное.

По данным И.А.Гусынина (1942), отгоны лютика ядовитого содержат до 0,38 % протоанемонина. Его применяют в народной медицине, гомеопатии и ветеринарии (Рычин, 1952; Растительные ресурсы СССР, 1984). Траву лютика ядовитого используют при туберкулезе, головных болях, удушье, сердцебиении, асците, запорах, кожных заболеваниях, рожистых воспалениях, при раке, уплотнении селезенки. Лютик ядовитый обладает бактерицидными и фунгицидными свойствами. Порошок из корней снимает воспалительные процессы. В тибетской медицине трава применяется при отеках, асците, гастроэнтерите, головных болях, женских болезнях, в индийской – как лактогенное средство. Свежие листья в индийской медицине используются как кожнонарывное, а в тибетской – в качестве ранозаживляющего средства.

В гомеопатии надземные части растения служат для приготовления лекарственных препаратов против кожных заболеваний, ревматизма, гриппа.

В ветеринарии лютик ядовитый применяют как стимулирующее регенерационные процессы растение для лечения гниющих и некротических ран у лошадей, гнойного воспаления копытной кости, слизистых сумок, абсцессов и др.

Лютик ядовитый – циркумполярное растение с голарктическим ареалом, включающим почти всю Европу, Азию, Северную Америку, за исключением Арктической зоны, и Северную Африку. В пределах России северная граница ареала проходит от Кольского полуострова к Архангельску, захватывая юг полуострова Канина, пересекает Северный Урал, спускается к юго-западу и у 60 параллели пересекает реку Обь, затем поднимается по реке Лене до полярного круга, поворачивает на восток и достигает побережья Берингова моря. На юге ареал вида выходит за пределы России (Ядовитые растения лугов и пастбищ, 1950; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1995). Лютик ядовитый – лугово-рудеральный вид, растущий по влажным и топким лугам, болотам, берегам рек, стариц, озер, ручьев и прудов, по краям канав, днищам оврагов и временно пересыхающим лужам, иногда по сорным, влажным местам в равнинных и горных районах до высоты 1800 м (Флора СССР, 1937).

Онтогенез лютика ядовитого изучался нами в Липецкой области на территории заповедника «Галичья гора» на песчаной отмели реки Дона, в Новгородской области на песчаном берегу озера Валдай, в Тамбовской области на обсыхающем дне старицы реки Вяжля, в Московской области на торфянике в котловине озера Тростенского, а также в посевах огородных культур.

Лютик ядовитый – однолетник с яровым или озимым циклом развития. Во втором случае растение иногда ошибочно принимают за дву-

летнее. Озимые растения зимуют в стадии прикорневой розетки листьев. Весной особи продолжают некоторое время наращивать метамеры побега с укороченными междоузлиями.

Онтогенез лютика ядовитого представлен на рис. 18.

СЕМЕНА лютика ядовитого с маленьким (длиной около 0,15 мм), дифференцированным на семядоли и осевую часть зародышем, окруженным обильным эндоспермом.

ПРОРОСТКИ появляются не одновременно, в течение всего вегетационного сезона. В лабораторных условиях прорастание начинается спустя 14–20 дней после посева. Околоплодник разрывается разрастающимся корешком. Прорастание надземное гипокотиллярное, пластинки семядолей выносятся на поверхность почвы удлиняющимся гипокотилем. Фаза проростка очень короткая.

Проростки имеют две фотосинтезирующие семядоли с яйцевидными длиной 2–5 мм и шириной 1–3 мм цельными пластинками, короткий (до 5–10 мм) гипокотиль, главный и придаточные корни; корневая система смешанная. Состояние проростка продолжается 10–14 дней. Однако семядоли могут оставаться зелеными до начала цветения.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения формируют розеточный побег, несущий три длинночерешковых листа с небольшой тройчатолопастной пластинкой, короткий гипокотиль и смешанную корневую систему из многочисленных ветвящихся придаточных корней, среди которых главный корень становится неразличимым. Это возрастное состояние длится 10–12 дней.

ИММАТУРНЫЕ растения отличаются от ювенильных присутствием в розетке листьев с тройчатораздельными и тройчаторассеченными пластинками, наличием хорошо сформированных пазушных почек и большим числом придаточных корней, проникающих на глубину до 10 см. Главный корень отмирает.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи вплоть до перехода конуса нарастания побега в генеративное состояние сохраняют розеточный характер роста. К этому времени листовая серия дополняется короткочерешковыми и сидячими листьями с тройчаторассечеными, а у самых верхних метамеров – с цельными пластинками. В мочковатой корневой системе четко выражена дифференциация придаточных корней на сравнительно толстые, диаметром 1,3 мм, скелетные и более тонкие, диаметром 0,3 мм, поглощающие. Онтогенетическое состояние виргинильных растений, которая у многих однолетников обычно сопровождается заметным удлинением главного и боковых побегов (Кондратьева-Мельвиль, 1979), у лютика ядовитого выявляется с трудом.

Весь регенеративный период длится 30–45 дней.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ. Период скрытой бутонизации сопровождается интеркалярным разрастанием всех или только верхних междоузлий, вследствие чего побег становится удлинненным или полурозеточным.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются формированием терминального цимозного соцветия или у низкорослых особей – одиночного цветка. На главном побеге, достигающим к моменту раскрытия цветка высоты 5–35 см, до терминального цветка формируется от 2 до 25 листьев. В листовой серии крупных экземпляров происходит последовательная смена длинночерешковых тройчато-лопастных листьев тройчато-раздельными и тройчато-рассеченными с лопастными сегментами, а выше сидячими листьями с тройчато-рассеченными и цельными пластинками. У низкорослых особей ярусная гетерофиллия выражена слабо. Длина листовой пластинки самого крупного листа у разных особей колеблется от 1 до 10 см. Корневая система мочковатая, как у виргинильных растений.

У **СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений в зоне обогащения монокарпического побега отмечается развитие большего или меньшего числа паракладиев, ветвящихся до побегов V–VI и более высоких порядков, благодаря чему высота надземной части растений заметно увеличивается (до 60 см у наиболее крупных экземпляров). Иногда, кроме основных, развиваются добавочные сериальные почки. Переход аксиллярных почек в генеративное состояние, так же, как и период плодоношения, очень растянуты во времени. На одной особи одновременно можно наблюдать, наряду с осыпавшимися и незрелыми плодами, цветки, бутоны на разной стадии развития и вегетативные побеги. Число придаточных корней увеличивается в 2–15 раз, более старые отмирают.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются отсутствием вегетативных побегов, небольшим числом цветков, иногда клейстогамных, пребыванием большинства паракладиев, в том числе и высоких порядков, в фазе плодоношения.

Цветение и плодоношение продолжаютя вплоть до полного отмирания растения. Генеративный период длится от 1,5 до 2,5 месяцев. Яровые растения в августе (Гуленкова, Красникова, 1986), а озимые уже в июне–июле (Буланый, 1986) полностью завершают жизненный цикл.

В целом онтогенез лютика ядовитого длится от трех до четырех месяцев.

Дифференциация растений по мощности развития, в том числе по высоте, особенно резко выраженной у генеративных особей, определяется не только условиями произрастания, но и присущей этому виду физиологической гетерокарпии.

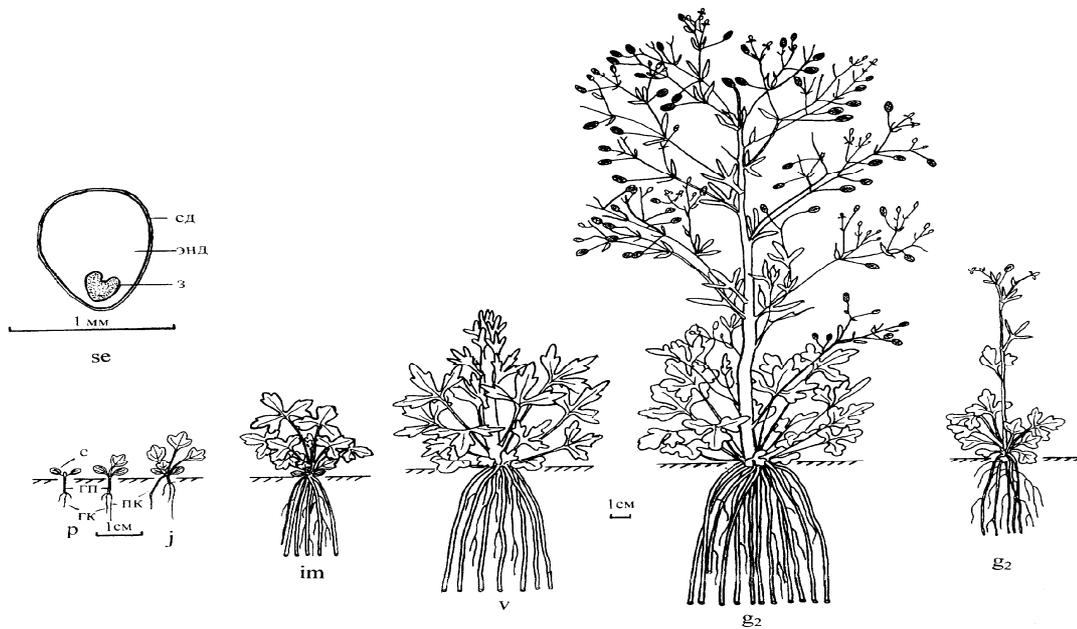


Рис. 18. Онтогенез лютика ядовитого

з – зародыш, энд – эндосперм, сд – спермодерма, с – семядоли, гк – главный корень,
гп – гипокотиль, пк – придаточный корень

13. Онтогенез недотроги обыкновенной (*Impatiens noli-tangere* L.)

Недотрога обыкновенная – травянистое, незимующее однолетнее монокарпическое растение с системой придаточных корней, развивающихся на гипокотиле. Относится к семейству бальзаминовые (Balsaminaceae). В основании гипокотиля часто формируются короткие мясистые сочные придаточные корни, играющие роль опорных. Стебель цилиндрический, голый, высотой до 120 см, в диаметре – 0,5–1 см, утолщенный, несколько вздутый в узлах, просвечивающий, светло-зеленый; основания его междоузлий часто лилово-розового цвета. Боковые побеги (I–III порядков) утолщены в основании и в узлах. Листья очередные, короткочерешковые, с цельными продолговато-яйцевидными (длиной до 12–13 см, шириной 4–4,5 см), крупнозубчатыми по краю пластинками. Жилкование перисто-петлевидное.

Главный безрозеточный, удлинённый, моноциклический побег ветвится мезотонно. Цветоносы формируются в пазухах листьев, по мере роста поникают и погибают под листья. Соцветие – закрытая кисть из корзинок, малоцветковое (3–5 цветков), короче листа. Сначала на растениях появляются невзрачные, не раскрывающиеся или полураскрытые с недоразвитыми венчиками клейстогамные цветки, а позже, у особей достаточно мощных, наряду с ними, формируются желтые, ярко окрашенные, полноценные, хазмогамные цветки. Растения, растущие при сильном затенении, имеют только клейстогамные цветки.

Хазмогамные цветки крупные (длиной до 35 мм). Чашечка из 3-х листочков желтого цвета. Морфологически верхний листочек воронковидный, длиной до 25 мм, 12 мм в диаметре, имеет крючковидно загнутый шпорец. Два других – очень мелкие (длиной до 5 мм), косо яйцевидные с заостренной верхушкой. Венчик состоит из 5 желтых лепестков, 4 из которых срастаются попарно, так что венчик кажется трехчленным. Непарный лепесток, супротивный чашелистику, со шпорцем, широкояйцевидный, с заостренной отогнутой наружу верхушкой, слегка килеватый. Боковые лепестки неравно двулопастные с красными точками в средней части. Андроцей – из 5 тычинок с короткими нитями, свободными в основании и сросшимися в трубку вокруг верхней части завязи, с сидячими продолговато-яйцевидными пыльниками. Гинецей синкарпный, из 5 плодолистиков, с сидячим пятилопастным рыльцем. В завязи закладывается до 7 семязачатков.

Плод – многосеменная коробочка, расширенная в основании и суженная кверху, длиной до 2 см, вскрывается ламинально, будучи еще зеленой и сочной. В плодах из клейстогамных цветков вызревает одно, а из хазмогамных – до 7 семян.

Для популяций недотроги характерен временный семенной банк. Все семена, осыпавшиеся летом и осенью, во время зимовки проходят стратификацию, которая продолжается не менее 20–25 недель при температуре не выше +5°C. После стратификации весной семена дают 100-процентное прорастание.

В свежих листьях недотроги обыкновенной содержатся горькие, вызывающие рвоту вещества – *impatiinid* (Гроздов, 1963). В состав всех органов растения входят гликозиды, алкалоиды и сапонины, которые угнетают сердечную деятельность и центральную нервную систему, понижают артериальное давление (Орлов и др., 1990).

Настой трав недотроги обыкновенной в небольших дозах пьют при водянке, камнях в почках и мочевом пузыре, а так же используют как рвотное средство.

Наружно растение применяют для промывания ран и для ванн при ревматических болях, вывихах. Измельченные свежие листья обладают противовоспалительным действием, их прикладывают к ранам, язвам и геморроидальным шишкам. В народной медицине недотрогу обыкновенную применяют внутрь при импотенции (Кортиков, Кортиков, 1998).

Недотрога обыкновенная – неморально-бореальный евро-азиатский вид; распространен по всей Европе (Кроме Крайнего Севера и некоторых южных районов), на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Малой и Средней Азии. Указана для Аляски.

Недотрога обыкновенная встречается по сырым, переувлажненным местообитаниям в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах и оврагах (Маевский, 1964; Нейштадт, 1954; Определитель растений, 1984).

Онтогенез недотроги обыкновенной представлен на рис. 19.

СЕМЕНА – эллиптические, длиной 3–4 мм, 1,5 мм в диаметре, темно-коричневые, матовые, с редкими извилистыми продольными гребнями. В семенах содержится 16,02 % белка и 21,8 % жира (Jones, Earle, 1966).

Прорастание семян начинается в конце апреля (Серебряков, 1947) с удлинения гипокотила. Никакого видимого зачатка главного корня не образуется (рис. 18 А), из якоробразного расширения в нижней части гипокотила сразу же во все стороны вырастают 5–10 совершенно одинаковых придаточных корней, горизонтально идущих в самых поверхностных слоях почвы (Марков, 1991, 1994).

У ПРОРОСТКОВ удлиняющийся до 3–4 см гипокотиль выносит семядоли на поверхность. Последние имеют яйцевидные или широко-яйцевидные пластинки, длиной 8 мм и шириной 6 мм, с выемкой на

верхушке, где располагается гидатода. Их верхняя и нижняя поверхность плоская, зеленая, матовая с сизоватым оттенком. К моменту разворачивания первых листьев пластинки семядолей достигают 10–12 мм длины и 10 мм ширины, а их черешки – 10 мм длины. На формирование первой пары листьев требуется неделя. Одновременно с разворачиванием первой пары листьев возникают зачатки следующих (Марков, Уланова, Чубатова, 1997).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения, кроме семядолей (атрибута проростков), имеют два длинночерешковых листа с эллиптической или яйцевидной зубчатой по краю пластинкой (рис. 18 Б). Последующие листья короткочерешковые.

У **ИММАТУРНЫХ** растений наблюдается удлинение эпикотилия и начало формирования удлиненного главного побега с 2–3 парами листьев.

В **ВИРГИНИЛЬНОМ** состоянии недотрога пребывает до образования на главной оси 6–7 настоящих листьев, и в этот период характерно быстрое формирование вегетативной системы пазушных побегов обогашения. У некоторых особей уже в это время начинают отмирать семядоли. Листья увеличиваются в размерах, но максимальных размеров они достигают лишь у зрелых генеративных растений.

Переход в **ГЕНЕРАТИВНОЕ** состояние происходит при достижении растением 15–20 см высоты, когда главный побег состоит из 7–8 метамеров и закладываются первые соцветия. Начало бутонизации приходится на конец мая – начало июня. Максимальное развитие листьев отмечается в середине июля. Постепенно с развитием боковых побегов вслед за семядолями отмирают и нижние листья на главном побеге. Начало цветения отмечается в начале июля, массовое цветение наблюдается с середины июля до конца августа и даже до первых заморозков в сентябре. Период диссеминации, так же как и цветения, растянут и длится до конца сентября (Серебряков, 1947). Растение отмирает обычно с наступлением заморозков. Однако под пологом леса, в условиях затенения, уже к началу августа все особи могут погибнуть.

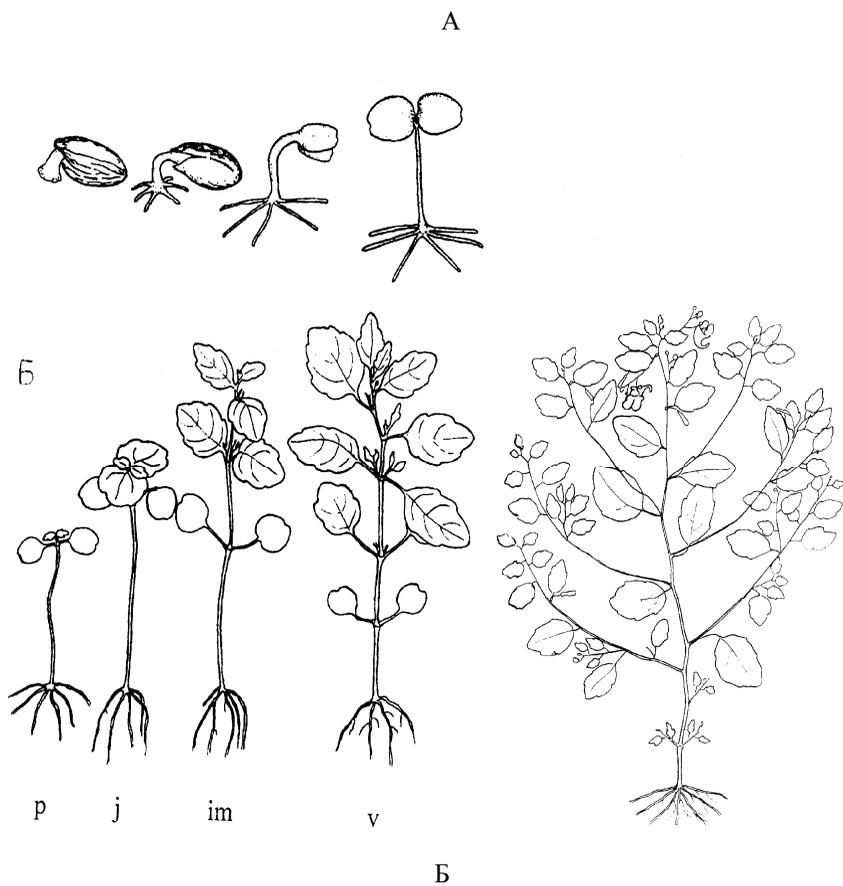


Рис. 19. Онтогенез недотроги обыкновенной
 А – прорастание семян; Б – онтогенетические состояния

14. Онтогенез череды поникшей (*Bidens cernua* L.)

Черда поникшая – длиннопобеговое незимующее однолетнее растение из семейства сложноцветные (Compositae) с закрытой моноподиальной системой побегов. Тип корневой системы взрослого растения, так же как у *B. tripartita*, связан с особенностями экологических условий. При умеренном увлажнении почвы формируется стержневая корневая система. Главный корень сохраняется в течение всей жизни и хорошо различим среди небольшого числа тонких придаточных корней. При произрастании в условиях избыточного увлажнения почвы на нижних узлах побега образуется большое число придаточных корней, а главный корень отмирает (Марков, Ключникова, 1997).

Побеги удлинненные, моноциклические, ортотропные, высотой от 3 до 100 см. Стебель голый или рассеянно железисто-волосистый. Листья сидячие, ланцетные или продолговато-ланцетные, на верхушке длинно заостренные, желтовато-зеленые, длиной от 3–4 до 10–12 см, основаниями обычно немного срастающиеся. Край листовой пластинки расставленно пильчато-зубчатый. Корзинки на длинных ножках, плоские, поникающие, довольно крупные и широкие (10–20 мм). Наружные листочки обертки зеленые, в числе 5–9, продолговато-линейные, по краю короткореснитчатые, значительно длиннее продолговато-овальных буро-зеленоватых внутренних, по длине почти равны цветкам. Цветок имеет такое же строения, как у *Bidens tripartita*.

B. cernua – ценное лекарственное растения. В народной медицине надземные части *B. cernua* используют при рахите, артрите, подагре, болезнях почек, кожи, цинге, нарушениях обмена веществ. В тибетской медицине растение применяют при анемии, атеросклерозе, сибирской язве, в монгольской – при травмах черепа. *B. cernua* обладает антибактериальными, антифунгальными, антигельминтными свойствами. Она успешно испытана в клинике кольпитов и дерматомикозов. Спиртовой экстракт в эксперименте стимулирует функцию коры надпочечников, оказывает желчегонное и противовоспалительное действие (Растительные ресурсы СССР, 1993).

Встречается в Северном полушарии. В Европе отсутствует только на Крайнем Севере, на большей территории Средиземноморского региона. На территории России встречается во всех районах Европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

Черда поникшая распространена обычно по топким местам около рек, прудов и по болотам (Маевский, 1964).

Материал собран в Московской области.

Онтогенез *B. cernua* представлен на рис. 20.

СЕМЯНКИ обратно-пирамидальные, внутренние в поперечном разрезе ромбические, внешние – треугольные, на верхушке с четырьмя остями, которые наполовину короче семянков. По ребрам семянки усажены вниз обращенными волосками и иногда более или менее бугроватые.

Биологические свойства семянков *B. cernua* и *B. tripartita* очень сходны. Свежесобранные семянки у обоих видов в лабораторных условиях прорастают очень плохо. При прорастивании на свету для стимуляции прорастания нужна дополнительная их обработка высокими переменными температурами (22–40°C) при условии предварительной стратификации и скарификации (Rollin, 1956; Попцов, Буч, 1969, 1970).

В опытах с прорастиванием изолированных зародышей показано торможение прорастания из-за биохимических свойств перикарпия и семенной кожуры (Hogue, 1976). В природных популяциях формируется III тип почвенного банка семян (Thompson, Grime, 1979). Естественная холодовая стратификация, происходящая в течение одной зимовки, сопровождается массовым прорастанием семянков и появлением ПРОРОСТКОВ в мае – июне.

У череды поникшей ПРЕГЕНЕРАТИВНОЕ развитие продолжается пока не будет сформировано шесть и более фитомеров на главном побеге. После этого возможно ветвление, равно как и заложение первого соцветия, то есть соцветия главного побега – переход в генеративное состояние.

В природных популяциях у ГЕНЕРАТИВНЫХ особей, после формирования верхушечного соцветия, высота растений могла увеличиваться вследствие растяжения клеток верхних междоузлий на 1–5 см (то есть не более чем на 7 % от конечной высоты побега) при высоте главного побега у *B. cernua* от 38 до 111 см. Последовательность развития боковых побегов у особей двух видов череды имеет большое сходство, но у *B. cernua* ветвление начинается у особей, образовавших не менее 6 фитомеров на главной оси. Во всех изученных популяциях преобладали случаи образования боковых побегов из пазух двух супротивных листьев: от 65,2 до 81,2 %. Максимальное число побегов III порядка у наиболее мощных особей – 15, побеги IV порядка у них, как правило, отсутствуют.

Иногда из нижних узлов (с 1-го по 4-й) вообще не развиваются боковые побеги, а в другом случае начинающие развиваться из этих узлов параклади отмирают при переходе растения в генеративное состояние.

Обращает на себя внимание наличие некоторой зоны «неблагоприятной для ветвления» в области 3–5-го узла: если боковые побеги и развиваются из этих узлов, то длина их, как правило, меньше, чем у побегов из 1-го, 2-го и вышерасположенных узлов. Наиболее мощные особи в популяции ветвятся изо всех узлов.

В выборках из природных популяций преобладают неветвящиеся особи или особи с малым (1–2) числом боковых побегов. Общая биомасса особей в популяции варьирует очень сильно (максимум больше минимума в 105 раз). Пластичность проявляется и на уровне соцветий. Неотенические модификанты, найденные в популяциях *V. cernua*, имели всего 2–3 фитомера, и одну единственную корзинку с 1–2 семянками, тогда как самые мощные особи несли до 33 корзиночек при среднем числе семянок в них $187,2 \pm 2,3$.

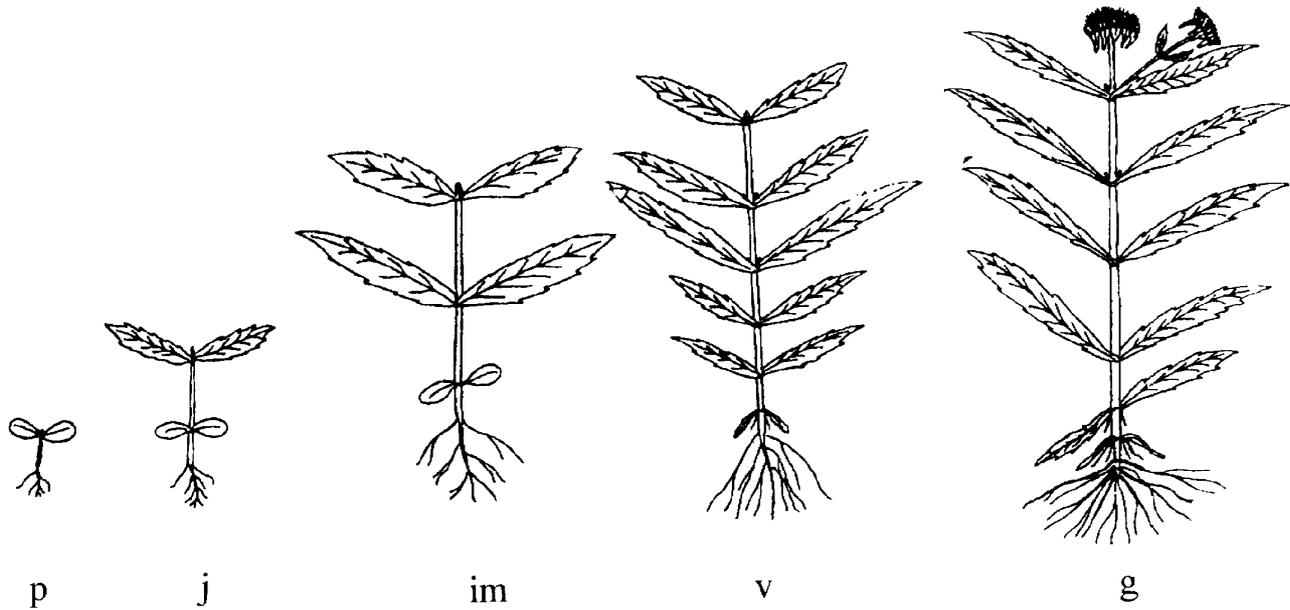


Рис. 20. Онтогенез череды поникшей

15. Онтогенез череды трехраздельной (*Bidens tripartita* L.)

Черда трехраздельная – травянистое незимующее однолетнее монокарпическое растение из семейства сложноцветные (Compositae) с закрытой моноподиальной системой побегов. Тип корневой системы взрослого растения зависит от экологических условий. При умеренном увлажнении почвы формируется стержневая корневая система, с главным корнем, который сохраняется в течение всей жизни и хорошо различим среди немногих тонких придаточных корней. В условиях избыточного увлажнения на нижних узлах побега образуется большое число придаточных корней, а главный корень отмирает. Благодаря контрактильной активности корней нижняя часть главного и боковых побегов, отходящих от несколько сближенных базальных узлов, погружена в почву.

Главный побег моноциклический, ортотропный, высотой от 3 до 100 см. При ветвлении несет побеги II и III (иногда и IV) порядков. Стебли голые или редко волосистые. Листья темно-зеленые или зеленые, супротивные с зубчатым краем. Обычно листья раздельные, с 3–5 ланцетными или продолговато-ланцетными долями, или рассеченные, с более крупной верхушечной долей. Последняя может быть зубчатой, надрезанной или раздельной с боковыми долями, при основании черешковидно суженными. У мелких угнетенных экземпляров листья могут быть цельными, продолговато-овальными или ланцетными.

Главный и боковые побеги увенчаны прямостоящими (не поникающими) корзинками. Диаметр соцветий равен или почти равен высоте и составляет 6–15 мм (иногда больше). Наружные листочки обертки (их 5–8) зеленые, продолговатые или продолговато-линейные, к основанию суженные, по краю с короткими шипиками, равны корзинке или превышают ее иногда в 2–3 раза. Внутренние листочки обертки – бурожелтые, овальные, более короткие. Прицветники – широколинейные, равные по длине цветкам, а при плодах – семянкам (не считая остей последних). Все цветки в корзинке трубчатые, желто-коричневые.

Трубчатые цветки длиной около 0,5 см. Чашечка видоизменена в чешуи, венчик сростнолепестный, актиноморфный, пятичленный. Гинецей ценокарпный. Пестики в цветках с одним двураздельным наверху столбиком. Завязь нижняя, одногнездная, у основания с одним семязачатком. Тычинки, обычно в числе 5, прикреплены к трубке венчика. Нити тычинок свободные, а пыльники боковыми сторонами слипаются

между собой, образуя пыльниковую трубку, через которую проходит столбик.

B. tripartita в народной медицине используют аналогично *B. cernua*, кроме того, есть указания на применение надземных частей этого вида (в тибетской медицине) при злокачественных опухолях и ожогах. Черда трехраздельная (надземные части) была включена в отечественную фармакопею и рекомендована к применению при диатезах у детей (водный настой для ванны), а также как диуретическое и потогонное при простудных заболеваниях. В медицинской практике *B. tripartita* включают в состав сборов, как тонизирующее, иммуностимулирующее, десенсибилизирующее, жаропонижающее при острых гастритах, хронических гепатитах, панкреатитах, гломерулонефритах, циррозе печени, сахарном диабете и ряде кожных заболеваний. Клинические испытания дали положительные результаты при лечении бронхиальной астмы, панкреатита у детей, папилломатоза гортани у детей.

Вид распространен на Восточном полушарии. В Евразии он обитает на обширной территории от Ирландии до юга Дальнего Востока и Камчатки. В Европейской части России везде, кроме Крайнего Севера. Встречается на Филиппинских островах, юге-востоке Австралии, а также на севере Африки.

Черда трехраздельная распространена по сырым местам у прудов и рек, по болотам, канавам.

Материал собран в Московской области.

Онтогенез *B. tripartita* представлен на рис. 21.

СЕМЯНКИ клиновидной формы, сжатые с боков, на плоских поверхностях посередине обычно с одним продольным ребрышком, длиной 5–8 мм, шириной 2–3 мм в верхней части. По краю плодов расположены обращенные вниз щетинки. На верхушке находятся две или три ости, которые вдвое короче семянки. Из-за постепенности изменения размеров и формы семянок вдоль по парастихам соцветия лишь число остей позволяет разделить семянки на два морфотипа.

Средний вес одной семянки – $3,07 \pm 0,1$ мг. В верхушечных корзинах находится от 16 до 83 семянок при среднем – $41,6 \pm 3,0$ (Марков, Ключникова, 1994).

В природных популяциях численность ПРОПОСТКОВ (рис. 21) – особей, несущих только семядоли – и ЮВЕНИЛЬНЫХ особей (с одной парой настоящих листьев) на участках, свободных от воды, подвержена значительным колебаниям.

ИММАТУРНЫЕ особи отличали по наличию двух пар настоящих листьев.

У ВЗРОСЛЫХ ВЕГЕТАТИВНЫХ особей листья наибольших размеров располагались в верхней половине побега во все сроки наблюдений, но никогда не были приурочены к верхним узлам. По мере появления новых листьев ярус с максимальным значением размеров сдвигался вверх по главному побегу. Обращает на себя внимание тот факт, что при переходе растений к цветению и плодоношению (то есть у ГЕНЕРАТИВНЫХ особей) в нижних ярусах (узлах) листья отмирают.

У ГЕНЕРАТИВНЫХ особей череды трехраздельной выявлено три последовательности развития боковых побегов (паракладиев) из пазушных почек главного побега. Они появлялись либо, начиная с самых нижних узлов, включая семядольный, с последующим охватом все более высоко расположенных узлов (акротонно), либо начиная с верхних узлов, а затем спускаясь вниз (базитонно), либо начиная со средних (3-го, 4-го) узлов и распространяясь вверх и вниз (дивергентно).

Прорастание свежесобранных семян *B. tripartita* в лабораторных условиях затруднено. Оно не наступает при температуре $+20^{\circ}\text{C}$ и требует воздействия дополнительных факторов: высоких температур (не ниже $+35^{\circ}\text{C}$), обработки 1–2 процентным раствором тиомочевины (Николаева и др., 1985). Опытным путем выявлено положительное влияние высоких переменных температур ($22\text{--}40^{\circ}\text{C}$) и света на предварительно стратифицированные и скарифицированные семечки (Rollin, 1956; Попцов, Буч, 1969; 1970).

В рекомендациях по возделыванию *B. tripartita* как лекарственного растения содержатся указания на то, что нестратифицированные семена имеют всхожесть не более 10 % (Бенько, 1986). Семечки, подвергнутые предпосевной обработке (стратификации, скарификации), обладают всхожестью 80–90 %, при этом в полевых условиях прорастание начинается при температуре $+3\text{--}4^{\circ}\text{C}$, а оптимальная температура прорастания от $+15$ до $+20^{\circ}\text{C}$ (Кодаш и др., 1987).

Опыты с проращиванием зародышей, извлеченных из свежесозревших семян, показали ингибирующее влияние перикарпия и семенной кожуры на прорастание семян *B. tripartita* (Ключникова, Марков, 1994). Принимая во внимание малую механическую прочность перикарпия и, тем более, семенной кожуры, можно вслед за Р. Rollin (1956) предположить, что ингибирование имеет биохимическую природу. Для резкого повышения потенциальной всхожести семян достаточно естественной холодной стратификации, в течение одной зимовки. Массовое прорастание семян в природе в мае – июне свидетельствует

о благоприятной ситуации, когда внешние факторы устраняют ингибирующее влияние веществ, содержащихся в перикарпии и семенной кожуре. Полученные данные позволяют предположить наличие у видов череды такого типа банка семян, для которого характерно присутствие временного компонента и постоянного компонента относительно меньших размеров.

Существует потенциальная способность *B. tripartita* к формированию второй когорты проростков при условии гибели первой. Возможно, что ведущим фактором здесь является освещение находящихся на поверхности почвы семян. Свет ослабевает под пологом первой когорты всходов, а опыты доказывают значительную светочувствительность (а возможно и чувствительность к спектральному составу света) семян этого вида.

Роль онтогенетических изменений формы листьев в изменчивости фитомеров в целом вдоль по главной оси побега изучали на маркированных особях разных возрастных состояний (рис. 21) в природных популяциях, регистрируя размеры обоих листьев каждого узла через 2 недели в течение вегетационного сезона.

Изучение особенностей ветвления позволило выделить 4 основных архитектурных типа. Они различаются по числу побегов II порядка и их пространственному размещению. Первый тип составляют неветвящиеся особи. Для второго характерно наличие одного-двух паракладиев, развивающихся из пазушных почек верхнего узла на главной оси. В третий тип объединены особи с тремя-шестью боковыми побегами II порядка, как правило, сосредоточенными в верхней половине главного побега. Последний – четвертый тип составляют особи, имеющие более шести боковых побегов. Растения этого типа развиваются в результате I–III вариантов ветвления. У особей четвертого типа порядок расположения и длина паракладиев может варьировать вдоль по главной оси.

Пластичность у неветвящихся особей – результат изменения числа и размеров фитомеров на главной оси, а у ветвящихся – результат изменения и числа боковых побегов. Однако представление о пластичности будет неполным, если не учитывать изменчивость соцветий, которые тоже выступают как метамеризованные структуры, способные к миниатюризации и грандизации за счет изменения числа слагающих их субъединиц. Несмотря на то, что цветение и плодоношение у *B. tripartita* растянуты (первыми начинают распускаться терминальные соцветия на побеге I порядка, затем, последовательно, на побегах II и следующих порядков сверху вниз вдоль по главной оси, а созревание

семянков происходит в той же последовательности), связь между массой соцветия и числом семянков в его составе оказалась прямой и однотипной для соцветий разных порядков. По мере увеличения массы корзинки число семянков в ней росло, асимптотически приближаясь к своему максимальному значению, а сила связи между этими положительно коррелирующими показателями составила для соцветий I, II и III порядков от 0,825 до 0,897 ($p < 0,001$). Следовательно, по массе генеративных структур (корзинок) можно судить и о плодовитости особей. Сравнивая в популяциях особи различных архитектурных типов по массе генеративных структур (W), можно видеть, что на фоне роста среднего значения границы максимальной и минимальной генеративной массы существенно перекрываются. Пластичность проявляется и на уровне соцветий. В составе одной популяции иногда можно обнаружить как неотенические модификанты, у которых главная ось бывает составлена 2–3 фитомерами, а в единственной корзинке могут быть сформированы всего 1–2 семянки, так и особи, несущие до 90 корзинок, при среднем числе семянков в них до $82,2 \pm 3,5$.

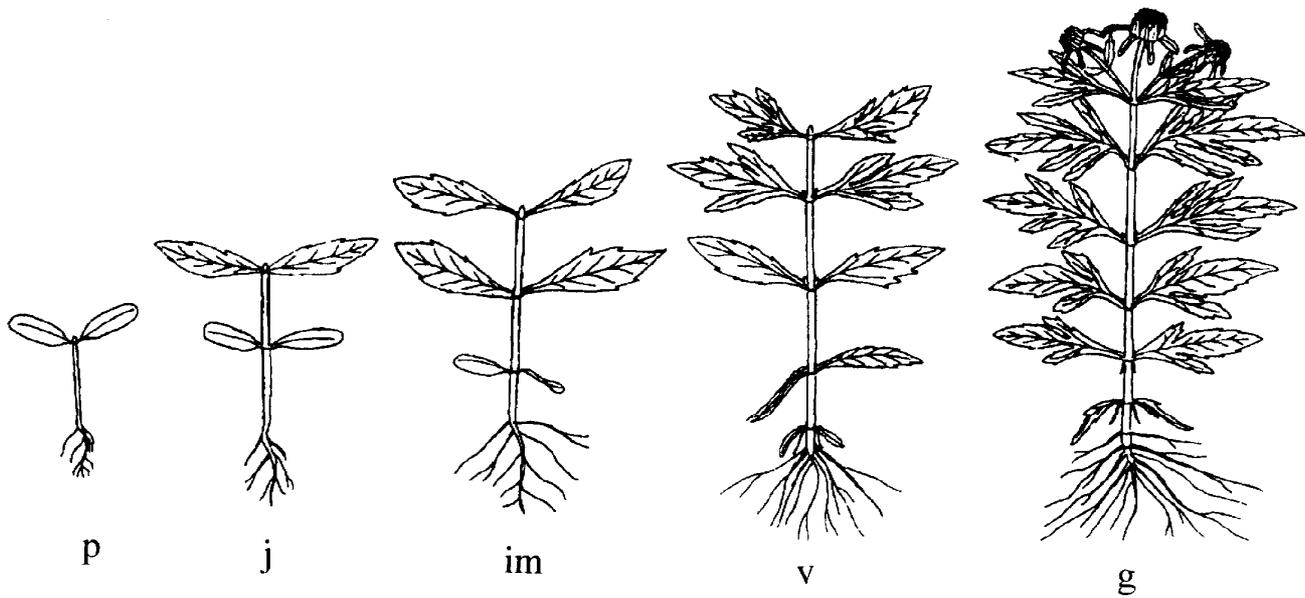


Рис. 21. Онтогенез череды трехраздельной

МНОГОЛЕТНИКИ

Стержнекорневые

16. Онтогенез астрагала шерстистоцветкового (*Astragalus dasyanthus* Pall.)

Астрагал шерстистоцветковый – многолетний стержнекорневой поликарпик с многоглавым каудексом из семейства бобовые. Летнезеленый гемикриптофит. Моноподиальный побег нарастает верхушкой, как правило, несколько лет. Генеративные побеги большей частью моноциклические, удлинённые с развитыми или укороченными междоузлиями. Цветоносы пазушные, длиной до 18 см, короче листьев. Соцветие – открытая, фрондозная кисть из открытых брактеозных головковидных кистей; плотное, головчатое, округлое или овальное, длиной до 5 см. Листья длиной до 22 см, шириной 4–5 см, непарноперистосложные. Прилистники ланцетовидные, заостренные. Цветки с прицветниками, по длине почти равными чашечке. Чашечка сросшаяся, колокольчатая, с шиловидно-линейными зубцами. Венчик светложелтый, мотыльковый. Гинецей апокарпный. Плод – двугнездный боб, длиной до 11 мм, с носиком до 2 мм. Семена немногочисленные, коричневые, почковидные, приплюснутые. Все части растения (за исключением внутренней стороны венчика) опушены оттопыренными беловатыми волосками (Гончаров, 1946; Кузнецова, 1989).

Астрагал шерстистоцветковый, являясь лекарственным растением, относится к числу редких видов. Для медицинских целей используют надземную часть, в которой содержится полисахаридный комплекс, органические кислоты, стероиды, алкалоиды, кумарины, флаваноиды, витамины С и Е, слизистые и красящие вещества. В цветках содержится флаваноид астрагалозид (Ловкова и др., 1990).

Астрагал шерстистоцветковый используется при гипертонической болезни, хронической сердечно-сосудистой недостаточности со склонностью к спазмам коронарных сосудов. В традиционной медицине растение применяют как мочегонное средство при болезнях почек и отеках различного происхождения как рвотное, потогонное, вяжущее и кровоостанавливающее средство. Используют также при нервных болезнях, золотухе, ревматизме.

Астрагал встречается в Молдавии, на Украине и в прилегающих районах России. На востоке доходит до Волги и Ставропольской возвышенности. На Украине встречается во всех степных и лесостепных районах (Гончаров, 1946; Мирза, 1971). В России отмечен в Липецкой, Тамбовской, Курской, Белгородской, Воронежской, Саратовской и

Волгоградской областях (Маевский, 1964). Северная граница ареала проходит через Курскую, Липецкую и Тамбовскую области. Астрагал шерстистоцветковый, ранее широко распространенный в степных и лесостепных районах, после распашки водораздельных участков и увеличения интенсивности выпаса, стал редким. Местонахождения в пределах ареала носят фрагментарный характер и удалены друг от друга на десятки и сотни километров. Площадь каждого такого местонахождения не превышает нескольких гектаров. В сохранившихся популяциях астрагала шерстистоцветкового обычно преобладают старые партикулирующие растения и почти всегда встречаются отмирающие сенильные экземпляры. В хорошо сохранившихся зарослях (территория Ук-раины) на 1 м² насчитывается до 50 особей, дающих почти сплошное покрытие. Однако такие участки очень редки (Ивашин, 1980).

Астрагал шерстистоцветковый – типично степной вид. Встречается в верхней и средней части склонов южных экспозиций. К влаге и почвам нетребователен: хорошо растет не только на богатых черноземах (Воронежская область), но и на смытых скелетных почвах известняковых склонов (Липецкая область). Светолюбивое растение, не выдерживающее затенения.

В виду недостаточности природно-сырьевой базы возникает необходимость введения вида в культуру. Опытные работы в этом направлении осложняются из-за сильного повреждения растений паутиным клещиком, акациевой огневкой, мучнистой росой и ржавчиной.

Материал собран на территории Липецкой области.

Онтогенез астрагала шерстистоцветкового представлен на рис. 22.

Прорастание надземное.

ПРОРОСТКИ – однобоговые растения с 2 семядолями и 2–3 тройчатосложными листьями, хорошо выражен гипокотиль, главный корень с 3–4 боковыми корнями.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи – однобоговые растения с 2–3 непарно-перистосложными листьями. Число пар листочков – 2–4. В основании черешка сложных листьев образуются шиловидные прилистники.

ИММАТУРНЫЕ особи имеют розеточный побег с 3–4 листьями. Число пар листочков – 5–7. Образование боковых косоапogeотропных побегов происходит в базальной части главного побега. Здесь в пазухах чешуевидных листьев находятся почки возобновления многопобеговые, характерно симподиальное возобновление. Имматурные особи имеют моноподиально нарастающий главный розеточный побег с 3–4 листьями. Число пар листочков – 5–7. Образование боковых косоапogeотропных побегов происходит из почек, расположенных в пазухах чешуевидных листьев в базальной части главного побега.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения – многопобеговые. Хорошо сформирована многолетняя часть – каудекс. Каудекс формируется из живых базальных участков розеточных побегов, ежегодно сохраняющихся и одревесневающих. Розеточный побег с 4–5 листьями. Число пар листочков сложного листа – 8–12.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ – многопобеговые, с 1–2 генеративными моноциклическими побегами. Первые соцветия развиваются из пазушной почки, как правило, второго узла генеративного побега. Головчатые соцветия развиваются на цветоносах длиной 5–6 см. Флоральная (цветоносная) зона невелика – 1–2 соцветия. Общее число цветоносов – 2–4. Число пар листочков – 10–13. Побеги приподнимающиеся. Характерен одно-двуглавый каудекс.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ – число генеративных побегов достигает 3–6. На каждом побеге образуется 2–3 цветоноса. Общее число цветоносов колеблется от 8 до 18. Увеличиваются надземные базальные части отмерших побегов. Зона возобновления растения перемещается выше. Наблюдается полегание побегов. Расстояние между узлами достигает 4 см. Формируется многоглавый каудекс.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ – число генеративных побегов уменьшается до 1–2. Сокращается также длина междоузлий и побегов. Центральные части каудекса начинают разрушаться.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения – генеративные побеги отсутствуют. Вегетативные розеточные побеги в числе 2–6. Процессы отмирания преобладают над процессами возобновления.

СЕНИЛЬНЫЕ растения – единичные розеточные побеги с 2–3 непарноперистосложными листьями имматурного типа. Корневая система представлена остатками главного корня и каудекса с небольшим числом придаточных корней.

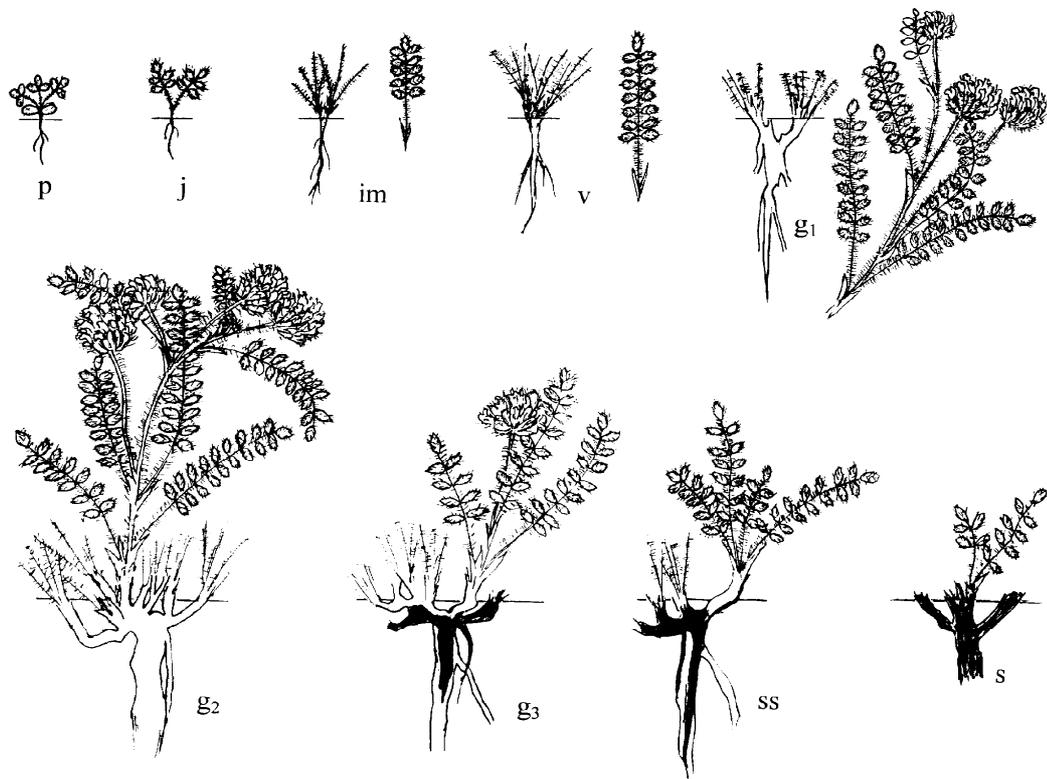


Рис. 22. Онтогенез астрагала шерстистоцветкового

17. Онтогенез свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.)

Свербига восточная – дву- или многолетнее, моно-, поликарпическое, стержнекорневое каудексовое растение семейства капустные (Brassicaceae). Общие положения биологии вида и сведения об индивидуальном развитии свербиги восточной приведены в работах, выполненных в южных районах России и на Украине, в центре ее ареала (Былова, 1974; Иванов, 1955; Исмагилова, 1993; Маевский, 1964; Котт, 1969; Родионовой, 1979). Перспективность введения свербиги в культуру на территории Карелии (Штанько, 1990) привело к необходимости исследования полного онтогенеза.

Надземная часть растения представлена двумя типами побегов: вегетативным розеточным и генеративным полурозеточным. Генеративные побеги дициклические или полициклические, ортотропные, сильно ветвящиеся в верхней половине. Боковые побеги плагиотропные, верхние – часто диатропные. В поперечном сечении стебли угловато-округлые или овальные, зеленые, опушенные, на всем протяжении покрыты жесткими щетинковидными неветвящимися или двураздельными волосками и темными бородавчатыми бугорками. Стебель олиствен до соцветия по всей длине. Формула листорасположения $3/8$. Нодальный тип – трехлакунный, односледовый (Былова, 1974). Листья шероховатые от ветвистых волосков. Нижние листья струговидно-раздельные, с конечной треугольной долей, средние цельные, зубчатые с копьевидным основанием, верхние – ланцетные. (Маевский, 1964)

Соцветие – сложная кисть, цветки – ярко-желтые, лепестки – длиной около 6 мм, вдвое длиннее чашелистиков (Иллюстрированный определитель..., 2000). Гинецей ценокарпный.

Плод – орешкообразный стручечек. Стручечки округло-эллиптические, косые, вздутые, на длинных тонких плодоножках (Раменская, Андреева, 1982)

Растение используется как лекарственное, пищевое и кормовое. Листья и корни свербиги содержат витамин С, большое количество протеина, а так же горчичные и чесночные масла, придающие растению характерный запах и острый вкус (Невский, 1947; Былова, 1974; Цвелев, 2000). (Иллюстрированный определитель..., 2000). Листья и корни свербиги содержат витамин С (150–170 мг %), поэтому считается, что свербига обладает противогинготными свойствами. (Былова, 1974; Цвелев, 2000). Растение является хорошим медоносом.

Свербига восточная – космополит, ареал которого охватывает Центральную и Атлантическую Европу, Скандинавские страны, Средиземноморье и Малую Азию, Кавказ, Урал и Западную Сибирь (Флора

СССР, 1939). Она относится к понтийскому генетическому и восточно-европейскому географическому элементу флоры (Nowinski, 1955; цит. по Былова, 1974). В Карелии проходит северная граница ареала. Вид является элементом адвентивной флоры республики. Свербига восточная встречается на лугах, а также в рудеральных сообществах на полях и у дорог (Маевский, 1964).

Онтогенез впервые описан А.М.Быловой (1983).

Для описания онтогенеза материал был собран в природных сообществах на территории республики Карелия и в искусственных посадках на питомниках Ботанического сада и селекционно-опытной станции СПбГУ в 1995–2001 гг.

Онтогенез свербиги восточной представлен на рис. 23.

ПЛОДЫ свербиги восточной ценокарпные, невскрывающиеся, ореховидные стручочки с твердым склерофицированным околоплодником. Стручочки содержат от одного до трех семян, виду свойственно явление гетерокарпии. Семена улиткообразные, с гладкой матовой поверхностью и спинно-семядольным зародышем. (Сравнительная..., 1992; Войтенко, 1968). Созревание основной части семян в Карелии заканчивается в третьей декаде августа. Масса 1000 семян, собранных в питомнике, составляет $31,45 \pm 0,6$ г. Осыпание зрелых плодов *B. orientalis* происходит посредством частной некротической партикуляции в конце августа – сентябре. В течение последующих 9–10 месяцев семена находятся в состоянии покоя.

ПРОРОСТОК представлен однобоговым растением с длинным гипокотилем, семядолями, первыми простыми настоящими листьями и системой главного корня. Семядоли гладкие, зеленые, неравные между собой, их листовая пластинка продолговато-обратнояцевидной формы, жилкование слабовыраженное, длиной $15,7 \pm 0,7$ мм, шириной $7,4 \pm 0,2$ мм. Черешки укороченные, их длина не превышает одной трети длины листовой пластинки. Продолжительность жизни семядолей составляет 32–38 дней. Первые настоящие листья длиной $85,5 \pm 1,57$ мм, шириной $25,0 \pm 0,2$ (мм) выходят непосредственно над семядолями, эпикотиль не выражен. Листовая пластинка от продолговато-обратнояцевидной до ланцетной формы, цельнокраяняя со слабо зазубренными краями, с обеих сторон покрыта мелкими слабоветвистыми простыми волосками, жилкование перистое.

На данном этапе гипокотиль достигает своих максимальных размеров, в среднем 30 ± 5 мм. Корневая система представлена главным корнем, длиной 56 ± 23 мм с диаметром корневой шейки $6 \pm 0,5$ мм и двумя спиральными рядами тонких боковых корней длиной до 25–40 мм.

Прорастание начинается в конце апреля – начале мая, его продолжительность в условиях Карелии составляет в среднем 32–40 дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют главный розеточный побег, корневую систему стержневого типа и формирующийся каудекс. На розеточном побеге идет формирование последовательно сменяющихся 25–32 настоящих листьев с типичной морфологической структурой листовой пластинки. Листовая пластинка с обеих сторон покрыты мелкими слабовеетвистыми простыми волосками, цельнокрайняя со слабо зазубренными краями, от продолговато-обратнойцевидной до ланцетной формы, с клиновидным основанием, суженным в черешок, жилкование перистое. Продолжительность жизни листа составляет 24–30 дней. На данном этапе онтогенеза происходят качественные изменения в системе подземных органов. Отмечается сжатие гипокотилия, что приводит к образованию поперечных складок – «морщинистости». Одновременно с этим идет процесс разрастания тканей гипокотилия и корневой шейки, что сопровождается увеличением размера и усилением морщинистости вновь образующегося эпигеогенного базового органа – каудекса. Длина главного корня увеличивается до $200 \pm 5,5$ мм, диаметр корневой шейки составляет $19 \pm 0,9$ мм. От главного корня отходят боковые корни II порядка, а на них, как и на главном, формируются пучки эфемерных корней третьего порядка.

Растение в ювенильном возрастном состоянии находятся до начала сентября.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены зачаточным зимующим розеточным побегом с терминальной почкой открытого типа, завершившим свое формирование каудексом и хорошо развитой системой главного корня. Переход в это состояние связан с понижением среднесуточных температур в конце сентября – начале октября. В сформированной почке, кроме осевой части и 15–17 зачаточных листьев, образуется 1–3 аксилярные вегетативные почки, состоящие из 2–5 листовых примордиев и куполообразной недифференцированной апикальной меристемы. В системе подземных органов отмечается нивелирование ранее видимой границы между корневой шейкой и гипокотилем за счет образования на корневой шейке поперечной морщинистости. В это время на гипокотиле отмечается заложение зачаточных гипокотильных почек, что свидетельствуют о завершении формирования каудекса как базового органа растения. Корневая система представлена главным корнем длиной $220 \pm 5,0$ мм и толщиной 21 ± 5 мм в базальной части основания и двумя спиральными рядами боковых корней II порядка длиной 110 ± 12 мм, на которых, в свою очередь, располагаются тонкие пучки эфемерных корней третьего порядка.

Длительность имматурного состояния составляет 220–240 дней – с осени до середины апреля-начала мая.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с укороченными междоузлиями и хорошо развитыми ассимилирующими 24–32 листьями. Размеры листьев у растений в этом состоянии сильно варьируют как в пределах одного растения, так и в течение одного вегетационного сезона и по годам. По нашим исследованиям, длина листьев колебалась от 90 до 230 мм, а ширина – 3–74 мм. Форма листовой пластинки, в отличие от ювенильных растений, становится струговидной, перисто-раздельной, с крупной верхушечной долей и 1–2 парами острых, назад обращенных боковых долей. Основание листа низбегающее, постепенно суживающееся в черешок. Как каудекс, так и корневая система сохраняют свою структуру, но продолжает увеличиваться в размерах. Переход растений в виргинильное состояние начинается в начале мая и продолжается до начала июня, что составляет 21–25 дней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены ортотропным, высотой 80–150 см, облиственным (с очередным листорасположением), унирепродуктивным полурозеточным вегетативно-генеративным побегом, разветвленным в зоне сложного соцветия. Строение его генеративной части неоднородно, в нем можно выделить четыре зоны: первая – с редуцированными листьями; вторая – с хорошо развитыми ассимиляционными листьями лировидной формы, в пазухах которых заложены редуцированные соцветия; третья – размеры листовой пластинки уменьшаются, а боковые парциальные соцветия чередуются с редуцированными; в верхней части генеративного побега листья приближаются по форме к прицветникам и все соцветия хорошо развиты. Сложное ботриоидное, гетеротетическое соцветие состоит из главного соцветия развитого на верхушке вегетативного побега и боковых парциальных соцветий II и III порядков, развитых на паракладиях (Федоров, 1979). Каудекс одноглавый, ненарушенный, его толщина $26 \pm 0,5$ мм. Корневая система остается стержневой, длина главного корня составляет $220 \pm 1,2$ мм, на нем начинают выделяться 3–5 крупных боковых скелетных корня, длина которых превышает длину главного корня в два–три раза. После плодоношения, которое заканчивается в августе-сентябре, происходит отмирание розетки листьев и генеративной части монокарпического побега. При отмирании генеративного побега закладываются 3–4 почки возобновления емкостью 18–23 зачаточных листа, и к концу вегетации сохраняется лишь зона укороченных междоузлий с пазушными почками. Дальнейшая стратегия развития растений различается. Один полностью отмирает и растения проявляют себя как двулетние, другие становятся многолетними, причем их дальнейшее развитие может идти либо по пути формирования ювенильных растений, либо по пути перехода в средневозрастное генеративное состояние, либо – прямо в старое генеративное.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют один (редко два) полурозеточных вегетативно-репродуктивных побега, строение и форма которых сходны с молодыми генеративными растениями и 1–3 розеточных вегетативных аксиллярных побега II порядка, содержащих 3–5 листа, форма и строение которых сходны с листьями ювенильных растений.

Базовый орган представлен каудексом с небольшим повреждением верхушечных тканей (до 5 %), связанным с отмиранием генеративного побега. В этом возрастном состоянии растения могут, находится до 3–5 лет. Когда уровень разрушения каудекса достигнет около 20 %, происходит прекращение заложения аксиллярных почек. Феномен апикального доминирования, который имел место в предыдущий период развития, прекращается и начинается рост гипокотильных почек, что свидетельствует о переходе в старое генеративное состояние.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются усиленным развитием и ростом гипокотильных почек на каудексе, структурно отличных от терминальной и аксиллярных почек. Гипокотильная почка состоит из 35–40 зачаточных листьев, в основании которых расположены две темно-фиолетовые чешуйки, а также 13–15 боковых побегов, содержащих 1–4 листовых зачатка. Из заложённых гипокотильных почек трогаются в рост 5–7, из которых образуются 1–3 типичных генеративных побега, а остальные формируют розеточные побеги ювенильного типа, имеющие 4–7 листьев. Процессы разрушения в зоне базального органа – каудекса, начавшиеся на предыдущих этапах, усиливаются, что приводит к отмиранию паренхимных тканей и образованию полости, выстланной раневой пробкой. Новые побеги формируются только по периферии каудекса, образуя так называемые «ведьмины кольца». Диаметр каудекса увеличивается до 6–8 см.

Растение может, находится в данном возрастном состоянии от одного до нескольких лет.

СЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются увеличением степени повреждения каудекса, что приводит к расчленению каудекса на отдельные участки с гипокотильными почками. Те участки, которые сохраняют связь с корневой системой материнской особи, образуют растения, представленные розеткой листьев ювенильного типа, и только детальное изучение корневой системы указывает на сенильное возрастное состояние этой особи. Продолжительность их жизни незначительная и определяется временем связи с материнским растением. Участок каудекса, отделенный от материнского растения, не способен к самостоятельному существованию и отмирает. Это свидетельствует об отсутствии у данного вида жизнеспособных клонистов.

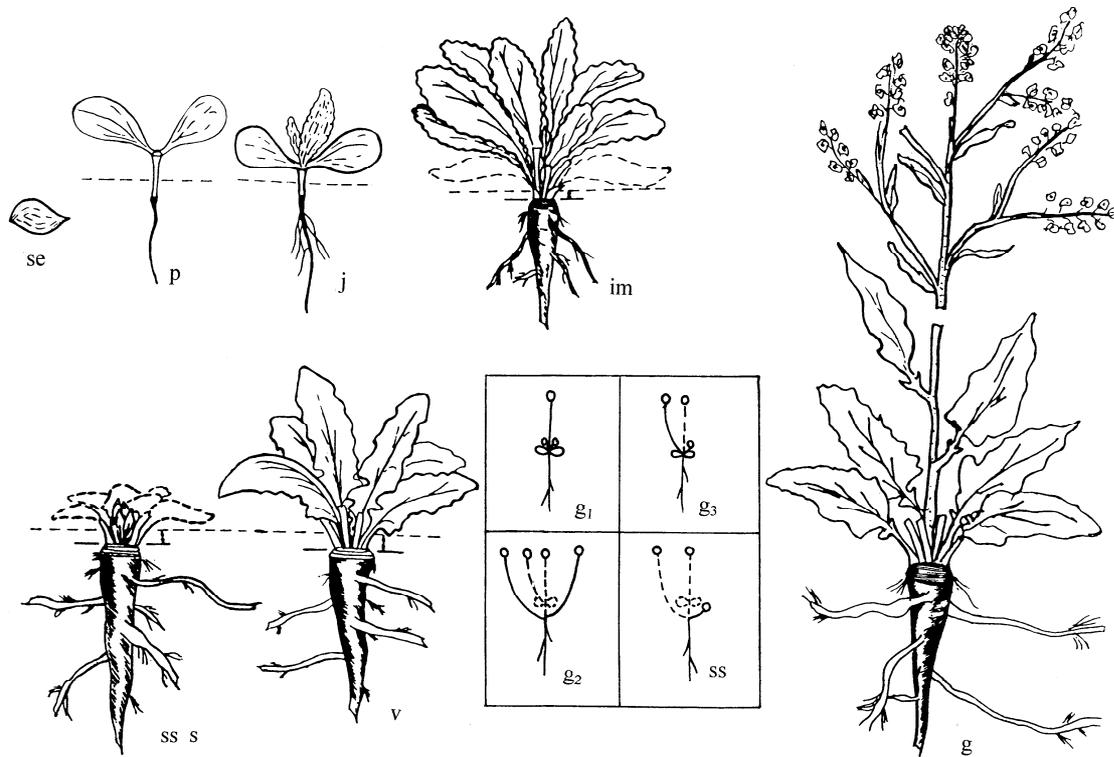


Рис. 23. Онтогенез свербиги восточной

18. Онтогенез смолевки поникшей (*Silene nutans* L.)

Смолевка поникшая – представитель семейства гвоздичные, многолетнее травянистое, стержнекорневое-короткочорневищное растение с многочисленными генеративными и вегетативными побегами. Первичный корень многолетний (сохраняется до конца жизни особи), незначительно утолщенный, деревянистый. Корневище несет большое число пазушных спящих почек. Вегетативные побеги, развивающиеся из них, с укороченными первыми междоузлиями, 2–3 удлинненными средними и укороченными последними междоузлиями, формирующими розетку из 3–5 пар продолговато-эллиптических или эллиптически-ланцетных листьев. Развитие их происходит по ди- и полициклическому типу. Генеративные побеги полурозеточные, высотой около 50 (до 70) см, коротко пушистые, наверху обыкновенно железистые, с 2–4 парами ланцетных заостренных коротко пушистых стеблевых листьев, в пазухах иногда с укороченными побегами. Соцветие – закрытая брактеозная кисть (Кузнецова и др., 1992), длина которой составляет 17–18 (до 40) см. Цветки обоеполые, поникающие. Гинецей ценокарпный. Цветет в июне – августе. Плод – яйцевидно-коническая коробочка длиной около 1 см и 0,5 см в диаметре, вскрывается 6 зубцами. Семена рассыпаются из коробочки вокруг материнского растения (автохория).

В растениях смолевки поникшей содержатся сапонины, флавоноиды (Растительные..., 1985), фитостероиды (Зибарева, 1997). В народной медицине применяют отвар при зубной боли (Роллов, 1908). В Сибири используется как пищевое (заготавливается весной вместо шпината) и медоносное растение (Верещагин и др., 1959). Поедается животными, за исключением крупного рогатого скота (Кормовые..., 1951).

По Ю.Д.Клеопову (1990), смолевка поникшая относится к европейско-южносибирскому типу геоэлемента. Она распространена в Западной Европе, средней полосе и на юге Европейской части СССР, на Северном Кавказе, в Крыму (очень редко), Западной и Восточной Сибири. На северо-востоке Европейской части России изолированные местонахождения вида отмечены в Плесецком районе Архангельской области и на известняках реки Печорская Пижма в Усть-Цилемском районе Республики Коми (Флора северо-востока..., 1976).

Экологические характеристики смолевки поникшей приведены в фитоиндикационных шкалах Л.Г.Раменского (Экологическая..., 1956) и Д.Н.Цыганова (1983). Вид встречается в условиях лугово-степного,

сухо- и свежелугового, влажнолугового режимов увлажнения; может расти на небогатых или довольно богатых кислых, слабокислых, нейтральных и слабощелочных почвах; выносит переменное и умеренно переменное увлажнение. Вид открытых и полуоткрытых пространств, светлых лесов. В Подмоскowie смолевка поникшая произрастает в сухих борах, преимущественно в зеленомошной и брусничной группах типов леса (Рысин, Рысина, 1987). Южнее, по данным Ю.Д.Клеопова (1990), встречается в составе кустарниково-дубовых разнотравных лесов (в лесостепной зоне Украины и Молдавии, в центрально-черноземных областях, Поволжье), в Северном и Восточном Казахстане – в разреженных лесах и на влажных лугах (Иллюстрированный..., 1969). На западной границе ареала смолевка поникшая встречается, главным образом, на сухих лугах, которые, по данным бельгийских ученых, представлены в настоящее время небольшими фрагментами (Van Rossum et al., 1997). В изолированных местонахождениях на северо-востоке Европейской части России вид отмечен в сосняках (Архангельская обл.), на травянистых бечевниках в районе выходов карбонатных пород или в разреженных травянисто-лишайниковых сосняках на облесенных склонах обнажений известняков ЮЗ и ЮВ экспозиции (Республика Коми).

В Республике Коми этот вид находится на северной границе своего ареала, редок и внесен в списки растений «Красной книги Республики Коми» (1998) с неопределенным статусом категории охраны в связи с отсутствием достаточных сведений о его состоянии в природе.

Материал собран в самой северной точке распространения смолевки поникшей – в изолированной популяции реки Печорская Пижма (Усть-Цилемский район, Республика Коми). Выделение возрастных состояний проведено в соответствии с периодизацией полного онтогенеза Т.А.Работнова (1950), А.А.Уранова (1975), с дополнениями Л.А.Жуковой (1995; 2001), описаны три периода и 8 возрастных состояний.

Онтогенез смолевки поникшей представлен на рис. 24.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД. Семена мелкие, округлой почковидной формы, немного сжатые с боков, длиной 0,8–1,3 мм, шириной 0,6–1,0 мм. Поверхность семян с острыми бугорками в рядах, с черными точками на их концах, светло- или темно-серого цвета. По данным М.Г.Николаевой с соавт. (1985), зародыш семени изогнут дугой и окружает мощный эндосперм. Прорастание надземное, семена имеют высокую всхожесть.

ПРОРОСТКИ появляются (в лабораторных условиях, в чашках Петри, при комнатной температуре, без предварительной обработки) на 3–7 день. Первичный побег ортотропный. Семядольные листья продолговатые, тупые на конце, длиной 2–3 мм, шириной около 0,7 мм. Гипокотиль длиной до 3,5 мм, 0,3 мм в диаметре. Главный корень длиной 1,0–1,1 см, покрыт волосками. В течение вегетационного сезона развиваются первые настоящие листья, в конце его семядоли отмирают и растение переходит в следующее возрастное состояние.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения формируют один главный розеточный побег с 2–3 парами продолговато-овальных заостренных листьев длиной до 2,5 см, шириной около 0,6 см. Годичный прирост побега составляет 0,2–0,3 мм в год. В первый же год развития особи в пазухах первых настоящих листьев закладываются почки возобновления открытого типа. Длина их составляет около 0,5 мм, диаметр до 0,3–0,4 мм (содержат около 3 пар листьев). В последующие годы такие почки содержат более 6 пар листовых зачатков, их диаметр достигает 1,1 мм, длина – до 0,9 мм; формируется корневище. Главный корень начинает утолщаться. Длительность этого возрастного состояния до 5–6 лет.

В **ИММАТУРНОМ** возрастном состоянии начинается ветвление. Вместе с главным розеточным побегом из верхних боковых почек корневища развиваются 1–3 боковых верхнерозеточных побега с удлиненными средними междуузлиями, на конце – с розеткой (3–4 пары) продолговатых заостренных листьев 4–7 см длины и до 1,5 см ширины. На главном корне оформляется утолщение от 2 до 5 см длины и 0,3–0,4 см толщины, которое в дальнейшем одревесневает; сформировано корневище с пазушными почками, содержащими 7–10 и более пар листовых зачатков (длина их составляет около 3 мм, ширина – 1,5 мм).

В неблагоприятных условиях иногда наблюдали отмирание главного побега, его замещение боковым за счет развития последнего из пазушных почек и в результате – развитие имматурного побега с удлиненными средними междуузлиями.

Для **ВИРГИНИЛЬНЫХ** особей характерно ветвление II–IV (и более) порядков, формирование «рыхлого куста» из побегов с удлиненными средними междуузлиями. Листья в розетках в числе 3–4 пар, продолговатые, острые или заостренные, длиной 8–10 см, шириной 1,5–1,8 см.

К концу прегенеративного периода особи смолевки поникшей различны по габитусу и структуре побегов.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются малой степенью развития корневой и побеговой систем. Корневище небольшой

длины (2,0–2,5 см), сохраняется главный корень. Побеговая система состоит из 1–2 генеративных полурозеточных побегов, розеточная часть которых сохраняется или отмирает, и нескольких розеточных вегетирующих побегов.

Для СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ особей характерна максимальная степень развития корневой и побеговой систем. Корневище длиной до 4–5 см, слабоветвильное. Число генеративных побегов достигает 3–10, вегетативных розеточных – до 20–25 штук. Корневая система состоит из главного корня, утолщенная часть которого достигает длины 3–4 см, в диаметре – 0,5–0,7 см и толстых шнуrowидных боковых корней.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ особей основная ось побега отмирает, развитие единичных вегетативных и генеративных побегов (в числе 1–3 штук) происходит из пазушных почек эпигеогенного корневища (длина которого достигает 6 см).

Особи ПОСТГЕНЕРАТИВНОГО ПЕРИОДА (субсенильные, сенильные и отмирающие) в наших исследованиях не выявлены.

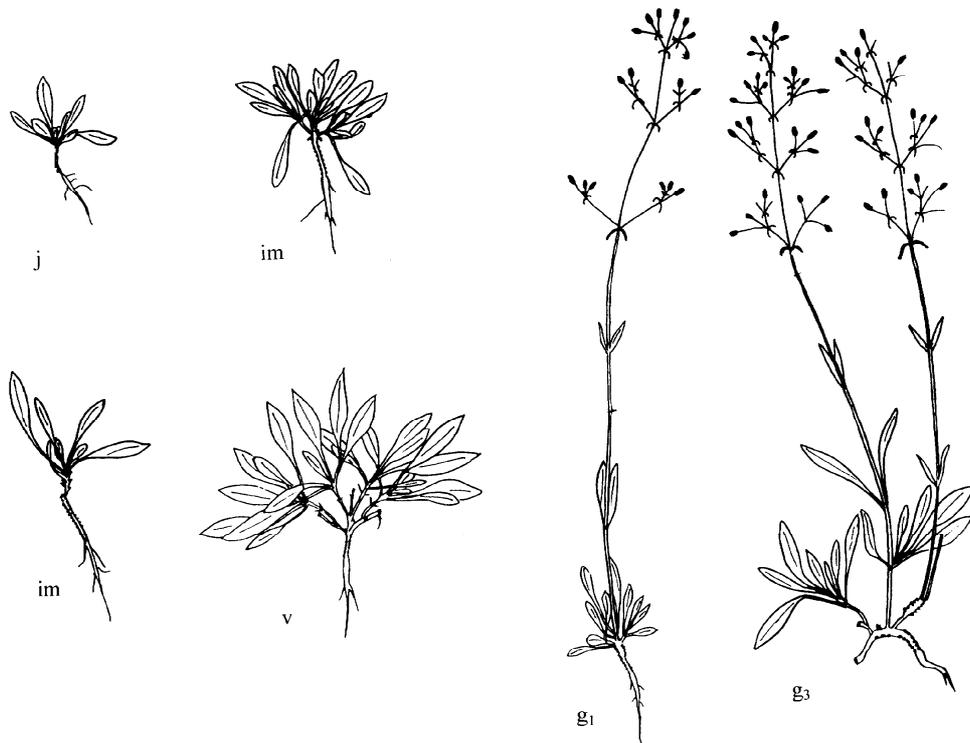


Рис. 24. Онтогенез смолевки поникшей

Длиннокорневищно-стержнекорневые

19. Онтогенез солодки Коржинского (*Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.)

Солодка Коржинского – травянистое многолетнее поликарпическое длиннокорневищно-стержнекорневое растение с ежегодно отмирающими на зиму надземными побегами; безрозеточный гемикриптофит, тип биоморфы (по классификации О.В.Смирновой и др., 1976) – явнополицентрический.

Надземные побеги простые или ветвистые, прямостоячие или восходящие, высотой 30–70 см (в природных местообитаниях), густо посаженные клейкими коричневатými железками, реже голые. Листья непарноперистые, с 2–5 парами листочков. Цветочные кисти рыхлые, длиной 2–5 см, цветоносы и ось соцветия железистые. Цветки длиной 10–13 мм. Венчик фиолетово-белый. Гинецей апокарпный. Бобы продолговатые, 1–3 см длиной, более или менее серповидно изогнутые, поперечно извилистые (со стороны шва), сближенные, но не образующие клубка, густо посажены бурыми железками или короткими железистыми шипиками (Горчаковский, Шурова, 1982).

Солодка Коржинского – эндемик Южного Урала и Западного Казахстана. Встречается на солонцеватых лугах, остепненных склонах, в поймах небольших рек в лесостепной, степной и пустынной зонах (Мусаев, 1976; Атлас ареалов..., 1980). Редкий охраняемый вид (Редкие и исчезающие..., 1981), ценное лекарственное, техническое и пищевое растение (Растительные ресурсы..., 1987).

В большинстве природных местообитаний особи семенного происхождения у данного вида встречаются крайне редко. Поэтому практически весь материал по онтогенезу солодки Коржинского получен нами в условиях культуры. Исследования проводились на тяжелосуглинистых почвах в Ботаническом саду Уральского отделения РАН (г. Екатеринбург) в 1980-х – 1990-х годах (Беляев, Васфилова, 2000). Использовались семена, собранные в природных популяциях в Курганской и Оренбургской областях, а также на опытном участке Ботанического сада. Посевы семян проводились в конце мая в открытый грунт после предварительной скарификации.

Онтогенез солодки Коржинского представлен на рис. 25.

СЕМЕНА округлой формы коричневато-оливкового цвета. Семена без эндосперма. Масса 1000 семян, полученных в условиях Ботанического сада, составляет 4,6–8,6 г. Как и большинству дикорастущих бо-

бовых, солодке Коржинского свойственна твердосемянность, для преодоления которой используются различные приемы скарификации. Благодаря твердосемянности, латентный период может продолжаться неопределенно долгое время. По нашим наблюдениям, лабораторная всхожесть необработанных семян составляла около 15 %, а после механической скарификации – 69 %, что свидетельствует о значительной доле твердых семян в исследованных образцах. Полевая всхожесть скарифицированных семян находится в пределах 58–66 %, в условиях открытого грунта они начинают прорастать примерно через неделю после посева. Однако период прорастания растянутый – длится около месяца (до 40 дней). Прорастание семян надземное.

ПРОРОСТКИ имеют по два семядольных листа светло-зеленого цвета, овальной или обратнойцевидной формы, длиной 6–10 мм, верхушечную почку, гипокотиль, главный корень. Через 6–11 дней после выхода семядолей на поверхность почвы у проростков появляется первый настоящий лист с длинным черешком и округлой листовой пластинкой длиной 10–12 мм. В состоянии проростка осевой побег, развившийся из верхушечной почки, несет обычно 3–4 настоящих листа, слегка выемчатых на верхушке, причем каждый последующий лист крупнее предыдущего. Эти листья простые, хотя в единичных случаях мы наблюдали появление листьев с двумя–тремя листочками уже на 2–3 узлах. Высота растений в конце этого возрастного состояния – 3–4 см.

Начало ЮВЕНИЛЬНОГО состояния фиксируется с момента отмирания семядольных листьев, которое обычно происходит в период разветвления четвертого настоящего листа (через 35–50 дней после появления всходов). Примерно в это же время начинают появляться сложные листья: первоначально развиваются (с 4–5 узлов) тройчатые листья, затем (с 7–10 узлов) появляются листья с пятью листочками. Для большинства растений характерно образование одного надземного побега I порядка длиной от 10 до 25 см, но некоторые особи развивают по два (и даже иногда три) таких побега. Развитие побегов I порядка у большинства особей сопровождается формированием побегов II порядка. Главный корень интенсивно растет, образуя от 3 до 14 боковых корней II порядка; встречаются и корни III порядка. По нашим данным, солодка Коржинского в ювенильном состоянии находится до конца первого вегетационного периода.

В ИММАТУРНОЕ состояние растения переходят со второго года жизни и находятся в нем не менее 2–3 лет. Основная особенность этого возрастного состояния – появление горизонтальных гипогейных корневищ. Они формируются из погруженных в почву почек семядоль-

ного узла. Корневища на втором году жизни небольшие: их длина составляет 4–5 см, диаметр – 2–3 мм. На третьем году у одной особи их насчитывается 1–3, длина отдельных корневищ достигает 30 см.

В надземной сфере начало имматурного состояния характеризуется формированием 2–5 вегетативных надземных побегов, образующихся из почек семядольного узла и почек нижних узлов прошлогоднего надземного побега. Сложные непарноперистые листья на этих побегах имеют уже до 4 пар листочков. У имматурных растений на третьем–четвертом годах жизни значительно увеличиваются размеры различных структур: резко возрастает длина надземных побегов I порядка, их число. Число боковых ветвей на этих побегах составляет в среднем 4–8. Диаметр главного корня (в области корневой шейки) достигает 20 мм. Благодаря контрактильности главного корня пазушные почки, расположенные в основаниях надземных побегов, погружаются в почву.

ВИРГИНИЛЬНОЕ состояние фиксируется по появлению первых парциальных надземных побегов, отрастающих от горизонтальных корневищ. На третьем году жизни в это возрастное состояние переходит небольшое число растений (7,5–11,6 %). На четвертый год вегетации общее число таких особей составляет от 11,8 до 30,0 %. Виргинильные особи характеризуются большим числом надземных побегов (10–12), а число пар листочков сложного листа достигает пяти. Продолжается развитие подземных органов. У материнского куста хорошо выражен каудекс с многочисленными почками возобновления, мощный главный корень, а также моноподиально нарастающие гипогеегенные корневища длиной от 7–10 см до 50–70 (116) см, залегающие на глубине от 2–4 до 16–17 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения появляются только с пятого года жизни, при этом в материнском кусте наряду с вегетативными побегами образуются генеративные побеги в числе 1–6. Высота надземных побегов на этом этапе в условиях культуры составляет 65–90 (150) см. Максимальной высоты побеги достигают в годы с наиболее высокими летними температурами. Хорошо выражена полицентричность каждой отдельной особи, состоящей из материнского куста и связанных с ним разветвленными коммуникационными корневищами парциальных кустов. Общее число надземных побегов у особи составляет 10–23, число парциальных кустов невелико (1–4). Первые парциальные кусты примерно в возрасте трех лет вступают в генеративный период. С этого времени растения переходят в средневозрастное генеративное состояние.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой полицентрическую систему с максимальным развитием материнского каудекса. В материнском кусте ежегодно формируется максимальное число надземных побегов, большинство которых – генеративные. По сравнению с молодыми генеративными растениями высота монокарпических побегов характеризуется большей стабильностью (110–160 см). Образовавшиеся в прегенеративный период многолетние горизонтальные корневища продолжают интенсивно расти по длине и диаметру, простираясь от материнского куста на расстояние 4–5 метров и развивая многочисленные, уходящие глубоко в почву, прочные шнуровидные придаточные корни. Отдельные группы парциальных кустов, благодаря мощному развитию системы подземных органов, приобретают способность к самостоятельному существованию вне связи с материнским кустом. При этом на некоторых участках многолетних корневищ наблюдается отмирание тканей. Этот процесс с годами усиливается, приводя к нарушению коммуникации частей сложной полицентрической особи. Абсолютный возраст материнских особей (развившихся из семян) в этом онтогенетическом состоянии от 9–10 до 16–18 лет.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений наблюдается отмирание некоторых частей материнского каудекса и расположенных на нем разросшихся оснований отмерших надземных побегов, вследствие чего уменьшается число закладывающихся почек возобновления. В надземной сфере это проявляется в резком уменьшении числа побегов в материнском кусте, а в подземной его части прекращается образование плагиотропных корневищ. Корневища, появившиеся в прегенеративный период, продолжают расти, образовывать горизонтальные и вертикальные ответвления. Последние дают начало новым парциальным кустам, которые мы наблюдали на расстоянии до 8 метров от материнского каудекса. Однако целостность материнской особи частично нарушается вследствие загнивания наиболее старых участков корневищ.

У **СУБСЕНИЛЬНЫХ** растений вследствие отмирания и перегнивания значительной части тканей материнского каудекса, а также базальных частей первоначально сформировавшихся горизонтальных корневищ, полностью нарушается связь с парциальными кустами и единая полицентрическая система распадается. В материнском кусте генеративные побеги не образуются. Формируется клон, состоящий из многочисленных парциальных кустов – относительно самостоятельных центров побегообразования, отдельные группы которых связаны общими коммуникационными корневищами. В некоторых клонах в культуре (а

в природе – в большинстве клонов) наблюдается переплетение корневищ, связывающих отдельные группы парциальных кустов. Поэтому на территории, занимаемой клоном, формируется куртина, представляющая собой совокупность относительно густо расположенных надземных побегов, относящихся к парциальным кустам разных возрастных состояний.

В природных местообитаниях чаще всего обнаруживаются именно такие куртины-клоны, дальнейшая судьба которых в сомкнутых естественных сообществах определяется направленностью сукцессионных процессов. Длительность существования таких клонов у солодки Коржинского, по-видимому, неопределенно продолжительная, существенно превышающая абсолютный возраст исходной семенной особи. Подобный вывод в отношении солодки уральской сделали В.П.Гранкина и Т.П.Надежина (1991).

СЕНИЛЬНЫЕ растения в условиях культуры нами не зафиксированы. В природных местообитаниях, по всей видимости, таковыми являются особи, изредка встречающиеся в составе сомкнутых сообществ, представленные одиночными вегетативными слабо развитыми надземными побегами, отрастающими от сильно опробковевших, местами загнивших корневищ.

Отмирающие растения не обнаружены.

Охарактеризованные нами особенности онтогенеза солодки Коржинского во многом сходны с чертами жизненного цикла солодки уральской, описанными В.П.Гранкиной и Т.П.Надежиной (1991).

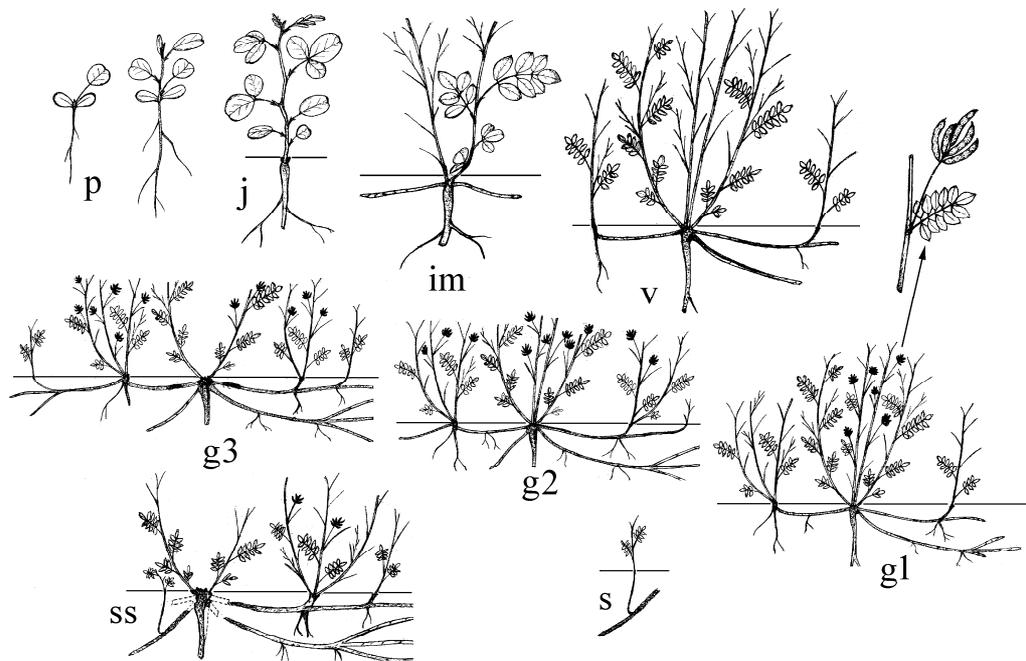


Рис. 25. Онтогенез соломки Коржинского

Короткокорневищные

20. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (*Cypripedium calceolus* L.)

Башмачок настоящий – одна из красивейших орхидей умеренного пояса. Это короткокорневищное травянистое многолетнее растение, геофит, поликарпик. Башмачок настоящий относится к семейству орхидные (ятрышниковые) – *Orhidaceae*.

Растение имеет довольно толстое ползучее корневище с длинными придаточными корнями. Прямостоячий стебель 25–50 см высоты, при основании имеет буроватое влагалище, по всей длине побега располагаются короткие волоски. Листья эллиптической формы заостренные от 9 до 18 см длины и от 5 до 8 см ширины, немного волосистые. Жилкование дуговое, имеются крупные и между ними более мелкие жилки, крупные жилки очень хорошо выделяются с нижней стороны листа. Листьев обычно 3–4, иногда 5. Цветки крупные – около 4–5 см, обычно 1–2, редко 3 с листоватым прицветником. Околоцветник простой венчиковидный, состоит из красно-бурых лепестков и светло-желтой губы. Именно из-за вздутой крупной губы цветок получил название «башмачок», в деревнях его часто называют «лапотник». Две тычинки и столбик с рыльцем бледно-желтого цвета, стаминодий беловатый, снизу опушенный. Гинецей ценокарпный. Плод – коробочка. Семена очень мелкие, прорастают только в симбиозе с грибом – микоризообразователем. Процент завязывания плодов довольно низкий. Цветки обладают нежно-медовым запахом. Опыляются башмачки насекомыми – мухами, пчелами. Иногда в своих исследованиях мы находим в губе паучков – такой же желтой, чуть ярче, чем губа, окраски, по-видимому, также участвующих в опылении.

Вегетация начинается в конце апреля – мае, зацветает в мае – начале июня. Цветение длится более двух недель. В конце сентября – октябре вегетация заканчивается и на корневище уже заложены почки возобновления. Жизненная форма – криптофит.

В качестве лекарственного растения башмачок использовался уже в средние века, как хорошее снотворное, кроме того, растение обладает седативным (успокаивающим) действием (Вахрамеева и др., 1991).

Башмачок настоящий – евро-азиатский вид, встречается по всей лесной зоне Европейской и азиатской частей России, а также на Кавказе, в Крыму, на Дальнем Востоке, в странах Западной Европы, Малой Азии, Монголии, Китае, Японии (Вахрамеева и др., 1991); (Красная книга Республики Татарстан, 1995).

Встречается в условиях умеренной освещенности, по разреженным хвойно-лиственным, лиственным и реже хвойным лесам, опушкам, облесенным склонам, лесным полянам. Для вида характерно два экотипа: достаточно увлажненные карбонатные почвы и легкие увлажненные супесчаные почвы (Бакин и др., 2000).

Вид является редким и охраняемым в России (Красная Книга РФ, 1988) и внесен в Красные Книги республик и областей. В XIX веке эта редкая и красивая орхидея стала первым охраняемым растением Европы. Сокращение численности вида вызвано как его декоративными свойствами (сборы в букеты, пересадка в сады), так и изменением условий местообитаний.

Онтогенез башмачка настоящего длится около 25–30 лет. От прорастания семени до первого цветения, по данным H.Ziegenspeck (1936), проходит 15–17 лет, в благоприятных условиях это происходит раньше (8–12 лет). Для описания онтогенеза материал собирался в хвойно-широколиственных и лиственных лесах на территории Республики Татарстан с 1988 по 1996 год. В связи с тем, что вид крайне редок и охраняется, выкапывание и изучение подземных побегов затруднено, так как может привести к нарушению целостности популяции. Методика определения возрастного онтогенетического состояния особей давалась только на основе морфометрических показателей надземных побегов (длина, ширина листа, средняя площадь листа и общая площадь листовой поверхности, высота побега, длина кисти, число цветов и плодов). Материал статистически обработан. Дополнительный материал по морфогенезу дается на основе литературных источников (Фардеева, 1997).

Онтогенетические группы башмачка настоящего представлены на рис. 26.

ПРОРОСТОК орхидных называют протокормом или микоризмом, у башмачка настоящего он ведет подземный образ жизни до 3-х лет и тесно связан с грибом-микоризообразователем (Fuller, 1981). Апикальная часть проростка не вдавлена, первый и последующий листья колпачковидные и полностью закрывают апекс побега. Проростки относительно узкие, побеги в сечении округлые. Апекс 1-го корня дифференцируется почти одновременно в конце 1-го с апексом побега (Виноградова, 1998). На второй год напротив 1-го корня формируется 2-ой корень, также пронизанный «корневыми» грибами (Fuller, 1981). Корни более 2 мм в диаметре, 1-ый корень длиннее второго. Базальная часть протокорма – широкий конус, никогда не бывает изогнут (Виноградова, 1998). На третий год начинают формироваться придаточные (1–2) корни (Fuller, 1981).

ЮВЕНИЛЬНОЕ растение или молодой росток формируется на 4-ый год. Образуется 1-ый молодой, нежный листочек, его длина 2–3 см

$\pm 0,5$ см, ширина 0,8–1,2 см, высота побега вместе с листьями до 4–4,5 см, то есть первый надземный стебелек около 1 см. Крупных жилок на листе 1–3, форма листа овально-заостренная. Начинается формирование гипогеегенного корневища с 3–5 придаточными корнями, взаимосвязь с грибом–микоризообразователем продолжается (Fuller, 1981). В ювенильном состоянии вид находится около 2–3 лет.

ИММАТУРНОЕ растение еще довольно маленькое, но уже формирует розеточный побег из 2-х листочков и очень короткого междуузлия между ними, поэтому кажется, что листья расположены почти супротивно, но это не так. Короткое междуузлие прикрыто основанием нижнего листа. Верхний листочек более крупный, его длина 7–9 см $\pm 0,5$ см, а ширина 3–4 см, нижний лист чуть меньше – его длина 5–7 см, ширина 2,3–3 см. Число жилок увеличивается, крупных жилок 4–5, редко 3. Форма листа эллиптическая, характерная для вида. Высота побега вместе с вытянутыми вверх листьями – 9–11 см, высота стебелька под листьями 2–3 см.

По нашим данным, в имматурном состоянии растение находится два–три года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ – это вегетативные растения, которые были подразделены на три группы (на основе наших исследований).

V_1 – молодые виргинильные особи;

V_2 – средневозрастные виргинильные особи;

V_3 – взрослые вегетативные растения, представленные временно нецветущими генеративными особями, находящимися в состоянии покоя.

V_1 – молодые виргинильные растения – имеют сформировавшиеся надземные и подземные побеги, характерные для данного вида. Листья строго эллиптической формы, хорошо выражены междуузлия. Число листьев в группе VI – 3, длина листьев 10–12 см, причем нижний лист может быть более коротким до 5 см, ширина 4–6 см $\pm 0,5$ см, у нижнего листа ширина около 2 см. Число крупных жилок – 6–7 штук. Высота побега 15–25 см (до кончика верхнего листа). Подобное возрастное состояние длится два года, редко один или три. Хорошо выражена подземная система, представленная довольно толстым и коротким ползучим корневищем с придаточными корнями. К концу осени в основании надземного побега под землей закладывается почка возобновления. Микоризные взаимодействия здесь развиты крайне слабо (Burgeff, 1959; Fuller, 1981).

V_2 – средневозрастные виргинильные растения имеют по форме подземные побеги подобного, как у V_1 состояния. Листья эллиптической формы, самый крупный лист – второй, самый мелкий – верхний. Всегда 4 листа, длина листьев от 14 до 18 см, ширина – 6–9 см, длина

верхнего листа 7–8 см при ширине – 3–5 см. Число крупных жилок (2-х средних листьев) 8–10. Высота побега (до кончика верхнего листа) от 30 до 40 см (редко 26–28 см). В этом состоянии растения находятся 2–4 года.

Необходимо отметить, что виргинильные особи, часто образованы и вегетативным способом. Число виргинильных особей в популяции колеблется от 20 до 40 %, причем V_2 , как правило, больше.

V_3 – это взрослые вегетативные или временно нецветущие генеративные особи.

Выявить эту группу достаточно сложно, достоверно только при ежегодных стационарных исследованиях с пробным картированием, либо отмечая каждую генеративную особь «значком». Число подобных растений в популяции невелико – 5–8 %. Однако, нами было замечено, что их число часто возрастает до 20–25 % после внешнего воздействия (в нашем случае – это воздействие было в виде пожара или оползня).

Листья эллиптической формы, всегда 5 листьев, верхний лист немного меньше средних листьев. Длина средних листьев – от 12–18 см, ширина – 7–10 см, длина верхнего листа – 6,5–7 см, ширина – 3–4 см. Число крупных жилок 9–11. Площадь общей листовой поверхности колеблется от 400 до 600 см², для сравнения этот же показатель для V_2 – от 300 до 500 см². Высота побега (до кончика верхнего листа) – 25–35 см. В таком нецветущем состоянии растение может пребывать 1–2 года, по-видимому, и больше.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются появлением первых генеративных побегов, обычно это происходит на 14–15 год, в благоприятных условиях даже чуть раньше, а в неблагоприятных несколько позже. Общая высота надземного побега увеличивается в среднем от 38 до 48 см, встречались и более низкие (32–35 см) и более высокие (до 50 см). Число листьев средней формации 3–4, форма эллиптическая. Один прицветный лист (листовидный прицветник) находится в основании цветоножки, также эллиптической формы. Длина листьев – 12–18 см, ширина – 6–10 см, число крупных жилок 8–9 штук. Длина прицветного листа – 5,5–6,5 см, ширина – 2–3 см, число жилок – 4–5. Как правило, образуется один цветок, редко два, процент завязывания плодов 30–50 %. В этом состоянии особь пребывает 3–5 лет, но в цветении бывает перерывы на 1–2 года, когда генеративная особь переходит во временно нецветущее состояние – V_3 .

ВЗРОСЛЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи – в эту группу нами были внесены, как средневозрастные, так и старые генеративные растения, так как достоверных различий по морфоструктуре надземных побегов выявлено не было. Общая высота надземного побега составляет в сред-

нем 42–48 см, редко 36–40 см. Число листьев средней формации крупных эллиптической формы равно 5. Шестой лист верхней формации – это листовидный, эллиптической формы прицветник длиной 5–6 см, число жилок – 2–3.

Самые крупные листья второй и третий, их длина составляет 13–18 см, ширина 8–11 см, нижний лист чуть короче – 10–13 см, ширина – 6–8 см. Число крупных жилок от 10 до 11 штук. Длина прицветного листа – 5–7 см, ширина – 2–3 см, число жилок – 4–6. Площадь общей листовой поверхности у g_2 , как правило, больше, чем у g_2 ($450\text{--}700\text{ см}^2$ – g_2 , $300\text{--}500\text{ см}^2$ – g_1).

На генеративных побегах чаще образуется два цветка, редко один. Процент завязывания плодов также от 25 до 50 %. В этом состоянии растение пребывает от 3 до 5 лет, иногда с переходом в состояние временного нецветения до 1–2 лет (V_3).

СЕНИЛЬНЫЕ растения в популяции башмачка настоящего встречаются крайне редко, по-видимому, после утраты генеративных функций растение очень быстро стареет и отмирает. Процент сенильных особей в исследованных популяциях составляет от 0 до 5 %. Сенильные растения внешне напоминают виргинильные, имеют обычно 3–4 листа, несколько более свернутых. Листья не очень крупные 10–15 см длиной и 4–7 см шириной, но число крупных жилок (2-ой лист) 9–11, как у генеративных растений. Высота побега 20–25 см, редко меньше или чуть больше. Площадь общей листовой поверхности $250\text{--}350\text{ см}^2$, больше чем в группе V_1 , но меньше чем в группах V_2 и V_3 . В таком состоянии растение пребывает один, редко два года.

Популяции башмачка настоящего, как правило, правостороннего типа с преобладанием взрослых вегетативных и генеративных растений. Процент ювенильных и имматурных особей не более 10 %, они появляются только в результате семенного возобновления и зависят от грибов – микоризообразователей (Fuller, 1981; Татаренко, 1996). Башмачок характеризуется более интенсивным вегетативным размножением (до 26 % особей), что ведет к образованию клонов (Кулл, 1987). Вегетативное потомство относится к тому же возрастному состоянию, что и материнское, либо чуть омоложено и образовано от генеративных и вегетативных растений (Татаренко, 1996). Сенильных особей очень мало, так как онтогенез башмачка настоящего часто заканчивается после последнего цветения.

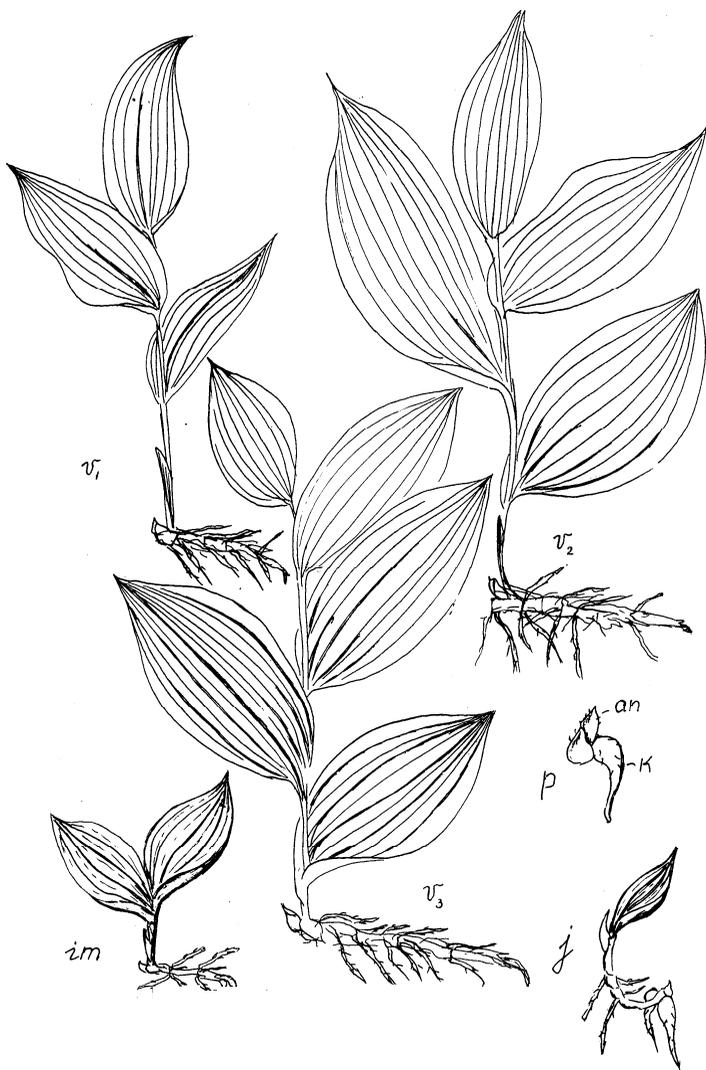


Рис. 26. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка

21. Онтогенез володушки золотистой (*Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm.)

Володушка золотистая – короткокорневищное поликарпическое растение из семейства Ариáceае. Побеги обычно полициклические, одиночные (иногда в числе 2–3), в верхней части слабо ветвистые, высотой 25–150 см; самые нижние (прикорневые) и частично нижние стеблевые листья продолговато-обратнояйцевидные или широкоэллиптические, к основанию суженные в довольно узкий и длинный черешок, туповатые, длиной – до 20 см (с черешком) и шириной – 3–6 см; средние стеблевые листья пронзенные сидячие, от почти обратнояйцевидных до продолговато-яйцевидных или яйцевидных, туповато-заостренные, в основании с крупными ушками или сердцевидные, почти стеблеобъемлющие, длиной 5–15 см и шириной 2–7 см; верхние стеблевые – более мелкие и относительно более широкие (широко яйцевидные или почти округлые), самые верхние обычно желтоватые. Зонтики крупные немногочисленные; осевые – с 5–10 (20) с прямыми или дуговидно изогнутыми, довольно тонкими лучами длиной до 5–7 см; обертки из 3–5 крупных, обычно широко и неправильно яйцевидных, неравных листочков длиной 1–3,5 см, сходных с верхними листьями; оберточки из 5 (8) яйцевидных, эллиптических или почти округлых, на верхушке короткозаостренных или тупых, ярко желтых или зеленых, тонких пленчатых листочков, почти равные или значительно длиннее зонтичков; цветки по 15–20 в зонтичке, на довольно длинных (2–5 мм) цветоножках; плоды продолговато-эллиптические, темно-коричневые, длиной до 4 (6) мм, с 4 продолговатыми бороздками (Флора СССР, 1950). Гинецей синкарпный. Плод – продолговато-эллиптический вислоплодник.

Лекарственным сырьем является трава. Она оказывает слабительное, желчегонное и сокогонное действие на желудок, поджелудочную железу и печень при холециститах, ангиохолитах, гепатитах, при нервных болезнях, от лихорадки. Листья прикладывают к ранам для быстрого заживления (Кортиков, Кортиков, 1998).

Володушка золотистая растет в Европейской части страны, на Урале, в Западной и Восточной Сибири. За пределами России распространена в Европе, Средней Азии, Восточном Тянь-Шане и Монголии. Произрастает в негустых хвойных, смешанных и лиственных лесах, по опушкам, лесным лугам, оврагам и берегам речек, в зарослях кустарников; в горах – до субальпийских, реже альпийских лугов (Флора СССР, 1950; Куминова, 1960; Крылов, 1962).

Надземная часть растения содержит углеводы, высшие алифатические спирты, стероиды, флавоноиды, алкалоиды, каротин и аскорбиновую кислоту (Минаева, 1991).

Настой травы употребляют при холециститах и гепатитах. Действие володушки сходно с действием бессмертника (*Helichrysum arenaarium* (L.) Moench). Препараты этого растения увеличивают объем выделяемой желчи и изменяют ее химический состав (Шасс, 1952). Имеются данные о применении володушки золотистой в официальной медицине при лечении лучевой болезни, гипертонии, для профилактики и лечения кровотечений (Полезные растения..., 1972). В народной медицине володушка используется при болезнях печени и желчного пузыря, лихорадке, неврозах, как слабительное, ранозаживляющее и детоксикационное при укусах змей (Минаева, 1991).

Онтогенез володушки золотистой изучался несколькими исследователями: В.Г.Хржановским и Е.Л.Нухимовским (1972) – в луговых фитоценозах Казахского Алтая, Л.В.Васильевой и Н.Н.Лашинским (1987) – в осиновых лесах Новосибирской области. Нами был проведен анализ особенностей онтогенеза данного вида в сосново-березовых и березово-сосновых лесах Среднего Урала (Подгаевская, 1995).

Онтогенетические состояния володушки золотистой представлены на рис. 27.

ПРОРОСТКИ – однопобеговые растения, имеют две узкие ланцетные семядоли длиной 1,5–2 см и шириной 0,1–0,2 см, один или два настоящих листа. Пластинка листа округлой формы диаметром 0,7–1,5 см, черешок удлинённый. Высота растений 4–5 см. Главный корень разветвлен до II–III-го порядка, длиной 3,5–6 см. Семядоли отмирают через 2–3 недели. Таким образом, состояние проростка непродолжительно.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют моноподиально нарастающий розеточный побег (высотой 5–7 см), который несет 2–3 длинночерешковых листа. Форма листовой пластинки округлая, диаметр – 0,8–1,5 см. В базальной части закладывается 1–2 почки возобновления. Многолетняя часть побега постепенно принимает горизонтальное положение, погружается в почву и формирует эпигеогенное корневище, в узлах которого развиваются тонкие придаточные корни. Главный корень на данном этапе развития сохраняется. Ежегодный прирост корневища – 0,5–0,7 см. Продолжительность ювильного возрастного состояния – 1–2 года.

ИММАТУРНЫЕ растения однопобеговые с моноподиальным нарастанием. У некоторых особей главный корень сохраняется в течение всего возрастного состояния, а у других начинается его отмирание.

Питание растения осуществляется за счет тонких придаточных корней. Увеличивается высота розеточного побега (10–15 см) и размеры листьев (индекс листа – 3,5–5,6 см). Подземная многолетняя часть становится более мощной. Форма листовых пластинок меняется на яйцевидную или овально-яйцевидную. Ежегодный прирост корневища составляет 0,7–1,0 см. Продолжительность данного возрастного состояния – 3–4 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ одно- или двупобеговые. Побеги полициклические (2–4-летние), нарастающие моноподиально; развиваются из почек возобновления предыдущего года или из спящих почек корневища, которые, по данным В.Г.Хржановского и Е.Л.Нухимовского (1972), сохраняют жизнеспособность до 10-ти лет. Высота растений увеличивается до 25–30 см, ширина и длина листьев до 7,5 и 12,3 см, соответственно. Форма листовой пластинки изменяется до эллиптической. С переходом в это возрастное состояние происходит окончательное отмирание главного корня и образование крупных придаточных корней в узлах корневища. Начинается ветвление побега. Однако в лесных сообществах большая часть растений продолжает нарастать моноподиально и формируются однопобеговые растения. Ежегодный прирост корневища от 1–1,5 см в луговых сообществах – до 2,5–3 см в лесных. Продолжительность состояния – 3–6 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют вегетативно-репродуктивные безрозеточные побеги (Хржановский, Нухимовский, 1972) высотой 85–95 см с 1–2 соцветиями. После отмирания генеративного побега из базальной почки на следующий год вырастает вегетативный побег, который затем нарастает моноподиально в течение 2–3-х лет. Затем из верхушечной почки формируется репродуктивный побег. В лесных фитоценозах молодые генеративные особи в основном однопобеговые, изредка встречаются двупобеговые с одним репродуктивным и одним вегетативным побегами. В луговых сообществах особи большей частью двупобеговые, иногда с двумя генеративными побегами. Формирование репродуктивных побегов может происходить и из спящих почек корневища. Ежегодный прирост корневища в луговых ценозах составляет 1,5–1,8 см, в лесных может достигать 2–2,5 см. Продолжительность возрастного состояния – 5–6 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают наибольшей мощности. Репродуктивные побеги высотой 100–120 см с 3–4 соцветиями. Растения могут быть одно-, дву- и многопобеговые. Новый генеративный побег развивается из базальной почки предыдущего. Базальные части отмерших репродуктивных побегов остаются в подземной многолетней части растений, формируя узловатое

корневище (Федоров и др., 1962). Старая часть корневища разрушается, что приводит к партикуляции и образованию рыхлого диффузного клона.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены однопобеговыми партикулами. Наблюдается снижение жизненной мощности растений. Высота генеративных побегов – 70–88 см. Возникает одно, редко два соцветия. Ежегодный прирост корневища 1–1,5 см. Репродуктивные побеги формируются с перерывами в два–три года.

В группе старых генеративных растений часто встречаются вегетативные моноподиально нарастающие партикулы, характеризующиеся наиболее мощными вегетативными розеточными побегами. Высота растений – 25–35 см. Форма листовой пластинки эллиптическая. Многолетняя подземная часть образована базальными частями отмерших генеративных побегов. В узлах корневища развиваются тонкие придаточные корни, спящие почки немногочисленны, часть из них засохшая. Почка возобновления обычно одна. Ежегодный прирост корневища – 1,0–1,8 см.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одно– или двупобеговыми партикулами. Побеги только вегетативные, высотой 15–17 см. Форма листовой пластинки овально-яйцевидная. Корневище почти полностью разрушено, питание растения осуществляется за счет многочисленных тонких придаточных корней. В базальной части годичного побега одна почка возобновления, часто засохшая. Ежегодный прирост корневища – 0,5–1,0 см.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одно– или двупобеговыми партикулами, высотой 8–10 см. Форма листовой пластинки округлая (ювенильного типа). Корневище разрушено, в узлах развиты тонкие придаточные корни. Отсутствуют спящие почки и почки возобновления. Ежегодный прирост корневищ – 0,5–0,7 см.

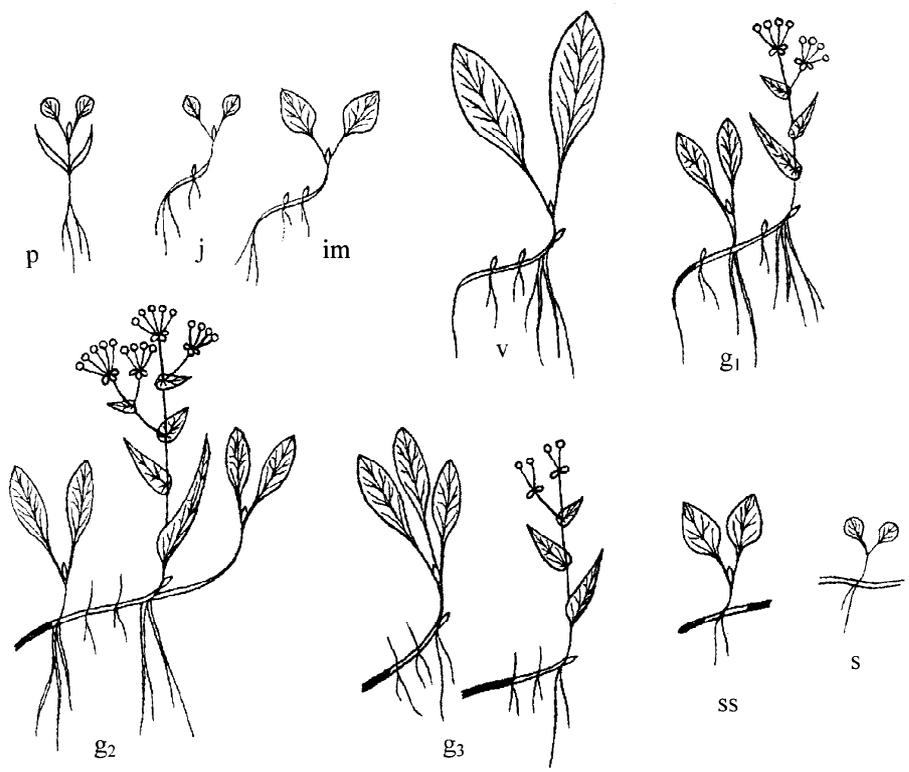


Рис. 27. Онтогенез володушки золотистой

22. Онтогенез горечавки крестовидной (*Gentiana cruciata* L.)*

Горечавка крестовидная – моноподиально-розеточный, коротко-корневищный, кистекорневой, травянистый поликарпик с вертикальным эпигеогенным корневищем, гемикриптофит (Серебрякова, 1979; Захарова, 1991, 1993). Относится к семейству горечавковые (*Gentianaceae*).

Имеются немногочисленные работы, посвященные изучению биологии горечавки крестовидной (Серебрякова, 1979; Захарова, 1991, 1993; Жукова, 1995).

Горечавка крестовидная, как и другие моноподиально-розеточные растения, имеет побеги двух типов (Серебрякова, 1979). Скелетные вегетативные побеги укороченные, розеточные, моноподиально нарастающие, полициклические с крупными длинночерешковыми листьями. Генеративные побеги пазушные, образуются из почек, расположенных в пазухах отмерших прошлогодних или весенних листьев розеточного побега, удлинённые, высотой 15–60 см, моноциклические, не имеют собственной зоны возобновления, отмирают целиком. Нижние 2–3 пары листьев генеративных побегов чешуевидные, остальные ассимилирующие, сидячие, цельнокрайние, яйцевидно-ланцетные, в числе 8–16 пар, листорасположение супротивное.

Крупные (2–3 см) сидячие цветки собраны в сложные тирсоидные соцветия, которые располагаются на главной моноподиальной оси супротивно, образуя ложные мутовки, находящиеся в пазухах верхних листьев и на верхушке побега (Бавтуто, Еремин, 1997). Цветки 4-х членные, актиноморфные. Венчик сростнолепестный, трубчатоколокольчатый, ярко-синий внутри и беловато-синий снаружи с четырехлопастным отгибом, этим горечавка крестовидная отличается от других видов горечавок. Андроцей из четырех тычинок, гинецей ценокарпный из двух сросшихся плодолистиков. Пестик с коротким столбиком и двумя рыльцами, верхней завязью. Цветки очень чувствительны к изменению температуры и влажности воздуха, ночью и в пасмурную погоду они закрываются (По страницам красной книги: Растения, 1987).

Цветет горечавка в июне–августе, семена созревают в сентябре–октябре.

Для лечения используют надземную часть растения, а также корневище и корни. Заготавливают их в октябре. Корневище и корни содержат горькие гликозиды, алколоид – гентианозу, витамины, гентио-

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

стерин, камедь, смолистые, пектиновые и красящие вещества. В листьях имеются аскорбиновая кислота и горькие вещества (Махлаюк, 1992).

Корневище и корни возбуждают аппетит, усиливают секреторную деятельность желудочно-кишечного тракта, обладают мочегонным, желчегонным, слабительным, антисептическим, ранозаживляющим действием. Отвар и водный настой применяют при различных желудочно-сердечных и легочных болезнях, малярии, ревматизме, падагре и артритах. Гнойные раны и язвы обмывают настоем и присыпают порошком из корней (Попов, 1992; Решетникова, Семчинская, 1993).

Горечавка крестовидная имеет европейский, кавказский, западно-сибирский и среднеазиатский ареал; встречается в условиях субсредиземноморского умеренного и умеренно влажного климата; обитает на светлых, сухих местах, часто на известковых субстратах, на травянистых полянах и лесных опушках – от равнин до субальпийского пояса (Радушка, Шомшак, Габерова, 1990; Марков, 2001).

На территории Республики Марий Эл горечавка крестовидная занимает сухие открытые склоны, иногда поросшие кустарником опушки лиственных и сосновых лесов (Абрамов, 2000).

Для изучения онтогенеза горечавки крестовидной материал был собран в северо-восточной части Республики Марий Эл на территории Куженерского и Сернурского районов, на склонах Волго-Вятского Увала в экотонных сообществах на границе елового леса и суходольного луга.

При определении онтогенетических состояний у особей данного вида использовали концепцию дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Шестакова, 1991).

Онтогенетические состояния горечавки крестовидной изображены на рис. 28.

Плод – продолговатая, ценокарпная, двустворчатая, многосеменная коробочка. Семена коричневые блестящие, очень мелкие (Артюшенко, 1990), бескрылые, с маленьким зародышем и очень обильным эндоспермом. Прорастание семян надземное.

ПРОРОСТКИ имеют укороченный стебель с двумя овальными семядольными листьями с одной средней жилкой и верхушечной почкой. Гипокотиль короткий, эпикотиль не развит, а корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем, который слабо ветвится, образуя несколько боковых корней II порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одним розеточным побегом с 4–6 ассимилирующими листьями овально-эллиптической формы и верхушечной почкой. Листовая пластинка с 1–3 жилками. Нарастание

побега моноподиальное. Из гипокотилия формируется небольшое вертикальное корневище (до 0,2 см). Система главного корня сохраняется.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены одним моноподиально нарастающим розеточным побегом высотой 6–15 см, на котором до 4-х пар крупных листьев (длина листовой пластинки 6–10 см, ширина – 1,0–1,6). Листовая пластинка яйцевидно-ланцетной формы с 3 жилками. Черешки намного короче листовых пластинок, длина черешка – 3–5 см. Основание оси побега продолжает втягиваться в почву, образуя эпигеогенное корневище диаметром до 0,3 см. Сохраняется система главного корня и система придаточных корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения высотой 13–29 см имеют один розеточный побег с 3–5 парами листьев и моноподиальным нарастанием. Листовая пластинка яйцевидно-ланцетной формы с 5 жилками (длина листовой пластинки 14–19 см, ширина – 1,8–2,5 см). Листовая пластинка в 2 раза длиннее черешка (длина черешка 7–9 см). Корневище диаметром 0,4–0,6 см, число придаточных корней увеличивается. Главный корень сохраняется. Его партикуляция начинается снизу, при этом образуются 2–3 шнуровидных участка.

Общая продолжительность ПРЕГЕНЕРАТИВНОГО периода, по данным Т.И.Серебряковой (1976), – 4–5 лет.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют, кроме розеточного, один удлиненный скрытогенеративный побег, образующийся в пазухе нижнего листа розеточного побега текущего годичного прироста. Розеточный побег имеет 3–4 пары ланцетных, сидячих, попарно сросшихся во влагалища, супротивных листьев (длина листовой пластинки 8–14 см, ширина – 1,5–2,5 см) и стеблевыми листьями в числе 8–11 пар (длина листа 4,5–8,0 см, ширина – 1,0–1,5 см). В пазухах листьев розеточного побега формируются генеративные почки, которые в дальнейшем дают начало генеративным побегам. В результате партикуляции главного корня образуются 2–3 светлых шнуровидных корня. Корневище утолщается (диаметр 0,5–0,7 см), появляется незначительное число старых придаточных корней. Нарастание побега моноподиальное.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений развивается 1–2 розеточных побега с 3–4 парами листьев с 5 жилками (длина листовой пластинки 5–12 см, ширина – 1,5–2,5 см) и один генеративный удлиненный побег, выходящий из пазухи отмершего листа прошлогодного прироста розеточного побега. Нарастание моноподиальное. Генеративный побег характеризуется наличием 8–14 пар листьев (длина листа 6,0–12,5 см, ширина – 1,6–2,2 см). На генеративном побеге в пазухах верхних листьев формируется от 2 до 20 цветков, собранных в 1–6 мутовках. В этом состоянии у растений утолщается корневище (диаметр

0,6–0,9 см), главный корень продолжает партикулировать, число шнуровидных участков увеличивается до 3–4.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – наиболее мощно развитые растения горечавки крестовидной, формируют 2–3 розеточных вегетативных побега с 2–3 парами листьев (длина листовой пластинки 8–14 см, ширина – 1,8–3,5 см) и от 2 до 6 генеративных побегов высотой 35–57 см. Моноподиальное нарастание. Генеративные побеги характеризуются максимальным числом пар листьев (9–16), цветков (10–40), которые собраны в (5–8) мутовок. Длина листа 7–13 см, а ширина – 1,8–2,7 см. Корневище хорошо развито (диаметр 1,0–2,3 см), на нем сохраняются многочисленные остатки черешков отмерших листьев и мертвых придаточных корней. Начинается отмирание паренхимных тканей каудекса и главного корня.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения образуют 1–2 розеточных вегетативных побега с 3–4 парами листьев (длина листовой пластинки 7–13 см, ширина – 2,0–3,2 см) и 1–2 генеративных побега высотой 32–44 см. Генеративный побег несет 6–13 пар листьев (длина листа 6,0–12,5 см, ширина – 1,5–2,3 см) от 6 до 28 цветков, которые собраны в 3–6 мутовок. Сохраняется большое число отмерших листьев и корней. Разрушение менее плотного корневища продолжается (диаметр – 1,2–2,5 см).

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения образуют 1–2 розеточных побега, число пар листьев сокращается до 3–5. Листовая пластинка яйцевидно-ланцетной формы с 5 жилками (длина листовой пластинки 8,5–18,0 см, ширина – 1,3–2,5 см). Разрушающиеся корневище диаметром 1,2–2,0 см. При разделении главного корня возникают 2 партикулы. Придаточные корни старые, темные, немногочисленные.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют один розеточный побег с 2–3 парами листьев имматурного типа. Листовая пластинка яйцевидно-ланцетной формы с 3 жилками (длина листовой пластинки 5,5–11,5 см, ширина листовой пластинки 1,3–1,6 см). Корневище темное, разрушенное, функционируют немногочисленные придаточные корни, они темные, старые. Главный корень почти полностью разрушен.

Отмирающие растения не обнаружены.

Онтогенез горечавки крестовидной относится к типу Б (Жукова, 1995, 2002).

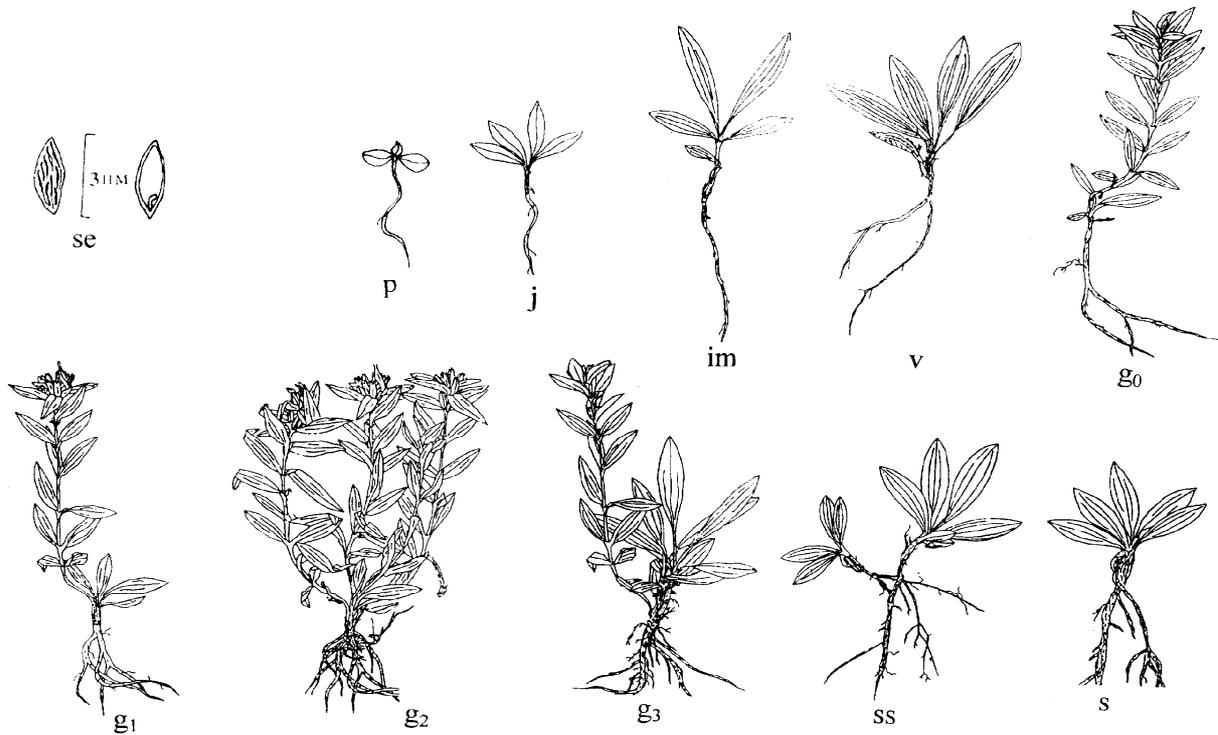


Рис. 28. Онтогенез горечавки крестовидной

23. Онтогенез горечавки легочной (*Gentiana pneumonante* L.)*

Горечавка легочная из семейства горечавковые (Gentianaceae) – многолетний, моноподиально-безрозеточный, травянистый поликарпик, с системой коротких корневищ. На верхушке корневищ располагаются крупные (2,0–2,5 см) закрытые почки, из пазух их пленчатых чешуй выходят вегетативные и генеративные удлинённые, безрозеточные, моноциклические побеги (Серебрякова, 1979; Захарова, 1991, 1993).

Генеративные побеги удлинённые, высотой 20–90 см, моноциклические, отмирают целиком, не имеют собственной зоны возобновления, формируются в пазухах чешуй текущего вегетационного периода по мере их заложения. Нижние листья на побегах чешуевидные, остальные ассимилирующие, со слабо выраженным влагалищем, сидячие, цельнокрайние, линейные или линейно-ланцетные, с одной центральной жилкой и немного завернутыми краями, в числе 9–16 пар, листовое расположение супротивное.

Цветки одиночные или по 2–3 собраны в тирсоидные соцветия, развивающиеся в пазухах самых верхних листьев, обоеполые, правильные, пятичленные, прямостоячие, нижние на длинных цветоножках, верхние почти сидячие. Чашечка колокольчатая, с линейными зубцами с кожистой перепонкой. Венчик ворончато-колокольчатый, темно-лазурно-синий, у основания более светлый, с наружной стороны с 5 зелеными полосками. Андроцей состоит из 5 тычинок, гинецей ценокарпный, завязь верхняя, столбик с трехраздельным рыльцем.

Цветет горечавка с июля по сентябрь, семена созревают в конце сентября – начале октября.

Для лечения используют надземную часть растения, а также корневище и корни. Листья богаты витамином С, содержат углеводы, горький гликозид гинциопикрин и родственные соединения: пневмонантозид, деарабинозилпневмонантозид (Растительные ресурсы..., 1996). Корневище и корни содержат генцианин. Отвар всего растения во время цветения принимают при заболеваниях нервной системы, упадке сил, обмороках, болях в желудке и легких, является стимулятором деятельности желудка, печени и желчного пузыря (Подымов, Сулов, 1990; Попов, 1992).

Горечавка легочная – евро-азитский вид. Распространена в Европейской части России, на Кавказе, в Сибири. Растет по лугам, опушкам, и лесным полянам (Радушка, Шомшак, Габерова, 1990; Попов, 1992).

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

На территории Республики Марий Эл горечавка легочная занимает влажные и сырые низинные и пойменные луга, лесные поляны, просеки, берега водоемов (Абрамов, 1995).

В 1991 году И.П.Захаровой описан онтоморфогенез горечавки легочной, произрастающей в центральной части ареала на территории Ярославской, Московской и Рязанской областей.

Материал для изучения онтогенеза горечавки легочной был собран в экотонном сообществе на территории Республики Марий Эл, в окрестностях пос. Старожильск.

Периодизация онтогенеза горечавки легочной проведена в соответствии с концепцией дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988).

Онтогенетические состояния горечавки легочной изображены на рис. 29.

ПЛОД – синкарпная многосеменная коробочка – овальная, продолговатая, свободно раскрывающаяся. Число семян на один плод колеблется от 357 до 691 (Simmonds, 1946). Семена мелкие (2,0–0,8 мм), округло-эллиптической формы, светло-коричневые, окрыленные (Артюшенко, 1990), с очень маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Прорастание семян надземное.

ПРОРОСТКИ с двумя овальными семядолями светло-зеленого цвета и 2–3 парами настоящих зеленых мелких листьев. Гипокотиль длиной 1–1,5 см. Главный корень тонкий, слабо ветвится после появления первой пары настоящих листьев, образуется несколько боковых придаточных корней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ – однобогевые, моноподиально нарастающие, высотой до 1–1,5 см, формируют 3–4 пары линейных или линейно-ланцетных листьев, с 1 жилкой. Из гипокотилиа образуется небольшое вертикальное эпигеогенное корневище диаметром 0,1–0,2 см. Система главного корня сохраняется. В этом возрастном состоянии имеется одна верхушечная почка.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют один моноподиально нарастающий побег, высотой 20–23 см, с 7–9 парами супротивно расположенных линейных или линейно-ланцетных листьев (длина листа 2,0–2,5 см, ширина – 0,2–0,4 см), одну верхушечную почку. Корневище диаметром 0,5 см с многочисленными придаточными корнями. Главный корень сохраняется, ветвится до III порядка.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ продолжают нарастать моноподиально, имеют один удлинённый вегетативный побег высотой 23–35 см с 10–12 парами листьев с хорошо выраженной центральной жилкой (длина листа 2,6–5,0 см, ширина – 0,5–0,6). В пазухах нижних листьев закладываются боковые почки, происходит подготовка к ветвлению. Основание побега втягивается в почву, после отмирания надземного побега входит в состав формирующегося многолетнего корневища, от которого отходят многочисленные придаточные корни. Главный

корень сохраняется. На следующий год после отмирания надземного побега трогается в рост наиболее крупная пазушная почка, давая начало моноподиально нарастающему скелетному побегу. На нем формируются только чешуевидные листья с пазушными почками, из которых образуются удлинённые вегетативные побеги.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют обычно 1 вегетативный и 1–2 генеративных побега. Генеративный побег чаще всего самый крупный, образует 2 пары чешуевидных и 13–16 пар зеленых листьев (длина листа 6,0–9,0 см, ширина – 0,7–1,0 см) высотой 36–57 см, имеет один верхушечный цветок. Вегетативные побеги более мелкие (10–45 см), несут 2 чешуевидных и 7–13 пар ассимилирующих листьев. Корневище диаметром 1,0–1,6 см начинает ветвиться. Функционирует только система придаточных корней.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ главный скелетный побег нарастает моноподиально. Мощное корневище диаметром до 3,5 см несет только 3–6 генеративных побегов высотой 58–70 см. Вегетативных побегов нет. Листья линейные или линейно-ланцетные в числе 16–17 пар. Длина листа – 7,5–10,0 см, ширина – 1,0–1,2 см. Генеративные побеги имеют 6–9 цветков. Взрослые генеративные особи могут довольно обильно ветвиться, образуя дерновинки с системой коротких корневищ и мощной корневой системой, состоящей из толстых придаточных корней. Появляются остатки отмерших листьев, участков корневища и мертвых придаточных корней.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ высотой 50–57 см образуют 1–2 вегетативных и 1–3 генеративных побегов с 12–14 парами мелких листьев (длина листа – 4,0–6,0 см, ширина – 0,6–1,0 см). Генеративный побег несет 1–3 цветка. Корневище (диаметр 2,5–3,0 см) темное с большим числом старых придаточных корней с разрушающимися участками.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ образуются в результате партикуляции, имеют 1–2 вегетативных побега высотой 23–25 см с 9–10 парами ассимилирующих (длина листа 3,5–5,0 см, ширина – 0,4–0,6 см) и 1–2 парами чешуевидных листьев. Корневище диаметром 1,5–2,5 см, разрушающееся. Придаточные корни старые, темные, немногочисленные.

СЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют один вегетативный побег с 4–5 парами зеленых (длина листа 2,0–2,5 см, ширина – 0,2–0,4 см) и одной парой чешуевидных листьев. Чаще всего сенильные растения представлены партикулами, возникшими из спящих почек и отделившимися от материнского растения. Омоложения партикул не происходит. Корневище темное, разрушенное. Старые придаточные корни единичны.

Онтогенез горечавки легочной относится к типу Б (Жукова, 1995, 2001).

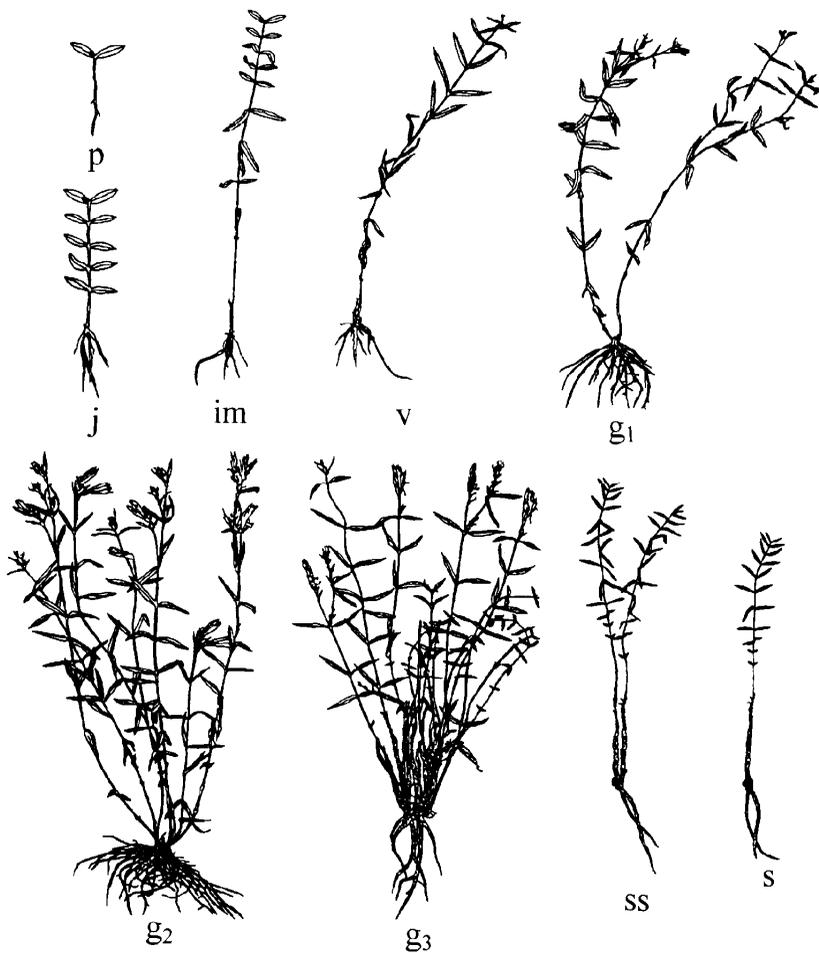


Рис. 29. Онтогенез горечавки легочной

24. Онтогенез дремлика темно-красного (ржавого) (*Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess.)

Дремлик темно-красный – короткочерневищное многолетнее травянистое растение, с удлиненными побегами, поликарпик, геофит, относится к семейству орхидные (Orchidaceae).

Растение имеет толстое, довольно короткое извилистое гипогенное корневище с длинными, многочисленными придаточными корнями. Корневище представлено серией из двух первых междуузлий, сохраняющихся от каждого годичного прироста, на первом междуузлии располагается спящая почка и корни, на втором – почка возобновления, ветвление корневища симподиальное (Татаренко, 1996). Корневище и длинные (20–30 см) придаточные корни позволяют закрепляться дремлику темно-красному на каменистых, известняковых, крутых склонах, где они буквально цепляются между камнями и выдерживают оползневые процессы. Высота стебля от 45 до 55 см, редко выше, стебель зеленовато-фиолетовый, иногда даже лилово-фиолетовый, в верхней части опушенный. Листья овально-заостренные, жесткие, очередные, чуть длинее междуузлий от 5 до 10 см длиной.

Листья (от 5 до 9) темно-зеленого цвета, снизу сизовато-фиолетовые, с хорошо выделяющимися крупными жилками, между которыми располагаются более тонкие, жилкование дуговое. Соцветие – однобокая кисть, опушенная, цветков обычно от 10 до 20. Цветки с прицветниками, овально-заостренные, темно-пурпуровые. Околоцветник простой, венчиковидный. Наружные листочки околоцветника темно-пурпуровые (бордовые), яйцевидно-заостренные с 3-мя жилками до 6–7 мм длиной, внутренние такого же цвета, чуть короче. Губа – до 6–7 мм, передняя доля губы с коротким остроконечием. Андроей и гинецей – типичные для семейства орхидные. Цветы имеют сладковатый запах ванили, опыляются осами, пчелами и другими насекомыми. Нижняя завязь и цветоножка густо опушенные. Плод – паракарпная коробочка. Растение размножается преимущественно семенами, редко вегетативно, тогда в благоприятных условиях от этого корневища может отходить несколько генеративных побегов, слегка омоложенных (Вахрамеева и др., 1991). Цветет в конце июня–июле, заканчивает вегетацию в сентябре–октябре. Зацветает на 10–12 год.

Как лекарственное растение род дремлик, по-видимому, также как и род башмачок, использовался в качестве снотворного. Однако резкое сокращение численности, из-за декоративных свойств вида и ухудшения условий мест обитания, поставило дремлик темно-красный в ряд

охраняемых и редких орхидей в европейских странах, в регионах и республиках России (Красная книга РСФСР, 1988; Красная книга Республики Татарстан, 1995).

Дремлик темно-красный евро-западно-азиатский вид, встречается в Европейской части России, в Западной Сибири, на Кавказе, а также в Западной Европе, Малой Азии, Иране (Бакин, Рогова и др., 2000). Растет в светлых хвойно-широколиственных и лиственных лесах, на опушках и полянах, часто по каменистым облесенным склонам, а также на морских дюнах (Вахрамеева и др. 1991).

Материал для описания онтогенеза дремлика темно-красного соби-рался в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, по их склонам на территории Республики Татарстан с 1990 по 2000 год.

Использовалась методика определения возрастных групп только на основе морфоструктуры надземных побегов, для сохранения целостности популяции редкого вида. Вследствие этого данных о протокормах (проростках) дремлика темно-красного нет. Кроме того, за 10 лет исследований нами не были встречены особи с одним листом, хотя особей с двумя листьями отмечалось до 5–7 % (Фардеева, 1997).

Онтогенетические группы дремлика темно-красного представлены на рис. 30.

ПРОРОСТОК или протокорм дремлика темно-красного ведет подземный образ жизни и тесно связан с грибом – микоризообразователем. Его развитие под землей длится до 3-х лет (Fuller, 1964).

ЮВЕНИЛЬНОЕ растение, по нашим данным, по-видимому, имеет два листочка, расположенных почти супротивно, так как междоузлие между ними очень короткое. Листья имеют еще узко-эллиптическую форму, заостренные, длиной 1,5–2,5 см, редко 3 см, шириной 0,5–0,8 см с 1–2 крупными жилками. Высота побега с вытянутыми листьями – 3–5 см. В этом состоянии растение пребывает 1–2 года.

ИММАТУРНОЕ растение представлено побегом с хорошо выраженными междоузлиями и 3 листьями, которые располагаются очередно, верхний лист – самый маленький. Листья еще эллиптической формы, заостренные на верхушке и более расширенные к основанию листа, слегка стеблеобъемлющие. Длина 2-х нижних листьев – 3–5 см, ширина – 1–2 см с 3–4 крупными жилками. Длина верхнего листочка – 1–2 см, ширина – не более 0,5 см, жилок – 2–3. Высота побега в среднем 5–8 см, редко 4 см иногда 10 см. В имматурном состоянии растение пребывает 2–3 года.

Виргинильные растения имеют уже листья овально-заостренной формы, характерной для вида.

МОЛОДОЕ ВИРГИНИЛЬНОЕ растение представлено побегом с более чем 4-мя листьями овальной формы, заостренных на верхушке. Междоузлия выражены хорошо, длина листьев превышает междоузлия, угол между листом и стеблем около 60–80 градусов. Число листьев – 4–5, причем 2-й и 3-й лист наиболее крупные, их длина – 6–8 см, ширина – 2–3 см, крупных жилок – 6–7. Самый верхний лист длиной 4–5 см. Высота побега – 10–14 см ± 1 см. В этом состоянии растение пребывает два, редко три года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ВИРГИНИЛЬНОЕ – растение представлено побегом с 6–7 листьями овально-заостренной формы, междоузлия развиты хорошо. Самые крупные листья 2-й, 3-й и 4-й, нижний и верхний несколько меньше по величине. Длина крупных листьев – 7–10 см, ширина – 2,5–3,5 см, крупных жилок – 8–9 штук, редко до 10. Длина верхнего листочка – 2–3 см, ширина – 0,5–1 см, число жилок – 5–6 штук. Резко возрастает общая площадь листовой поверхности 80–100 см², у молодых виргинильных этот показатель в среднем составляет 50–60 см². Высота побега в среднем 13–16 ± 1 см. В этом состоянии растения пребывают 2–3 года. Кроме того, в группу V₂, по видимому, попадают нецветущие генеративные побеги, находящиеся в состоянии временного покоя.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются от предыдущей группы развитием генеративных побегов и соответственно общей высотой. Их высота составляет 25–40 см. Листья овально-заостренной формы, наиболее крупные 2-й, 3-й и 4-й, обычно листьев 6–7, редко 5. Длина крупных листьев – 6–8 см, ширина – 2–3 см. Хорошо выделяются 7–8 крупных жилок с нижней стороны листа. Кисть однобокая, малоцветковая, ее длина составляет 8–10 см. Число цветков в среднем 8–12, редко 16 штук. Число плодов на кисти от 2 до 8, процент завязывания плодов составляет не более 50 %. Плоды созревают в августе. В молодом генеративном состоянии растение пребывает 3–4 года. Иногда переходит в состояние временного нецветения и накопления питательных веществ не более чем на 1–2 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются хорошим развитием генеративной сферы, кисть значительно крупнее, цветков довольно много. Высота побега увеличивается до 35–55 см, как и число листьев – до 8–9. Листья овальные, заостренные, почти все крупные, кроме верхнего листа. Длина крупных листьев – 7–10 см, ширина – 3,5–4,5 см, крупных жилок 9–11 штук. Величина самого нижнего листочка и верхнего значительно меньше листьев средней формации, их длина от 1,5–3 см, число жилок – 6–7. Длина кисти

12–18 ±2 см. Число цветков в среднем 16–20, максимально – до 25 цветков. Процент завязывания плодов у взрослых генеративных особей возрастает от 50 до 70 %, в среднем в августе остается 10–18 плодов. В этом состоянии растение пребывает 3–4 года, иногда переходя на 1–2 года в состояние временно нецветущего. Однако группу нецветущих генеративных особей определить достоверно не удалось.

СЕНИЛЬНЫЕ растения внешне напоминают виргинильные, имеют обычно 5–8 листьев с 10–11 жилками. Длина листьев средней формации от 4–8 см, ширина от 1,5 до 3 см. Высота побега 12–14 см, междоузлия более короткие, чем у виргинильных групп. В этом состоянии растение пребывает 1–2 года. Таким образом, общий онтогенез дремлика темно-красного длится 20–25 лет. Сенильные растения довольно редки в популяции дремлика темно-красного, в возрастном спектре они составляют от 0 до 4 %.

Популяции имеют в основном правосторонний тип, с преобладанием генеративных особей. Однако в благоприятных условиях возрастной спектр чаще имеет 2-вершинный характер, где процент виргинильных особей составляет 30–40 %, генеративных – 20–30 %.

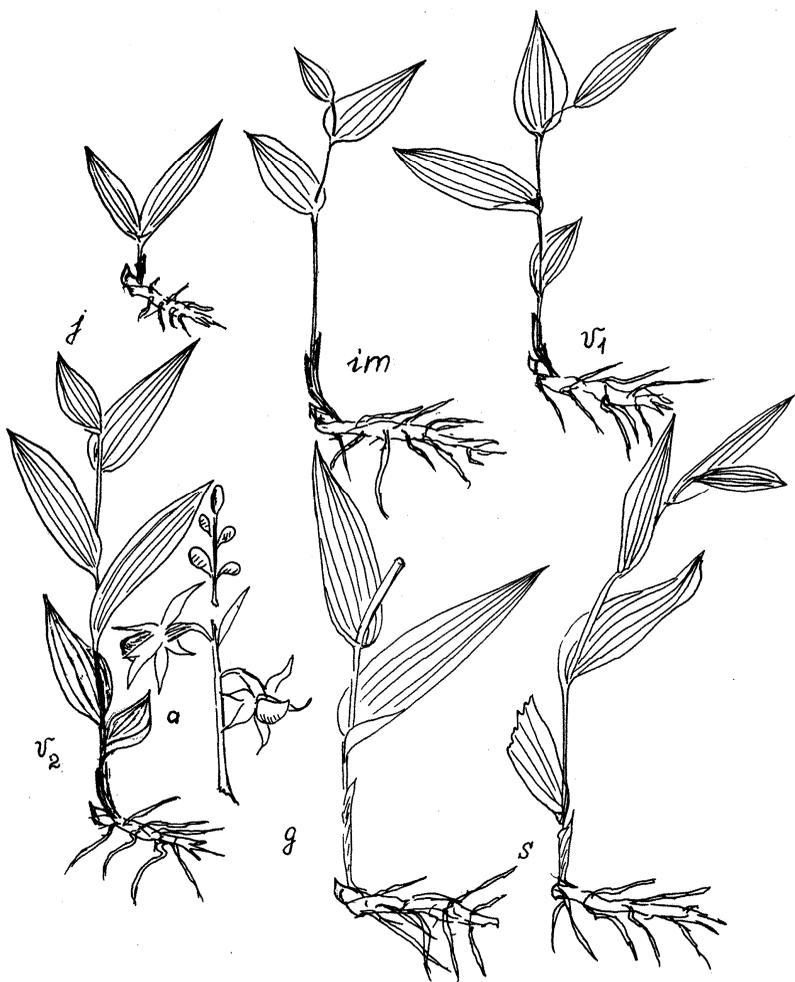


Рис. 30. Онтогенез дремлика темно-красного (ржавого)

25. Онтогенез красоднева желтого (*Hemerocallis lilio-asphodelus* L.)

Красоднев желтый относится к роду *Hemerocallis* L. семейства *Hemerocallidaceae* (R. Broun, 1810), порядка *Amarillidales*, входит в состав подсемейства *Asphodeloideae*, трибы *Hemerocallideae* (Тахтаджян, 1987).

Красоднев желтый имеет жизненную форму гемикриптофита по классификации К. Раункиера (Raunkiaer 1934). Согласно классификации И.Г.Серебрякова (1968), он относится к классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами несуккулетного типа, к группе короткокорневищных травянистых многолетников (Серебряков, 1968), с вегетативными розеточными и удлинненными генеративными побегами. Листья тонкие, длиной до 70–80 см и шириной 1,5 см. Генеративные побеги высотой до 100 см, несущие 6–12 светло – желтых воронковидных цветков, собранных в кистевидное соцветие. Цветки крупные, длиной до 10 см, зигоморфные, обоеполые. Гинецей ценокарпный. Цветет в конце мая – начале июня. Опыление осуществляется насекомыми. Плод – трехгнездная синкарпная обратно-яйцевидная коробочка, содержащая 15–30 семян.

Лекарственным сырьем являются листья и цветки. Биохимические исследования показали, что листья и стебли содержат алкалоиды, флаваноиды, кверцитин, рутин и кемпферол, кумарины, гликозиды, каротин, дубильные вещества, эфирное масло, витамин С (Ломоносова, 1991; Вяткин, 1998).

У народов Сибири наиболее часто используют цветки красоднева как тонизирующее средство, а также как жаропонижающее, кровоостанавливающее при носовых, травматических и язвенных кровотечениях, заболеваниях печени, пищеварительной системы, как ранозаживляющее при ожогах. Цветки входят в состав комплексного средства широкого действия, применяемого в тибетской медицине. Настой из стеблей и листьев употребляют при гепатите. Применение целого растения вместе с цветками помогает при лихорадке, пищевых отравлениях и паразитарных болезнях кожи (Ломоносова, 1991).

Красоднев желтый распространен в Сибири и на Дальнем Востоке; произрастает на лесных, пойменных и степных лугах.

Периодизация онтогенеза осуществлена по Т.А.Работнову (1950) с дополнениями А.А.Уранова (1975). Исследования проводили в условиях интродукции в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН. Семена были собраны в природных популяциях республик Алтай и Хакасия во время экспедиционных работ. В индивидуальном развитии красоднева в условиях интродукции выделяются 3 возрастных

периода: латентный, прегенеративный и генеративный. Онтогенез красоднева желтого представлен на рис. 31.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД. Семена имеют черную окраску, угловатые, длиной 3–5 мм. Семена созревают в июле – августе. Ко времени опадания семян с материнского растения зародыш в них хорошо дифференцирован. Семена не имеют периода покоя. В культуре при благоприятных условиях семена способны прорасти сразу после созревания. В природе прорастание семян наблюдается весной следующего года. Через 3 года семена, хранившиеся в комнатных условиях, полностью теряют всхожесть.

В лабораторных условиях при температуре $\pm 18\text{--}20^\circ\text{C}$ свежесобранные семена прорастают на 10–13-е сутки. Максимальная активность прорастания зафиксирована на 15–18-е сутки, затем число прорастающих семян резко уменьшается. При осеннем посеве в открытый грунт семена прорастают весной следующего года, всхожесть высокая (83 %), длительность прорастания – 20–25 дней.

При весеннем посеве стратифицированных семян прорастание начинается через 15–24 дня. Тип прорастания семян – подземный. **ПРОРОСТКИ** красоднева желтого имеют четко выраженные зародышевые структуры – семядольный лист, зачаток корневища и зародышевый корешок. Побег проростка имеет 1–2 зеленых листа, у которых хорошо выражена центральная жилка. В основании побег прикрыт влагалищем семядольного листа. Корневая система состоит из зародышевого корешка, длина которого составляет 5–6 см, у некоторых проростков могут образовываться корни II порядка. В природных условиях почка уже в первые дни прорастания оказывается под землей в результате активной контрактильной деятельности зародышевого корешка. Связь с семенем сохраняется.

Питание осуществляется за счет запасных веществ эндосперма семени, а также за счет ассимиляционной деятельности первых листьев. Продолжительность возрастного состояния – 15–25 дней.

Проростки красоднева после отмирания семядоли и прекращения роста первичного корня вступают в новое возрастное состояние – ювенильное.

ЮВЕНИЛЬНОЕ РАСТЕНИЕ. За условную границу между проростками и ювенильными растениями мы принимаем фазу третьего – четвертого листа, с 3–4 жилками.

Все растения в ювенильной стадии имеют сходную структуру: главный побег розеточный, на нем формируются 3–6 листьев со стеблеобъемлющими основаниями. По степени развития листовых пластинок наблюдаются переходные формы от катафиллов (2–3 шт.) до на-

стоящих ассимилирующих листьев. Ювенильные особи переходят к самостоятельному питанию, но семенная кожура не разрушается и может сохраняться в почве до виргинильного периода.

Формируется кистекорневая система. Придаточные корни по своей длине превышают длину зародышевого корня, поэтому последний слабо выделяется в корневой системе. К концу ювенильного состояния наряду с многочисленными питающими придаточными корнями появляются контрактильные корни. Длина корневой системы достигает 10–15 см.

Продолжительность ювенильного возрастного состояния составляет 25–35 дней. Таким образом, в первый год жизни в условиях культуры молодые растения красоднева проходят возрастные состояния проростка и ювенильного растения и вступают в зимний покой в имматурном состоянии.

По нашим наблюдениям, к концу первого года жизни число придаточных корней первого порядка равно числу листьев.

ИММАТУРНОЕ ВОЗРАСТНОЕ СОСТОЯНИЕ наступает у растений с момента формирования листьев с 5-ю и более жилками (седьмой–десятый листья). В основании побега формируется небольшое гипогенное ортотропное корневище (длиной до 0,5 см и шириной 0,2 см). Первым звеном корневища становится гипокотиль. Вокруг молодого корневища в радиальном направлении формируется мощная корневая система с 7–10 корнями I (15–17 см), II (5–7 см) и III (2–3 см) порядков. Продолжительность имматурного состояния – 30–60 дней.

ВИРГИНИЛЬНОЕ ВОЗРАСТНОЕ СОСТОЯНИЕ. К концу второго года вегетации растения красоднева вступают в виргинильное возрастное состояние. К этому времени главный розеточный побег имеет 10–13 линейных листьев. Листья по форме и размерам типичны для взрослого растения (длина – 25–31 см, ширина – 0,4–0,6 см). Корневище небольшое (длиной 0,5–0,8 см, шириной 0,3–0,4 см). Хорошо развиты молодые придаточные корни. Главный корень отмирает.

В основании главного побега в пазухах катафиллов формируются латеральные почки, из которых в дальнейшем (на третий год) развиваются один-два боковых розеточных побега.

Виргинильные особи состоят из системы укороченных розеточных побегов, образующих рыхлый куст высотой до 45–48 см. Число побегов в кусте – 2–3. Главный побег хорошо различим среди остальных благодаря большим размерам и несет до 15 листьев (длиной 20–48 см и 0,7–1 см). С этого момента корневище представляет собой симподиально нарастающую систему базальных частей побегов возобновления.

Некоторые листья весенней генерации отмирают и постепенно разрушаются. Виргинильное возрастное состояние длится от 65 до 85 дней.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. С формированием первых генеративных побегов растения красоднева желтого переходят в молодое генеративное состояние. В условиях культуры это происходит на 3–4 год жизни. Закладка генеративных органов на побеге начинается в июле предыдущего года. В пазухе седьмого – восьмого листа главного побега возникает генеративный побег с зачатками 2–3 цветков. После цветения и плодоношения он отмирает. Нарастание главного побега моноподиальное: его апикальная меристема остается вегетативной на протяжении всего его онтогенеза. Все генеративные побеги боковые.

Длина эпигеогенного корневища увеличивается; контрактильные свойства корней обеспечивают втягивание нижних метамеров главного розеточного побега. Размеры корневища: – длина 0,6–1,0 см, ширина 0,8–0,9 см. Корневая система образована молодыми придаточными корнями. В результате ежегодного базитонного ветвления и образования 1–2 боковых побегов возобновления формируются плотные дерновины. Годичный прирост корневища составляет 0,8–1,0 см, поэтому развивающиеся побеги тесно прижаты друг к другу. Форма дерновины обусловлена характером нарастания корневища. Ветвление побегов возобновления ежегодное. На корневище формируются многочисленные пазушные почки, однако большая их часть остается спящими. Обычно образуются 1–2 побега возобновления в пазухах катафилов. Однако при повреждении верхушечной меристемы спящие почки трогаются в рост.

На 5–6-ой год растения красоднева желтого вступают во **ВЗРОСЛОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ** состояние. Дерновина начинает распадаться на партикулы, но внешне растения выглядят как морфологически целостная особь. В связи с небольшим годичным приростом, строго фиксированным заложением боковых побегов в пазухе одного и того же листа и разветвлением корневища под углом 70°–90° возможно нарастание дерновины не только центробежно, но и центростремительно, причем в последнем случае образуется второй ярус корневища в центре дерновины. При старении такой дерновины не образуется «плеши». Стареющие партикулы могут располагаться беспорядочно по всей площади, занимаемой дерновиной, а участки корневища второго яруса оказываются на поверхности почвы. Тридцатилетние растения красоднева во взрослом генеративном состоянии имеют 70–80 см в диаметре и содержат 125–130 побегов, на которых формируются 35–45 цветоносов. Развитие пазушных почек приводит к постоянному появлению новых побегов не только на периферии дерновины, но и в ее центре.

Переход растений в постгенеративный период развития нами не наблюдался.

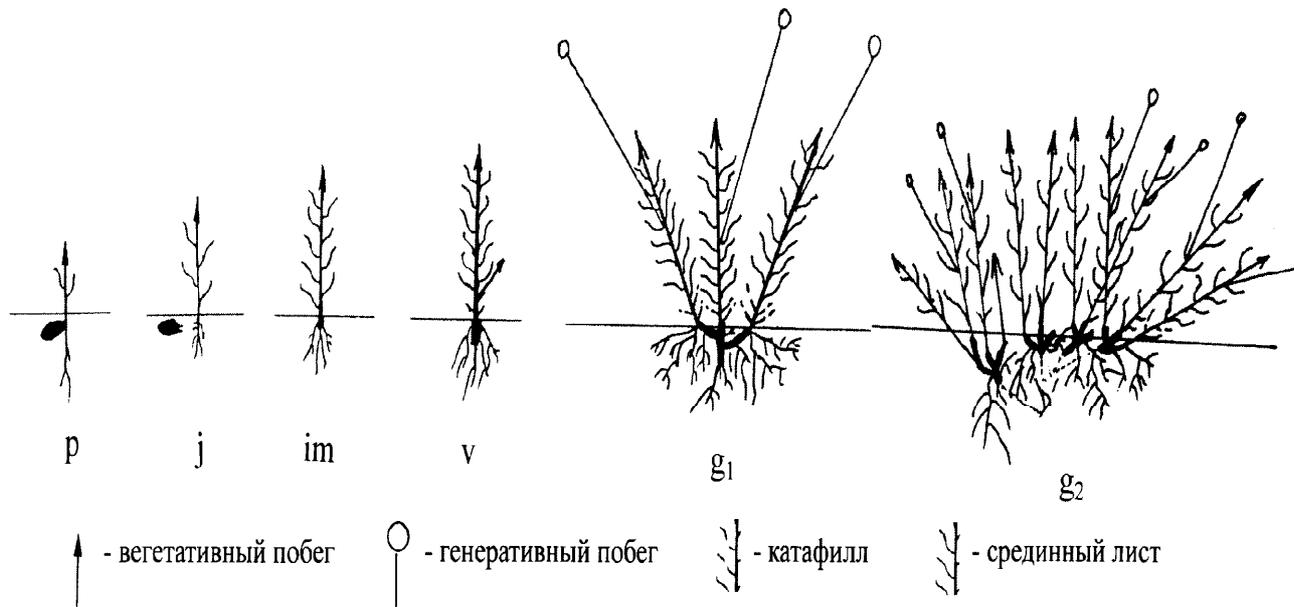


Рис. 31. Онтогенез красоднева желтого

26. Онтогенез лаготиса уральского (*Lagotis uralensis* Schischk.)

Лаготис уральский (сем. Scrophulariaceae) – моноподиально нарастающий короткочорневищный травянистый поликарпик с розеточными полицентрическими моноподиально нарастающими вегетативными и моноцентрическими удлинненными генеративными. По экологии – мезофит с чертами гигроморфной организации (Минеева, 1986). Лаготис уральский – высокогорный эндемик Урала (Горчаковский, 1975). Обитает в подгольцовом и горно-тундровом поясах, в сообществах мохово-лишайниковых, осоково-моховых и моховых горных тундр, около-снежных лугов на Северном и Южном Урале с дизъюнкцией на Среднем. Материал собирался на Северном и Южном Урале (массивы Денежкин, Косьвинский Камни, г. Ирмель).

Морфологические особенности: корневище вертикальное, короткое, посаженное немногочисленными корнями; стебель прямой, простой, 15–40 см высотой; базальные листья в числе 2–3, на черешках, листовая пластинка узко или широко-яйцевидная, по краям городчатотупозубая, стеблевые листья супротивные, сосредоточены в верхней части стебля, сидячие, полустеблеобъемлющие. Соцветие во время цветения продолговатое (2–5 см) удлинняющееся до 10 см; цветки сидячие в пазухах прицветников; чашечка цветка трубчатая, впереди расколотая, венчик грязновато-белый с цилиндрической трубкой, согнутой ниже середины почти под прямым углом, верхняя губа наверху выемчатая, нижняя губа двулопастная. Гинецей паракарпный, из 2-х плодolistиков. Плод – двугнездная коробочка, содержит 2 семени (Флора СССР, 1955). Плоды длиной 4,5–5 мм и шириной 2–2,5 мм, нераскрывающиеся, цвет от светло-коричневого до темно-каштанового. Одно из семян обычно недоразвито. Плоды осыпаются вблизи материнского растения в середине – конце августа.

Онтогенез лаготиса уральского представлен на рис. 32.

Семена 3–3,5 мм длиной, цвет семенной кожуры варьирует от золотистого до светло-коричневого. До 50 % объема семени занимают две семядоли длиной до 3 мм. Семенам лаготиса свойственен глубокий органический покой, для снятия которого необходима длительная стратификация низкими температурами (Томилова, 1977). Прорастание семян надземное в начале – середине июня. В лабораторных условиях прорастание семян лаготиса происходит медленно (на 20–30 день).

ПРЕГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. Сохраняются верхушечная почка, главный побег вегетативный, является укороченным побегом со сближенными узлами и с моноподиальным нарастанием.

ПРОРОСТКИ высотой 2–2,5 см, имеют две узколанцетные семядоли. Гипокотиль длиной 1–1,5 см. Корневая система представлена главным корнем длиной 2–3 см и 1–2 отходящим боковыми корешками. У некоторых растений наблюдалось спиральное закручивание главного корешка, что, по мнению ряда авторов, является одним из способов вытягивания растения в почву (Красильников, 1963; Игнатьева, 1967). Так, в самом начале развития начинает проявляться геофилия. Семядольная стадия длится один вегетационный период. Листовые зачатки верхушечной почки трогаются в рост на втором году жизни.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой 3–8 см. Из верхушечной почки развивается один цельнокрайний ланцетовидный лист. Корневая система двулетних растений представлена системой главного корня и 3–4 придаточными корнями. Главный корень отмирает на третьем году, тогда же начинает формироваться эпигеогенное корневище. Раннее отмирание главного корня связано с характером субстрата: показано, что на уплотненной щебнистой, либо глинистой почве главный корень у многих видов отмирает быстрее (Голубев, 1956). У 4–5-летних особей лаготиса уральского корневище короткое ($M = 0,49$ см) с 5–6 придаточными корнями. Ювенильное состояние длится 2–7 лет.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены розеточными моноподиально нарастающими побегами с 1–2 базальными листьями овальной или продолговато-ланцетовидной формы длиной 2–6 см и шириной 1–4 см. Помимо центральной жилки формируются 2–3 пары боковых, не замыкающихся в петлевидную структуру. Край листа слабо городчатый. Высота – 6–12 см ($M = 8$ см). Развитое корневище, у большинства особей не превышает 1 см ($M = 0,87$ см). Придаточные корни числом 8–10 имеют нескольких порядков ветвления. Почки вегетативные, открытого типа, емкостью от 3 до 4 листовых зачатков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения. В верхушечной почке формируются 2–3 равновеликих листа, с продолговато-ланцетовидной, реже овальной листовой пластинкой, длиной 4–9 см и шириной 1,5–5 см. Край листа ясно городчатый. Жилкование петлевидное: 4–5 пар боковых жилок, образующих петлевидные структуры двух порядков. Изредка за счет деятельности боковых меристем развиваются дополнительные вегетативные оси II порядка. Развитое корневище с 12–16 слабо ветвящимися придаточными корнями. Вокруг главной оси начинает формироваться обкладка из отмерших листьев.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. Главная ось неопределенно долго остается в вегетативном состоянии, цветonoсные побеги боковые, развиваются в пазухах листьев главной оси из почек возобновления. Верхушечные почки открытые, полностью сформированы в предзимний

период. Зачаточный генеративный побег со слабо дифференцированными стеблевыми листьями и соцветием закладывается в пазухе недоразвитых зеленых осенних листьев или первых листьев главного побега. Сохранению моноподиального способа нарастания способствует формирование укороченных междоузлий и активная втягивающая деятельность корней. Дополнительные цветonoсные побеги развиваются из спящих почек. Развитие монокарпических побегов обычно происходит по моноциклическому типу, реже – по полициклическому, либо характеризуется неполным циклом развития (почка отмирает в вегетативном состоянии).

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Из верхушечной почки развиваются розеточный побег с 1–2 базальными листьями (ось I порядка) и одиночный генеративный полурозеточный побег (ось II порядка). Листовая пластинка прикорневого листа продолговато-ланцетовидной или ланцетовидной формы, реже – овальная, край листа городчатый. Цветonoсный побег высотой 14–22 см имеет 2–3 удлинённых междоузлия. Соцветие колосовидное рыхлое, 3–5 см, содержит 10–30 цветков. Удлиненная часть моноподиального побега однолетняя, отмирающая после плодоношения, базальная – скелетная, многолетняя, в результате втягивающего действия корней погружается в почву, превращаясь в эпигеогенное корневище, вертикальное или слегка изогнутое длиной до 3 см и до 1 см в диаметре. Это состояние длится 1–3 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Кроме верхушечной почки смешанного типа реализуются несколько боковых почек возобновления, вегетативных и смешанных. 3–4 почки ежегодно закладываются как пазушные и в дальнейшем располагаются на корневище под чешуями отмерших листьев. Локализация почек во многом определяет их структуру (Игнатъева, 1965). За счет покоящихся почек, локализованных ближе к апексу, образуются 1–2 дополнительные генеративные полурозеточные побеги II порядка, высотой 19–40 см и вегетативные розеточные побеги II порядка. Из отдельных спящих почек изредка образуются слабые розеточные побеги с 1–2 мелкими листьями ювенильного типа. Реже наблюдалось развитие по симподиальному типу, когда генеративный побег формируется из главной оси. Розеточные листья с продолговато-яйцевидной или яйцевидной листовой пластинкой. Край листа городчатый. Стеблевые листья сидячие супротивные, иногда очередные, широко-яйцевидные или округлые в количестве 3–5 пар. Соцветие колосовидное, 6–12 см длиной с числом цветков до 200. Перерывы в цветении – обычное явление для лаготиса уральского в естественных местообитаниях: растения цветут с интервалом в 2–7 лет. В градиенте высоты длительность интервалов увеличи-

вается, что связано с ужесточением режима основных климатических факторов. Корневище развитое вертикально– или горизонтально изогнутое (длиной до 7 см), начинающее отмирать в базальной части. Число придаточных корней достигает 50. Реже встречается ветвящееся корневище, образованное нарастанием боковых почек. Разрушение старого конца такого корневища может приводить к формированию компактного клона из 2–13 партикул (Жукова, Османова, 1995). Процесс «углубления» корневища здесь достигает своего максимума: верхушечная почка погружена в почву на глубину 3–10 см. Увеличивается мощность обкладки из отмерших листьев.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Преобладание процессов отмирания над новообразованием. Закладываются 1–2 пазушные почки. Главная ось представлена укороченным вегетативным побегом с 1–2 базальными листьями, цветonoсный зачаток цветка нередко отсутствует (рис. 32). Листовая пластинка округлой или продолговатой формы с ясно городчатым краем. Единственный генеративный побег (16–29 см) с 2–4 парами стеблевых листьев часто развивается из спящей почки. Соцветие шаровидное, 2–3 см в диаметре. Цветки (от 50–70) в большинстве недоразвиты. На корневище – крупные (до 20 % поверхности) очаги некрозов. Число придаточных корней 10–25.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. Отсутствуют генеративные побеги и их зачатки в меристемах (почки вегетативные). Моноподиальный тип нарастания сменяется симподиальным в связи с отмиранием верхушечной почки и реализацией боковых замещающих. Вегетативное размножение в форме старческой неспециализированной партикуляции. Старые особи редки в популяциях, что связано с краткостью этого периода.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения в подземной сфере имеют развитое корневище. Придаточные корни сконцентрированы в его апикальной части. Базальная часть корневища быстро отмирает. В надземной сфере реализуется, как правило, одна вегетативная верхушечная почка. В прикорневой розетке, окруженной развитой войлоковидной обкладкой из отмерших листьев, формируется 2–3 базальных листа. Листовая пластинка округлая, редко широко-яйцевидная, край слабо городчатый.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют почти сгнившее фрагментированное корневище темно-бурого цвета с малым (5–7) числом придаточных корней. Отмирает верхушечная почка. Реализуется 1 (редко 2) замещающие вегетативные почки с низкой емкостью (3–4 листовых зачатка). Мощная обкладка из отмерших листьев. Листовая пластинка значительно уменьшается в размерах, формой напоминая листья молодого типа. Возможна старческая неспециализированная партикуляция: после

отмирания главной оси трогаются в рост одна, две или несколько боковых спящих почек. Нарастая моноподиально, боковые меристемы формируют собственную систему втягивающих корней. Партикулы отделяются после полной фрагментации корневища. Отделившаяся партикула представлена моноподиально возобновляющейся особью с 1–2 листочками в прикорневой розетке. Жизненный потенциал этих особей невелик: вскоре отмирает главная ось, появляются замещающие оси I и II порядков, и растение, минуя генеративный период, переходит в сенильное состояние. Очень редко реализуется иной вариант развития (найден один образец): на оси II порядка материнской особи из спящей почки формируется удлинённый столонообразный побег, относящий почку возобновления в сторону. Подобный тип подземных побегов трактуется как промежуточный вариант между эпигеогенным и гипогенным корневищем (Дубровная, 2000). Развивающаяся из такой почки вполне жизнеспособная особь способна последовательно пройти весь путь развития. Возможно, это связано с тем, что партикула избегает непосредственного контакта с отмершими частями материнского растения, накопившимися в обилии к сенильному состоянию. Клонирование в сенильном состоянии для лаготиса является предсмертным распадом особи и для сохранения вида в ценозе значения не имеет.

Таким образом, полный онтогенез лаготиса уральского протекает по Б-типу: преимущественно в одном поколении, возможна старческая партикуляция сенильных особей с неглубоким омоложением (Жукова, 1995).

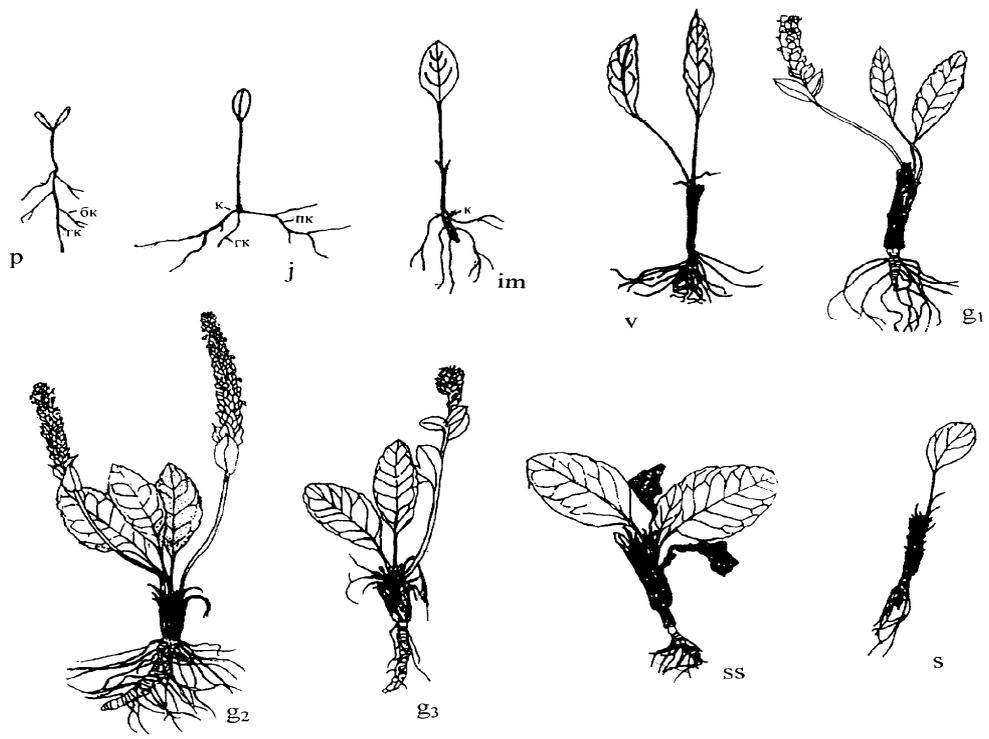


Рис. 32. Онтогенез лаготиса уральского

27. Онтогенез ластовеня обыкновенного, или лекарственного (*Vincetoxicum hirundinaria* Medik.)*

Ластовень лекарственный – многолетнее короткокорневищное травянистое растение с удлинёнными моноциклическими побегами из семейства ластовневые (Asclepiataceae).

Ластовень лекарственный имеет ползучее укороченное эпигеогенное корневище с многочисленными придаточными корнями и несколько надземных полых, двурядно опушенных побегов высотой около 75 см. Листья цельнокрайние, с короткими черешками, верхняя сторона листовой пластинки темнее нижней. В верхней части побега листья ланцетные, а в нижней – яйцевидно-ланцетные, удлинённые, заострённые на верхушке. Листорасположение на побеге супротивное. Цветки обоеполые, актиноморфные, мелкие желтовато-белые с неприятным запахом, собраны в малоцветковые зонтиковидные соцветия в пазухах верхних листьев. Венчик желтовато-белый, 8–10 мм в диаметре. Корона 5-лопастная. Плоды – стручковидные, голые, вскрывающиеся листовки, с многочисленными яйцевидными уплощенными семенами, снабженными пучком длинных шелковистых волосков. Цветет в июне–июле, семена созревают в августе–сентябре.

С лекарственной целью используют корневище и корни, листья и семена. Корни собирают осенью, семена – после созревания, листья в период цветения растения.

Растение содержит гликозиды асклеиадин, винцетоксин и асклепоновую кислоту, а также ситостерины, амиалоиды. Ластовень лекарственный ядовитое растение, поэтому его применение требует осторожности.

Ластовень лекарственный используется как мочегонное, слабительное, рвотное, жаропонижающее, потогонное, антисептическое, антигрибковое и очищающее кровь средство. Корни и листья обладают ранозаживляющим действием, а семена – обезболивающим. В народной медицине Болгарии рекомендуется при заболеваниях почек, отеках в брюшной полости, а также как слабительное и стимулирующее ментрацию средство (Зимин, 1992)

Его используют при аменорее, артрите, асците, гипертонической болезни, болезни Боткина, водянке, диабете, дисменорее, лихорадке, малярии, укусах змей (Подымов, Сулов, 1990; Попов, 1992; Куприянов, Веретенников, Шишов, 1995; Растительные ресурсы..., 1996; Палов, 1998; Кортинович, 1998).

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

Кроме лекарственного, ластовень имеет хозяйственное значение.

Первые опыты добычи каучука из этого растения были проведены в США в 1875 г., а в СССР – в 1929 г. Летучки семян использовали как набивочное средство на поплавки понтонов, спасательные круги, а из стеблей делали волокно, которое шло на веревочные изделия и рядно. В семенах 15–18 % пищевого масла. В Канаде молодые стебли ластовеня лекарственного едят как спаржу, из них и цветков готовят сладкий сироп. В настоящее время рекомендуется для юга России как эфиромасличное растение, которое дает до 7–10 кг/га экстракта с запахом гиацинта (Фролов и др. 1962). Медоносное, декоративное и пескозакрепляющее растение. Кормовое для пятнистых оленей. Для овец ядовито (Куприянов, Веретенников, Шишов, 1995).

Сбор материала был осуществлен в окрестностях санатория «Кленовая гора», расположенном в Волжском районе Республики Марий Эл.

При описании индивидуального развития данного вида использовали периодизацию онтогенеза, предложенную Т.А.Работновым (1950), дополненную А.А.Урановым (1975) и их учениками (Ценопопуляци..., 1976, 1988).

Онтогенез ластовеня лекарственного представлен на рис. 33.

Проращивание семян надземное.

ПРОРОСТКИ – небольшие однопобеговые растения с двумя семядольными листьями и двумя первыми настоящими листьями. Корневая система стержневая с главным корнем длиной 1–2 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ – однопобеговые высотой до 5,5 см, с длиной гипокотилия – 0,7 см и эпикотилия – 4,8 см, с 1–2 парами проростых ланцетных листьев длиной до 1,5 см и шириной 5–6 мм. Подземные органы представлены главным корнем длиной 2,0–2,5 см и боковыми корнями I порядка. У особой ластовеня в этом состоянии появляются 3–5 светлых придаточных корней длиной до 5 см.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют ортотропный удлинённый побег высотой до 8 см, на котором имеются 2–3 пары листьев длиной 2,0–2,5 см и шириной 8–10 мм. Главный корень отмирает. Подземные органы представлены коротким корневищем с придаточными корнями длиной 5–8 см.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ могут быть с одним или несколькими удлинёнными вегетативными побегами высотой 20–25 см, которые формируются из почек возобновления на корневище. На вегетативных побегах находятся 6–8 пар яйцевидно-удлинённых листьев взрослого типа, длиной 3–4 см и шириной 1,0–1,5 см. Подземные органы хорошо развиты и представлены горизонтально-направленным ко-

ротким эпигеогенным корневищем с многочисленными светлыми придаточными корнями длиной 8–10 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют 1–2 генеративных, высотой 30–35 см и 1–2 вегетативных побега, на каждом из которых находятся 7–10 пар листьев. На генеративных побегах в пазухах верхних 3–4 пар листьев формируются соцветия – ложные зонтики. Короткое корневище не имеет признаков старения. От него отходят светлые придаточные корни. Число их увеличивается по сравнению с особями в предыдущем состоянии.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ – самые мощные, имеют несколько вегетативных и генеративных побегов. По сравнению с молодыми генеративными растениями число их увеличивается в 2 раза. Высота растений достигает более 60 см. На побегах может быть по 10–14 пар листьев длиной до 10 см, шириной до 5 см. На подземных органах заметны признаки старения, часть придаточных корней становятся темными. На корневище хорошо видны крупные закрытые почки возобновления.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ часть побегов отмирает, сохраняется 1–3 вегетативных и 1–2 генеративных побега. Внешне они напоминают особи в молодом генеративном состоянии. Часть листьев в основании побегов отмирает. Корневище темнеет, в это время апикальная часть его начинает разрушаться и отмирать. Число почек возобновления меньше, чем в средневозрастном генеративном состоянии.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют 1–3 вегетативных побега с 3–4 парами листьев, высотой 10–15 см. На корневище заметны следы не только отмерших придаточных корней, но и отмерших генеративных побегов; светлых корней немного (5–6), остальные – темные.

СЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ небольшие, высотой 7–10 см, однопобеговые с 2–4 парами листьев. На старом корневище светлых корней нет, имеется несколько темных отмирающих корней.

Онтогенез ластовеня лекарственного относится к типу В (Жукова, 1995, 2001).

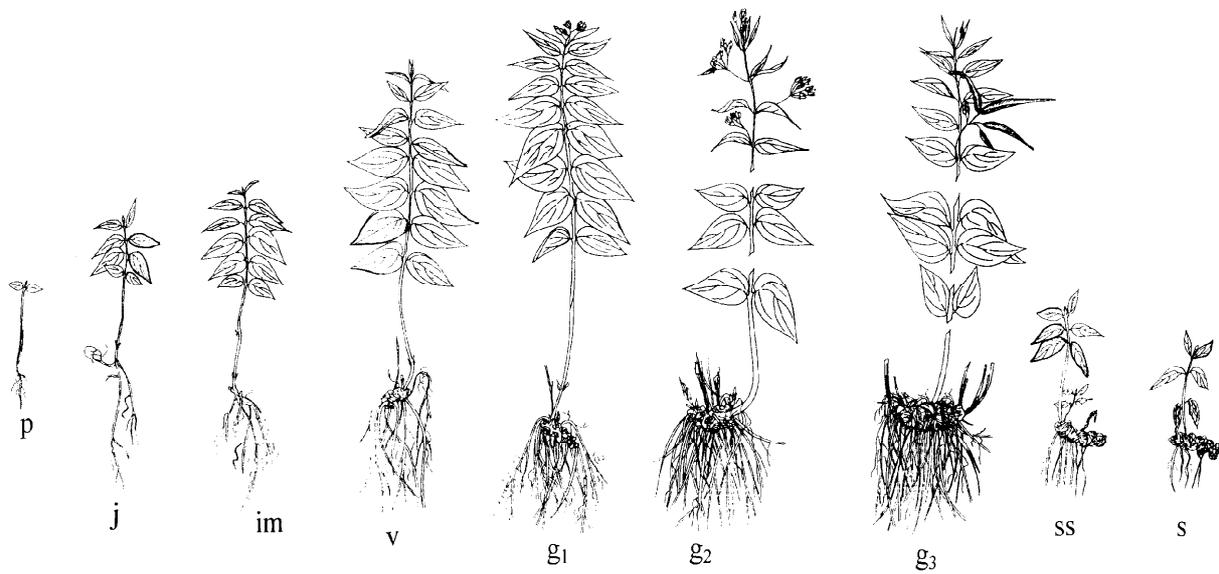


Рис. 33. Онтогенез лавоеня лекарственного

28. Онтогенез ломоноса прямого (*Clematis recta* L.)

Ломонос прямой – относится к семейству Ranunculaceae, травянистый вертикально-короткочерешковый симподиально возобновляющийся многолетник с длинными шнуровидными корнями и многочисленными прямостоячими удлинёнными монокарпическими побегами, несущими супротивные непарноперистосложные листья и терминальные многоцветковые щитковидные соцветия.

Стебли тонкобороздчатые, за исключением узлов, полые, высотой до 2,5 м, диаметром – 4–8 мм, в верхней части короткоопушенные, ветвящиеся только в области соцветия. Эпигеогенное корневище длиной 10–20 см, образовано сохраняющимися живыми в течение ряда лет основаниями побегов возобновления, включающими до 4–5 метамеров с чешуевидными листьями, пазушными почками и многочисленными каштаново-бурыми слабо ветвящимися корнями. Нижние 1–2 пары ассимилирующих листьев часто простые, яйцевидные, последующие – непарноперистосложные голубовато-зеленые с бороздчатыми, голыми или слабо опушенными черешками. Листочки, в числе 3–11, более или менее отставленные, короткочерешковые, крупные (до 10 см длиной и 5 см шириной), яйцевидные, на верхушке заостренные, при основании клиновидно суженные или слегка сердцевидные, цельнокрайние, снизу опушенные длинными (около 0,25 мм) простыми одноклеточными волосками, с выступающими жилками, сверху голые, более темные.

Соцветие щитковидно-метельчатое из многочисленных более или менее широко раскрытых белых или желтоватых гемициклических цветков. Околоцветник простой, актиноморфный из 4–6 лепестковидных листочков. Листочки узкояйцевидные или продолговато-обратноклиновидные, 8–15 мм длиной, 5–6 мм шириной, снизу коротко опушенные, сверху голые. Андроцей из многочисленных спирально расположенных тычинок. Тычиночные нити уплощенные, длиной около 5 мм, внутренние более короткие (3 мм). Пыльники двугнездные, сидячие, вскрывающиеся продольной щелью. Пыльца 3-бороздная, скульптура спородермы шипиковатая (Савицкий, 1981). Гинецей апокарпный, образован многочисленными (до 15) свободными плодиостиками, содержащими по одному семязачатку. Плод – ациклический многоорешек из 7–15 плодиков-орешков. Плодики округлые, 4–5 мм в диаметре, уплощенные с боков, с выпуклой окраиной и длинным перистоволосистым стилодием, способствующим анемохории. Масса 100 плодиков от 760 до 1140 мг.

Ломонос прямой – растение длительной вегетации, раннелетнего цикла цветения (Голубев, 1962). Цветет в июне–июле. Опыляется

насекомыми и ветром. Диссеминация заканчивается в августе или растягивается до начала октября.

Побеги ломоноса прямого содержат 0,04–0,55 % анемонина, максимальное число которого приходится на начало созревания плодов. Плоды содержат 14,6–15,4 % жирного масла. В официальной медицине применение ломоноса прямого очень ограничено, главным образом при онкологических заболеваниях. В гомеопатии надземные части используются в свежем виде при заболеваниях мужских половых органов, настоек – при венерических болезнях, отвар – наружно при чесотке. В народной медицине применяются листья: в Болгарии – при язве желудка, мигрени, гнойных воспалениях кожи, в России – при головной боли, лихорадке, чесотке. В народной ветеринарии Болгарии побеги используются для лечения гнойных ран, водные отгоны и экстракты обладают бактерицидными свойствами (Растительные ресурсы СССР, 1984).

Учитывая динамику накопления биологически активных веществ в побегах, сбор лекарственного сырья следует проводить в конце фазы цветения с интервалом в 2–3 года.

Ломонос прямой – средиземноморско-европейский вид (Гроссгейм, 1950). Ареал его охватывает Западное Средиземноморье, Среднюю Европу, Балканский и Малоазиатский полуострова; на территории России – средние, южные и западные районы Европейской части, Кавказ; наиболее широко распространен в черноземной полосе. По данным одних авторов (Клеопов, 1941), ломонос прямой относится к неморальной флоре, по мнению других, он является лугово-степным эколого-фитоценотическим элементом. Широко распространен в лесостепной и степной зонах Евразии (Кречетович, 1931). Произрастает в пойменных дубравах, по опушкам и полянам широколиственных и смешанных лесов с преобладанием дуба черешчатого и липы мелколистной, в кустарниках по сухим местам, нередко образуя густые заросли, сравнительно редко встречается в типчакowo-разнотравных фитоценозах.

Онтогенез ломоноса прямого представлен на рис. 34.

СЕМЕНА ломоноса прямого с маленьким (около 0,6 мм длиной), но дифференцированным на органы зародышем, со всех сторон окруженным обильным эндоспермом, содержащим алейроновые зерна и капли жира. Зародыш имеет две семядоли, по длине равные его осевой части, включающей короткий гипокотиль и зародышевый корешок. Почечка представлена плоским узким конусом нарастания. Период внутрисеменного развития зародыша после диссеминации длится около 3-х месяцев, в течение которых размер семядолей увеличивается

в 2–2,5 раза. К моменту прорастания почечка остается недифференцированной. Прорастание начинается с удлинения зародышевого корешка. Для ломоноса прямого характерен подземный тип прорастания.

ПРОРОСТОК имеет две, заключенные внутри семенной оболочки короткочерешковые (2–3 мм) семядоли с обратнойцевидными или широкояйцевидными (3–5 мм длиной, 2–4 мм шириной) пластинками, почечку с 2–3 листовыми примордиями, короткий (до 2–3 мм) гипокотиль и проникающий на глубину 6–7 см главный корень коричневого цвета. Состояние проростка длится несколько месяцев. В течение первого года в большинстве случаев растение ведет подземный образ жизни. К концу осени из почечки развивается укороченный подземный этиолированный побег с 5–8 парами листовых зачатков. Семядоли, заключенные в семенной кожуре, сохраняются живыми до следующего вегетационного сезона.

ЮВЕНИЛЬНОЕ растение характеризуется развитием удлиненного (до 7 см) главного побега с 3–5 парами чешуевидных, 1 парой листьев с недоразвитыми пластинками и 2–3 парами короткочерешковых (3 мм длиной) яйцевидных (до 1,5 см длиной, 1 см шириной) ассимилирующих листьев. В пазухах семядолей и листьев закладываются почки. Главный корень у ювенильных форм проникает на глубину 10 см, ветвится до корней III порядка.

ИММАТУРНЫЕ особи имеют короткое вертикальное эпигеогенное симподиально нарастающее корневище, состоящее из базальных участков надземных побегов длиной 1–2 см с чешуевидными листьями, пазушными почками и придаточными корнями. Верхняя, ближайшая к поверхности пазушная почка становится почкой возобновления. Ежегодно развиваются 1–2 надземных удлиненных прямостоячих побега, достигающих высоты 30 см и несущих до 10 пар листьев. Листья остаются простыми, короткочерешковыми, пластинки цельные, сердцевидные, достигают длины 2,5 см и ширины 1,5 см. На корневище развиваются придаточные корни, а главный корень утрачивает доминирующее значение. Раскрытие одновременно нескольких почек возобновления обуславливает ветвление корневища и формирование полицентрической особи. Имматурное состояние длится 3–4 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения отличаются побегами, в листовой серии которых вслед за цельными появляются непарно-перистосложные листья. Куст включает до 7 побегов возобновления 1,5–1,8 м высотой, несущих, кроме чешуевидных, до 8 пар ассимилирующих листьев. Юрская изменчивость перистосложных листьев проявляется в увеличении числа слагающих их листочков с 3 до 9.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи внешне сходны с взрослыми вегетативными. Генеративные побеги неспециализированные. На открытых местообитаниях они достигают высоты 1,5 м, в лесу – 1,8 м, до терминального соцветия несут 1–3 пары низовых листьев, 1–2 пары срединных с цельной пластинкой и 4–5 пар непарно перистосложных листьев из 5–11 листочков. Монокарпические побеги моноциклические. Главный корень отмирает, функционирует система длинных (до 2 м) придаточных корней, отходящих от корневища.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют вид плотного куста, включающего многочисленные (до 18) генеративные побеги, образующиеся из почек возобновления и несколько (1–4) вегетативных, формирующихся из спящих почек, расположенных на глубине более 5 см. Первые достигают 2,5 м высоты при диаметре до 1,5 см, несут, кроме чешуевидных и цельных, до 5–7 пар короткочерешковых (до 30 мм) крупных (15–17 см длиной и 19–20 см шириной) непарно перистосложных листьев, включающих до 11 листочков (7–9 см длиной, 4–4,5 см шириной) и крупное щитковидное соцветие из нескольких десятков цветков. Вторые – обычно не превышают высоты 1 м, находятся на разной стадии морфогенеза и различаются по числу метамеров и сложности листовых пластинок. Семенная продуктивность средневозрастных особей достигает 4000 семян.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи отличаются меньшим числом и меньшей высотой (до 1,5–1,8 м) побегов возобновления, разрушением наиболее старых ветвей корневища и нередко отделением парцелл.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи характеризуются развитием на обособившихся участках корневища немногочисленных (1–2) более коротких (1,2–1,0 м) вегетативных побегов с перистосложными листьями.

СЕНИЛЬНЫЕ особи – отделившиеся парцеллы, имеющие участок корневища с мелкими почками и единичными вегетативными побегами 0,8–0,9 м высотой с перистосложными и простыми листьями.

Полный онтогенез ломоноса прямого может составлять несколько десятков лет.

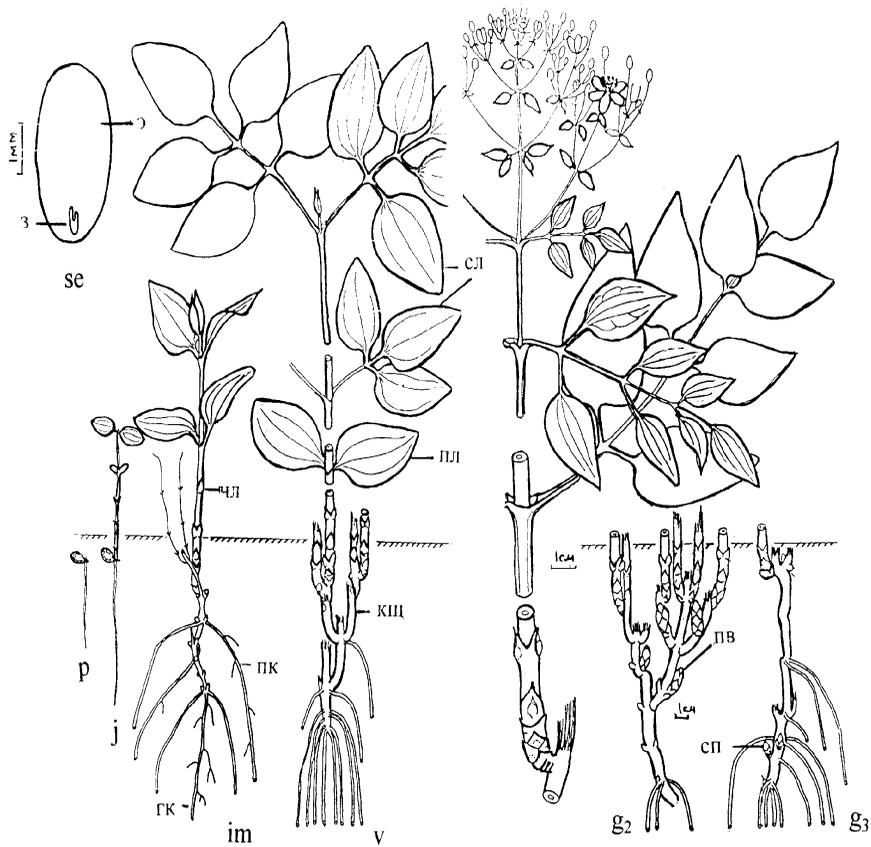


Рис. 34. Онтогенез ломоноса прямого

29. Онтогенез медуницы мягкой (*Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem.)

Медуница мягкая – короткор корневищный многолетник из семейства бурачниковых – Boraginaceae.

Взрослые особи имеют эпигеогенное корневище со шнуровидными придаточными корнями. Корневище возникает за счет погружения базальной части годичных побегов в почву при втягивающей деятельности придаточных корней. Годичные приросты корневища обычно длиной 0,8–2,5 (до 7) см и диаметром 0,1–0,3 см, с 4–10 придаточными корнями длиной 7–20 см, диаметром 0,1–0,4 см. Более половины придаточных корней на расстоянии 5–6 см от начала своего отхождения от корневища имеют тонкие боковые корни, у остальных боковые корни сравнительно равномерно располагаются по всей длине. Молодые придаточные корни светлоокрашенные, почти белые, по мере старения темнеют, отмершие – почти черного цвета.

Побеги медуницы мягкой монокарпические полурозеточные, дидицические. Вегетативная розеточная часть побега появляется в мае в период цветения особей, за сезон на ней формируется 5–10 черешковых листьев. Листья мягко и коротко опушены тонкими волосками. Листовые пластинки эллиптические, заостренные на верхушке, длиной 17–30 см и шириной 3–10 см, основания их слегка низбегают на черешок, почти равный по длине листовой пластинке.

Генеративный полурозеточный побег появляется в конце апреля или в мае на второй год развития из терминальной почки розеточного побега. Годичные побеги имеют высоту 15–42 см, несут 7–10 очередных заостренных сидячих, кроме первых двух листьев. Длина листьев – 3,0–8,5 (10) см, ширина – 1,3–3,5 см. Побег и листья опушены протыми и железистыми волосками.

Соцветие цимоеидное – двойной завиток (Федоров, Артюшенко, 1979). Цветки 5-членные с двойным околоцветником. Чашечка с железистым опушением, на 1/3 надрезана на треугольно-ланцетные доли, при плодах расширяющаяся. Венчик с колокольчатым отгибом до 1,4 см в диаметре, с узкой трубкой и пучками волосков в зев. Окраска венчика меняется по мере старения цветка от розовой до фиолетово-синей. Андроцей 5-членный, основания нитей сросшиеся с трубкой венчика. Гинецей ценокарпный из двух плодолистиков, столбик один. В цветке выражена гетеростилия. Цветение обычно начинается на 6-й год жизни особей, но возможны вариации в зависимости от условий обитания. Плод ценокарпный дробный с 4 сухими односемянными эремами в каждом ценобии (Каден, Закалюкина, 1965).

В народной медицине трава широко используется как кровоостанавливающее средство, считается эффективной при катарах дыхательных путей и детском туберкулезе легких (Полезные растения..., 1972). Научными исследованиями выявлено уникальное кроветворное и регуляторное действие на свертывание крови экстрактов из ее надземной части (Киселева, Назаров-Рыгдылон, 1978; Левен, Герберт, 1985).

Вид также ценится как хороший медонос и как раннецветущее декоративное в озеленении (Зубкус и др., 1962).

Ареал вида дизъюнктивный, евразийский с 3-мя крупными локусами: в Средней и Восточной Европе, в Сибири и на Кавказе. Вид встречается также в восточной части Горного Алтая, на севере-востоке Тувы, в Тарбагатае, Джунгарском Алатау, заходит в северную часть Монголии (Крылов, 1937; Попов, 1953; Доброчаева, 1981). Восточная граница проходит по 108–109° в.д.

В Сибири медуница мягкая произрастает в лесной и на северной окраине в лесостепной зоне в разреженных хвойных, лиственных и смешанных лесах, на их опушках, в зарослях кустарников и на лугах. В горных районах поднимается до высоты 1400 м над уровнем моря. В растительных сообществах, как правило, является обычным видом с невысоким обилием (sp, sol) и только в пихтачах кустарниково-широколиственных и таволгово-папоротниковых изредка переходит в группу доминантов (Крылов, 1961).

На восточной границе распространения медуница мягкая обычная в травяных светло-хвойных лесах (Малышев, Пешкова, 1984), тогда как в Европейской части ареала характерна для травяного покрова дубрав, широколиственных и смешанных лесов*.

Нами материал по онтогенезу медуницы мягкой был собран в типичном для вида местообитании в производном травяном сосново-березового леса (ББ4С±Ос) расположен на террасе правобережья Обского водохранилища в лесостепи Приобской ландшафтно-степной зоны.

Медуница мягкая под пологом деревьев встречается в небольшом обилии, взрослые особи ее 1–2 побеговые. В окнах вид образует пятна площадью 5–14 м², где на ее долю в проективном покрытии травостоя приходится 5–6 %. Взрослые особи многопобеговые, в форме куста.

* Примечание от редакции:

Впервые этапы онтогенез медуницы мягкой описаны были М.М. Шик (1953) и Г.П. Рысиной (1973). Автором первого описания полного онтогенеза *Pulmonaria obscura* является О.В. Смирнова (1987), по материалам собранным в широколиственном и хвойно-широколиственных лесах Европейской части России

Онтогенез медуницы неясной представлен на рис. 35.

СЕМЕНА медуницы формируются в односемянных сухих плодах эремах, собранных по 4 в ценобиях. Эремы 4–5 мм длины и 2 мм ширины имеют чуть смещенную от оси и туповатую верхушку и расширенное основание, с помощью мясистого придатка прикрепляется к гинобазису. Плодовая оболочка плотная, скорлупообразная, черного цвета. Семя без эндосперма, с прямым, полностью сформированным бесцветным зародышем и тонким пленчатыми семенными оболочками, плотно прилегает к околоплоднику. Созревание и рассеивание плодов происходит в мае–июне. Единичные эремы (не более 4 %) могут при подходящих метеоусловиях прорасти в августе в год своего созревания. Основная масса семян проходит естественную стратификацию в осенне-зимней период и прорастает обычно в первый половине мая.

ПРОРОСТКИ имеют два фотосинтезирующих короткоопушенных на верхней стороне семядольных листа длиной 1,0–1,5 см и шириной 0,5–1,0 см на коротких (0,2 см) черешках. Главная жилка листа хорошо выражена. Из верхушечной почки между семядолями разворачиваются 1–2 настоящих листа, мягкоопушенных, на черешках длиной 3–4,5 см. Листовые пластинки ланцетной формы, с острой верхушкой, имеют длину 3–4 см и ширину 1,3–1,8 см. Гипокотиль светлоокрашенный, округлого сечения, неопушенный, около 1 см длиной. Главный корень 4–7 см длины с первыми короткими боковыми ответвлениями. В состоянии проростков растения находятся в течении 1,5–2 месяцев.

После отмирания семядольных листьев растение переходит в **ЮВЕНИЛЬНОЕ** онтогенетическое состояние. У ювенильных особей годичный побег розеточный с 2 (3) листьями удлинненно-ланцетной формы. Длина листовых пластинок 3,5–6,0 см, ширина 1,5–2,0 см, длина черешков 4–8 см, опушение мягковолосистое. Диаметр главного корня у основания около 0,2 см. На гипокотиле появляются 1–2 придаточных корня длиной до 4 см, толщиной менее 1 мм. С появлением придаточных корней начинается формирование эпигеогенного корневища. Придаточные корни втягивают гипокотиль в почву, от чего главный корень меняет вертикальное положение на наклонное. Продолжительность онтогенетического состояния 1–2 года.

ИММАТУРНЫЕ ОСОБИ представлены 1 моноподиальным розеточным побегом, разворачивающим 3–5 черешковых листьев. Листовые пластинки эллиптической формы с острой верхушкой, длина листовой пластинки 6–9 см, ширина 3 см, длина черешка до 8–9 см, толщина 0,2–3,0 мм. Главный корень отмирает, гипокотиль еще сохраняется. Годичный прирост розеточного побега втягивается в почву придаточными корнями и образует короткое корневище длиной 0,8–1,0 см

и диаметром 0,15–0,2 см. Придаточные корни на годичном приросте корневища в числе 4–5, длиной 7 см и толщиной 0,1 см.

В ВИРГИНИЛЬНОМ онтогенетическом состоянии число розеточных листьев на годичном побеге за вегетационный сезон достигает 6 (8). Длина черешка увеличивается до 14–20 см, длина листовой пластинки до 20 см, ширина ее – до 9–10 см. Форма листовой пластинки эллиптическая с острой верхушкой и низбегающим основанием. В пазухах верхних листьев закладываются 1–2 вегетативные почки, розеточный побег к осени формирует крупную генеративную почку. Корневище состоит из 2–3 годичных приростов, длина последнего 1,5–2,0 см, диаметр – 0,2–0,3 см. Общая длина корневища – 4–4,5 см. Придаточные корни длиной 1–4 см, на самом раннем приросте начинают темнеть. Длительность виргинильного состояния – 1–2 года.

МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние. Медуница зацветает на 5–6-й год жизни. На моноподиально нарастающем главном побеге весной образуется удлиненная часть с верхушечным соцветием. В период цветения разворачивается почка из пазухи верхнего листа розеточного побега, и моноподиальное нарастание особей сменяется на симподиальное. Молодые генеративные растения имеют 1–2 годичных удлиненных и 2–3 годичных розеточных побега. Базальная часть розеточного побега погружена в почву и несет чешуевидные листья и 4–6 (8) придаточных корней, надземная часть с крупными черешковыми листьями: длина листовых пластинок 24–26 см, ширина – 9–11 см, длина черешков около 20 см. Годичный удлиненный побег имеет высоту 18–30 см, толщину 0,2–0,3 см, число цветков в соцветии 8–15. После плодоношения вся надземная часть его отмирает, оставляя рубец на корневище. Приросты эпигеогенного корневища текущего года длиннее, чем приросты предыдущих лет.

К осени на розеточном побеге формируется закрытая верхушечная почка, а в пазухах верхних листьев – боковые почки. Продолжительность молодого генеративного онтогенетического состояния – до 3-х лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи медуницы мягкой образуют куст. Диаметр его 2,5–5 см. Число удлиненных годичных побегов 4–5, розеточных – 6–10. По всем морфоструктурам растения имеют высокие показатели.

Корневище с 3 (4) ответвлениями, длина годичных приростов – 2,5–4 (7) см, толщина – 0,3–0,4 см. Придаточные корни достигают наибольшей длины и толщины, располагаются в радиусе 12–15 см от центральной оси куста. Отмирание и перегнивание старых приростов приводит к вегетативному размножению и появлению плотного клона.

Абсолютный возраст растений сложно определить, но условный составляет около 4-х лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют сниженные габитуальные параметры по сравнению со средневозрастными. Растения обычно с 1–2 удлинненными годичными побегами и 2–3 розеточными. Высота удлинненных побегов снижена до 15 см, число стеблевых листьев – 5–6, длина листьев – 2,5 см, ширина – 1 см, число цветков в соцветии – 8–12 (20). На розеточном годичном побеге разворачивается 3–4 листа. Их размеры приближаются к виргинильным.

Эпигеогенное корневище слабо ветвится, приросты текущего года короче, чем приросты предыдущих лет, имеют длину 1,0–1,5 см. Придаточные корни на приростах предыдущих лет приобретают бурую окраску.

В **СУБСЕНИЛЬНОМ** онтогенетическом состоянии симподиальное нарастание системы побегов сменяются на моноподиальное. Удлиненные годичные побеги не образуются. За вегетационный сезон формируются по 3–4 листа на розеточных годичных побегах. Пазушные почки не разворачиваются, обычно засыхают. Корневище не ветвится, приросты предыдущих лет темно-бурого цвета, разрушающиеся. На оставшихся живыми 1–2 годичных приростах корневища до 11 придаточных корней, большая часть из них со следами отмирания.

У **СЕНИЛЬНЫХ** особей, представляющих собой партикулы с единичными розеточными побегами, 1–2 черешковых листа ювенильного облика, но с более толстыми и крылатыми черешками. Корневище почти темного, черного цвета, кроме прироста последнего года. Различимая живая часть прироста текущего года имеет длину около 2 см, толщину – 0,5 см. Почти все придаточные корни, кроме 2–3 на текущем приросте, отмирают.

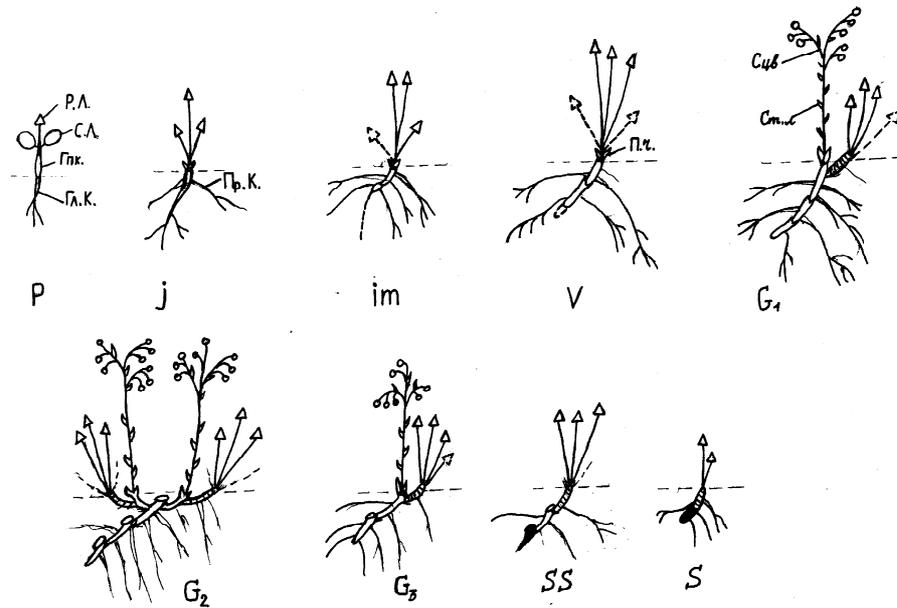


Рис. 35. Онтогенез медуницы мягкой.

Гл.к. – главный корень; гпк. – гипокотиль; пр.к – придаточный корень; с.л. – семядольный лист;
р.л. – розеточный лист; п.ч. – почечная чешуя; сцв. – соцветие; ст.л. – стеблевой лист

30. Онтогенез мыльнянки лекарственной (*Saponaria officinalis* L.)*

Мыльнянка лекарственная – короткокорневищное, поликарпическое, травянистое растение семейства гвоздичные (Caryophyllaceae). Мыльнянка имеет многочисленные вегетативные и генеративные побеги, высотой до 90 см. Корневище моноподиально нарастающее, ползучее, узловатое, сильно ветвистое, красновато-бурого цвета, с множеством придаточных корней. Побеги ортотропные, удлинённые, моноциклические, листорасположение супротивное. Листья простые, короткочерешковые, продолговато-ланцетные или эллиптические с 3–5 жилками, по краю шероховатые, длиной 5–12 см, шириной 1–4 см. Цветки актиноморфные, пятичленные, пятиугольные, на цветоножках длиной 3–10 мм. Околоцветник двойной. Чашечка имеет цилиндрическую удлинённую форму, спайнолистная из пяти чашелистиков. Венчик белый, часто с лиловым оттенком из пяти свободных лепестков. При основании отгиба лепестка имеются два придатка в виде острых язычков. Андроцей из 10 тычинок, расположенных в 2 круга. Гинецей ценокарпный, из двух плодолистиков. Пестик с 2 нитевидными столбиками, верхней завязью и центрально-угловой плацентацией семян. Цветки со слабым запахом, собраны группами (по 3–7) в ди-азиальное соцветие (Комарницкий, 1975).

Мыльнянка цветет с конца июня до августа, семена созревают в августе – сентябре (Нейштадт, 1963; Маевский, 1964).

Плод – продолговато-яйцевидная лизикарпная коробочка, раскрывающаяся небольшими зубчиками.

Мыльнянка лекарственная – ценное лекарственное растение. С лекарственной целью используют корневища с корнями, называемые «красным мыльным корнем», а иногда и траву. Мыльнянка лекарственная содержит флавоновый гликозид, санорин, тритерпеновые сапонины, в том числе гипогенин, а также пектины и слизь. Они оказывают поверхностно-активное действие по отношению к грамположительным и грамотрицательным микроорганизмам.

В научной медицине применяют корневища и корни в виде настоя или отвара, как отхаркивающее средство при бронхитах, бронхоэктазах, ларингитах и других заболеваниях верхних дыхательных путей, так как они способствуют разжижению и отхаркиванию мокроты.

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

В народной медицине мыльнянку знают как желчегонное, мочегонное, легкое слабительное, кровоочистительное, потогонное, противовоспалительное, противоревматическое, противогрибковое, улучшающее обмен веществ средство. Она также применяется при обильном скоплении газов в желудочно-кишечном тракте, при заболеваниях печени и желчного пузыря и лечения различных кожных болезней (гнойных язв, экзем, чешуйчатого лишая, фурункулеза, чесотки). Мыльнянка снимает боль в суставах при подагре и зубную боль (при жевании) (Подымов, Суслов, 1990; Попов, 1992; Махлаюк, 1992).

Растение относительно ядовитое, поэтому относиться к нему нужно с осторожностью. Прием больших доз мыльнянки может вызвать тошноту, рвоту и боли в животе. В этом случае прием препарата следует прекратить.

Измельченные корни мыльнянки с водой дают мыльную пену и их используют для мытья шерстяных и шелковых тканей (Подымов, Суслов, 1990; Махлаюк, 1992).

Часто разводится как декоративное растение.

Мыльнянка лекарственная распространена в Европейской части России, на Кавказе, Западной Сибири, Казахстане и Средней Азии.

Она произрастает в экотонных сообществах (на опушках, среди кустарников), на пойменных лугах, по песчаным берегам водоемов, на щебнистых и галечных откосах, а также в рудеральных сообществах (возле жилья, на засоренных полях и огородах). (Зимин, 1992; Попов, 1992; Горбунов, 1995; Палов, 1998).

На территории Республики Марий Эл мыльнянка лекарственная встречается довольно часто (Абрамов, 1995).

Материал для описания онтогенеза собран на суходольном лугу, в сосняке зеленомошниковом, на берегу озера Яльчик, в Волжском районе Республики Марий Эл.

Нами использована периодизация онтогенеза, предложенная Т.А.Работновым (1950), дополненная А.А.Урановым (1975) и их учениками (Ценопопуляции..., 1976, 1988).

Онтогенез мыльнянки лекарственной представлен на рис. 36.

СЕМЕНА – черные, мелкие, шаровидно-почковидные, бородавчатые.

ПРОРОСТКИ – небольшие однопобеговые растения с гипокотилем и двумя овальными семядольными листьями. Корневая система стержневая с хорошо выраженным главным корнем длиной 1–1,5 см и боковыми корнями I порядка.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ сохраняются семядольные листья, идет развитие главного ортотропного побега и главного корня. Vegeta-

тивный побег с 2–3 парами небольших листьев с одной жилкой (длина листовой пластинки – 2–2,5 см, ширина листовой пластинки – 1–1,5 см). Боковые корни II порядка, появляются придаточные корни.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ – однопобеговые, высотой 6–9 см. Побег формирует 8–10 овально-ланцетных листьев с тремя продолговатыми жилками. Листья по краю шероховатые, слегка опушенные с нижней стороны короткими волосками. Нижние два листа с короткими черешками, верхние листья почти сидячие. Длина листовой пластинки – 3–4,5 см, ширина листовой пластинки – 1–2 см. Продолжается развитие главного и придаточных корней. Корневище еще не сформировано.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют главный удлинённый побег (до 11 см длины) с 10–12 овально-ланцетными листьями (длина листовой пластинки – 6 см, ширина – 2 см) и 2–3 боковых побега II порядка. Основание главного побега втягивается в почву и образует каудекс; начинает формироваться тонкое корневище; идет дальнейшее развитие боковых и придаточных корней.

У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ главный удлинённый побег формирует 12–14 овально-ланцетных листьев. Появляются первые генеративные побеги. Они немногочисленны (обычно 2–3), длиной 37–65 см. Число сформированных генеративных органов (цветов), в среднем, около 9. Главный корень и корневище I порядка утолщены равномерно. Толщина их – 1,0–1,5 см. Процессы новообразования побегов и корней преобладают над отмиранием.

СРЕДЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют 4–5 высоких (до 80 и более см) генеративных побегов, несущих по 15–17 цветков и несколько вегетативных побегов с 8–12 листьями. Вегетативные побеги, по сравнению с генеративными, невысокие. У особей мыльнянки лекарственной в этом состоянии отмечаются высокий прирост биомассы, максимальная семенная продуктивность. Каудекс мощный, становится многоглавым. Боковые оси корневища, в результате втягивающей деятельности толстых придаточных корней, становятся более или менее горизонтальными. Этим объясняется ползучий характер корневища. На каудексе и главном корне появляются более темные отмершие участки, но процессы новообразования и отмирания уравновешены.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ образуют 1–2 генеративных и 2–3 вегетативных побегов, длиной 40–67 см с 8–10 листьями (длина листовой пластинки – до 6,0 см, а ширина – 2,5 см). У исследованных нами особей в данном состоянии обнаружено наличие 10–15

цветков и 2–4 плодов. Каудекс темный, рыхлый, с образовавшимися полостями. Корневая система представлена большим числом старых боковых и придаточных корней. Образование побегов и корней замедлено, преобладают процессы отмирания над процессами новообразования.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены 2–3 вегетативными побегами, длиной 10–12 см, с 5–6 овально-ланцетными листьями. Листья субсенильных растений имеют более узкую листовую пластинку (длина листовой пластинки – 3–4 см, ширина – 1,4 см); начинается отмирание корневища, уменьшается число придаточных корней.

У **СЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ** имеется 1 вегетативный побег с листьями имматурного типа. Корневище темное, разрушенное. Старые, но живые придаточные корни, единичны

ОТМИРАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ не обнаружены.

Онтогенез мыльнянка лекарственная относится к типу В (Жукова, 1995, 2002).

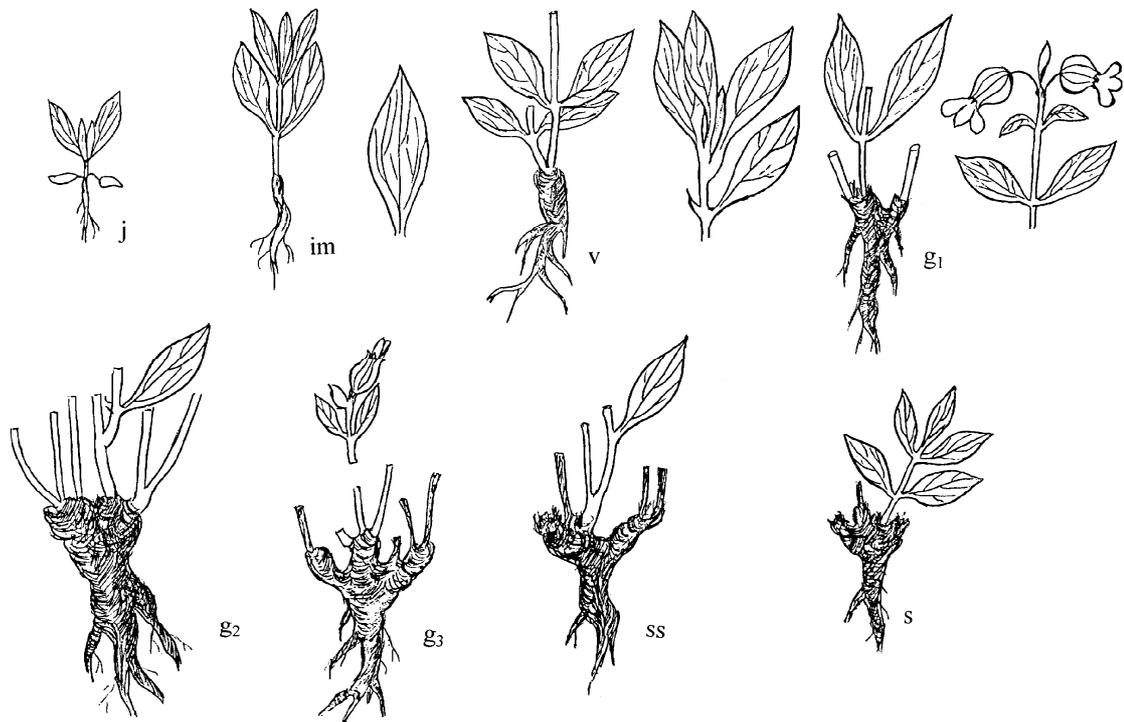


Рис. 36. Онтогенез мыльнянки лекарственной

31. Онтогенез первоцвета крупночашечного (*Primula macrocalyx* Bunge)

Первоцвет крупночашечный из семейства Primulaceae в Сибири замещает викарный вид первоцвет весенний – *P. veris* (Федоров, 1952). Буш Е. (1926) считал его разновидностью первоцвета лекарственного – *P. officinalis* (L.) Hill, syn. *P. veris*. По мнению М.Г.Попова (1959), *P. macrocalyx* является восточной расой европейского вида *P. veris*.

Многолетнее, короткокорневищное растение с розеточными побегами 12–30 см высотой. Чашечка широкая, колокольчатая. Венчик желтый с чашечковидновогнутым отгибом, доли которого 4–5 мм длины. Коробочка в 2 раза короче чашечки. Листья при основании суженные, цветки наклонены в одну сторону. Гетеростильный вид – в естественных сообществах и в культуре существует в виде двух форм: длинно- и корокостолбчатой. Гинецей ценокарпный. Плод – лизикарпная многосемянная коробочка, содержит 25–65 штук семян.

В листьях и цветках растений много витамина С, каротина, флавоноидов, тритерпеновых гликозидов. В подземной части содержатся углеводы: моно- и полисахариды, тритерпеноиды, преимущественно примверезид.

Настой, настойка, спиртовой экстракт из подземной части используют при пневмонии, бронхитах и как диуретическое средство. Отвар – седативное и спазмолитическое средство. Галеновые препараты «Примулин» и «Примулат» оказывают отхаркивающее, седативное и спазмолитическое действия. Настой и порошок применяют при С- и А-авитаминозах. Чай из цветков пьют при простудах, головокружении, бессоннице, параличах, ревматизме (Растительные ресурсы..., 1986).

Эта разновидность распространена в Западной и Центральной Сибири, на Алтае, Саянах и на сопках по берегам Байкала (Буш, 1926).

В Сибири считается редким видом и нуждается в охране (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие..., 1980; Красная книга..., 1988).

Первоцвет крупночашечный – представитель бореальной флоры, произрастает в разных типах леса, кроме черногого, на лугах, в луговой степи, поднимается в горы до границы леса (Куминова, 1960, 1976).

P. macrocalyx – центрально-азиатский лесостепной вид (Куминова, 1960). По мнению других авторов (Ермаков и др., 1991), этот вид встречается в травяных мелколиственно-хвойных лесах Алтая и Саян).

Описание онтогенеза примулы крупночашечной проводилось в Хакасии, в Усть-Абаканском районе, в окрестностях поселка Вершина Биджа, произрастающей в осоково-разнотравном лугу, где общее проективное покрытие травостоя составляло 80 %, а проективное покрытие примулы – 3 %.

Возрастные состояния определялись по методике Т.А.Работнова, 1950, 1983; А.А.Уранова, 1967, 1975, 1977) и их последователей (Ценопопуляции..., 1976, 1988). При описании жизненной формы первоцвета крупночашечного использовалась классификация биоморф по особенностям онтогенеза (Смирнова и др., 1976). В процессе изучения онтогенеза в разных сообществах закладывались случайным способом 15–30 площадок, площадью 1 м². Все растения изучаемого вида выкапывались и по описанным в литературе и разработанным нами признакам–маркерам, разделялись на возрастные группы. Каждая особь характеризовалась календарным и биологическим возрастом (Ценопопуляции..., 1976). Определение абсолютного возраста осуществлялось путем сложения продолжительности каждого возрастного состояния до момента исследования (Жукова, 1979). Для более точного определения возрастного состояния и абсолютного возраста у растений под бинокулярной лупой подсчитывались остатки генеративных побегов (пеньки) прошлых лет и число годичных приростов эпигеогенного корневища. Всхожесть и продолжительность прорастания семян определяли в чашках Петри в 3-х повторностях на влажном субстрате в термостате при низких положительных температурах 3–5°С. Продолжительность опыта составляла 360 дней. При описании этапов формирования эпигеогенного корневища у первоцвета крупночашечного использовалась работа И.Г.Серебрякова и Т.И.Серебряковой (1965).

В большом жизненном цикле первоцвета крупночашечного выделено 4 периода и 13 возрастных состояний.

Онтогенез первоцвета крупночашечного представлен на рис. 37.

СЕМЕНА первоцвета крупночашечного находятся в состоянии эндогенного покоя, результаты нашего опыта показали, что оптимальной температурой для стратификации семян этого вида являются низкие положительные температуры 3–5°С. Анализ хода прорастания семян, собранных в разных ценопопуляциях показал, что период покоя семян первоцвета крупночашечного варьируют в зависимости от происхождения. Самый короткий период покоя (число дней до начала прорастания) и продолжительность прорастания оказался у семян, собранных в луговых ценозах Хакасии, (54–73 суток) и наименьшая продолжительность прорастания (110–120 суток), семена собранные в лиственничном и березовом лесах имели период покоя (100–160 суток), семена собранные в аналогичных сообществах Горного Алтая характеризовались значительным увеличением периода покоя (100–196 суток) и продолжительности прорастания (196–330 суток), масса семян на каждую особь 0,05–0,21 г.

ПРОРОСТКИ появляются в начале мая, обычно в местах с нарушенным травяным покровом и на кротовинах. Проростки имеют два семядольных листа яйцевидной формы 0,3 см длины и 0,15 см ширины с длинным бескрылым черешком. У проростка хорошо развит гипокотиль и зародышевый главный корень 1,3–1,5 см длины.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ сохраняют семядольные листья и образуют 2–3 настоящих листа ювенильного типа, имеющих округло-почковидную форму листовой пластинки с сердцевидным основанием и длинный бескрылый черешок. Зародышевый корень начинает отмирать, гипокотиль имеет 3–5 придаточных корешков 1,5–2,5 см длины. Гипокотиль на второй год жизни начинает полегать и становится первым звеном эпигеогенного корневища. Продолжительность возрастного состояния 1,5–2 года.

ИММАТУРНОЕ ВОЗРАСТНОЕ СОСТОЯНИЕ. Это переходное возрастное состояние от ювенильных растений к взрослым. У них образуется розеточный побег и корневая система взрослых растений, главный корень отмирает, сохраняются листья ювенильного типа, появляется небольшое вертикальное эпигеогенное корневище 0,4 см длины. Розеточный побег имеет 2–3 листа взрослого типа, листовые пластинки яйцевидно-удлиненной формы с суженным основанием, длина листовой пластинки – 2,5–3,0 см, ширина – 1,5–2,0 см, черешки становятся крылатыми. Корневище продолжает нарастать моноподиально, не ветвится, на нем хорошо различимы годовые приросты и остатки черешков листьев. Длительность возрастного состояния – 2–3 года, абсолютный возраст особей 3–4 года.

ВИРГИНИЛЬНОЕ ВОЗРАСТНОЕ СОСТОЯНИЕ – молодые (V_1) и средневозрастные (V_2) вегетативные растения. Это полностью сформировавшиеся, но не перешедшие к цветению растения с розеточным побегом. Корневище продолжает нарастать моноподиально, у молодых вегетативных особей формируется розетка из 5–6 листьев, длина листовой пластинки – 4–7 см, ширина – 2,5–4,0 см, черешок листа крылатый, длиной 7–10 см, число придаточных корней увеличивается и составляет 15–30 штук, продолжительность возрастного состояния – 3–4 года. У взрослых вегетативных особей увеличивается число листьев до 7–9, длина листьев – 7–9 см, ежегодные приросты хорошо различимы на корневище, которое начинает отмирать у основания, число годовых приростов – 4–8. Продолжительность V_1 3–4 года, V_2 1–3 года, абсолютный возраст особей – 4–7 и 6–10 лет.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД Цветоносные побеги первоцвета крупночашечного лишены листьев, то есть генеративный побег представлен одним междоузлием.

ГЕНЕРАТИВНОЕ МОЛОДОЕ СОСТОЯНИЕ. Растение имеет полурозеточный генеративный побег из 7–10 листьев величиной 8–10 см длины и 4–6 см ширины, длина корневища – 2,5 см, оно продолжает отмирать в базальной части, длина цветоноса – 23–27 см, число цветков в соцветии 3–5 штук, число придаточных корней – 20–50 штук. Надземная часть монокарпического побега по окончании плодоношения отмирает, базальная часть его сохраняется с сидящими на ней почками возобновления. Монокарпические побеги развиваются по моно-ди- или полициклическому типу. Растения могут иметь перерывы в цветении 1–2 года. Длительность возрастного состояния – 1–3 года, абсолютный возраст особей – 7–11 лет. После первого цветения растения от моноподиального ветвления переходят к симподиальному.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ.

У растений базальная часть главного побега продолжает функционировать в составе корневища. Розеточный побег имеет 8–13 длинночерешковых листьев длиной 6–13 см и шириной 4–7 см яйцевидной формы, длина цветоноса – 23–32 см, число цветков в соцветии – 4–9. Боковые побеги формируют корневища эпигеогенного типа. Ветвление может быть до II–V порядков, в результате образуется рыхлый куст. Боковые побеги развиваются по моно-, ди- или полициклическому типу. Особи могут цвести без перерыва в течение 10–12 лет, но большинство особей цветут с перерывами в 1–3 года. Длительность возрастного состояния – 7–12 лет, абсолютный возраст – 13–19 и 18–27 лет (ветвящихся).

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ ВРЕМЕННО НЕЦВЕТУЩИЕ (g_2v) особи, как правило, отличаются мощностью, хорошо развитой розеткой листьев длиной 9–14 см и шириной 4–6 см; большим числом придаточных корней (45–50 штук). Эту группу особей можно выделить по остаткам (пенькам) генеративных побегов прошлых лет. Длительность перерывов в цветении составляет 1–3 года.

Старые генеративные растения (g_3). Растения характеризуются снижением мощности надземных и подземных органов. Число прикорневых листьев уменьшается до 2–3, длина листового пластинки составляет 6–9 см, ширина – 3–5 см. Генеративный побег недоразвит, высота его 10–15 см. Число годичных приростов живой части корневища сокращается до 3–5 штук, длина их превышает 0,1–0,3 см, число придаточных корней уменьшается до 5–15 штук. Большая часть корневища отмирает, боковые побеги преимущественно вегетативные, перерывы в цветении – 2–4 года.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД.

В СУБСЕНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ растения представлены вегетативными партикулами с остатками отмершего корневища семенной

особи, цветоносные побеги отсутствуют, розетка состоит из 2–3-х листьев, размером 3–5 см длины и 1,5–2,0 см ширины. Число придаточных корней – 4–12 штук. Продолжительность возрастного состояния – 1–3 года, абсолютный возраст особей – 17–35 и 25–39 (особей с партикулами).

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены отделившимися вегетативными партикулами, несущими листья ювенильного типа, средняя длина листовой пластинки – 2–3 см, ширина – 0,5–1,0 см. Продолжительность возрастного состояния до 1 года. Продолжительность онтогенеза первоцвета крупночашечного составляет приблизительно 20–37 лет и в случае ветвления – 28–44 года.

Длительность генеративного периода в онтогенезе первоцвета крупночашечного в несколько раз превышает длительность пре- и постгенеративного периодов. Такой онтогенез называется полным с длительным генеративным периодом (Ценопопуляции..., 1976: 24).

В постгенеративный период осуществляется полная партикуляция и согласно классификации биоморф по особенностям хода онтогенеза (Смирнова и др., 1976) первоцвет крупночашечный можно отнести к моноцентрическим видам с полной поздней неспециализированной дезинтеграцией.

Последовательность прохождения фаз морфогенеза следующая: первичный побег ($pr-g_1$) → первичный куст → (g_2, g_v) → кустящаяся партикула (g_3, ss) → некустящаяся партикула (s).

Генеративный период жизни растений характеризуется способностью растений цвести и плодоносить, однако, как показали наши исследования, растения первоцвета крупночашечного не всегда готовы к ежегодному цветению, пребывание генеративных растений в вегетативном состоянии связано с явлением приспособления к неблагоприятным условиям среды обитания (Работнов, 1950). В условиях лесного суходольного разнотравно-осокового луга в благоприятные годы цвело 70–90 % особей, в неблагоприятные годы может цвести 30 % особей генеративного периода. Одна группа особей может цвести 7–8 лет подряд другая группа особей может иметь перерывы в цветении 1–3 года.

Первоцвет крупночашечный (*P. macrocalyx*) – восточная раса европейского вида первоцвета весеннего – (*P. veris*) в онтогенезе проходит 4 периода и 13 возрастных состояний ($pr, j, im, v_1, v_2, g_1, g_2, g_3, g_{1v}, g_{2v}, g_{3v}, ss, s$). Продолжительность онтогенеза – 37–44 года. Структура особи в процессе онтогенеза изменяется следующим образом: всход → первичный побег → первичный куст → кустящаяся партикула → некустящаяся партикула.

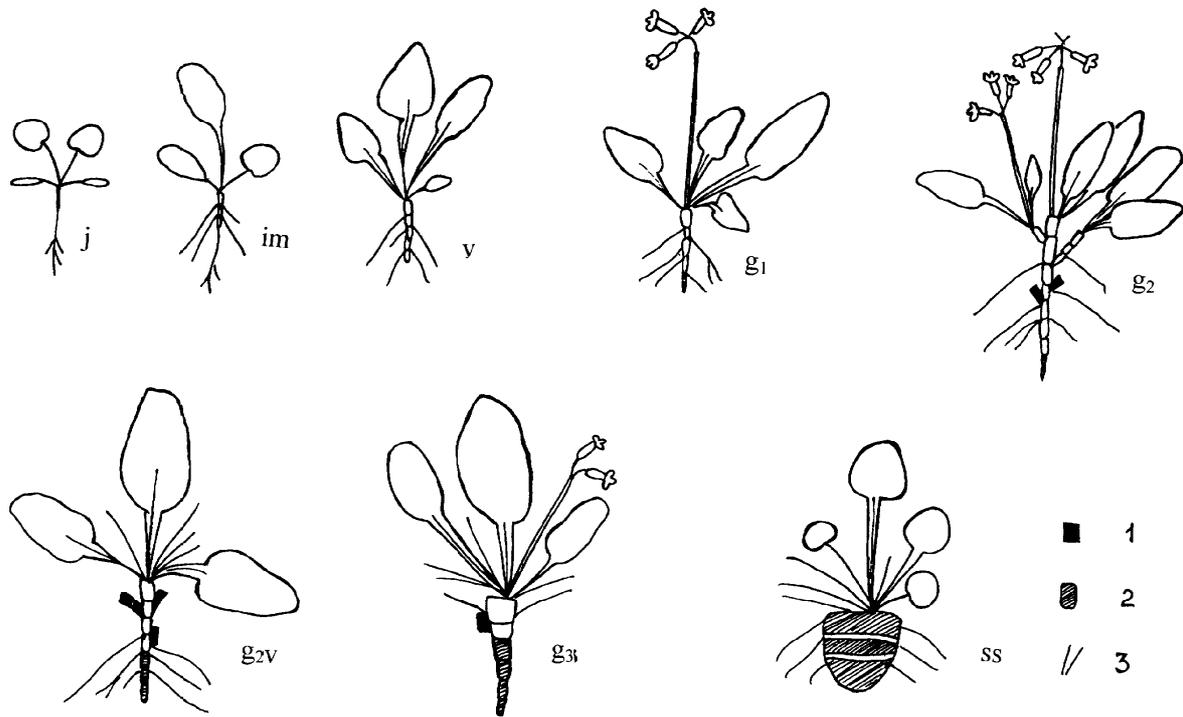


Рис. 37. Онтогенез первоцвета крупночашечного

Короткорневищные – кистекорневые

32. Онтогенез белозора болотного (*Parnassia palustris* L.)*

Белозор болотный – многолетний, короткорневищный кистекорневой травянистый поликарпик из семейства Parnassiaceae. Нанофанерофит. Растения высотой 15–40 см с розеточными и полурозеточными побегами. Генеративные побеги прямые, ребристые. Листья в прикорневой розетке на длинных черешках, цельнокрайние, округлой формы с почковидным основанием и тупой верхушкой. Эпигеогенное корневище, темно-бурого цвета, цилиндрическое, расположено вертикально. (Скворцов, 2000).

Генеративные побеги с одним верхушечным цветком и одним округло-сердцевидным цельнокрайним, глубоко-стеблеобъемлющим листом (Маевский, 1964). Цветки белые, обоополье, актиноморфные, пятичленные, пахучие. Венчик из 5 лепестков с белыми прозрачными железками; пять тычинок чередуются с пятью крупными стаминодиями, несущими по краю прозрачные стебельчатые железки (Нейштадт, 1963).

Плод – коробочка, с многочисленными семенами (вес отдельного семени 0,00003 г) (Подымов, Суслов, 1990).

В качестве лекарственного сырья используется все растение. В корнях содержатся алколоиды, в надземной части – дубильные и горькие вещества, алкалоиды, сапонины, флавоноиды (Елина, 1993).

Лекарственные препараты белозора болотного действуют как вяжущее, мочегонное, кровоостанавливающее, ранозаживляющее и противовоспалительное (свежие листья). Настой травы, собираемой во время цветения, оказывает регулирующее влияние на деятельность центральной нервной системы и применяется при маточных кровотечениях, болезнях сердца, а также как седативное средство при эпилепсии (Подымов, Суслов, 1990).

В тибетской медицине корневища белозора болотного употребляются для лечения сердечно-сосудистых заболеваний, заболеваний печени и желчевыводящих путей и в качестве жаропонижающего средства.

В Латвии и на Дальнем Востоке белозор болотный применяют и при болезнях глаз (в виде примочек), а в Коми – при гипертонии и бессоннице (Елина, 1993).

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

Родовое название «белозор» связано, по-видимому, со словом «взор», поскольку раньше растение в народной медицине использовали для лечения глаз. За красоту и изящество было присвоено и латинское название *Parnassica* в честь священной горы Парнасс, на которой по преданиям обитали музы (Елина, 1993).

Отвар из надземных частей белозора болотного стимулирует процесс синтеза желчных кислот в гепатоцитах, повышает уровень билирубина в желчи, фенольные соединения стимулируют регенерационные процессы в печени (Растительные ресурсы, 1996).

Надземные части заготавливают в период цветения (июль-август), корни – в сентябре – октябре (Кобарцева, 1991).

В медицине в качестве лекарственного средства чаще используют настой, приготовленный из чайной ложки сухой измельченной травы на 1,5 стакана кипятка. После остывания и процеживания пьют по столовой ложке 3–4 раза в день (Кобарцева, 1991).

Все растение слабо ядовитое, в связи с чем требует осторожного применения.

Растение медоносное и декоративное.

Гигрофит. Белозор болотный распространен в условиях, отличающихся высоким потенциальным плодородием и хорошей проточностью воды. Произрастает на сырых и болотистых лугах, на полянах в травянистых осиново-березовых, елово-березовых лесах, ивняках и по опушкам, по берегам рек и ручьев, на низинных болотах, на вырубках, выгонах,

Ареал белозора болотного охватывает почти всю европейскую и сибирскую Арктику, тайгу и лесостепные районы, Дальний Восток, а также почти всю Европу, Кавказ, Малую Азию, частично горы Средней Азии, Сибирь, Монголию, север Китая и Японию, Северную Америку и Северную Африку (Флора СССР..., 1976).

На территории РМЭ встречается довольно редко (Абрамов, 1995).

Материал был собран в Моркинском районе Республики Марий Эл на известняках остепненного луга горы Малый Карман Курык. Экологические условия данного местообитания отличаются от типичных, приводимых в литературе, условий, что расширяет представления об экологическом пространстве ценопопуляций белозора болотного.

Для описания индивидуального развития *P. palustris* использован дополненный вариант периодизации онтогенеза А.А.Уранова (1975), приведенный во втором томе «Онтогенетического атласа...» (2000).

Онтогенез белозора болотного представлен на рис. 38.

ПРОРОСТКИ – небольшие растения высотой 0,4–1 см, с двумя зелеными, округлыми семядолями (2–3 мм) с сердцевидным основанием.

Гипокотиль длиной 2–3 мм. Подземные органы представлены главным корнем длиной 0,5–1 см, от которого отходят боковые корни I порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой до 2 см. Имеют розеточный побег с 2–3 настоящими листьями. Листья ювенильного типа, с округлой листовой пластинкой, почковидным основанием, тупой верхушкой. Гипокотиль утолщается незначительно и на нем начинают формироваться придаточные корни; появляются боковые корни III порядка. Формируется корневая система смешанного типа.

ИММАТУРНЫЕ растения высотой 1,5–4 см. Розеточный побег с 2–4 длинночерешковыми листьями ювенильного типа. Длина листовой пластинки – 5–7 мм, ширина – 6–8 мм. В основании розеточного побега образуются новые придаточные корни светлого цвета – начинает формироваться эпигеогенное корневище. Главный корень темнеет и постепенно отмирает.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения достигают высоты 8–12 см. Число листьев в прикорневой розетке варьирует от 4 до 7. Листья длинночерешковые, взрослого типа, длиной от 1,5 до 2,5 см и шириной – 1,0–2,2 см. В пазухе прикорневых листьев розеточного побега начинают формироваться удлиненные полурозеточные побеги с одиночными глубоко стеблеобъемлющими листьями с цельнокрайней листовой пластинкой. Подземная часть представлена эпигеогенным корневищем (диаметр 5–7 мм) с хорошо развитой системой придаточных корней. Главный корень разрушается.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 2–4 ортотропных цветоносных побега высотой 15–25 см. Каждый генеративный побег несет по одному стеблеобъемлющему цельнокрайнему листу и цветку. Длина черешка прикорневых листьев заметно увеличивается по сравнению с длиной черешка растений, находящихся в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях, почти в 2 раза и составляет 5,0–7,5 см. Корневище разрастается в вертикальном направлении и утолщается. Число придаточных корней заметно увеличивается. Увеличивается период цветения белозора болотного охватывает июль – август.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются наибольшим развитием надземной и подземной частей. Генеративные побеги высотой до 30 см, число их достигает 4–7. Растение обильно цветет, начинают образовываться плоды. Наблюдается отмирание прикорневых листьев. Эпигеогенное корневище хорошо развито.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 1–3 генеративных полурозеточных побега. В прикорневой розетке видны остатки прикор-

невых листьев, заметны процессы отмирания в подземной части растения.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения имеют побеги розеточного типа с 3–6 прикорневыми короткочерешковыми листьями, по форме напоминающие имматурные. Высота растения 2–3 см. Корневая система менее мощная, представлена, главным образом, старыми придаточными корнями, часть из которых отмирает.

У **СЕНИЛЬНЫХ** растений на полуразрушенных участках старых корневищ остается по 1–2 прикорневых короткочерешковых листа ювенильного типа. Высота растения 1,5–2 см. Корневище почти разрушенное, с немногочисленными придаточными корнями.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез белозора болотного относится к В-типу (Жукова, 1995, 2001).

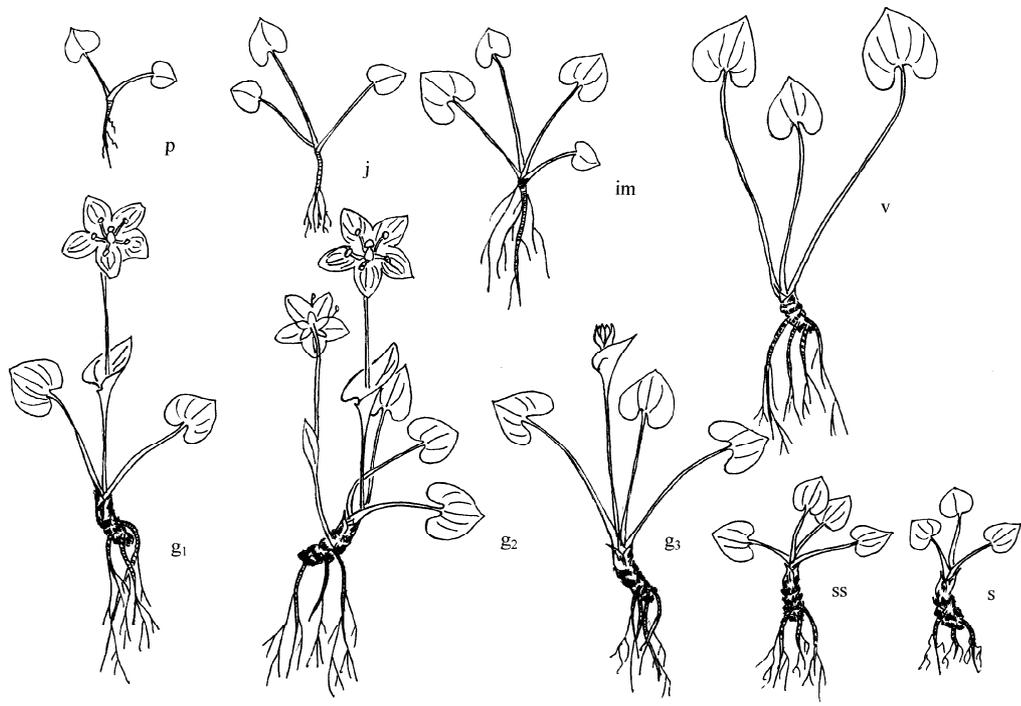


Рис. 38. Онтогенез белозера болотного

33. Онтогенез змеевика большого, или горца змеиногo (*Bistorta major* S.F.Gray, *Polygonum bistorta* L.)

Змеевик большой – многолетнее, поликарпическое, травянистое растение из семейства Polygonaceae. Взрослые особи образуют две жизненные формы: короткорневищную и длинкорневищную. Растения нарастают моноподиально (Серебряков, 1952). Побеги могут быть трех типов: розеточные, длинкорневищно-розеточные и удлиненные. Главный побег вегетативный, розеточный, его осевая часть, ежегодно погружаясь в почву, образует эпигеогенное короткое, толстое, змеевидно изогнутое корневище. Удлиненные монокарпические, моноциклические побеги, развиваются в пазухах листьев годовичного розеточного побега, длинкорневищно-розеточные побеги образуются из спящих почек на коротком корневище. Длина подземной плагиотропной части таких побегов колеблется от 5 до 25 см. Корневая система придаточная и состоит из многочисленных тонких корней.

Высота растения до 150 см, стебель прямостоячий, не ветвящийся, голый. Листья простые, листовые пластинки снизу более или менее волосистые или голые, с плоскими или волосистыми краями. Розеточные и срединные стеблевые листья широколанцетные, продолговатые, длиной 5,0–20,0 см и шириной 2,0–7,0 см, обычно с притупленной верхушкой, в основании тупые, сердцевидные, реже ширококлиновидные, избегают в длинный крылатый черешок, который равен пластинке или длиннее нее. Верхние стеблевые листья – ланцетные, в основании немного сердцевидные, почти сидячие. Прилистники срастаются в трубки, образуя раструбы, охватывающие нижнюю часть выше лежащего междоузлия. Соцветие – плотный колос, довольно широкое – 0,4–7,0 см длиной и 1,0–1,5 см шириной. Околоцветник 3,0–4,0 мм длиной, простой, непадающий. Лепестков 5, сростшихся в основании. Они розовые, бледно-розовые, реже темно-красные. Тычинок 8, они расположены в два круга. Гинецей ценокарпный. Завязь верхняя, трехгранная (Флора Сибири, 1992). Плод – лизикарпный орешек, трехгранный, длиной 3,0–4,00 мм, с носиком (Каден, 1965).

Корневища змеевика большого содержат до 25 % дубильных веществ пирогалловой группы, поэтому в медицине их используют в виде отваров и экстрактов как сильно вяжущее средство при расстройствах кишечника, а также в качестве кровоостанавливающего и противовоспалительного средства при желудочных кровотечениях, стоматитах и гингивитах. Получен таниносодержащий патентованный препарат «Бистальбин» (Растительные ресурсы, 1985).

Змеевик большой – евро-азиатский бореальный вид с обширным ареалом. Распространен от Западной Европы до Дальнего Востока.

В широтном направлении простирается от Крайнего Севера до степной зоны. В силу своей мезофильности вид приурочен к увлажненным местообитаниям: заливным лугам, травянистым болотам, берегам водоемов, встречается в разреженных лесах. В горах поднимается до верхней границы леса (Атлас ареалов, 1976).

Онтогенез горца змеиноного, образующего длиннокорневищную биоморфу, изучен на злаково-разнотравном лугу и в луговой степи в окрестностях сел Топучуя и Кукуя в Шебалинском районе Горного Алтая (рис. 39).

Прорастание семян надземное (Тихонова, 1974).

ПРОРОСТКИ имеют две семядоли обратнойцевидной формы длиной 2–3 мм, сросшихся в трубчатое влагалище. Гипокотиль розового цвета, разрастается в небольшое утолщение шаровидной формы диаметром 1–3 мм. Первый лист ланцетный, длиной 1–2 см. Главный корень слабо ветвится. Длительность состояния – от 2 до 3 месяцев.

В **ЮВЕНИЛЬНОЕ** онтогенетическое состояние проростки переходят в тот же год. Розеточный побег несет 2 длинночерешковых листа округлой формы. Гипокотиль и ось побега темнеют, утолщаются, на них развиваются придаточные корни, которые вытягивают ось побега в почву. Начинает формироваться укороченное корневище. Корневая система смешанная. Ювенильное состояние длится 2–4 года.

ИММАТУРНЫЕ особи ветвятся. На главном побеге ежегодно разветвляются 1–2 розеточных листа переходного типа: листовые пластинки продолговатые, их основание, разрастаясь, переходят на черешок, образуя крылья, но крылатость выражена слабо. Длина пластинки листа колеблется от 1 до 5 см. Главный корень отмирает. Корневая система становится придаточной. Короткое корневище утолщенное, до 0,5–2 см в длину, изогнутое в средней части. Из спящих почек на корневище развиваются 1–2 подземных длинных, тонких корневища (отбеги), верхушечная почка которых на следующий год формирует надземный розеточный побег, несущий листья имматурного типа. Образуется куртина или полицентрическая особь, состоящая из главного и парциальных побегов. В этом онтогенетическом состоянии растение может находиться от 3-х до 5 лет, иногда – до 7 лет.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ ОСОБИ представлены материнским розеточным побегом, развившимся из верхушечной почки, 2–5 побегами и вегетативными длинно-корневищно-розеточными побегами розеточными побегами разного возраста, возникшими из почек, расположенных как на коротком, так и на длинном корневище. Многолетняя часть материнского розеточного побега – змеевидно изогнутое толстое корневище длиной до 5 см, покрытое в дистальной части бурыми пластинками –

остатками черешков отмерших листьев. Моноподиальный побег несет 1–2 листа взрослого типа с хорошо выраженной крылатостью черешка. При средней продолжительности данного онтогенетического состояния в 3–5 лет признаков отмирания на коротком корневище не наблюдается, при большей продолжительности (до 10 лет) его базальный конец начинает разрушаться.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ также полицентрические и состоят из материнского моноподиального розеточного побега, одного монокарпического удлинённого бокового побега, развившегося в пазухе первого розеточного листа, и 2–4-х длиннокорневищно-розеточных отбегов, несущих листья иматурного и виргинильного типов. Надземная часть главного побега состоит из 2–3 листьев на розеточном побеге. Базальная часть корневища отмирает. Продолжительность онтогенетического состояния – 11–12 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОСОБИ моноцентрические, одноосные. На моноподиальном побеге разворачивается 4–6 розеточных листа, в пазухах которых развиваются 2–3 генеративных побега. Возможны перерывы в цветении от 1 до 3 лет. Короткое корневище крупное, длиной до 10 см и толщиной 4–5 см, покрыто остатками отмерших листьев. Придаточные корни располагаются по всей длине корневища. Отбеги не образуются. Продолжительность средневозрастного генеративного состояния генетты определить трудно из-за разрушения базальной части корневища.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют 1 генеративный удлинённый побег, возникший из пазушной почки верхнего розеточного листа материнского побега, число листьев которого сокращается до 1–2. Корневище наполовину разрушено. Корневая система располагается только в апикальной части корневища.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ И СЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ характеризуются моноподиально розеточным побегом с 1–2 листьями иматурного или ювенильного типа, соответственно. Корневище полуотмершее, бесформенное. Корневая система представлена 3–5 придаточными корнями.

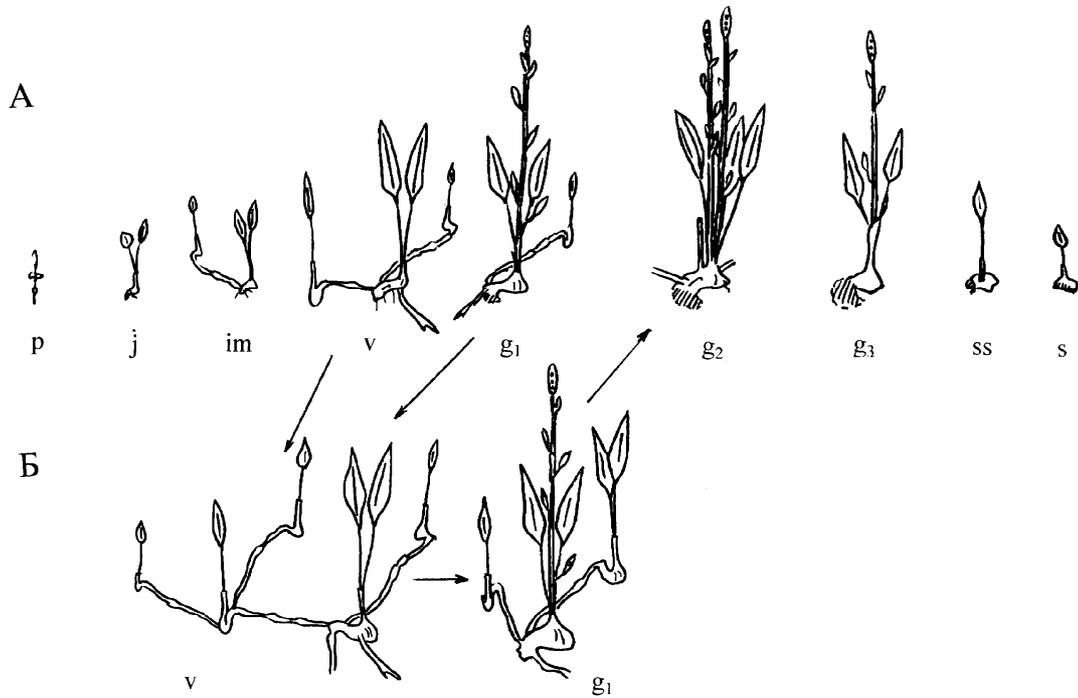


Рис. 39. Онтогенез змеевика большого или горца змеиного
 А – семяной ряд, Б – вегетативный ряд

34. Онтогенез камнеломки поникающей (*Saxifraga cernua* L.)

Камнеломка поникающая – короткорневищное растение семейства Saxifragaceae Juss. – Камнеломковые, секции *Mesogyne* Sternb. (Жмылев, 1997).

Камнеломка поникающая – кистекорневой травянистый поликарпик с полурозеточными побегами и почками возобновления в виде небольших луковичек, состоящих из сочных чешуй, расположенных на укороченном эпигеогенном корневище. Генеративные побеги одиночные, 10–35 см высотой, прямые, в верхней части слабо ветвящиеся или простые, равномерно олиственные, несущие в пазухах листьев от одной до 20–35 вегетативных диаспор (выводковых почек, бульбочек), состоящих из почки и двух мясистых черешков недоразвитых листьев. Цвет бульбочек меняется от розового до черно-фиолетового, изредка встречаются неокрашенные формы. Листья очередные, мезоморфные, черешковые, листовые пластинки почковидные, с 5–9 крупными широко-овальными или узко-треугольными лопастями. На генеративном побеге рассеченность листовых пластинок постепенно уменьшается по мере роста побега, так что в верхней трети побега образуются ланцетовидные листья. Одиночные цветки расположены в малоцветковых соцветиях терминально. Чашелистики свободные, вдвое короче лепестков, опушены, как и все прочие части растения, редкими простыми волосками. Венчик ширококолокольчатый, диаметром до 25 мм, лепестки белые, 10–15 мм длиной, на верхушке с небольшой выемкой или без нее. Андроцей состоит из 10 тычинок, расположенных в 2 круга. Гинецей ценокарпный; из 2 плодолистиков. Завязь полунижняя с короткими столбиками и довольно крупными рыльцами. Плод – 2-гнездная коробочка, раскрывающаяся по перегородкам. Семена мелкие, с маленьким зародышем.

Камнеломка поникающая – типичный арктоальпийский вид с непрерывным циркумполярным ареалом в тундровой зоне и изолированными популяциями в высокогорьях Северного полушария (Ребристая, Юрцев, 1984). В Арктике встречается практически всюду вплоть до северного предела распространения сосудистых растений, но более редка в резко континентальных районах Сибири и Канадского Арктического архипелага. Вне Арктики распространена в горах Шотландии, в Альпах, Карпатах, на Урале от Полярного до Южного (самые южные современные сборы были сделаны П.В.Куликовым в 1999 г. на хр. Аваляк, SVER), во всех горных системах Сибири и большей части Средней и Центральной Азии, где имеется горно-тундровая растительность (Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памир, Гималаи и др.),

в высокогорьях Японии, Канады и США (Webb, 1964; Сипливинский, 1977; Скиткина, 1978; Ребристая, Юрцев, 1984; McJannet et. al., 2000). В таежной зоне *S. cernua* произрастает исключительно по известняковым обнажениям в виде малочисленных изолированных популяций, в высокогорьях нередко населяет изолированные рефугиумы, разделенные большими расстояниями.

Впервые описание онтогенеза камнеломки поникающей было предложено А.А.Скиткиной (1975) для популяций Кольского полуострова, за прошедшие годы ее материал дополнен новыми данными из разных частей ареала вида.

Несмотря на то, что *S. cernua*, как правило, цветет обильно, в большинстве популяций семена вызревают крайне редко или не образуются вовсе, хотя экспериментальные данные свидетельствуют о достаточно высоких потенциальных возможностях семенного размножения (Brochmann, Harnes, 2001). Воспроизводство и широкое расселение данного вида обеспечивается вегетативной гемморизогенной каулигенной вивипарией (Батыгина, Брагина, 2000), то есть образованием выводковых почек в пазухах стеблевых листьев. Выводковые почки (бульбочки, *bulbils*) могут прорасти на материнском растении или опадать и распространяться подобно семенам.

Онтогенез камнеломки поникающей представлен на рис. 40.

ВЫВОДКОВЫЕ ПОЧКИ. Сформированные вегетативные диаспоры представляют собой укороченные побеги, состоящие из почки и двух мясистых черешков недоразвитых листьев, длиной 1–2 мм. Если выводковые почки прорастают в течение лета – осени, то уже на следующий год молодые растения могут зацвести; если же они прорастают весной, то растение вступает в генеративную фазу на год позже (Скиткина, 1975).

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений формируется один розеточный побег с 1–3 цельными черешковыми листьями. Диаметр листовой пластинки 2–5 мм, ее форма варьирует от почковидной и округлотреугольной до ланцетной. Часто имеются остатки бульбочки. Корневая система развита слабо и представлена 1–2, реже большим числом придаточных корней.

ИММАТУРНЫЕ растения несколько крупнее ювенильных, имеют несколько розеточных побегов. Листья черешковые, 3–лопастные почковидные, округлые или округлотреугольные. Лопастные широкоовальные или широкотреугольные. Начинается формирование эпигеогенного корневища, на нем образуется несколько почек возобновления. Корневая система представлена относительно небольшим числом корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения заметно крупнее имматурных во всех частях, так же имеют несколько розеточных побегов. Листья длинноче-

решковые, почковидные, с 5–7 широкоовальными или узкотреугольными лопастями. Корневище хорошо выражено, на нем имеется большое число почек возобновления (луковичек). Корневая система состоит из 15–40 придаточных корней, располагающихся в поверхностном слое почвы и достигающих к концу вегетационного периода 8–13 см длины.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют один генеративный побег, несущий 5–7-лопастные черешковые прикорневые и нижние стеблевые листья, которые выше по стеблю переходят в сидячие 3-лопастные и цельные. На верхушке стебля развивается цветок, в пазухах листьев – выводковые почки. Следы прошлогодних побегов на корневище отсутствуют так же, как и отмершие остатки вокруг корневища.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения примерно такого же размера, как и молодые генеративные (рис. 41). Они имеют один или несколько генеративных побегов высотой 10–30 см. Есть остатки прошлогодних надземных побегов. Корневая система и корневище максимально развиты, образующиеся на нем почки возобновления дают побеги двух типов – удлинённые и укороченные: длина первых около 3 см, вторых – 0,5–0,8 см. Удлиненные подземные побеги несут 4–5 сочных чешуеобразных листьев и верхушечную почку. Как правило, удлинённые побеги развиваются быстрее и переходят в генеративную фазу раньше укороченных. В дальнейшем циклы развития дочерних побегов повторяют цикл развития главного. Формируется система парциальных кустов, каждый из которых состоит из материнского генеративного побега и нескольких дочерних, сосредоточенных в верхних частях годичных приростов материнской оси.

Разрушение первых приростов корневища начинается на 4–5-й год и приводит к образованию клона. По мере старения растений уменьшается число генеративных побегов, а соответственно, и почек возобновления. Сенильные особи имеют неразветвленный сильно разрушенный участок корневища и несколько побегов ювенильного типа (Скиткина, 1975), однако нам не приходилось наблюдать такую картину в природе.

Полный онтогенез камнеломки поникающей, по классификации Л.А.Жуковой (1995), относится к В-типу: вегетативное размножение посредством выводковых почек сопровождается значительным омоложением, полный онтогенез завершается через много поколений особей.

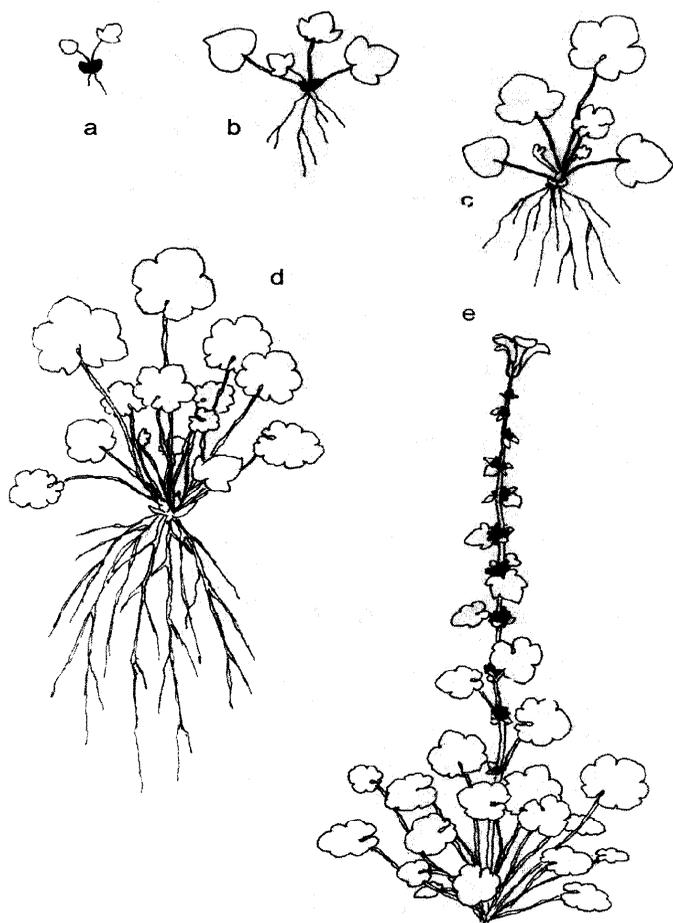


Рис. 40. Онтогенез камнеломки поникающей

a – выводковая почка; b – ювенильное состояние; d – виргинильное состояние;
c – молодое генеративное растение

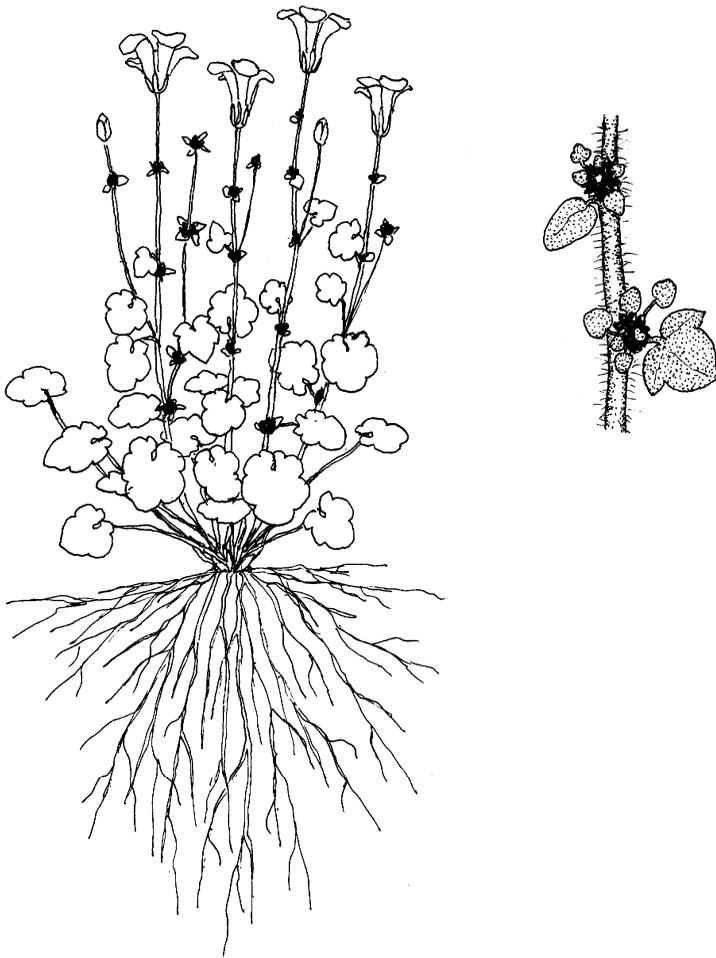


Рис. 41. Средневозрастное генеративное растение
S. cernua (1) и прорастающие на материнском растении бульбочки (2)

35. Онтогенез купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.).*

Купальница европейская – многолетний кистекорневой поликарпик (Серебряков, 1964), гемикриптофит с ди– полицентрическими розеточными полурозеточными побегами.

Корневая система состоит из нескольких десятков извилистых, шнуровидных придаточных корней (Рысин, Рысина, 1987). Подземный побег представлен коротким эпигеогенным корневищем. Главный надземный побег розеточный или полурозеточный. Генеративный побег с одним, реже несколькими (до 5) цветками, гладкий, при основании одетый остатками прошлогодних листьев, прямой, простой, редко немного ветвистый, высотой 15–90 см, при плодоношении значительно удлинющийся (до 30 см). Прикорневые листья черешковые, пальчато-раздельные или пальчато-рассеченные, с ромбическими, остро зубчато-надрезанными долями, голые. Стеблевые листья в числе 3–7, нижние на черешках или сидячие, верхние сидячие с пластинками, мельчающими кверху. Цветки крупные, до 5 см в диаметре. Соцветие – закрытая кисть (Кузнецова, Пряхина, Яковлев, 1992). Чашелистики бледно-желтые, реже золотисто-желтые, широкие, овальные, в количестве 10–20 шт. Лепестки-нектарники – длиной около 7 мм, оранжевые, немного короче тычинок, узкие, почти линейные, чуть расширяющиеся кверху; медовая ямка на высоте примерно 2 мм; вокруг медовой ямки лепесток чуть расширен и к основанию сужен. Андроцей – многочленный, тычинки расположены по спирали. Гинецей – апокарпный сложный. Плод – сухая многолистовка, плодики – многосемянные апокарпные листовки, многочисленные, собранные в шарообразную головку. Каждая листовка вместе с носиком имеет длину около 10 мм; носик очень короткий (около 1 мм), круто загнутый внутрь, почти прижатый к шву листовки (Флора СССР, 1937). Диплоидное число хромосом равно 16 (Числа хромосом, 1993), указывают также число 32 (Doroczewska, 1964, цит. по Барыкиной и Чубатовой, 1997), что соответствует тетраплоидным генотипам.

Как лекарственное растение купальница лекарственная используется в народной медицине и ветеринарии в виде свежей травы в составе мазей для лечения нарывов и при фурункулезе (Лекарственные растения..., 1976; Липницкий и др., 1995), а также в водных отварах при желудочно-кишечных заболеваниях (Лекарственные растения..., 1976).

Купальница европейская является хорошим медоносом (Кучеров и др., 1987). Один цветок имеет нектаропродуктивность 1,12–2,5 мг,

* Работа выполнена при поддержке грантов ЧГПУ №26-01-Ц и РФФИ № 04-01-48949

в составе сахара преобладают фруктоза и глюкоза (Кучеров, Сираева, 1980). Кроме того, купальница европейская еще и декоративное растение. При его введении в культуру происходит увеличение количества и мощности побегов и цветков, а также увеличение продолжительности цветения до 21–24 дней (в природных условиях 15 дней) (Кравченко, Новикова, 1961, 1971).

Согласно данным «Флоры СССР» (1937), купальница европейская широко распространена на территории России. Ее ареал охватывает лесную и лесостепную зоны Европейской части России, нередко встречается и на Урале.

Trollius europeus обитает в разреженных лесах, на степных колках, лесных полянах, лугах, в экотонных опушечных сообществах, кустарниковых зарослях.

Материал собран в окрестностях города Юрюзани Челябинской области (Южный Урал) в естественных условиях обитания (Акшенцев, 1999, 2000а, 2000б).

Онтогенез представлен на рис. 42.

СЕМЕНА обратнойцевидные, округленно неправильной формы, с выемкой на конце, с острым высоким килем по всей длине, черные, гладкие, блестящие. Двусемядольный зародыш небольшого размера (около 0,5 мм), находится в полости из лизированных клеток.

ПРОРОСТКИ. Опавшие с материнского растения зрелые семена при благоприятных условиях увлажнения в почве дозревают в течение лета. Рысина Г.П. (1973) указывает на стимулирующее действие пониженных температур на развитие зародыша. Семена массово прорастают в конце апреля в Подмосковье (Рысина, 1973; Алексеев и др., 1988). По полученным нами сведениям, проростки купальницы европейской появляются во второй половине июня. Для семян характерен надземный тип прорастания. Проростки имеют две (редко одну) семядоли длиной 4–7 мм, шириной 2–3 мм. Первый настоящий лист – 5–8 мм в диаметре. Лист проростка ювенильного типа характеризуется высоким листовым индексом, расчленен на 3 лопасти. Длина черешка прикорневого листа – 21 ± 1 мм. Семядоли сохраняются до третьей декады июля. Корневая система проростка состоит из главного, нескольких боковых и появляющихся придаточных корней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ. Побег образован одним, редко двумя листьями ювенильного типа на черешках длиной около 50 мм. Листья тройчато-раздельные с сильно вытянутой в ширину листовой пластинкой с несколько притупленными зубцами по ее краю. Корневая система представлена несколькими придаточными корнями, длина

которых не превышает 37 ± 1 см, и главным корнем, практически неразличимым на их фоне.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ характеризуются увеличением размеров побега по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием, а также дальнейшим развитием ювенильного листа. Надземный побег имеет 1–2 (редко 3) листа ювенильного типа, отличающихся большими размерами и наличием некоторых взрослых черт в строении: большей степенью расчленения листовой пластинки (форма ее варьирует от тройчато-раздельной до пальчато-раздельной) и большим числом зубцов по ее краю.

Корневая система увеличивается в размерах до 70 см, главный корень отмирает. У имматурных растений начинает активно формироваться эпигеогенное корневище.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ продолжают развиваться, увеличиваясь в высоту до 40 см и приобретая больше взрослых черт во внешнем строении.

Розеточный побег несет редко 1, чаще 2–3 прикорневых пальчато-раздельных, или, что встречается реже, пальчато-рассеченных листа взрослого типа, с большим числом удлиненной формы зубцов по краю листовой пластинки.

Корневище достаточно сформировано, достигает толщины 3–5 мм. Мочковатая корневая система, состоящая из придаточных корней, приобретает характерную кистевидность.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ. По достижении абсолютного возраста 7–19 лет купальница европейская зацветает и вступает в генеративный период онтогенеза. Продолжительность прегенеративного периода онтогенеза купальницы европейской на Южном Урале намного превышает его длительность в 4 года, указанную для Подмосковья (Алексеев и др., 1988).

Главный побег из розеточного преобразуется в полурозеточный. Согласно С.Н.Зиман (1985), в этом онтогенетическом состоянии сменяется характер нарастания побега от моноподиального к симподиальному. Генеративная часть побега несет 3–5 стеблевых листьев, нижние из которых имеют сходство с прикорневыми, а верхние изменены до 3-х полустеблеобъемлющих листьев. Генеративный побег достигает высоты 800 мм и несет 1, редко больше (до 2), цветков средних размеров. На боковом розеточном побеге развивается 1–2 пальчато-рассеченных листа взрослого типа, но нередко они могут и отсутствовать.

Корневище развито в большей степени, достигая толщины примерно 6,5 мм. Корневая система имеет сходство с таковой у предыду-

щего возрастного состояния. В данной возрастной группе могут происходить перерывы в цветении.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ формируют полурозеточные генеративный побег I порядка, который достигает максимальной высоты (900 мм) и несет до 7 стеблевых листьев и 1 или 2–3 крупных и средних цветка. Боковые диполициклические розеточные побеги формируют до 4-х (в среднем 2 шт.) прикорневых пальчато-рассеченных листьев взрослого типа. Диаметр плодов – многолистовок – достигает в среднем 11 мм. Средневозрастные генеративные растения обладают мощным корневищем, достигающим толщины примерно 8 мм, и хорошо развитой корневой системой. В данном онтогенетическом состоянии зарегистрированы частые перерывы в цветении.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ сохраняют генеративный побег чаще I (редко большего) порядка, несущий 1 или чаще 2–3 средних или мелких цветка и 4–5 стеблевых листьев. Диаметр плода несколько меньше и в среднем достигает 7 мм. В прикорневой розетке 1–3 листа взрослого типа. В основании побега у старых генеративных особей наблюдается заметно большее число отмерших остатков черешков листьев и стеблей.

Корневище и корневая система испытывает заметное разрушение. В этом и последующих возрастных состояниях наиболее возможна дезинтеграция корневища.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ образуют розеточный побег, имеющий до четырех пальчато-рассеченных листьев взрослого типа, характеризующихся значительным числом зубцов по краю листовой пластинки. В корневищах субсенильных растений заметны более значительные очаги разрушения по сравнению с корневищами особей в предыдущем онтогенетическом состоянии. Размеры корневой системы уменьшаются, появляется большое число отмерших придаточных корней.

У **СЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ** розеточный побег I–III порядка формирует 1–2 листа взрослого типа, имеющих ряд ювенильных черт: как правило, небольшие размеры листовой пластинки и максимальное число притупленных зубцов по ее краю. В этом онтогенетическом состоянии растения характеризуются наиболее сильными разрушениями в корневище и корневой системе.

Купальница европейская редко доживает до столь преклонного возраста, как правило, она преждевременно стареет, сокращая свой онтогенез при воздействии неблагоприятных факторов среды. Основываясь на результатах стационарных наблюдений, мы можем предпола-

гать, что продолжительность полного онтогенеза купальницы европейской на Южном Урале составляет от 10 до 32 и, возможно, более лет.

Купальница европейская в большинстве из наблюдавшихся нами случаев проходит полный онтогенез, заканчивая его в субсенильном или реже в сенильном возрастном состоянии.

Отмирающие растения не обнаружены.

В исследованиях принята периодизация онтогенеза А.А.Уранова (1975) с последующими дополнениями (Онтогенетический атлас..., 2000).

Онтогенез купальницы европейской можно отнести к II надтипу, для которого свойственно протекание полного онтогенеза в ряду поколений вегетативно возникших особей, В-типу, характеризующемуся несколько сокращенным онтогенезом особи, способностью к партикуляции (Жукова, 1995). В условиях Южного Урала для купальницы европейской вегетативное размножение не характерно, и зарегистрировано лишь в неблагоприятных условиях обитания при регулярном повреждении растущих надземных побегов. При этом образуются раметы с достаточной степенью омоложения (до виргинильного состояния), в дальнейшем способные к семенному размножению.

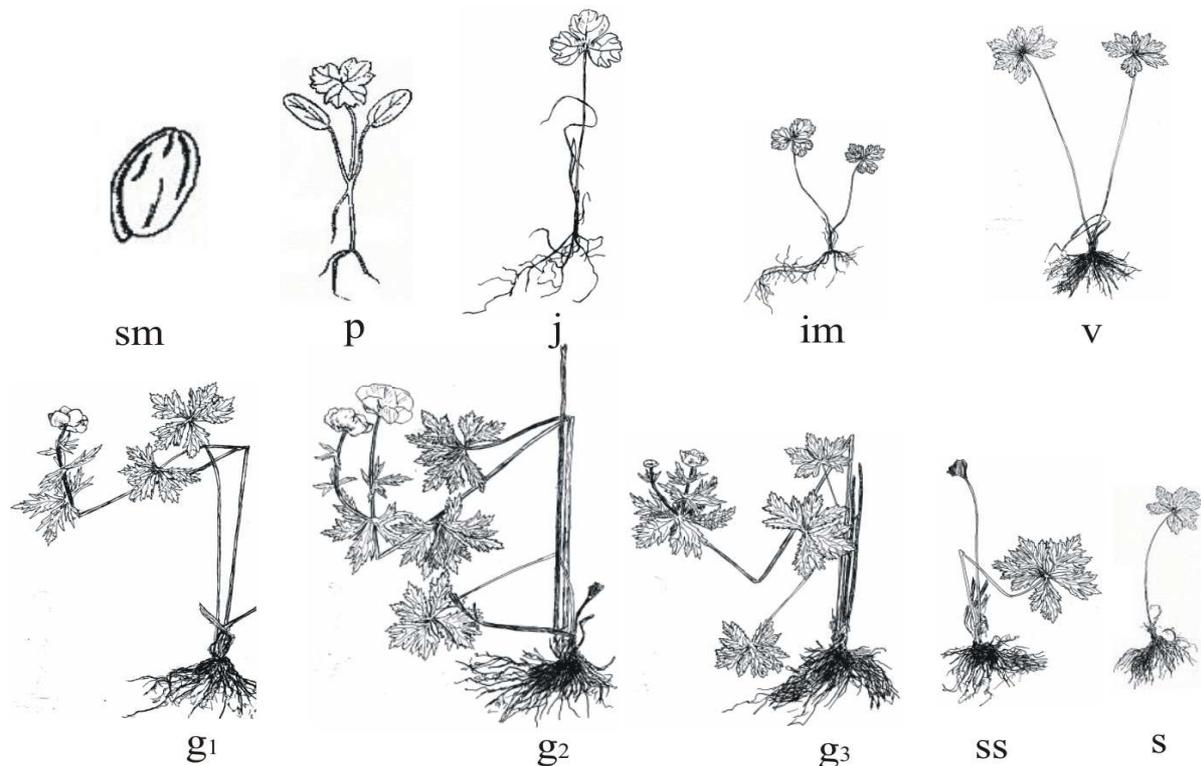


Рис. 42. Онтогенз купальницы европейской

Корнеотпрысковые

36. Онтогенез маклеи мелкоплодной (*Macleaya microcarpa* (Maxim.) Fedde)

Маклея мелкоплодная (сем. Papaveraceae Juss.) – вегетативно подвижный корнеотпрысковый короткокорневищно-стержнекорневой травянистый поликарпик. Подземные органы коричневато-черные.

Стебли прямостоячие, округлые, сизовато-зеленые с восковым налетом. Надземные побеги в верхней половине ветвистые. Листья длинночерешковые, с перистолопастными широкояйцевидными пластинками длиной 8–35 см, с верхней стороны голыми, снизу – густоволосистыми. Цветки мелкие, обоеполые. Околоцветник рыжевато-розовый, около 8–11 мм в диаметре. Тычинок 8–14. Гинецей ценокарпный Пестик 1, из 2-х плодолистиков. Плод – округло-сердцевидная двугнездная паракарпная верхняя коробочка длиной – 5–6 мм, шириной – 4–5 мм.

Плод включает два гнезда, в каждом из которых содержится по одному нормально развитому семени, которые созревают в августе–сентябре. При культивировании в Москве отмечалась низкая завязываемость семян – 9,8 % (Шаин, Денисенкова, Гейер и др., 1990).

Представители рода маклея (*Macleaya* R.Br.) являются ценными алкалоидоносными растениями, обладающими антимикробным, антихолинэстеразным, ранозаживляющим, противовирусным, фунгистатическим действиями. В официальной медицине, наряду с маклеей мелкоплодной (*M. microcarpa*), предложено использовать также маклею сердцевидную (*M. cordata* Willd. R. Br.) для получения препарата сангвиритрина, который рекомендован для лечения детских церебральных параличей, при миопатиях, мышечной дистрофии, спастических парезах лицевого нерва, при стоматите, различных дерматозах, грибковых поражениях, при обработке трофических язв, гнойных ран и при некоторых других показаниях (Машковский, 1988; Соколов, Замотаев, 1988; Муравьева, 1991). Виды маклеи являются известными декоративными растениями, нашедшими применение в цветоводстве и зеленом строительстве (Головкин, Китаева, Немченко, 1986; Аксенов, Аксенова, 2000).

Ареал охватывает юго-восточные провинции Китая. Во многих странах культивируется.

Настоящая статья включает результаты исследования онтогенеза маклеи мелкоплодной, прежде всего, морфологических изменений вегетативных органов. Наблюдения за ростом и развитием растений, сбор разновозрастных особей проводились на Северном Кавказе близ г. Пятигорска на территории Эколого-ботанической станции Ботанического института РАН им. В.Л.Комарова.

Онтогенез маклеи мелкоплодной характеризуется значительной поливариантностью в зависимости от времени посева семян (весной или осенью), посадок отдельных рамет: корневых черенков или отпрысков (весной или осенью), экологических условий обитания, прежде всего, влаги и температурного режима (в засушливые, а также холодные дождливые годы урожайность заметно снижается), густоты посевов, что определяет сроки начала и завершения возрастных состояний, а также фенологических фаз (Челомбитько, 1968, 1971; Троцан, Белюченко, 1996). Нами охарактеризован один из часто встречающихся вариантов онтогенеза, при котором происходит самовозобновление культивируемых популяций путем диссеминации осенью. По-видимому, так же онтогенез протекает и в дикорастущих популяциях.

Онтогенез маклеи мелкоплодной подразделяется на латентный, виргинильный (прегенеративный), генеративный и постгенеративный периоды и представлен на рис. 43.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД продолжается 8–10 месяцев. После диссеминации, которая происходит преимущественно в сентябре, перикарпии вскрываются по боковым швам. Семена обнаруживаются в радиусе 5 (иногда 20 и более) м от материнского растения. Наряду с анемохорией и гидрохорией, отмечается мирмекохория в связи с наличием маслянистого присемянника – строфиоли.

Зародыш зрелого семени продолговато-сердцевидной формы, маленький, длиной 8–14 мкм, что составляет 7–12 % от длины эндосперма, не дифференцированный на органы или представленный двумя очень мелкими (в виде бугорков) семядолями и осевой частью. Границы между зародышевым корешком, гипокотилем, семядольным узлом не выражены. Почечки нет (рис. 42 А). Лишь после перезимовки между семядолями формируется небольшая группа более мелких меристематических клеток.

В эпидерме тесты семян, как и у *Macleaya cordata* (Ильина, 1988), накапливается крахмал, а в эндосперме алейроновые зерна и запасные жиры, которые используются на доразвитие зародыша.

ВИРГИНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД. Проростки и всходы охарактеризованы, следуя рекомендациям И.Т.Васильченко (1936).

ПРОРОСТКИ появляются в конце апреля – мае (при посеве семян осенью предшествующего года) или в конце мая (при посеве весной текущего года) (Челомбитько, 1968, 1971), некоторые семена прорастают в июле–августе. Всхожесть низкая. При посеве в теплице (через 7–8 месяцев после их сбора) в рост трогалось около 10–20 %. Как отмечали В.П.Киселев и Е.Е.Хлапцев (1976), для проращивания семян в лабораторных условиях наиболее оптимальна температура 20–30° С.

Прорастание надземное, гипокотиллярное. Первым трогается в рост главный корень: он вскрывает семенную кожуру, изгибается дугообразно и быстро углубляется в почву (рис. 43 Б). Вскоре начинают удлиняться гипокотиль и черешки семядолей. Их пластинки, постепенно освобождаясь от остатков покровов семени (рис. 43 В), зеленеют и

приобретают яйцевидно-эллиптическую форму, 5–8 мм длины, 2–3 мм ширины. Жилкование дланевидно-дуговидное. Черешок семядоли слегка уплощенный, длиной до 3 мм. Главный корень достигает 1–2 см длины. Образование 1–4-х боковых корней I порядка коррелирует с формированием между семядолями почечки с 3–5 листовыми зачатками (рис. 43 p₁). Возрастное состояние продолжается 6–18 дней.

Проростки характеризуются появлением первого настоящего листа, вслед за которым в течение 1,5–4 недель развивают от 2 до 10, чаще 4–8 метамеров. Листовые пластинки округлые, цельные, городчато-зубчатые или почти цельнокрайние, нередко трех-четырёхлопастные, 5–12 мм в диаметре. Жилкование у первых 1–3 листьев пальчато-нервное, у последующих – перистонервное. Черешки округлые, длиной 5–20 мм. Междоузлия надземного побега в начале своего формирования короткие, 1–6 мм длиной, но вскоре удлинняются до 15–40 мм; только эпикотиль обычно остается укороченным. Главный корень достигает до 2,5–3 см и ветвится до II–III порядка (рис. 43 p₂). Продолжительность этого этапа онтогенеза – 10–28 дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют ортотропный розеточный побег высотой 10–20 см, базальная часть которого, благодаря контрактности корней, начинает втягиваться в почву. Отмечается увядание семядолей. Листовые пластинки третьего и последующих листьев увеличиваются до 1,5–2 см в диаметре, черешки достигают 2,5–3 см длины. На корневой шейке формируются 2–3 (4) почки возобновления. Главный корень растет в глубину до 5–8 см, утолщается до 3 мм, увеличивается число боковых корней, ветвящихся до 3–4 порядка. Возрастное состояние длится 14–28 дней.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ характеризуются наличием удлиненного вегетативного 7–12-метамерного побега, достигающего 12–30 см высотой, и хорошо выраженного утолщения его подземной части, где формируются 2–5 аксилярных спящих почек и 1–3 (реже более) придаточных корня. На последних, как и на боковых ответвлениях главного корня, расположенных ближе к поверхности почвы, закладываются придаточные почки, около 1–1,5 мм в диаметре. Наблюдается формирование корней трех типов: 1) поглощающих: 4–10 см длиной, тонких (0,7–1,4 мм толщиной), растущих в разных направлениях, но чаще горизонтально; 2) запасующих: 8–20 см длиной, 4–10 мм толщиной, нарастающих обычно в глубину и 3) корней с корневыми почками («почконесущих» корней): 10–40 см длиной, 4–8 мм толщиной, ориентированных горизонтально. Осенью надземный побег отмирает до уровня почвы. Этот этап завершает первый год онтогенеза.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ развиваются обычно на втором году онтогенеза. Однако нередко в условиях культуры это возрастное состояние наступает в конце первого года развития. Отмечается переход к симподиальному возобновлению 1, реже 2–3 надземных побегов, достигающих 0,8–1,5 м высоты. Активно разрастается корневая система. В связи с ростом «почконесущих» корней клон достигает в диаметре 30–40 см. Возрастное состояние продолжается от 1 до 14 месяцев. Все особи прегенеративного периода являются моноцентрическими.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ при семенном размножении формируются обычно на 2–3 году индивидуального развития. Монокарпические побеги моноциклические безрозеточные, высотой 1,4–2,5 м, в числе 1–2. Число метамеров варьирует от 12 до 20. Ко времени цветения нижние 2–3 фотофильных листа желтеют и засыхают. Соцветие – узкопирамидальная метелка, длиной 25–40 см, содержащая 450–950 цветков.

В подземной части развивается короткокорневищно-стержнекорневой дву-, трехглавый каудекс, усиливается ветвление главного и придаточных корней, увеличиваются их число и величина. Толщина корневищ достигает 0,8–2 см. Формирующиеся вегетативные, а в дальнейшем и генеративные побеги корневых отпрысков связаны между собой посредством горизонтально расположенных на глубине 3–12 см «почконосных» корней, где почки обычно размещаются в 2 ряда. Диаметр клона достигает 40–80 см. Растения становятся полицентрическими. Возрастное состояние продолжается 1–2 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ характеризуются развитием 3–10, реже – до 15 монокарпических побегов высотой 2–3,7 м. Число фотофильных листьев – 15–28. Соцветие длиной 35–50 см, включающее 900–1450 цветков. Каудекс становится многоглавым, продольно-ребристым; его отдельные ответвления достигают 1,5–4,5 см в диаметре и несут по 2–10 спящих почек. Наряду с короткими (1–3 см) приростами корневища, в этом возрастном состоянии могут развиваться и длинные, длиной до 5, реже 8 см, однако последние сравнительно редки и не являются типичными для этого вида. Продолжают увеличиваться размеры клона до 50–120 см в диаметре в связи с интенсивным ростом «почконесущих» корней. Большинство надземных побегов достигает цветения и плодоношения. Продолжительность возрастного состояния с учетом наблюдаемого явления омоложения корневых отпрысков составляет, по-видимому, 2–15 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ отличаются наличием многоглавого каудекса с признаками начинающейся партикуляции: на его корневой и корневищной частях появляются продольные трещины.

Старые (4–7-летние) участки «почконесущих» корней отмирают: в результате клон распадается на отдельные самостоятельные партикулы. Монокарпические побеги в числе 1–5 достигают 1,2–2,5 м высотой и несут 10–18 фотофильных листьев. Соцветие 20–35 см длиной с 200–750 цветками. В пределах клона число вегетативных побегов корневых отпрысков может превышать генеративные. Наряду с полицентрическими особями, нередко встречаются вторично моноцентрические. Возрастное состояние, видимо, ограничено 1–4 годами в связи с наблюдаемым прогрессирующим разрушением каудекса.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ характеризуются наличием продольно расщепившегося каудекса с 1–2, реже 3 безрозеточными вегетативными побегами 5–20 см высотой, возникающими из спящих почек корневища или придаточных почек на корнях. Надземные побеги только вегетативные, состоящие из 5–9 метамеров. Стебли при основании заметно более тонкие (4–8 мм в диаметре) по сравнению с монокарпическими побегами генеративных растений. Величина и форма листовых пластинок почти как у имматурных или взрослых вегетативных особей. Корни преимущественно запасующие, вертикальные, в числе 2–10; почконосных горизонтальных корней – 1–4; поглощающих корней – 1–3 или их нет. Возрастное состояние продолжается 1–2 года.

СЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ представляют собой отделившиеся от старой части материнского корневища разрушающиеся партикулы. Спящих почек нет или они единичные, мелкие и из-за недостатка питания быстро отмирающие. Надземные побеги в числе 1–2, достигают 3–7 см высоты и несут 2–4 листа ювенильного или имматурного облика. Диаметр стебля при основании 3–5 мм. Придаточные корни только запасующие в числе 1–4, сформированные еще у генеративных и иногда у субсенильных особей. Новых корней не образуется. Возрастное состояние длится 1–2 года.

Наибольшее количество алкалоидов накапливается в фазу бутонизации (Челомбитко, 1968, 1971) или при бутонизации – начале цветения (Хлапцев, Хотин, Киселев и др., 1978; Быкова, Гоник, 1995) преимущественно в листьях, а наименьшее их содержание отмечено в стеблях (Кодаш, Захарова, Шевердинов и др., 1975; Хлапцев, Климахин, Малыхина и др., 1981).

Выполнению работы очень большое содействие оказывал заведующий станцией, д-р биол. наук А.Д.Михеев, которому мы приносим свою искреннюю признательность.

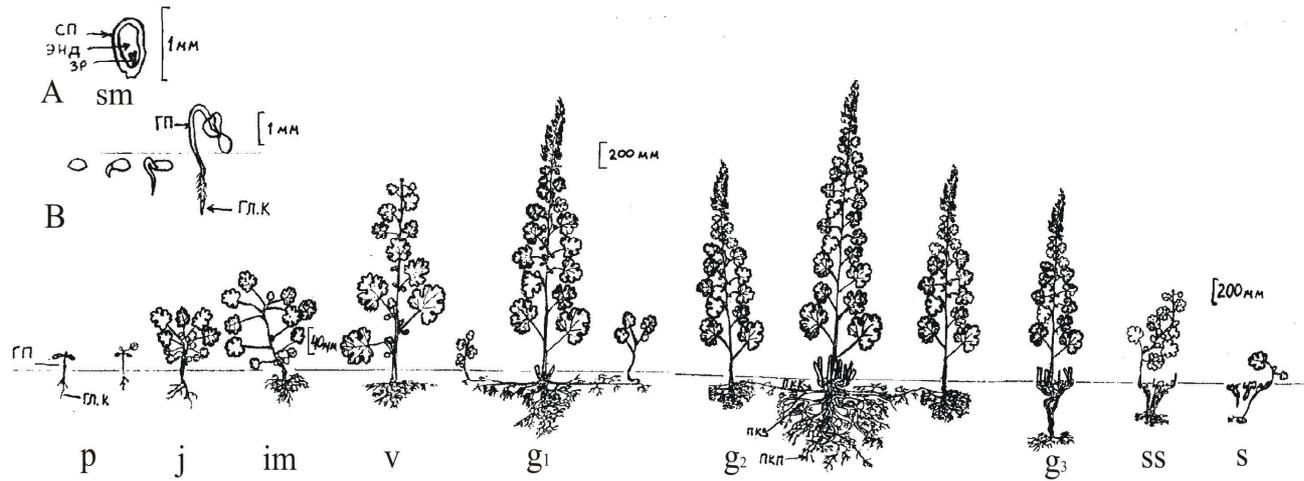


Рис. 43. Онтогенез маклеи мелкоплодной:

А – строение семени (сп – спермодерма, энд – эндосперм, зр – зародыш); В – прорастание семени (гп – гипокотиль, гл.к – главный корень); онтогенетические состояния (пкз – запасющие придаточные корни, пкк – придаточные корни с корневыми почками, пкп – поглощающий придаточный корень)

Длиннокорневищные

37. Онтогенез душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.)

Душица обыкновенная травянистый многолетник семейства Lamiaceae. Растение, обладающее большим полиморфизмом. Жизненная форма душицы может существенно изменяться в различных сообществах, от короткокорневищной рыхлокустистой до длиннокорневищной полуразвернутокустистой (Нухимовский, Черкасов, 1987), и, следовательно, корневище ползучее, шнуровидное. Побеги удлиненные монокарпические. Стебель легко-волосистый, прямой, внизу ветвистый, красноватый, высотой 30–80 см. Листья на опушенных черешках, продолговато яйцевидные, мелкозубчатые, снизу светло-зеленые, со скудными просвечивающими железками. Цветки в пазухах темно-красных прицветников собраны в щитковидно-метельчатое соцветие, чашечка короткая, пятизубчатая, внутри голая, зубцы чашечки почти равные, темно-красноватые. Венчик неправильный, сростнолепестный, светло-пурпуровый, снабжен трубочкой, втрое длиннее чашечки; верхняя губа его несколько вырезанная, или раздвоенная; нижняя губа с 3-мя тупыми лопастями, из которых средняя больше других. Тычинок четыре. Гинецей синкарпный, завязь верхняя четырехлопастная, четырехгнездная, с одним столбиком, оканчивающимся двухраздельным рыльцем. Плод распадается на 4 орешка. Цветет с июля до сентября (Землинский, 1951; Флора СССР, 1954).

Трава растения содержит до 1,2 % эфирного масла, дубильные вещества, аскорбиновую кислоту и флавоноиды. В состав эфирного масла входит тимол и карвакрол, сексвитерпены, свободные спирты и геранилацетат. В официальной медицине растение используют при атонии кишечника, отсутствии аппетита и как отхаркивающее средство при различных простудных заболеваниях. Кроме того, препараты душицы применяют от бессонницы, при нервных расстройствах, гипо- и анацидных гастритах. Эфирное масло из травы употребляют наружно как болеутоляющее средство при зубной боли. Листья и цветки применяют в виде компрессов, полосканий и ванн как антисептическое и общеукрепляющее средство при болезнях горла, золотухе, сыпях (Шретер и др., 1980б; Соколов, Замотаев, 1988; Минаева, 1991). В народной медицине настой душицы используют при острых респираторных заболеваниях, коклюше, гастритах, желудочных коликах, гепатите, диарее, бронхиальной астме, ревматизме, невралгии, отвар – наружно при рахите, зудящих экземах, других кожных болезнях, как ранозаживляющее (Машковский, 1984; Акопов, 1990).

Душица обыкновенная встречается в Европейской части страны, Западной Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России – в Европе, Средиземноморье, Средней Азии. Лесостепное растение, растет на суходольных, пойменных, лесных и степных лугах, в разреженных хвойных и березовых лесах, по их опушкам и в зарослях кустарников (Флора СССР, 1954; Шретер и др., 1980б).

Онтогенез душицы обыкновенной изучался Е.Л.Нухимовским и О.В.Черкасовым (1987) в естественных условиях произрастания на Алтае и при выращивании в Московской области. Нами исследовались особенности онтогенеза данного вида в растительных сообществах Среднего Урала. Онтогенез душицы обыкновенной представлен на рис. 44.

ПРОРОСТКИ появляются с мая по август. Высота ортотропного побега до 5 см с 3–5 парами листьев. Прорастание надземное, семядоли выносятся наружу гипокотилем, достигающим 6 мм. Главный корень до 3 см длиной, слабо ветвится. Эпикотиль до 7 мм. При развитии первой пары настоящих листьев в семядольном узле и на гипокотиле образуются два-три придаточных корня. Побег изгибается и его основание полегает. Плагитропная часть вытягивается в почву придаточными корнями и образуется первое звено корневища – эпигеогенное по происхождению. К моменту появления 3-й пары листьев семядоли отмирают.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения однопобеговые, высота ортотропного побега 5–8 см. Основание побега полегает и вытягивается в почву придаточными корнями. На корневище в конце июня в рост трогается одна почка. К концу августа формируется ортотропный побег возобновления с розеткой листьев на верхушке, верхушечная почка которого зимует приповерхностно. Главный побег продолжает расти и формировать новые листья вплоть до зимы, в конце сентября он чаще всего отмирает. На втором году жизни побег возобновления продолжает расти, образуя удлиненный вегетативный побег замещения, более крупный, чем прошлогодний.

ИММАТУРНЫЕ растения однопобеговые. В течение 4–5 лет у имматурных особей ежегодно образуются 1–2 побега возобновления. Отмечается постепенное усиление их мощности. Каждый побег замещения имеет все более длинную (от 0.3 до 2 см) плагитропную часть с 2–5 парами чешуевидных низовых листьев, которая развивается из почки в течение 2-й половины лета, и ортотропную надземную часть до 15 см высотой, вырастающую после перезимовки и несущую 7–8 пар листьев. Листья яйцевидные опушенные.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения одно- или двупобеговые. Высота надземной части вегетативного побега увеличивается до 30–40 см, число

узлов – 10–12. Листовая пластинка имеет форму, типичную для взрослых особей. В пазухах срединных и верхних листьев развиваются укороченные силлептические побеги, несущие 1–2 пары листьев. На каждом материнском побеге образуется большое число побегов возобновления (3–6), формируется куртина. Длина плагиотропных участков корневища различная (5–20 см). В целом растение выглядит как немногопобеговый рыхлый куст; происходит отмирание главного корня, питание осуществляется за счет многочисленных придаточных корней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения с одним генеративным и одним, реже двумя вегетативными побегами. Цветоносным становится побег V–VI порядка, имеет 15 междоузлий и достигает высоты 50 см. В верхних узлах могут образовываться боковые цветоносы, их соцветия малоцветковые – 6–7 цветков. Побегов возобновления – 2–3.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – развиты по всем признакам максимально. Генеративные побеги достигают 60–70 см высоты, число узлов – 15. Старые участки корневища отмирают, образуется клон. Дочерние особи вегетативного происхождения представляют собой отдельные кусты или побеги с неглубоким омоложением.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения двух- или трехпобеговые. Вегетативное размножение продолжается. Часть партикул переходит в субсенильное состояние, другая – состоит из 1–2 вегетативно-репродуктивных побегов. В верхней части побегов появляются пазушные вегетативные побеги, на верхушке которых иногда формируются слабые соцветия – 3–5 цветков. Побегов возобновления не более одного. Высота надземного побега – 30–40 см. Придаточные корни слабые, неглубокие. Старые вегетативные партикулы имеют надземные побеги высотой не более 30 см. Некоторые из них с силлептическими побегами с 2–5 парами листьев, для других характерно отмирание верхушечной почки и образование боковых побегов с 6–7 парами листьев. Побег возобновления один. Придаточные корни короткие, слабые.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения – одно-, двухпобеговые партикулы. Надземные побеги высотой до 20–25 см, число узлов 10–11. Размеры листьев уменьшаются. Побег возобновления всегда один, редко образует «озимую розетку».

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одно-, двухпобеговыми партикулами вегетативного происхождения, высотой 5–7 см. Корневище старое, сильно разрушенное с немногочисленными слабыми придаточными корнями. Новые корни и побеги возобновления уже не формируются.

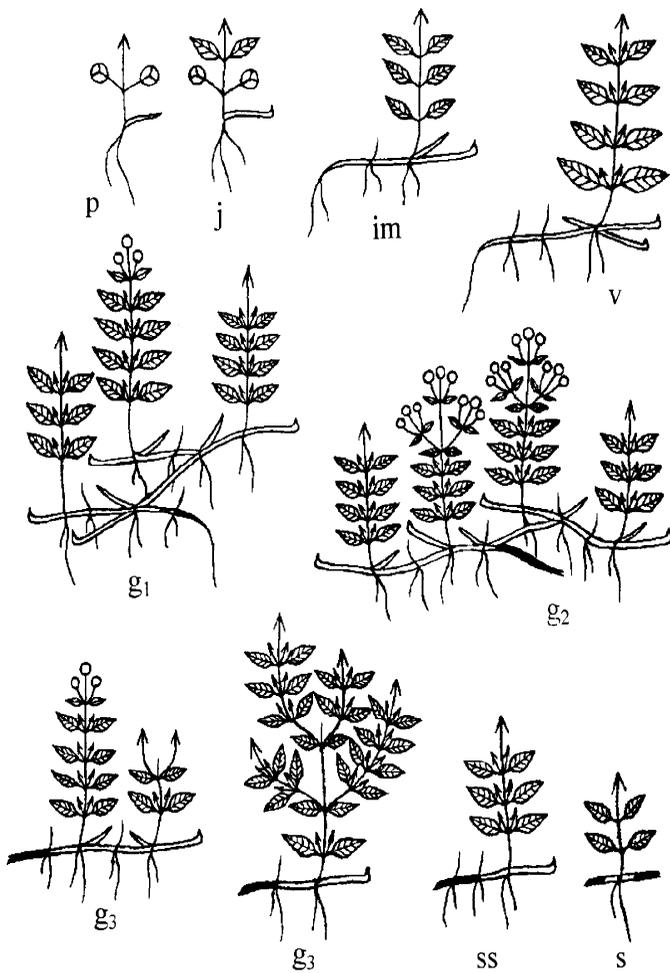


Рис. 44. Онтогенез душицы обыкновенной

38. Онтогенез зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.)

Зверобой продырявленный (семейство Нурегіасеae) – длиннокорневищное травянистое многолетнее растение семейства зверобойных (Нурегіасеae) с однотипными безрозеточными открытыми или закрытыми моноциклическими побегами. Многолетнее, голое растение 80–100 см, стебель с 2 ребрами, листья супротивные, продолговато-яйцевидные, цельнокрайние, сидячие, тупые с многочисленными просвечивающими светлыми и черными железками. Околоцветник пятичленный. Чашелистики ланцетовидные. Венчик золотисто-желтый, тонко заостренные, лепестки продолговато-эллиптические. Гинецей ценкарпный из трех плодolistиков. Плод – трехгнездная коробочка с многочисленными семенами. Ценное лекарственное и пищевое растение, широко используется в официальной и народной медицине, входит в фармакопеи многих стран (Растительные ресурсы..., 1986). Плод – трехгранная коробочка, число плодов и число семян на генеративный побег – признак изменчивый и в большей степени зависит от условий произрастания вида. Максимальное число плодов – 60–80, семян – 4600–6300 штук на особь.

Химический состав. Надземная часть. Эфирное масло до 1,3 %, тритерпеновые сапонины, кумарины, флавоноиды – 2–5 %, антрахиноны (гиперицин), алкалоиды, антоцианы до 6 %, фенолкарбоновые кислоты, витамин С, каротин (Растительные ресурсы..., 1986).

Применение. Надземная часть входит в фармакопеи России, Чехословакии, Польши, Франции, Болгарии и других стран. Во Франции получен препарат, стимулирующий деятельность сердца и регенерацию тканей; в Польше – ранозаживляющее и при неврастении; в Чехословакии получен препарат «Флорестин» для лечения гинекологических заболеваний; в Болгарии – катехиновый препарат "Пефлавит", обладающий Р-витаминной активностью; в Италии – препарат для лечения желчекаменной болезни. В России – препарат "Новоиманин" для лечения инфицированных ран, ожогов, гайморитов в виде аэрозолей – при пневмониях, туберкулезе легких, острых катарах верхних дыхательных путей. Широко используется в народной медицине. Зверобой продырявленный оказывает аппетитное, улучшающее пищеварение, мочегонное, желчегонное, вяжущее, кровоостанавливающее, противовоспалительное, антисептическое, ранозаживляющее, обезболивающее, успокаивающее, способствующее регенерации тканей средство; применяется при желудочно-кишечных заболеваниях, болезнях сердца, печени, мочевого пузыря, почечно-каменной болезни, водянке, женских болезнях, головных и нервных болях, беспокойном сне, нервных судоро-

рогах, ревматизме, геморрое; наружно – при ранах, заболеваниях полости рта (Махлаюк, 1992). Отвар – как противовоспалительное, тонизирующее, при заболеваниях сердца, легких печени, при простудах.

На сырье используется надземная часть, которая срезается на уровне соцветия у средневозрастных генеративных растений в фазе цветения.

Hypericum perforatum – широко распространенный голарктический вид, обычные места его обитания: остепненные, настоящие суходольные, лесные суходольные луга, луговые степи, сосновые и березово-осиновые черневые леса (Куминова, 1960).

Зверобой продырявленный распространен в Европейской части России, на Кавказе, во всех районах Западной и Восточной Сибири, в Средней Азии, кроме Кара-Кума, Кызыл-Кума, Голодной степи. К востоку от Енисея замещен близким видом – зверобоем оттянутым – *H. attenuatum* Choisy. (Атлас..., 1983).

Известен опыт культуры его в условиях Европейской части России и в Западной Сибири (Тюрина и др., 1983, 1992). В условиях Западной Сибири культивируется с 1984 года, путем отбора из дикорастущей алтайской популяции был создан высокоурожайный сорт (Тюрина и др., 1992). Определены запасы и проводятся заготовки сырья *Hypericum perforatum* в Европейской части России и в Западной Сибири на Алтае (Атлас..., 1976).

Онтогенез *Hypericum perforatum* остается недостаточно изученным. Сбор материала был проведен на территории Алтая в Чойском районе, в окрестности п. Ишимское на лесном суходольном лугу, где проективное покрытие травостоя составляло 85 %, проективное покрытие *H. perforatum* – 3 %.

Особенности поведения вида в ценозах рассматривались на уровне ценопопуляций. При описании онтогенеза использовался метод множественных площадок, которые закладывались в пределах сообщества случайно, в количестве 10–15 штук. Все особи на учетной площадке, площадью 1 м² выкапывались полностью. Для определения типа сообщества использовалась классификация растительности Алтая (Куминова, 1960). Описание возрастных состояний проводилось по А.А.Уранову (1977) в дополнении их последователей (Ценопопуляции..., 1976, 1988) Л.А.Жуковой и Э.В.Шестаковой (Онтогенетический атлас..., 1997). При описании жизненной формы *H. perforatum* использовались классификация И.Г.Серебрякова (1964) и классификация биоморф по особенностям онтогенеза О.В.Смирновой и др. (1984).

В онтогенезе зверобоя продырявленного выделено 4 периода и 12 возрастных состояний. Он представлен на рис. 45.

СЕМЕНА мелкие 1 мм длиной, 0,3 мм шириной, масса 1000 семян – 0,07–0,112 г, прорастают при температуре 15–20°C, лабораторная всхожесть – 87 %. Семена очень мелкие, мелкочаеистые, распространяются ветром. Известно, что у зверобоя продырявленного развитие семян преимущественно апомектичное.

ПРОРОСТОК имеет два семядольных листа округлой формы длиной 0,1–0,2 см и шириной 0,1–0,3 см, кроме того, на побеге сформированы 2 сидячих настоящих листа длиной 0,5 см, шириной 0,2 см (рис. 44). Удлиненный побег имеет эпикотиль длиной 0,2–0,8 мм (растение безрозеточного типа), гипокотиль длиной 0,2–0,5 см, главный корень длиной до 2 см с 2-мя боковыми корешками, кроме того, между гипокотилем и главным корнем четко выражена переходная зона (корневая шейка).

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений формируется удлиненный ортотропный побег с 3–5 парами настоящих листьев, семядольные листья еще сохраняются. Главный корень утолщается.

В течение первого года вегетации растения переходят в ИММАТУРНОЕ состояние, при этом побег в области гипокотилия изгибается и принимает горизонтальное положение, эта плагиотропная часть втягивается в почву вместе с почками возобновления, формируя корневище и в таком состоянии уходит под зиму, надземная часть побега I порядка отмирает и на следующий год из почек возобновления базальной части подземного побега развивается побег II порядка (im_2) с 6–8 парами супротивных листьев. Общая длина побега 8–10 см, главный корень – 6 см длины. Базальная часть побега имеет 3 укороченных междоузлия с почками возобновления. Растения после перезимовки формируют побеги III порядка (im_3), побег III порядка более мощный, чем предыдущий, длина его достигает 12–15 см, число пар листьев – до 10–12 штук, и на нем начинают формироваться побеги обогащения, в количестве 2–4-х, длиной 1,5–2 см. Главный корень увеличивается в размерах и его длина достигает 8–10 см. Продолжительность возрастного состояния – 2–3 года. Таким образом, каждый год надземные побеги отмирают и на смену симподиально возникают побеги следующих порядков. Каждый побег замещения более развит, чем предыдущий. Зона возобновления на раннем этапе втягивается в почву, после чего почки возобновления регулярно закладываются подземно.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ или ВЕГЕТАТИВНЫХ молодых особей надземная часть побега IV порядка состоит из 15–18 междоузлий и 10–15 пар листьев, высота побега – 18–22 см, базальная часть побега состоит из 3–4-х укороченных междоузлий (0,5–0,8 см длина). В виргинильном состоянии растения находятся 3–4 года, за этот период формируются

побеги V (v_2) и VI (v_3) порядков (средневозрастные вегетативные особи) (рис. 45). Подземные органы представлены многолетней базальной частью монокарпических побегов и главным корнем. Базальная часть побегов состоит из 3–5 укороченных междоузлий, надземная – из 29–35 удлиненных междоузлий и имеет высоту 25–40 см, на них сформированы побеги обогачения в количестве 5–7 с 5–8 междоузлиями; в один год может образовываться до 3-х боковых побегов.

На 7-й год растения зацветают и переходят в МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние, цветоносными становятся побеги VII порядка (g_1). Молодое генеративное растение представлено 1–2 монокарпическими побегами, каждый из которых имеет базальную (приземно-подземную) часть, состоящую из 3-х укороченных междоузлий (0,6–0,7 см длина.); префлоральную – собственно стеблевую длиной 20–24 см, с 10–12 удлиненными междоузлиями и флоральную – область соцветия длиной 5–7 см, состоящую из 4–6 междоузлий. Общая длина генеративного побега у растений, произрастающих в оптимальных условиях – 27–32 см, число генеративных побегов 1–2. Подземные органы представлены коротким корневищем длиной 0,8–1,2 см и главным стержневым корнем. В основании базальной части побегов часто образуется несколько укороченных побегов.

Продолжительность возрастного состояния – 1 год.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи достигают максимального развития. В оптимальных условиях произрастания генеративные побеги имели высоту $62,4 \pm 1,4$ см, базальная часть которых составляла $3,9 \pm 0,5$ см длины; префлоральная – $43,7 \pm 1,1$ см (число междоузлий $13,6 \pm 0,3$ шт.); флоральная – $14,8 \pm 0,5$ см (число междоузлий $5,8 \pm 0,2$ шт.); число паракладиев на одном побеге – $6,5 \pm 0,2$ шт, общая длина которых составляет $70,3 \pm 4,3$ см. У средневозрастных генеративных особей функционируют побеги VIII–XI порядков. Продолжительность возрастного состояния – 4–5 лет. Подземные органы представлены подземной многолетней одревесневевшей частью побегов и одревесневевшим главным корнем. Корневая система стержневого типа.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений снижается продуктивность и накапливается большое число отмерших генеративных побегов. Партикуляция отсутствует. Продолжительность возрастного состояния – 2–3 года.

Отсутствие генеративных побегов и наличие в нижних узлах прошлогодних побегов слабых вегетативных побегов – признаки старых субсенильных растений. Продолжительность возрастного состояния 1 год.

В изученной ценопопуляции сенильные растения не обнаружены.

Продолжительность онтогенеза *H. perforatum* – 10–15 лет.

Таким образом, *H. perforatum* в процессе онтогенеза проходит следующие основные фазы морфогенеза: 1-я фаза – первичного вегетативного побега (р, j). Для этой фазы характерно развитие первичного удлиненного побега и главного корня. 2-я фаза – формирование симподиально нарастающей системы побегов возобновления замещения (im, v_1, v_2, v_3). Для этой фазы характерно образование побегов замещения II–VI порядков, втягивание базальных частей монокарпических побегов с почками возобновления в почву. 3-я – фаза плотного куста, которая соответствует генеративному периоду (g_1, g_2, g_3) и характеризуется увеличением числа и мощности побегов возобновления и окончательным формированием жизненной формы.

Известно, что при произрастании вида в разных эколого-ценотических условиях могут появляться разные жизненные формы (Серебряков, 1964; Гатцук, 1964; Щербакова, 1986).

В результате наших исследований у *H. perforatum* было выделено 3 жизненных формы (рис. 46): 1 – безрозеточная стержнекорневая (рис. 46 а, когда особь проходит следующие фазы морфогенеза: первичный побег (р – im) – первичный куст ($v - g_2$) – плотный куст ($g_2 - g_3$); 2 – безрозеточная корневищно-стержнекорневая (рис. 46 б), когда в этом случае у средневозрастных генеративных особей из придаточных почек подземных побеговых органов развиваются длинные плагиотропные корневища (6–12 см длины), то есть происходит вегетативное разрастание, и вегетативные особи формируют вторичную стержневую корневую систему. Особи данной жизненной формы переходят в 4-ю фазу морфогенеза – формирование парциальных кустов. Согласно классификации биоморф по особенностям онтогенеза, приведенной выше, эти растения мы относим к явнополицентрической группе. В этом случае этапы онтоморфогенеза будут следующие: первичный побег (р – im) – первичный куст ($v - g_1$) – куртина ($g_2 - g_3$) ~ диффузный клон ($g_3 - ss$). 3 – безрозеточная стержнекорневая корнеотпрысковая (рис. 46 в), которая была обнаружена на участках ценоза, подверженных сильной деградации. У таких особей из придаточных почек главного или боковых корней формируются корневые отпрыски, из придаточных почек которых в свою очередь образуются косые ортотропные корневища (3–5 см длины), переходящие в надземные побеги. Растения корнеотпрыскового происхождения, также как и у предыдущей жизненной формы, формируют вторичную стержневую корневую систему – это фаза парциального куста, безрозеточная, стержневая корнеотпрысковая жизненная форма также отнесена к явнополицентриче-

ской группе биоморф. Особи вегетативного происхождения начинают свое развитие с вегетативного состояния и отличаются от особей семенного происхождения наличием удлиненного (5–6 междоузлий) ортотропного корневища. По мощности они принципиально не отличались от особей семенного происхождения. Продолжительность жизни особей вегетативного происхождения, вероятно, близка продолжительности жизни особей семенного происхождения. У явнополицентрических биоморф парциальные кусты соединены гипогеогенными корневищами или горизонтальными боковыми корнями (корневые отпрыски). В случае отмирания семенной особи происходит полная дезинтеграция, и растения переходят в фазу диффузного клона.

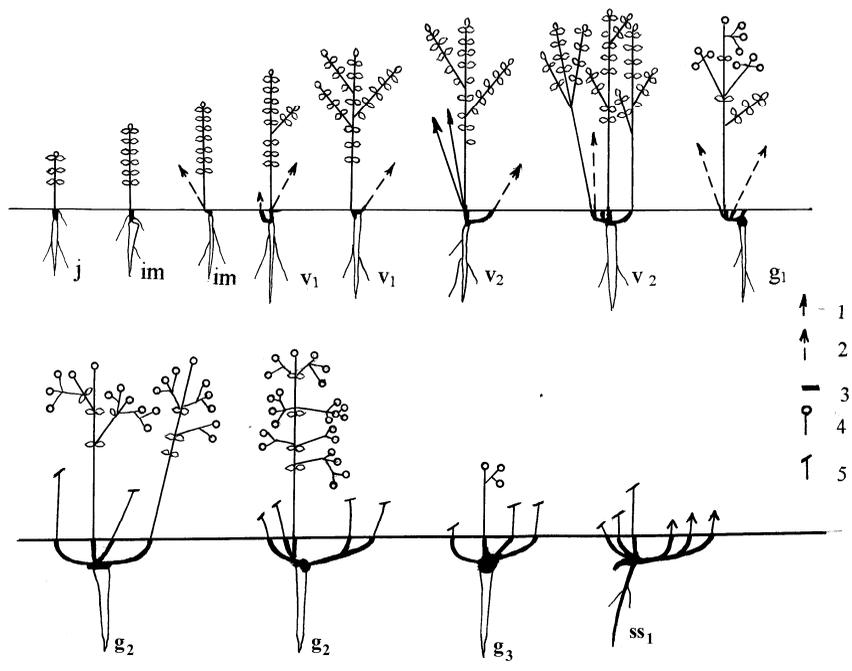


Рис. 45. Онтогенез зверобоя продырявленного:

1 – вегетативные побеги, 2 – отмершие вегетативные побеги, 3 – многолетняя часть побега, 4 – генеративные побеги, 5 – отмершие генеративные побеги

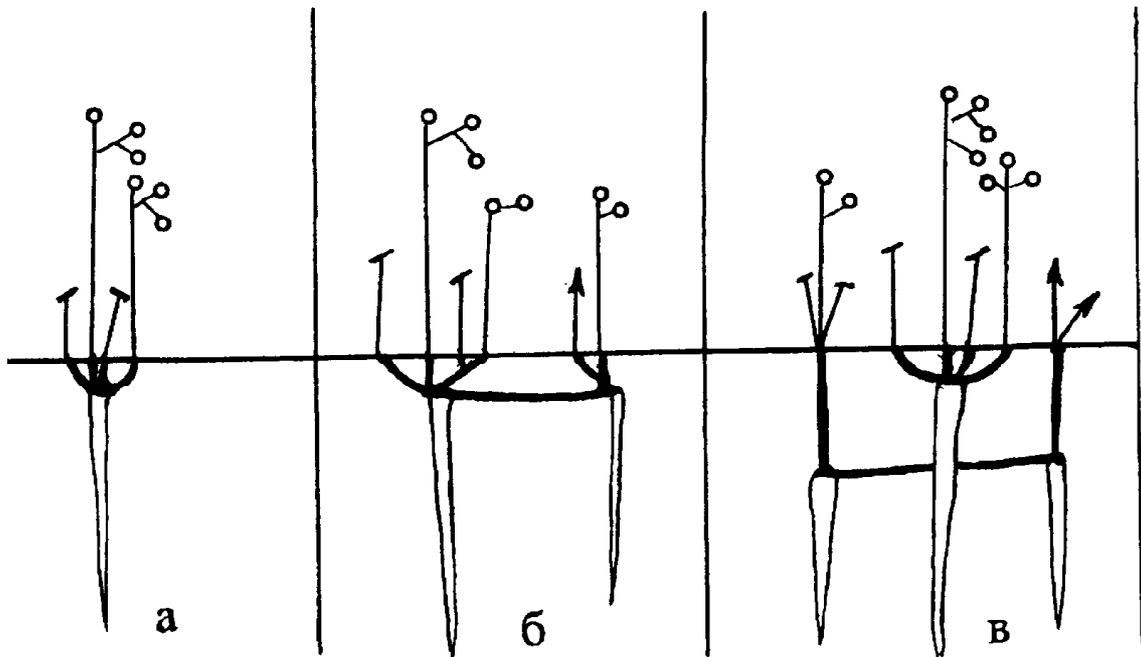


Рис. 46. Схема структуры жизненных форм зверобоя продырявленного
а – стержнекорневая, б – корневищно-стержнекорневая, в – стержнекорневая-корнеотпрысковая

39. Онтогенез зверобоя пятнистого (*Hypericum maculatum* Crantz.)

Зверобой пятнистый – многолетняя поликарпическая трава семейства – Hypericaceae. По типу подземных органов и характеру кушения его можно отнести к длиннокорневищно-кустовым растениям с гипогенными корневищами (Серебряков, Серебрякова, 1965, 1969; Серебрякова, 1971, 1987). Корневища плагиотропные, многоузловые, несут чешуевидные листья. Надземные побеги удлиненные многолистные, могут интенсивно ветвиться, в конце сезона вегетации отмирают до подземной зоны возобновления, то есть моноциклические.

Растение голое с темно-бурым, почти горизонтально простертым длинным корневищем. Стебель прямой, четырехгранный, гладкий, красновато-бурый или бурый, ветвистый в верхней части, высотой 25–60 см. Листья сидячие, яйцевидно-эллиптические или эллиптические, длиной 0,6–3,5 см, шириной 0,3–1,6 см, с редкими просвечивающими точками, по краю ровные, с редкими черными точечными железками. Цветки многочисленные, собраны в редкое метельчатое соцветие; прицветники эллиптические, длиной 3 мм; чашечка глубоко раздельная, длиной 5 мм, в 2–3 раза короче венчика; чашелистики широкоэллиптические или овальные с редкими черными точечными железками; лепестки золотисто-желтые, продолговато-эллиптические, тупые с черными железками в виде точек; тычинки многочисленные, собранные в 3 пучка. Гинецей ценокарпный. Коробочка яйцевидная или продолговато-яйцевидная, коричневая, длиной 5 мм, шириной 3 мм, равная чашечке, мелко продольно-бороздчатая.

В траве зверобоя пятнистого содержатся флавоноиды (кверцетин, кверцитрин, гиперин), красящие и дубильные вещества, каротин, гиперин, эфирное масло, смолы, никотиновая и аскорбиновая кислоты, витамины Р и РР, холин, антоцианы, сапонины, спирты, следы алкалоидов и других соединений (Растительные ресурсы..., 1986).

Зверобой пятнистый применяется в медицине, как и зверобой продырявленный (Государственная фармакопея..., 1990). Препараты зверобоя обладают вяжущими и противомикробными свойствами, а также способностью стимулировать регенерацию тканей. Применяются внутрь при колитах, а в качестве наружного средства – при ожогах II и III степени, гингивитах и стоматитах (Шретер и др., 1980). В народной медицине трава растения употребляется как вяжущее, уменьшающее отделение обильной мокроты при болезнях дыхательных путей, в качестве тонизирующего средства при сердечно-сосудистых заболеваниях, кровоостанавливающего и противовоспалительного. Зверобой входит в смеси трав, применяется при болезнях печени и желчных камнях, при воспале-

нии почек, подагре, цистите, бронхите, фурункулезе, употребляется при расстройстве нервной системы (Соколов, Замотаев, 1988; Минаева, 1991).

Зверобой пятнистый распространен в Европейской части страны, на Урале, в Западной и Восточной Сибири. За пределами России этот вид встречается в Скандинавии и Европе. Он произрастает в еловых, лиственных и смешанных лесах, на опушках; суходольных сухих, пойменных и прибрежных лугах, по берегам рек, озер, на заброшенных пашнях, полях и огородах (Флора СССР, 1949).

Материал собирался в Свердловской области (Средний Урал) на пойменных лугах и лесных опушках. Онтогенез представлен на рис. 47.

СЕМЕНА мелкие, длиной 0,5 мм, коричневые, цилиндрические (Флора СССР, 1949).

ПРОРОСТКИ появляются в мае-июне. Высота ортотропного побега 0,5–0,7 см, главный корень до 1 см, слабо ветвится. Семядоли округлые длиной 0,3 мм, шириной 0,2 мм. Сохраняются недолго (не более 30 дней), при появлении второй пары настоящих листьев полностью отсыхают.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения достигают в высоту 6–12 см. К моменту появления 2–3 пары настоящих листьев побег изгибается, и его основание полегает. Плагитропная часть втягивается в почву придаточными корнями и образуется первое звено корневища – эпигеогенное по происхождению. Побег в течение сезона вегетации нарастает и формирует 4–5 пар настоящих листьев. В конце июля на эпигеогенном корневище трогается в рост почка. К концу августа – началу сентября формируется побег возобновления с чешуевидными листьями. Изредка на его верхушке образуются 1–2 пары настоящих листьев. В течение последующих 3–4-х лет ежегодно возникает по одному побегу возобновления, постепенно увеличивается высота надземного побега. Из подземных частей побегов формируется симподиально нарастающее гипогеогенное корневище. На второй год главный корень отмирает, функционирует придаточная корневая система.

ИММАТУРНЫЕ растения высотой 14–18 см. В течение 4–5 лет ежегодно образуется один побег возобновления, происходит смена скелетных осей и отмечается постепенное усиление их мощности. Надземные удлиненные побеги обычно крупнее прошлогодних. Увеличивается длина плагитропной части побегов возобновления от 1 до 3 см, высота надземного побега, а также размеры листовой пластинки. Форма листовой пластинки овальная.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения – одно-или двупобеговые. Высота надземной части побега увеличивается до 30 см, число узлов на нем – до 15–20. Листовая пластинка овальная или обратно-яйцевидная. В пазухах листьев развиваются силлептические побеги с 1–2 парами листьев.

Подземная часть побега достигает 5–7 см. Побег возобновления возникает в базальной части побега (в месте перехода плагиотропной части в ортотропную) и из спящих почек более старых участков корневища. Число побегов возобновления от – 3 до 5. Начинается кущение особи, образуется немногопобеговый рыхлый куст. Побег могут быть удалены друг от друга на значительное расстояние (30–35 см).

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой рыхлый немногопобеговый куст с 1–2 генеративными и 1–2 вегетативными побегами. Цветоносным становится побег VI–VII порядков, достигающий высоты 80 см, имеющий 18–20 узлов. Цветки собраны в редкое метельчатое соцветие. Верхушечное соцветие имеет 3–5 цветков, боковые – 1–2. В пазухах листьев формируются вегетативные побеги обрастания с 3–4 парами листьев. Побег и новые центры нарастания удалены друг от друга на 30–40 см, происходит частичная партикуляция.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения состоят из 5–6 побегов, удаленных друг от друга на 30–50 см. Генеративные побеги высотой 100–110 см, число узлов – 20–25. В пазухах листьев имеются крупные (длиной 7–10 см) вегетативные побеги обрастания с 4–5 парами листьев. Верхушечное и боковые соцветия несут по 3–6 цветков. Побег возобновления образуются как на корневище (рассеянно), так и в базальной части надземного побега. Наблюдаются признаки разрушения старых частей корневища, происходит полная партикуляция.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены двумя подгруппами.

Растения первой подгруппы – одно-или двупобеговые партикулы. Высота генеративного побега 50–60 см. Верхушечное соцветие малоцветковое, иногда образуется всего два-три цветка. В пазухах верхних листьев имеются крупные силлептические побеги без цветков или с одним-двумя цветками. В базальной части не более одного-двух побегов возобновления.

Растения второй подгруппы (g'_3) – партикулы с 1–3 мощными вегетативными побегами 60–70 см высотой. В пазухах верхних листьев развиваются крупные силлептические побеги (10–15 см). В базальной части – 1–2 побега возобновления.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения обычно одно-или двупобеговые. Побег неветвящийся, высотой 30–40 см с 13–15 узлами. Побег возобновления образуются в основном из спящих почек на корневище.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены однопобеговыми партикулами. Побег высотой до 10 см. Корневище разрушено, придаточные корни многочисленные и слабые. Побегов возобновления не образуется.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

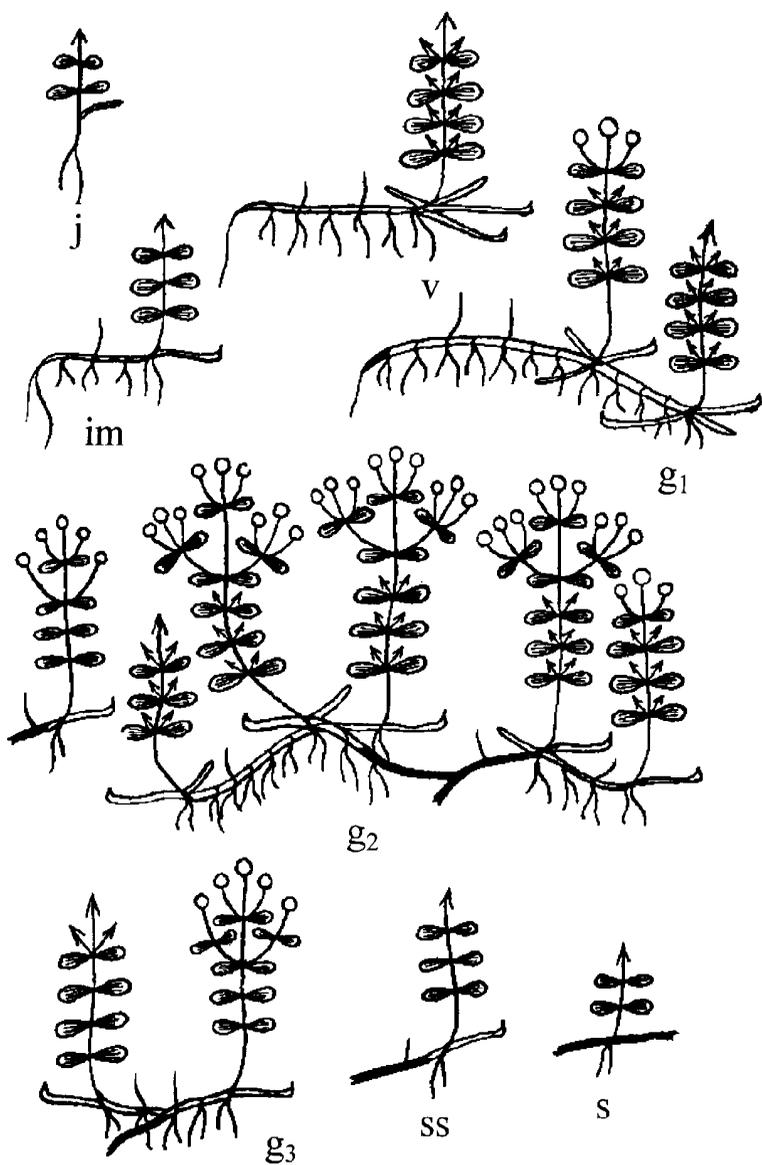


Рис. 47. Онтогенез зверобоя пятнистого

40. Онтогенез незабудки болотной (*Myosotis palustris* (L.) L.)*

Незабудка болотная – многолетнее растение из семейства бурачниковые (Boraginaceae) с ползучим эпигеогенным корневищем. Побеги обычно одиночные, удлиненные, монокарпические, ветвление акротонное и мезотонное, прямостоячие, высотой до 30–40 (50) см, или восходящие и тогда в лежачей части укореняющиеся. Корни придаточные, обычно ветвление наблюдается до II порядка. Стебли в нижней части мелко-пушистые, ветвистые, главным образом, вверху. Листья от ланцетных до продолговато-ланцетных или линейно-ланцетных, довольно крупные, нижние зеленые, верхушка туповатая, острая, либо голые, либо опушены (Флора СССР, 1953).

Кисти соцветия одиночные, парные, рыхлые, сперва короткие, позднее удлинняющиеся (Флора СССР, 1953). Соцветие – сложное, цимойдное парциальное, состоящие из флоральных единиц (Кузнецова, 1992).

Цветки актиноморфные, слабо гетеростильные, на прижато щетиных цветоносах без кроющих листьев, в одиночных или парных завитках. Чашечка колокольчатая, прижато опущенная, с 5 широко треугольными зубцами, венчик трубчато-колесовидный, с трубкой по длине примерно равной чашечке и отгибом с 5 круглыми лопастями, привенчик из 5 желтых, 2-лопастных сводиков. Тычинок 5 с очень короткими нитями с яйцевидно-продолговатыми пыльниками. Гинецей ценокарпный, завязь верхняя, 4-лопастная, столбик с желобчатым рыльцем (Вехов и др., 1974).

Плод – ценобий (с 4 опадающими орешковидными частями). Семена с эндоспермом, трехгранные, черные, длиной 1,5–2 мм (Флора СССР, 1953), содержат масло и алейрон, зародыш занимает $\frac{3}{4}$ объема семени (Поддубная-Арнольди, 1982).

В народной медицине из сока травы (собранного в начальной стадии цветения) готовят сироп от кашля, отваром травы примачивают больные глаза (Кортиков, Кортиков, 1995).

Бореальный евро-азиатский вид. Распространен на Европейской части России, Кавказе, Восточной Сибири, а также в Скандинавии, Средней Европе, Монголии, Северной Америке (Флора СССР, 1953).

Вид приурочен к избыточно или достаточно увлажненным местобитаниям (Флора северо-востока Европейской части СССР, 1977).

* Работа выполнена при поддержке гранта НП «Университеты России» (УР. 07.01.012)

Обитает на сырых заболоченных лугах, лесах, полянах, опушках, низинных болотах, берегах водоемов, торфяниках, сырых обочинах дорог, канав (Травянистые растения, 1971).

Сбор материала проводился в лесных ценозах Медведевского района Республики Марий-Эл.

Онтогенез незабудки болотной представлен на рис. 48.

СЕМЕНА очень мелкие, до 1,5 мм, черные.

ПРОРОСТКИ имеют один удлинённый, ортотропный побег, высотой до 2,1 см. Характерно наличие 2–3 листьев. Они удлинённой формы – продолговатые, верхушка листьев округлая, основание – суженное, жилкование перистое. Листья на черешках, цельнокрайние. Семядольные листья очень рано отмирают, вследствие произрастания на заболоченных почвах. Выражен главный корень – тонкий, светло-коричневый. Развита придаточные корни, их длина до 1,5 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют один ортотропный удлинённый побег высотой до 7,4 см, длина междоузлий в среднем до 2 см. Опушение побега не частое. Листья расположены в верхней части побега. Листья ланцетные или продолговато-ланцетные, цельнокрайние, верхушка округлая, редко острая, основание суженное, жилкование перистое. Число листьев на побеге 3–4, иногда до 8. Формируется тонкое, ползучее, светло-коричневое корневище из нижней части стебля, длиной до 2,5 см. На корневище развиваются придаточные корни I–II порядков. Возможно образование придаточных корней на надземном побеге.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют один ортотропный удлинённый побег высотой до 18 см, длина междоузлий в нижней части побега до 4 см, в верхней до 1,5 см, иногда междоузлия в верхней части побега сильно укорочены. Опушение частое, особенно в верхней части побега. Листья ланцетные, верхушка острая, длина – 2,4 см, ширина – 0,35 см. Число листьев на побеге увеличивается до 10. В нижней части побега листья увядают. Корневище ползучее, темноватое, длина его увеличивается до 5 см. Придаточные корни I–II порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют один ортотропный удлинённый побег высотой до 33 см. Изредка наблюдается ветвление побега. Опушение в верхней части и на листьях частое. Листья ланцетные, верхушка острая, основание удлинённое. Длина верхних листьев в среднем 3,4 см, нижних – 3,6 см, ширина листьев – 0,7 см. Число листьев увеличивается до 15 и более. Корневище ползучее, длиной до 12,5 см. Придаточные корни I–II порядков.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют один ортотропный удлинённый побег высотой до 43 см. В нижней части побег может

быть плагиотропным, тогда он укореняется. Наблюдается ветвление побега I–II порядка. Опушение на стебле редкое, на молодых листьях частое. Листья ланцетные с острой верхушкой, суженным основанием, длина верхних листьев – 1,4 см, нижних – 3,2 см, ширина листьев 0,7 см. Число листьев более 20. Соцветие сложное, цимоеидное, парциальное. Число паракладиев в соцветии – 1–5. Общая формула цветка $*Ca_{(5)} Co_{(5)} A_5 G_{(4)}$, плод ценобий (Вехов и др., 1974). Корневище ползучее, тонкое, длиной до 14,5 см. Придаточные корни I–II порядков.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют ортотропный побег высотой до 56,4 см, в нижней части он укореняется. Характерно образование боковых вегетативных побегов. Опушение побега редкое, частое только на молодых листьях. Число листьев до 40. Они ланцетные, длина верхних листьев в среднем 2,7 см, нижних – 3,8 см, ширина – соответственно 0,7 см, 0,8 см. Число паракладиев в соцветии может возрастать до 11–16. Корневище темное, ползучее, длиной до 14,5 см.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют ортотропный побег, в нижней части часто плагиотропный, укореняющийся. Высота побега в среднем 42,8 см. Наблюдается ветвление побега. Листья ланцетные, верхушка острая, либо округло-ланцетные, тогда верхушка тупая. Длина верхних листьев – 2,3 см, нижних – 3,1 см, ширина – 0,5 см и 0,6 см соответственно. Число паракладиев в соцветии уменьшается до 4. Корневище черное, длиной до 15 см. Придаточные корни черные.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют ортотропный или плагиотропный укореняющийся побег. Ветвление побега не наблюдается. Опушение частое в верхней части побега и на листьях. Листья ланцетные, округло-ланцетные. Число листьев на побеге уменьшается до 10–15. Нижние листья желтоватые, либо отмершие. Корневище длиной до 18 см. Придаточных корней живых мало, присутствуют отмершие.

СЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют ортотропный или плагиотропный побег высотой до 24 см. Живые листья занимают верхушечное положение на побеге, тогда как в нижней его части много отмерших. Листья ланцетные, опушение редкое. Число листьев уменьшается до 4. Стебель побега темный. Корневище черное, на изломе пустое вследствие разрушения паренхимы. Придаточные корни немногочисленные.

У ОТМИРАЮЩИХ РАСТЕНИЙ живые вегетативные побеги отсутствуют. На корневище черного цвета имеются остатки надземных побегов. На изломе корневища пустые вследствие выгнивания во влажной среде.

Онтогенез незабудки болотной относится к Г-типу, Г₂ подтипу.

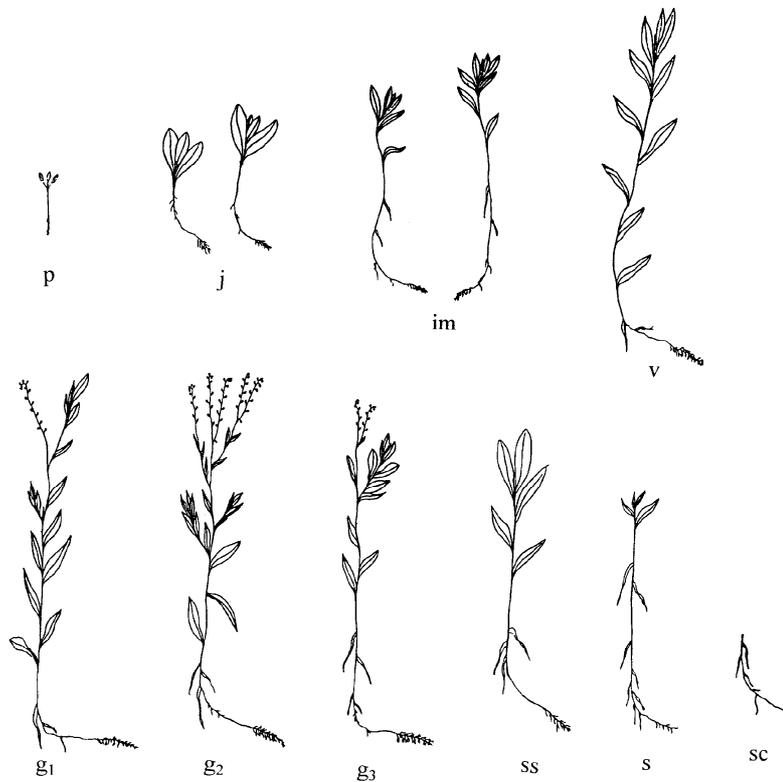


Рис. 48. Онтогенез незабудки болотной

Ползучие травы

Наземно-столонообразующие

41. Онтогенез земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) однолисточкового морфотипа *

Земляника лесная – многолетний, короткокорневищный, наземно-столонообразующий поликарпик из семейства Розовые (Rosaceae). Имеет дициклические монокарпические побеги с системой придаточных корней.

Подробное морфологическое описание, ареал, распространение и лекарственное значение *F. vesca* было дано в I томе «Онтогенетического атласа лекарственных растений» О.П.Ведерниковой и С.А.Дубровной (1997). Ими же описан онтогенез трехлисточковой формы *F. vesca* вегетативного происхождения.

Фадеевой Т.А. (1975) при самоопылении особей земляники лесной из природных популяций были получены растения с простыми листьями. Дубровной С.А. (2000) в сосняке-брусничнике на территории заповедника «Большая Кокшага» был обнаружен редко встречающийся морфотип *F. vesca* – однолисточковые растения. Ею отмечено, что в естественных условиях этот признак устойчиво сохраняется.

В 1999 г. нами из природного местообитания были выкопаны растения однолисточковой формы земляники лесной в виргинильном состоянии и высажены на грядки экспериментального участка кафедры ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ. На следующий вегетационный сезон растения *F. vesca* зацвели и образовали надземные столоны с дочерними розеточными побегами, которые имели также простые листья. Наблюдения, проведенные в посадках и лаборатории, позволили изучить онтогенез этого редкого морфотипа.

Описание латентного периода (se) и начальных этапов онтогенеза (p) проводили на материале, полученном в лабораторных условиях, а далее в условиях посадки были описаны раметы прегенеративного (j, im, v), генеративного (g1, g2, g3) и постгенеративного (ss, s) периодов.

Онтогенез однолисточкового морфотипа *F. vesca* представлен на рис. 49 в.

СЕМЕНА у растений земляники лесной формируются в односемянных нераскрывающихся орешках (Левина, 1987), которые находятся на разросшемся цветоложе. Орешек яйцевидной формы с округлым

* Работа выполнена при поддержке грантов НП «Университеты России» (УР. 07.01.012) и МарГУ по программе Министерства образования Российской Федерации

основанием и тупой верхушкой. Семя земляники лесной относится к типу семян двудольных растений без эндосперма. Семенная кожура представлена тремя слоями тонких клеток (Павлова, 1969). Окраска семян темно-коричневая. Поверхность неравномерно редко опушенная, местами выпуклая.

ПРОРОСТКИ. Появление проростков после посева семян и тип прорастания семян сходен с таковым у растений *F. vesca* с тройчато-сложными листьями (Дубровная, 2000). Семидневные проростки имеют семядоли с главной и двумя боковыми жилками, овальной формы, длинночерешковые, располагаются супротивно. Образование первого настоящего листа происходит на 6–7-й день после появления семядольных листьев. Лист простой, край листовой пластинки зубчатый (3–5 зубцов), с сетчатым жилкованием, длинночерешковый, длина черешка превышает длину листовой пластинки почти в два раза. Подземные органы представлены хорошо развитым главным корнем с боковыми корнями II порядка.

Среди появившихся проростков были обнаружены два экземпляра с 3 семядольными листьями, один из которых был расположен ниже, чем 2 других (рис. 49 а). Такое явление (увеличение числа семядольных листьев) можно рассматривать как проявление морфологической поливариантности на начальных этапах индивидуального развития.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ земляники лесной однолисточкового морфотипа имеют розеточный побег с 1–4 простыми длинночерешковыми листьями светло-зеленой окраски. Черешки листьев густо опушены вверх направленными волосками. Опушение листовых пластинок слабое, неравномерное и остается таковым у особей в последующих онтогенетических состояниях. Край листовой пластинки от основания до верхушки с 10–14 зубцами отличается от растений земляники лесной с тройчато-сложными листьями, у которых зубцы на листочках начинаются выше середины. Форма листовой пластинки почти округлая, длина листовой пластинки примерно равна ширине (1–1,5 см). Длина черешка варьирует от 0,5 см до 1,5 см. Тип нарастания побега моноподиальный. Корневая система мочковатая, представлена системой светлых, разросшихся придаточных корней.

В **ИММАТУРНОМ СОСТОЯНИИ** растения имеют сходный с ювенильными особями розеточный тип побега. Листья простые, на длинных черешках в количестве 4–6 на розеточном побеге. Длина черешка колеблется от 2,5 см до 5,5 см, длина – 1,3–2,5 см ширина листовой пластинки – 1,5–2,5 см. Форма листовой пластинки становится овальной. С переходом особи в другое онтогенетическое состояние происхо-

дит нарастание числа зубцов. Число зубцов особей в im состоянии составляет 14–16.

За счет контрактильной деятельности придаточных корней розеточный побег углубляется в почву. У особей *F. vesca* в этом онтогенетическом состоянии начинает формироваться эпигеогенное корневище. Придаточные корни светлые, их число увеличивается.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют розеточный побег с 5–16 яйцевидной формы, неравномерно опушенными простыми листьями. Длина листа 3–4,5 см, ширина листовой пластинки – 2–3 см. Длина черешка от 2 до 6,5 см. Особи данного возрастного состояния формируют 1–2 надземных столона с дочерними розеточными побегами, также имеющими простые листья. Однако среди них было обнаружено 6 дочерних розеток в имматурном состоянии, у которых среди 7 листьев наблюдалось по одному листу с признаками сложного листа, но последующий 8-й лист имел листовую пластинку овальной формы.

Морфологический анализ начальных этапов развития генет *F. vesca* показал, что j особи сохраняют признаки данного морфотипа, хотя в V состоянии наряду с четырьмя простыми листьями формируется один тройчатосложный лист. При вегетативном размножении семенной особи земляники лесной однолисточкового морфотипа возникают надземные столоны с дочерними розеточными побегами в ювенильном и имматурном состоянии, иногда – с тройчатосложными листьями (рис. 49 б).

У виргинильных растений земляники лесной эпигеогенное корневище темного цвета с бурыми прилистниками. В фазу образования взрослых листьев начинается формирование на стебле придаточных корней. Число, длина и диаметр придаточных корней резко возрастают. Из спящих почек на корневище образуются дочерние розеточные побеги, приводящие к возникновению многорозеточной особи. В случае развития автономной корневой системы дочерние розеточные побеги способны к самостоятельному существованию, то есть происходит партикуляция многорозеточной особи, что и приводит к образованию клона.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют 1–2 полурозеточных генеративных побега. Простые листья яйцевидной формы в количестве 2–4. Листья весенне-летней генерации с длинными опушенными черешками, а летне-осенней – короткочерешковые. Число надземных столонов увеличивается от 2 до 9. Число цветков на генеративный побег варьирует от 1 до 5, но преобладают особи с 4 цветками. Растения земляники лесной однолисточкового морфотипа часто имеют махровые цветки. По данным Н.Я.Ковязина и Т.П.Ларькиной (1979),

изучавших растения *F. vesca* в условиях интродукции, оказалось, что среди высаженных растений около 27 % имели махровые цветки. Махровость обусловлена расширением и удлинением цветоноса и увеличением числа всех частей цветка. Число тычинок с 19 (в среднем у цветков с 5 лепестками) увеличивается до 23 у махровой формы с 6 лепестками. Так, число чашелистиков варьирует от 7 до 9, при норме 5. Чашелистики ланцетовидной формы, некоторые из них на верхушке имели 2–3 зубца. Венчик состоит из 7–9 лепестков, расположенных в два круга. Подобные махровые цветки были обнаружены и в нашем эксперименте.

Эпигеогенное корневище равномерно утолщенное, покрыто остатками коричневых прилистников. Вся корневая система взрослого растения сильно разрастается.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ – многорозеточные особи (3–4) с 2–12 генеративными побегами. Листья весенне-летней генерации длинночерешковые, листовая пластинка с 17–22 зубцами, яйцевидная с длиной от 1,5 до 3 см, шириной от 1 до 2 см. Число наземных столонов составляет от 3 до 12, число рамет на них в среднем варьирует от 1 до 9. Число цветков на одном генеративном побеге колеблется от 4 до 9. Листья летне-осенней генерации короткочерешковые.

Эпигеогенное корневище значительно увеличивается в длину, с большим диаметром, покрыто остатками прилистников коричневого цвета. Придаточные корни утолщаются и темнеют.

В ходе онтогенеза были обнаружены временно нецветущие особи *F. vesca*. Как правило, это были многорозеточные растения с 3–9 наземными столонами. Корневище косопогеотропное. Основная масса придаточных корней расположена в базальной его части.

Многорозеточные (2–3) **СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ** в каждом розеточном побеге имеют 2–3 листа овальной формы. Длина черешка в два раза короче, чем у особи предыдущего состояния. Число генеративных побегов уменьшается от 3 до 1. Число цветков на генеративном побеге от 2 до 5. Корневище темно-коричневое, косопогеотропное. Интенсивность образования придаточных корней уменьшается.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ однопобеговые, вегетативные розеточные побеги с 4–6 листьями овальной формы, с более тонкими черешками. Корневище темное, косо вертикальное, значительно расширено в основании. Довольно часто материнский розеточный побег погибает, и в рост трогаются боковые почки на корневище. Придаточные корни значительно тоньше, чем у особи генеративного периода.

Новых придаточных корней не образуется, а возникшие ранее частично разрушаются.

СЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют признаки ювенильных и имматурных растений. Число листьев изменяется от 1 до 3. Корневище разрушается, образование почек на нем не происходит.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

У земляники лесной однолисточкового морфотипа индивидуальное развитие может осуществляться разными путями: 1) онтогенез, характерный для наземностолонообразующего короткокорневищного растения со значительным омоложением рамет до j -го состояния при вегетативном размножении (тип Г₂, Жукова, 1986, рис. 49 б); 2) онтогенез, типичный для короткокорневищных растений, без образования столонов, который изредка встречается в посадках *F. vesca* (тип А, рис. 49 а); 3) онтогенез, идущий с образованием многорозеточных растений, с последующей партикуляцией эпигеогенного корневища, что приводит к образованию обособленных рамет и компактного клона (тип Г).

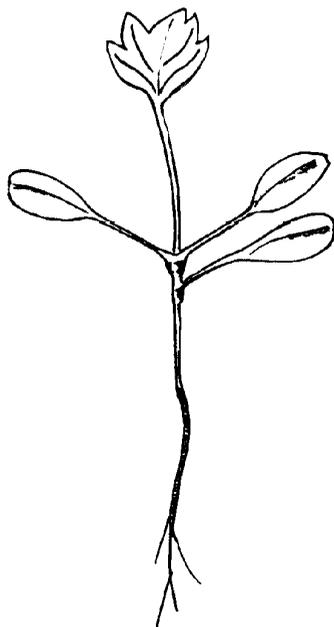


Рис. 49 а. Проросток *F. vesca* однолисточкового морфотипа

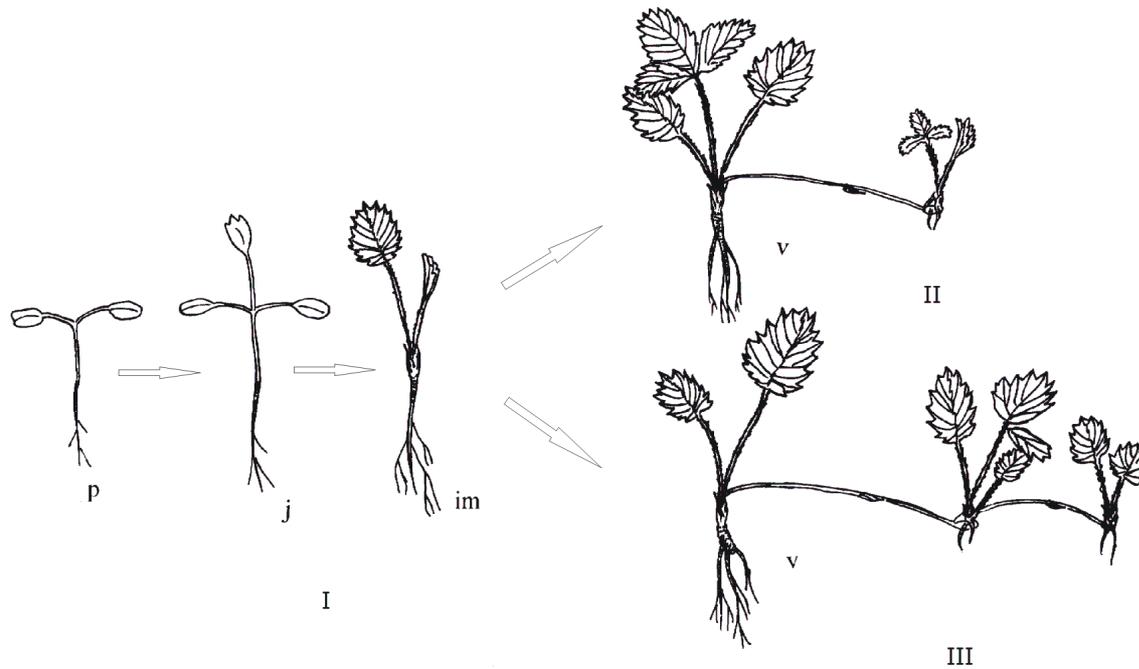


Рис. 49 б. Пути онтогенеза особей *F. vesca* однолисточкового морфотипа:

I – особи семенного происхождения, выращенные в лабораторных условиях из семян растений однолисточкового морфотипа; II – явно-полицентрическая виргинийская особь однолисточкового морфотипа семенного происхождения; III – явно-полицентрическая ракета *F. Vesca*, сохранившая при пересадки свой морфотип

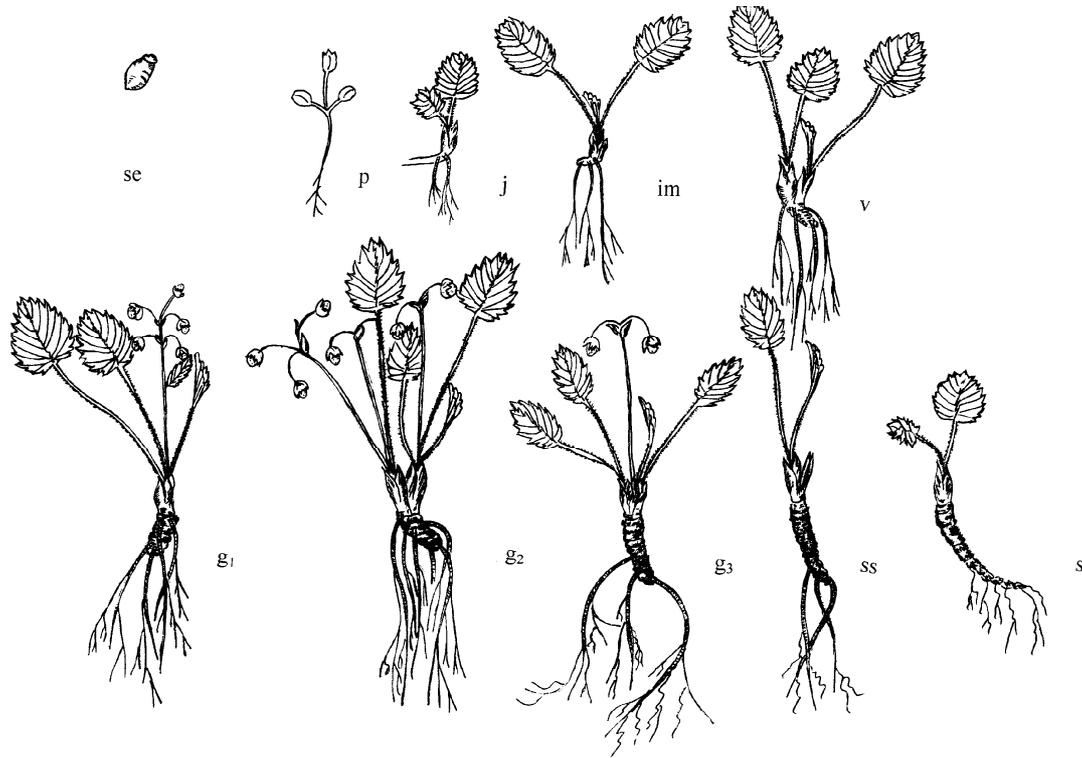


Рис. 49 в. Онтогенез земляники лесной (однолисточковый морфотип)

42. Онтогенез лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.)*

Лютик ползучий – это многолетнее, поликарпическое, кистекорневое, наземностолонообразующее растение из семейства лютиковые. Летне-зимнезеленое травянистое растение. Гемикриптофит. Имеет дициклические полурозеточные генеративные, розеточные и полурозеточные вегетативные побеги. Эпигеогенное корневище укороченное со шнуровидными корнями. Растение обычно голое, но иногда волосистое высотой 15–70 см. Листья, за исключением самых верхних, черешковые, черешки длиной 3–15 см, голые или волосистые, листовая пластинка простая, тройчаторассеченная, сегменты на черешочках до 1–3 см длины, средний сегмент на более длинном черешочке. Нижние листья трехраздельные, с обратнойцевидными зубчатыми долями. Листорасположение очередное. Цветки 15–23 (30) мм в поперечнике, золотисто-желтые, блестящие на бороздчатых цветоножках, чашечки с пятью чашелистиками и пятилепестковым венчиком, собранные в малоцветковый тирс, состоящий из монохазиев и дихазиев. Тычинок и пестиков много. Андроцей и гинецей – многочленные. Плоды – апокарпные многоорешки.

Лютик ползучий – сильно ядовитое растение. В лечебных целях используется трава (стебли, листья, цветки). Растение содержит жгучее вещество анемонол (протоанемонин) и вещество, выделяющее при расщеплении синильную кислоту. Свежую траву применяют только как наружное средство при мышечном ревматизме, опухолях, нарывах, головной боли. Отваром травы обмывают части тела, пораженные чесоткой и золотухой (Махлаук, 1992).

Лютик ползучий повсеместно распространен на территории России, кроме районов Крайнего Севера. Встречается в Европейской части страны, на Кавказе, в Сибири, на Дальнем Востоке (Флора СССР, 1937).

Лютик ползучий предпочитает сильноувлажненные местообитания. Он обитает на сырых лугах, на травянистых, изредка солонцеватых болотах, на лесных просеках, входит в состав водно-прибрежных фитоценозов, по берегам рек и озер, вдоль наполненных водой канав и ручьев.

Материал собран в Московской области и в Карелии на пойменных и материковых лугах, и в Национальном парке «Марий Чодра» на пойменных лугах и в фитоценозах неразработанной поймы реки Убы. Лютик ползучий – поликарпическая кистекорневая наземностолонообразующая трава с полурозеточными генеративными, розеточными и полурозеточными вегетативными побегами. Побеги дициклические.

* Работа выполнена при поддержке Гранта РФФИ № 01-04-48949

Соцветие – малоцветковый тирс, состоящий из монохазиев и дихазиев. Летнее-зимнезеленый. Гемикриптофит.

Ранее онтогенез лютика ползучего с некоторыми отличиями был описан М.Ф.Мельниковой с соавторами (1977) и А.А.Донсковой с соавторами (1979).

Онтогенетические состояния лютика ползучего выделены нами согласно периодизации Т.А.Работнова (1950) и А.А.Уранова (1975)

Онтогенез лютика ползучего представлен на рис. 50.

Латентный период представлен апокарпными плодиками округло-яйцевидными, сжатыми, окаймленными, усеянными на поверхности точечными ямками, с почти прямым довольно длинным носиком.

ПРОРОСТКИ – небольшие, высотой до 3 см растения, имеющие главный розеточный побег с яйцевидно-овальными тупыми семядолями на верхушке с небольшой выемкой, клиновидно-суженные у основания; 1–2 ассимилирующих черешковых листа треугольной формы, опушенные, с тремя жилками. Средняя лопасть первого листа крупнее, боковые мельче. Гипокотиль тонкий с 1–2 придаточными корнями. Корневая система состоит из главного корня и 1–2 боковых корней. Продолжительность жизни – от 5 недель до 1,5 месяцев.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют главный розеточный побег с 3–5 листьями. Форма листовых пластинок широко-яйцевидная, листья длинночерешковые, опушенные, рассечены до основания, средний сегмент 3-лопастной, боковые 2–3-лопастные (ювенильный тип листа). Главный корень еще выделяется среди боковых. Возрастает число придаточных корней. Продолжительность жизни – 3 месяца.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют главный розеточный побег с 3–6 длинночерешковыми листьями. Степень расчленения листьев большая. Листовая пластинка рассечена на 3 сегмента, средний – на черешочке, боковые – сидячие. Все 3 сегмента неравнолопастные. Главный корень невыделяется. Начинается дифференциация корней на тонкие и толстые. Продолжительность жизни – от 2-х месяцев до 2-х лет.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ с главным розеточным побегом, иногда ветвящимся. В конце вегетационного периода появляются еще 2–3 боковых розеточных побега II порядка. У растений формируются 6–7 длинночерешковых листьев. Очертание листовой пластинки широко-яйцевидное, ее площадь и степень расчленения увеличиваются. Четко выделяются 3 сегмента – каждый из них на собственном черешочке. Все они трехраздельные, а доли – неравнолопастные. Число отмерших листьев возрастает до 3–4. Многочисленные придаточные корни с достаточно ярко выраженной дифференциацией на толстые и тонкие корни. Диаметр толстых корней в 5–7 раз больше тонких. Продолжительность жизни – от 2–3-х месяцев до 2–3-х лет.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ** главный побег полурозеточный ортотропный, при хорошем увлажнении вытягивается и полегает. Из его пазушных почек могут развиваться столоны с укор-

няющимися розетками. Нижние листья в удлиненной части полурозеточного побега по степени расчленения не отличаются от листьев розеточной части. Из нижних пазушных почек главного побега развиваются 2–3 столона, которые могут ветвиться; при этом образуются столоны I порядка. В результате ветвления побега I порядка могут образовываться еще 2–3 розеточных побега II порядка.

Листья молодых розеточных побегов расчленены так же, как и главного розеточного побега (взрослый тип листа), но значительно меньше размером. Нижняя часть главного побега становится толще и втягивается в почву контрактильными корнями. Возникает короткое вертикальное эпигеогенное корневище; увеличиваются число придаточных корней и общий объем корневой системы. Продолжительность жизни – от 4–5 месяцев до 2–3-х лет.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ верхняя часть главного побега отмирает. Полурозеточные генеративные побеги в числе 3–4, обычно II порядка; формируются 1–2 розеточных вегетативных побега III порядка с 4–5 листьями. В пазухах побегов II порядка могут возникать по 2–3 ветвящихся столона. Расчленение листа достигает наибольшей сложности: черешочки сегментов максимально удлинены, все сегменты расчленены до основания. Общая площадь листовой пластинки уменьшается. Четко выражено эпигеогенное корневище с большим числом молодых и старых придаточных корней.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ довольно часто может происходить партикуляция за счет отмирания генеративного полурозеточного побега, причем процесс отмирания тканей корневища идет в базипетальном и акропетальном направлениях. В результате партикуляции отделяются генеративные полурозеточные и вегетативные розеточные побеги II–IV порядка. Все листья расчленены на 3 сегмента, каждый на черешочке, их длина уменьшается; все 3 сегмента неравнолопастные. Могут появиться листья ювенильного типа – трехраздельные. Общий объем растения и мощность корневой системы уменьшаются. Корневище старое, полуразрушенное. Увеличивается число отмерших придаточных корней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены партикулами с одним розеточным побегом II–IV порядков с 3–4 отдельными листьями. Сохраняются полуразложившиеся черешки отмерших листьев, а иногда только отмершее корневище. Придаточных корней мало и они тонкие.

СЕНИЛЬНЫЕ и ОТМИРАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ не обнаружены. Общая продолжительность онтогенеза не выяснена.

Полный онтогенез лютика ползучего относится к Г-типу, Г₂ – подтипу, неполный онтогенез рамет – к подтипу Г₁ или типу В (Жукова, 1988, 1995).



Рис. 50. Онтогенез лотика ползучего

Клубнеобразующие

43. Онтогенез кокушника комарникового (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.)

Кокушник комарниковый – многолетнее травянистое растение из семейства *Orchidaceae* с монокарпическим побегом, развивающимся в течение трех лет (Татаренко, 1996). По И.Г.Серебрякову (1962), его относят к классу наземных травянистых поликарпических растений с ассимилирующими побегамися несуккулентного типа, подклассу клубнеобразующих травянистых многолетников, группе корнеклубневых многолетников (Вахрамеева и др., 1993). Татаренко И.В. (1996) относит *G. conopsea* к жизненной форме вегетативного однолетника с пальчато-раздельным стеблекорневым тубероидом.

Растение от 25 до 65 см высоты, с пальчато-раздельным 4–6-лопастным клубнем (Флора СССР, 1935). В течение вегетационного сезона у одного растения можно наблюдать два клубня: один – старый, постепенно сморщивающийся и отмирающий к концу сезона, и второй – молодой, плотный, светло-желтый или беловатый. Молодой клубень располагается немного выше старого. В верхней части молодого клубня находится почка возобновления будущего года, несущая также зачатки почек возобновления и молодых клубней, которые будут формироваться через год и через 2 года. Стебель у основания окружен одним-двумя чешуевидными и двумя-тремя пленчатыми листьями. Выше располагаются от двух до шести линейно-ланцетных гладких листьев 7–20 (25) см длины и 0,5–2 (2,5) см ширины. Листья заострены, сложены вдоль, снизу килеватые. Выше по стеблю располагаются от одного до четырех более мелких прицветных листьев. Соцветие – густой колос от 6 до 15 см длины и до 2 см в диаметре. Цветки зигоморфные с ромбовидной, трехлопастной губой (Флора СССР, 1935). Гинецей ценочкарпный. Плод – паракарпная коробочка. Цветет в июне – июле, плодоносит в августе – сентябре.

Как и все ятрышники, имеющие корнеклубни, кокушник комарниковый издавна применялся как лекарственное растение в народной, а затем и в научной медицине. Его подземные органы использовали для получения препарата «салеп», который рекомендовался при желудочных заболеваниях, кашле, зубной боли (Гаммерман и др., 1990).

Цвелев Н.Н. (2000) характеризует кокушник комарниковый как евро-азиатский, арктически-умеренно-теплый вид.

В Европе кокушник комарниковый встречается от севера Норвегии до Италии, Балканского полуострова, Крыма на юге, достигает Великобритании и Исландии на западе, встречается на Шотландских островах.

В Азии произрастает от Западной Сибири до Монголии, Северного Китая, Кореи, Японии; встречается также в Малой Азии, на Кавказе, в Иране (Флора СССР, 1935; Вахрамеева и др., 1991).

В Карелии *G. conopsea* встречается на влажных лугах, сфагновых болотах, во влажных лесах, на суходольных лугах; распространен почти во всех флористических районах Карелии, кроме Выгозерского, и во многих из них – это редкий вид (Кравченко и др., 2000).

Вид внесен в различные Красные книги: Восточной Фенноскандии (1998), Архангельской области (1995) и в Красные книги некоторых других регионов России.

Материал для описания онтогенеза *G. conopsea* собран на территории островов Кижского архипелага в Южной Карелии.

Онтогенез кокушника комарникового представлен на рис. 51.

СЕМЕНА находятся в коробочке, их число колеблется, по разным данным, от 1400 до 6900 штук в одной коробочке (Вахрамеева и др., 1993). Семя практически без эндосперма с недифференцированным зародышем. Поэтому прорастание его возможно только с помощью гриба-микоризообразователя и происходит под землей. В результате взаимодействия гриба с развивающимся семенем образуется специфическая структура – протокорм. Он представляет собой округлое белое биполярное тело, в верхней части которого имеется конус нарастания побега, а нижняя часть, покрытая ризоидами, подвергается инфицированию грибом-микоризообразователем. Протокорм формируется в течение одного вегетационного периода. Далее образуются первый придаточный корень и побеговая часть. Этот период развития у И.В.Блиновой (1998) выделен в отдельную стадию «проросток» (надземный, подземный). Надземный ПРОРОСТОК формируется в том случае, если он находится близко к поверхности земли и образует надземную часть, подземные проростки формируются в случае их глубокого расположения под землей и невозможности образования надземной части. На наш взгляд, такая классификация применима и к растениям на ранних стадиях онтогенеза кокушника комарникового, произрастающего на островах Кижского архипелага. Нами были обнаружены протокормы и переходные к ювенильной стадии особи (проростки). Надземный проросток от ювенильных растений отличается наличием протокорма, который отмирает при дальнейшем развитии проростка. В течение вегетационного сезона у протокорма образуется первый придаточный корень (Блинова, 1998).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются наличием небольшого нерасчлененного корнеклубня длиной до 1 см (max – 1,4 см) со шнуrowидным корневым окончанием длиной от 2 до 6 см. По нашим наблю-

дениям, корнеклубни часто имеют хорошо заметную поперечную исчерченность. Придаточных корней 1–2. В подземной сфере развиваются, как и у всех растений этого вида, сразу два корнеклубня: молодой и старый – отмирающий. Растения имеют один чешуевидный, два влагаллищных и один лист срединной формации с одной срединной жилкой и двумя боковыми. Длина листа – до 5 см, ширина – до 0,7 см.

ИММАТУРНЫЕ растения характеризуются наличием более крупного 2–3-лопастного клубня с корневыми окончаниями до 5 см. Поверхность корнеклубня также имеет поперечную исчерченность, но менее выраженную, чем у ювенильных растений. Придаточных корней 3–4. Растение имеет обычно два листа срединной формации длиной до 7 см с 5–6 жилками.

Различить в ценопопуляциях **ВИРГИНИЛЬНЫЕ** и временно нецветущие генеративные растения практически невозможно, поэтому их принято объединять в одну группу взрослых вегетативных растений (Блинова, 1998).

ВЗРОСЛЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ растения характеризуются более крупными размерами. Корнеклубни 4–7-лопастные, с 4–5 придаточными корнями длиной до 7 см. Листьев срединной формации – 3–5, длиной около 10 см, шириной 1–1,2 см, с 6–10 жилками.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются, главным образом, наличием соцветия. Длина соцветия – от 6 до 15 см. Число лопастей клубня 5–10, число придаточных корней колеблется от 6–7 до 14. Листьев срединной формации обычно три–пять, длиной 8–19 см, шириной от 0,8 до 1,4 см.

СЕНИЛЬНЫЕ и **ОТМИРАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ** в популяциях обнаружить не удалось.

Общая продолжительность онтогенеза *G. conopsea* составляет 10–25 лет (Татаренко, 1996).

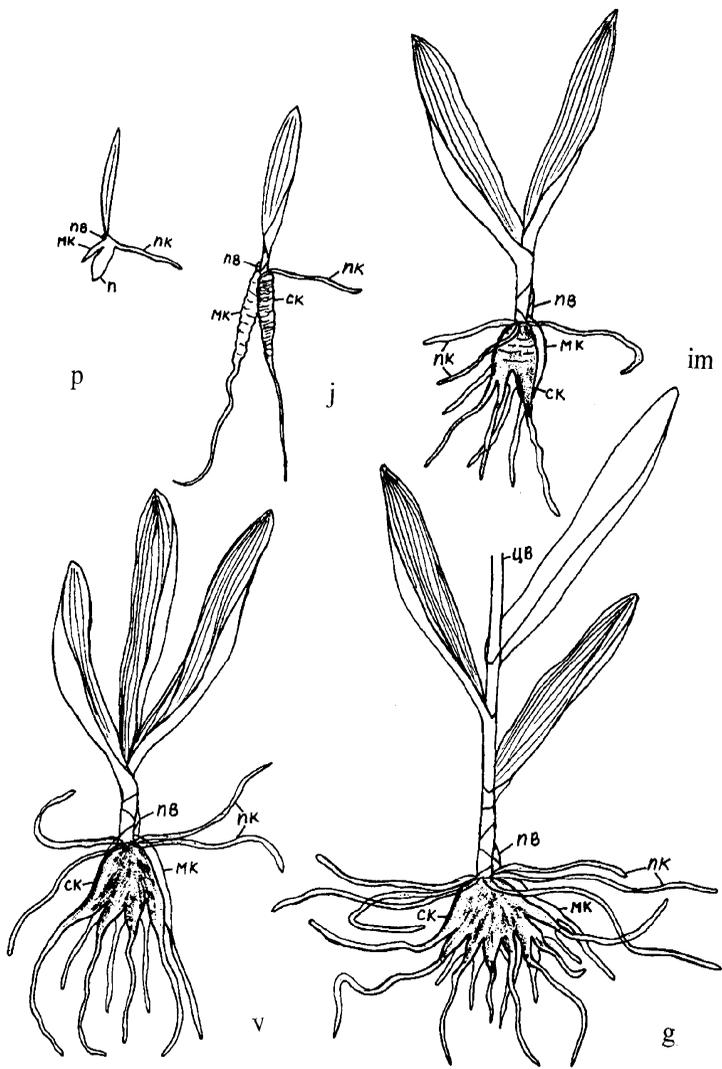


Рис. 51. Онтогенез кокушника комарникового

п – протокорм; лв – почка возобновления; пк – придаточный корень;
ск – старый корнеклубень; мк – молодой корнеклубень; цв – цветонос

44. Онтогенез ятрышника шлемоносного (*Orchis militaris* L.)

Ятрышник шлемоносный – летне-зимне-зеленый клубнеобразующий травянистый многолетник, геофит, поликарпик из семейства орхидные (Orchidaceae).

Растение имеет яйцевиднообразный клубень, часто его называют стеблекорневой тубероид – это специализированный орган стеблекорневого происхождения, развивающийся из пазушной почки на коротком stolone (побеге), несущий почку возобновления, запасающий питательные вещества, участвующий в вегетативном разрастании и размножении (Татаренко, 1996).

Растение образует в год один клубень беловатый, плотный, в нем накапливаются питательные вещества и закладывается почка возобновления (криптофит). Часто такими клубнями лакомятся мелкие грызуны. Этот клубень сменяет прошлогодний клубень, питательные вещества которого используются в данный год, он меньше и несколько деформирован, желто-коричневого цвета. Вегетативное размножение у корнеклубневых орхидей происходит крайне редко, при механическом повреждении старого клубня могут возникнуть два или более новых растения (Вахрамеева и др., 1991), то есть ятрышник шлемоносный – корнеклубневой вид размножается исключительно семенами.

Стебли прямостоячие, высотой от 20 до 45 см. При основании стебля имеются два беловатых перепончатых влагалища, выше 3–5 продолговато-эллиптических или широко-ланцетных листа, суженных при основании и охватывающих стебель. Соцветие – кисть, довольно густая, многоцветковая, цилиндрической формы, 5–10 см длиной.

Прицветники мелкие, яйцевидно-заостренные, фиолетово-розовые, около 3 мм. Околоцветник простой венчиковидный, наружные листочки околоцветника яйцевидно-ланцетные, заостренные до 1,3 см длины и 3–4 мм ширины, снаружи беловато-розовые, внутри с фиолетово-пурпуровыми жилками. Два внутренних листочка околоцветника линейные, заостренные, значительно уже наружных, розоватые (Вахрамеева и др., 1991). Как наружные, так и внутренние листочки околоцветника приподняты вверх над губой и сомкнуты в виде «шлема», отсюда и название шлемоносный или *militaris* от латинского «солдат» (Нейштадт, 1957). Губа при основании беловатая с пурпурными крапинками и мельчайшими сосочками, лопасти ее фиолетово-розовые, длина до 1,5 см. При основании губы имеются две линейные доли до 8 мм длины, более крупная средняя доля, 2-лопастная, с зубчиком между лопастями. Имеется беловатый шпорец, тупой, короткий, слабо согнутый (Вахрамеева и др., 1991; Определитель ТАССР, 1979). Гинецей ценокарпный. Плод – паракарпная коробочка. Зацветает в мае – начале

июня. Цветет около 10 дней. Цветки обладают приятным запахом. Опыляются насекомыми.

В европейских странах до сих пор собираются клубни ятрышников для использования их в фармакологии как салеп. Желеобразный салеп применяют при отравлении ядами, расстройстве желудка, при функциональных нарушениях половых желез, как питательное питье при воспалении легких, дизентерии, истощении. В России рекомендовали пить салеп, сваренный на молоке при чахотке и дизентерии, а также для младенцев, как заменитель материнского молока. Однако в современных условиях из-за резкого сокращения численности вида сбор полностью запрещен (Вахрамеева и др., 1991).

Евро-сибирско-юго-западно-азиатский вид (Бакин, Рогова и др., 2000) распространен по всей Европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, в Крыму, на Карпатах, на Кавказе, а также от Атлантической Европы до Малой Азии и Монголии (Вахрамеева и др., 1991). Растет на сыроватых лугах, лесных полянах и опушках, на обле-сенных склонах, предпочитает освещенные места, хотя переносит и затенение. Почвы предпочитает известняковые, богатые азотом, нейтральной реакции, редко встречается и по сырым низинным лугам в долинах рек.

Материал для изучения онтогенеза ятрышника шлемоносного соби-рался с 1990 по 2000 год на территории Республики Татарстан, в ус-ловиях широколиственных лесов правобережья реки Волги и по лугам в долине реки Казанки. В популяции ятрышника шлемоносного, как правило, преобладают растения прегенеративного периода: ювениль-ные, имматурные и виргинильные особи, составляя около 70 % от об-щего числа особей. Численность популяции варьировала по годам от 80 до 230 на 100 м² и зависела от благоприятствования года – в более влажное и теплое лето. В неблагоприятных условиях растения переходят в состояние временного покоя под землей (на десять и более лет). Вид не выносит сенокосения, вытаптывания скотом и рекреацию (Фардеева, 1997). Вид редкий, охраняемый, численность резко сокра-щается, внесен в Красную книгу РСФСР (1988), а также в Красные кни-ги республик и областей.

Онтогенез ятрышника шлемоносного описывается на основе мор-фометрических показателей надземных побегов и представлен на рис. 52.

Мельчайшие семена ятрышника прорастают только в присутствии гриба-микоризообразователя определенного вида.

ПРОРОСТОК ведет подземный образ жизни и развивается около трех лет. Здесь происходит накопление питательных веществ и форми-

рование корнеклубня из короткого подземного stolона. На третий год хорошо виден выпуклый конусообразный апекс побега, прикрытый верхним листом как колпачком.

ЮВЕНИЛЬНОЕ растение с первым нежным листочком появляется над поверхностью почвы на четвертый год. Лист узколанцетной формы, длиной от 4 до 8 см, шириной около 1 см $\pm 0,3$ см. Высота побега вместе с вытянутым листом от 6 до 10 см. На тонком листочке 2–3 жилки. В первый год развития ювенильное растение имеет очень маленький лист, его длина 2–3 см, ширина 0,2–0,5 см, чуть заметна одна жилка. Корнеклубень несколько вытянутой формы, длиной 0,6–0,8 см, шириной 0,2–0,3 см. В таком состоянии растение пребывает 1–2 года, способно переходить к временному покою под землей.

ИММАТУРНОЕ растение представлено побегом с одним ланцетно-эллиптическим тупым листочком. Длина листа 10–14 ± 1 см, ширина 1,5–2 см. На листьях жилок от 4 до 6. Высота побега 12–18 см. Иногда внизу, у основания первого листа можно найти второй очень короткий листочек овально-ланцетной формы, не более 1–1,5 см длины. Корнеклубень принимает овальную форму, на его «верхушке» ближе к поверхности почвы закладывается к августу почка возобновления. В имматурном состоянии растение пребывает 1–2 года.

МОЛОДОЕ ВИРГИНИЛЬНОЕ растение отличается наличием двух листьев, которые расположены почти супротивно из-за очень короткого междоузлия. Листья имеют широколанцетную (продолговато-эллиптическую) форму, первоначально один лист несколько меньше, на второй год листья почти одинаковые. Длина листьев 10–14 ± 2 см, ширина 2–3 см, с 6–8 жилками. Высота побега 16–18 см. Клубни имеют овальную форму, резко суженные книзу, придаточных корней 4–5. Длительность пребывания растения в этом состоянии 1–2 (3) года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ВИРГИНИЛЬНОЕ растение имеет уже три листа – два крупных нижних, почти супротивно расположенных листа и один верхний, ланцетный лист. Форма листьев продолговато-эллиптическая, верхушка тупая, длина 12–18 см, ширина 2,5–3,5 $\pm 0,3$ см. Листья с 8–10 жилками. Длина верхнего листа 5–8 см, ширина 1,5 см. Высота побега с вытянутыми листьями 18–25 см. В таком состоянии растение пребывает 1–2 года.

МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ растение характеризуется наличием всех черт взрослых растений, появлением генеративного побега и преобладанием процессов новообразования над процессами отмирания. Растение с тремя продолговато-эллиптическими листьями. В нижней части стебля располагаются два листа почти супротивно, один чуть выше по стеблю. Длина крупных листьев от 12 до 20 см, ширина

2,5–3,5 ± 0,3 см. Листья с 7–9 жилками. Длина верхнего листа 2–6 см, ширина 1,5 ± 0,3 см. Соцветие из 10–14 цветков, чуть пирамидальное, после раскрытия почти всех цветков цилиндрическое, длиной 5–7 см.

Корнеклубень принимает яйцевидную форму до 3 см в длину и 2–2,2 см в ширину, придаточных корней 4–5. В таком состоянии растение пребывает 2–3 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются максимальным развитием как вегетативных органов, так и генеративных побегов. Они имеют обычно 3–4 листа одинаковой формы и длины, три листа сближены в нижней части стебля, чуть выше по стеблю располагается четвертый лист. Форма листьев продолговато-эллиптическая, длина 12–16 см, реже до 18 см, ширина 3–4 см, с 9–11 жилками. Верхний лист расположен чуть ближе к кисти более узкий, его длина 4–7 см, ширина 1,5–2 см. Соцветие из 14–18 цветков, редко больше, цилиндрическое, длиной 8–10 см. Корнеклубень имеет форму, подобную корнеклубню группы g_1 . В таком состоянии растение пребывает 2–3 года. Генеративные особи в неблагоприятных условиях переходят к временному покою под землей, который может длиться довольно долго.

Таким образом, ятрышник шлемоносный зацветает на 7–8 год. В генеративном состоянии растение пребывает 6–7 лет. После утраты генеративных функций растение быстро отмирает, иногда не переходя в сенильное состояние. Поэтому сенильные растения в популяции очень редки, появляются не каждый год.

В группу g_2 мы объединили средневозрастные и старые генеративные растения, так как достоверных отличий между ними не выявлено.

СЕНИЛЬНОЕ растение внешне напоминает виргинильное с тремя листьями, они более тонкие и бледно-зеленые, все почти равной длины продолговато-эллиптической формы, длина 12–15 см, ширина 2,5–3 см, но число жилок увеличивается до 12–13 штук. Клубень намного меньше, чем у генеративных и средневозрастных виргинильных растений.

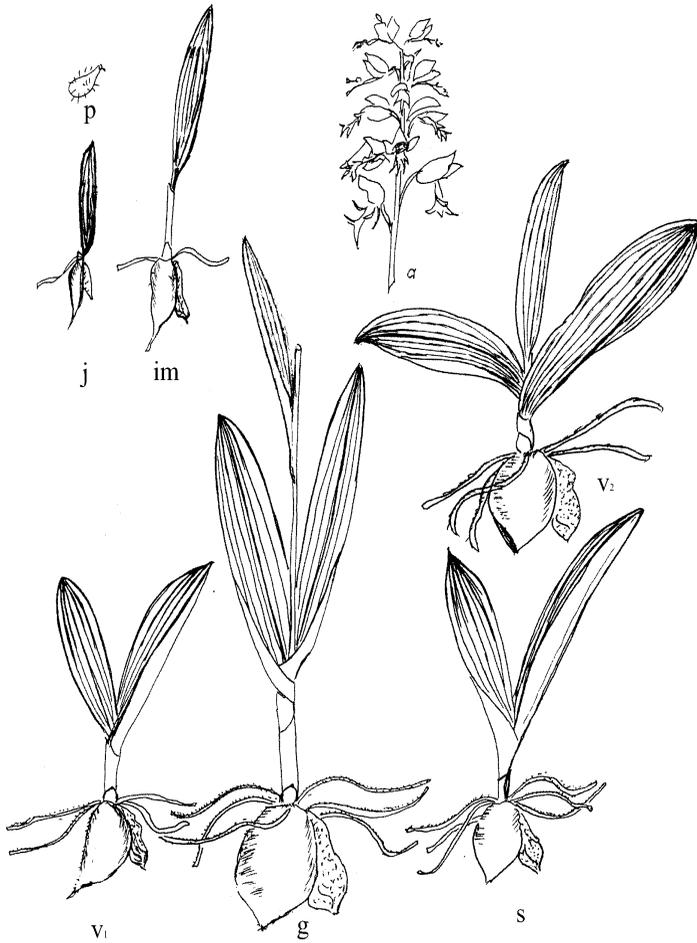


Рис. 52. Онтогенез ятрышника шлемоносного
а- соцветие

Луковичные

45. Онтогенез лука алтайского, или каменного (*Alliurn altaicum* Pall.)

Лук алтайский – многолетнее поликарпическое растение, геофит из семейства лилейных. Взрослые особи представляют собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических побегов. Побеги моно-, ди-, три- и полициклические с полным и неполным циклом развития, розеточные, единственное удлиненное междуузлие – цветочная стрелка. Листья в числе 2–4, дудчатые, на верхушке остроконечные, в 2 раза или немного короче цветоноса, содержат запасные вещества. Базальная часть листовых влагалищ образует луковицу (Irmisch, 1850; Василевская, 1939), последняя продолговато-яйцевидная, 3–4 (6) см толщиной. Влагалища отмерших листьев являются покровами луковицы, они красновато-бурые, тонкокожистые, цельные. После отмирания листьев и цветоноса междуузлия и узлы розетки входят в состав косовертикально растущего корневища (Филимонова, 1969) и живут 3–8 лет. Вследствие неравномерного годичного прироста корневище имеет четковидное строение, отмирает с базального конца и растет апо- и косоапоеотропно. Корневая система придаточная. Корни закладываются в междуузлиях зачаточных побегов и развиваются осенью или весной, функционируют 2, редко 3, года (Даева, 1969; Филимонова, 1969). Корни толстые (2,0–2,5 мм в диаметре), слабо ветвящиеся, корни II–III порядков появляются только в апикальной части корня I порядка. Направление их роста сначала геотропно, затем они растут параллельно поверхности почвы. Основное число корней располагается на глубине 10–15 см.

Цветонос толстый, дудчатый, в середине вздутый, высотой 29–90 см, чехол коротко заостренный. Соцветие представлено многоцветковым головчатым тирсом. Чехол соцветия заостренный, почти равный соцветию. Околоцветник простой, листочки околоцветника 6–8 мм длиной, желтоватые, блестящие, заостренные, расположены в 2 круга. Тычинок 6, нити тычинок в 2 раза длиннее околоцветника, при основании и между собой и околоцветником сросшиеся, цельные. Завязь трехгнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Плод – синкарпная коробочка (Фризен, 1987).

Лук обладает рядом целебных свойств: оказывает сосудорасширяющее действие, изменяет сердечный ритм, усиливает перистальтику кишечника и содействует усилению переваривания пищи, используется при лечении атеросклероза, обладает противовоспалительным, антисептическим и антицинготным действием (Делова, 1964). Из лука по-

лучен ряд препаратов, увеличивающих двигательную и секреторную деятельность. Такие свойства луков обусловлены наличием в них стероидных сапонинов, флавоноидов и кумаринов (Краснов и др., 1979), а также азотистых веществ, витаминов (С, В, В) и каротина. Острый вкус и антисептические свойства вызываются эфирными маслами, содержание которых достигает 0,03–0,05 %. Зеленые листья в значительных количествах содержат железо, фосфор, магний, калий и другие элементы. Более высокое содержание витамина С по сравнению с традиционным репчатым луком обеспечивает ценность лука алтайского как пищевого продукта и лекарственного растения. Максимальное количество биологически активных веществ обнаружено в листьях в фазу отрастания, в луковичах – в осенний период (Делова, 1964).

У лука алтайского выявлены две жизненные формы в разных условиях обитания. На скальных уступах и осыпях, сложенных крупно-обломочными породами, произрастают однопобеговые вертикально короткорневищные растения с крупной одиночной луковичей, высотой $5,8 \pm 0,3$ см и диаметром $5,7 \pm 0,5$ см, с толстым вздутым цветоносом и короткими, также вздутыми, внезапно заостренными листьями до 4 см толщиной и крупными, шаровидным соцветием до 6–7 см в диаметре. На мелкощебнистых осыпях с мелкоземистой почвой растет рыхлая дерновинная жизненная форма с косоапогеотропным корневищем. В дерновине насчитывается 10–15 лукович, в среднем $3,5 \pm 0,2$ см высотой и 1,3 см в диаметре. Цветоносы 65–90 см высотой, постепенно утончающиеся к соцветию. Листья прямостоячие, 35–40 см длиной и до 1,5 см в поперечнике, постепенно заостренные. Соцветие плотное, шаровидное, до 4 см в диаметре. Между этими двумя формами встречаются переходные (Котухов, 1979).

Лук алтайский имеет монголо-южно-сибирский ареал. Он охватывает горы Южной Сибири; Горный Алтай, Туву, Бурятию, Читинскую область и Монголию. На западе доходит до Джунгарского Алатау, на востоке встречается в Амурской области. Северная граница ареала проходит по берегам озера Байкал (мыс Рытый) и по реке Большой Алакат (верховья реке Витим), южная – находится в горах Монголии.

Лук алтайский растет, преимущественно, в субальпийском и альпийском поясах гор, но встречается в горно-лесном и горно-степном поясах. Обитает на скалах, щебнистых осыпях, изредка на галечниках в долинах небольших рек, предпочитает богатые кальцием субстраты. В горах Южной Сибири образует пионерные серийные сообщества (Ханминчун, 1985). Сообщества лука алтайского приурочены в субальпийском и в верхней части степного поясов к подвижным щебнистым осыпям, развивающимся на склонах в 30–40°. Они могут иметь значи-

тельные размеры и часто повторяют конфигурацию этих осыпей. Среднее проективное покрытие сообществ составляет 25–30 %, половина и более которого приходится на *A. altaicum*. Сообщества эти, как правило, полидоминантные и на одну треть состоят из петрофитов (например, *A. altaicum*, *Astragalus penduliflorus* или *A. altaicum*, *Dracocephalum peregrinum*, *Agropyron cristatum*). Ханминчун В.М. рассматривает луковую формацию как эндемичную для гор Южной Сибири и Северной Монголии, а луковые сообщества в горах южной Сибири занесены в «Зеленую книгу Сибири» (1996).

Онтогенез лука алтайского изучался на юго-восточном Алтае, в Кош-Агачском районе, в 8 км на юго-восток от п. Кокоря (юго-западный макросклон хребта Чихачева, юго-восточный склон Черного ущелья с временным водотоком, неподвижная осыпь, крутизна склона 45°). *A. altaicum* произрастал в разнотравно-луково-овсецовой (*Helitotrichon desertorum*, *Allium altaicum*, *Dracocephalum peregrinum*) каменистой степи. В этих условиях растения формировали рыхлодерновинную жизненную форму.

Онтогенез лука алтайского представлен на рис. 53.

СЕМЕНА крупные, длиной $4,3 \pm 0,3$ мм и шириной $2,1 \pm 0,07$ мм амфитропные, с эндоспермом, неправильно-овальные, реже обратношироко яйцевидные, трехгранные с блестящей черной поверхностью. Спинная грань с глубокой выемкой в сторону семенного рубчика. Основание семени вогнуто-выпуклое, вершина остроугольная. Зародыш цилиндрический, клюво-крюкообразный, располагается по периферии семени. Семена с эндоспермом, который занимает почти весь объем семени и со всех сторон окружает зародыш. Зародыш цилиндрический, изогнутый, располагается по периферии семени (Черемушкина и др., 1990).

В естественных условиях обитания семена созревают в августе; прорастают осенью, либо весной следующего года; сохраняют жизнеспособность до 7 лет и более. Прорастание надземное.

ПРОРОСТОК имеет одну зеленую семядолю, дудчатый лист, слабо ветвящийся главный корень и один, редко два, придаточных. Семядоля функционирует до 30 дней. Первый настоящий лист дудчатый, разворачивается на 5–12-й день после прорастания семени. Основания семядолей и листьев не утолщены, т. е. луковица еще не образуется (рис. 52).

После отмирания семядоли растение в этот же год переходит в ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние, которое длится 2–3 года. Нарастание побега моноподиальное. Ежегодно на нем развиваются 3–5 дудчатых розеточных листьев длиной от 15 до 27 см. Корневая система смешанная и состоит из главного и 4–11 придаточных корней. Главный корень

отмирает на втором году жизни. Узлы листьев настолько сближены, что после их отмирания осевая часть побега визуально не выражена. Влагалища листьев утолщаются и формируют луковицу около 0,5 см в диаметре. Луковица слабо выражена, продолговатая. Осенью в 1-й год она покрыта пленчатыми остатками влагалищ листьев, в последующие годы покровы кожистые.

ИММАТУРНЫЕ особи ветвятся. Боковой побег закладывается в пазухе второго-третьего листа. Он полициклический и нарастает моноподиально до первого цветения, как и материнский. Появляется конусовидное вертикальное гипогеегенное корневище, годичный прирост которого менее 1 мм. На розеточном побеге разворачивается 2–3 листа длиной до 20–30 см. Длительность онтогенетического состояния – 3–4 года.

У **ВИРГИНИЛЬНЫХ** растений образуется первичный куст. Обособление дочернего побега от материнского связано с образованием собственной луковицы и придаточной корневой системы. Корневище начинает расти косоапogeотропно, его годичный прирост не превышает 0,3 см. К концу прегенеративного периода формируется куст, состоящий из 2, реже 3 побегов. Побег несет 3–4 листа длиной от 25 до 32 см, луковица достигает 2 см в диаметре.

На 9–10-й год материнский побег зацветает. Моноподиальное на­растание сменяется симподиальным. Возобновление осуществляется за счет бокового побега, развившегося в пазухе верхнего листа.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются 1–2 генеративными побегами, высота которых в среднем составляет 45,5 см (до 57 см) и 1–2 вегетативными побегами с длиной листьев в среднем 31,7 см (максимальная 42 см). Диаметр луковицы увеличивается в 1,5 раза и достигает в среднем 2,7 см.

В **СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ** генеративном состоянии происходит отмирание базальной части корневища, образуется рыхлая дерновина, состоящая из разветвленных партикул. Общее число побегов в наиболее мощных дерновинах – 20–25, большая их часть находится в цветущем состоянии. Высота генеративного побега колеблется от 51 до 80 см. Луковицы крупные, до 4 см в диаметре, покрыты отмершими остатками влагалищ листьев прошлых лет, имеют до 60 придаточных корней. Корневище мощное, имеет цилиндрическую форму. Условный возраст разветвленных партикул 5–6 лет.

В **СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ** состоянии расползания дерновины не происходит. Усиливающиеся процессы старения приводят к образованию неразветвленных партикул. За счет медленного перегнивания отмерших остатков и их накопления на поверхности луковицы, послед-

няя увеличивается в диаметре до 5–7 см, а живая часть луковицы составляет в среднем 3,7 см. В дерновине сокращается число генеративных (до 2–4) и увеличивается число вегетативных побегов (3–4). Высота генеративного побега становится в среднем 46,9 см. Длительность онтогенетического состояния составляет 5–6 лет.

В СУБСЕНИЛЬНОМ состоянии особи теряют репродуктивную способность. Симподиальное нарастание растений сменяется моноподиальным. Луковица уменьшается в размерах до 0,7–2 см в диаметре, часто покрыты мощными остатками влагалищ листьев. В субсенильном состоянии лук алтайский представлен в основном однопобеговыми растениями. Розеточный побег несет 3–4 листа 25–35 см длиной, корневая система состоит из 4–8 корней. Корневище имеет конусовидную форму. Субсенильные дерновины встречаются редко и состоят из субсенильных и сенильных партикул.

У СЕНИЛЬНЫХ особей развивается побег с 2–3 листьями до 15–20 (25) см длины и 4–8 придаточными корнями. Корневище остается живым не более 2 лет. Сенильные особи в популяциях встречаются редко. Произрастание на подвижном субстрате приводит к выносу из популяции сенильных растений при весеннем таянии снега и сильных ветрах, так как корневая система их слишком слаба и не способствует удержанию на склоне.

Ход онтогенеза растений *A. altaicum* с однопобеговой жизненной формой сходен с таковым у *A. obliquum* Е., описанным ранее (Черемушкина, 2001), и отличается только количественными показателями.

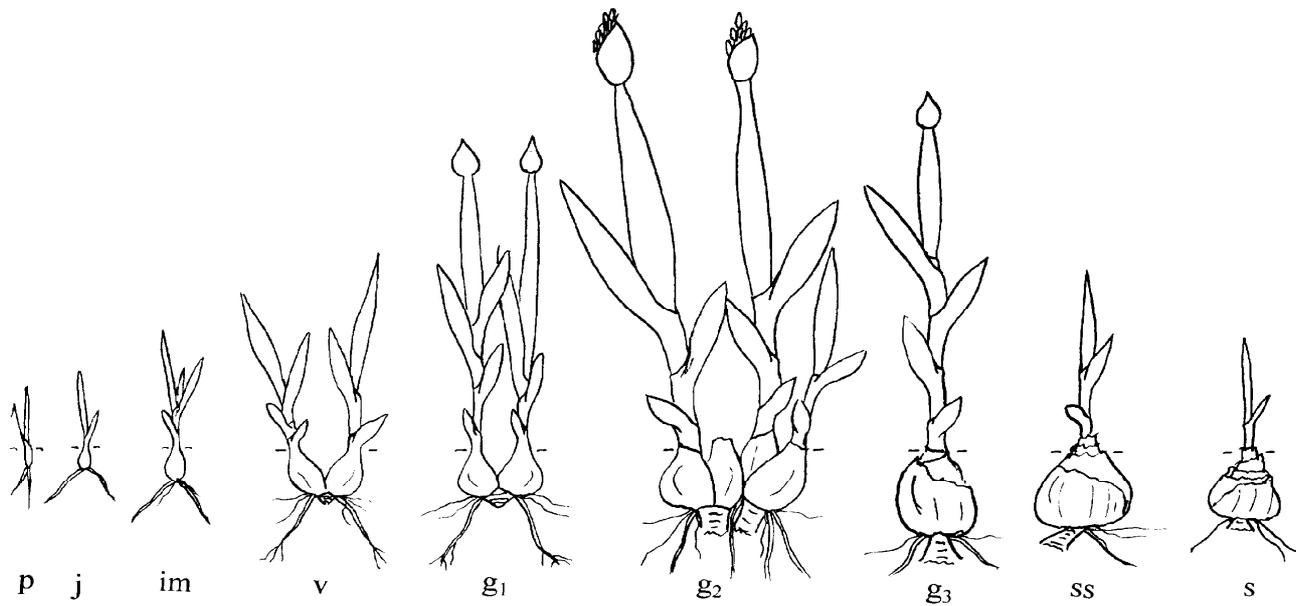


Рис. 53. Онтогенез лука алтайского, или каменного

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящее издание «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (том III) включает диагнозы, ключи и рисунки онтогенетических состояний 45 видов лекарственных, в том числе, и редких видов растений, относящихся к 15 жизненным формам.

Авторский коллектив – преподаватели, аспиранты, студенты МарГУ и других вузов, сотрудники национальных парков, заповедников и ботанических садов РФ.

На кафедре ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ был создан Онтогенетический гербарий. Он был основан в 1991 году доктором биологических наук, профессором Л.А.Жуковой на базе коллекций растений, собранных сотрудниками кафедры ботаники МГПИ им. В.И.Ленина, и коллекций растений, собранных сотрудниками и аспирантами кафедры ботаники, экологии и физиологии растений, а также студентами биолого-химического факультета МарГУ.

Онтогенетический гербарий содержит преимущественно растения флоры Республики Марий Эл; в меньшей степени, растения, привезенные Л.А.Жуковой из заповедников «Кандалакшский», «Карадагский», «Кивач», с пойменных лугов Оки и Северной Двины, Соловецких островов и с высокогорных лугов Карпат; Л.Б.Заугольной, А.М.Быловой, Л.М.Шафрановой – из Наурзумского заповедника; И.М.Ермаковой – из Калужской области; О.П.Ведерниковой, Г.И.Арнаутовой, Н.В.Ившиным, С.С.Лисицыным, А.А.Пчелинцевым, О.Е.Максименко – из Грузии, Краснодарского края и Дагестана.

Онтогенетический гербарий МарГУ в смонтированном виде включает около 3000 единиц хранения покрытосеменных растений разных биоморф, относящихся к 68 семействам, 234 родам, 350 видам, а также по 2 вида голосеменных, высших споровых, лишайников и 2000 единиц хранения в «рубашках».

Онтогенетический гербарий состоит из следующих отделов:

1. Общий, включающий гербарий растений на разных этапах развития, распределенных по семействам.

Он состоит из двух частей – научного (эталонного) и учебного гербария. Научный гербарий включает растения разных биоморф, относящихся к 62 семействам, 234 родам, 338 видам покрытосеменных растений, а так же по 2 вида голосеменных, высших споровых и лишайников. Учебный гербарий также включает растения разных биоморф из

48 семейств, 133 родов, 169 видов. Учебный гербарий активно используется на занятиях по популяционной ботанике, экологической морфологии, а также на учебных полевых практиках. Работа с таким гербарием позволяет студентам получить навыки определения онтогенетических состояний растений разных биоморф и применить их для изучения внутривидового биоразнообразия.

2. Тематический гербарий, содержащий материалы по поливариантности индивидуального развития растений. В этом отделе довольно полно представлены следующие типы поливариантности: морфологическая, размерная и поливариантность способов размножения.

3. Начальные этапы онтогенеза древесных и травянистых растений.

Особое внимание уделяется изучению начальных этапов онтогенеза растений разных жизненных форм. Кроме гербарных образцов, имеются рисунки и таблицы для определения видового состава проростков 25 видов растений луговых и экотонных сообществ.

4. Создана изотека, содержащая 90 рисунков онтогенезов 69 видов из 26 семейств.

Рисунки онтогенезов растений разных биоформ могут быть использованы для сопоставления собираемых материалов с типичными образцами на рисунках и выделения онтогенетических состояний.

5. В настоящее время ведется работа над созданием коллекции плодов и семян дикорастущих растений Республики Марий Эл.

Для пополнения его коллекций необходимы поступления онтогенетического гербария растений разных жизненных форм из разных регионов России и зарубежья.

Большая просьба ко всем, кто занимается исследованиями индивидуального развития растений, поделиться своими материалами. В свою очередь, мы готовы к обмену коллекциями по отдельным видам растений.

Редакционная коллегия предлагает всем желающим принять участие в создании IV тома «Онтогенетического атласа лекарственных растений».

Материалы следует располагать по плану: систематическое положение, морфологическая характеристика объекта, использование, ареал, приуроченность к тем или иным фитоценозам, место сбора материала, описание онтогенеза с учетом морфологической поливариантности, которая зависит от экологических условий, и указанием типа

онтогенеза, а также необходим детальный рисунок особей на разных этапах индивидуального развития.

Как было отмечено ранее (Онтогенетический..., 1997), описание онтогенетических состояний растений разных биоморф невозможно без корректного использования понятий и терминов классической морфологии растений и современных представлений о принципах морфологической организации элементов популяций (моно-, поли-, неявнополицентричность), о способах нарастания побегов (симподиальный и моноподиальный); направлениях их роста (ортотропность, анизотропность, плагиотропность); структуре побегов (безрозеточные, розеточные, полурозеточные); длительности жизни (цикличности); кратности образования генеративных органов (моно- и поликарпичность); детального анализа структуры соцветий, цветков и других метаморфизированных органов.

При выделении онтогенетических состояний у лекарственных растений нативными методами особое значение приобретает изучение специфики строения листа: наличие или отсутствие влагалища, прилистников, черешка, форма, размеры и степень расчленения листовой пластинки, край, верхушка, основание листовой пластинки, жилкование. Все эти признаки часто выступают в качестве хороших маркеров при периодизации онтогенеза растений вне зависимости от систематического положения и принадлежности к той или иной биоморфе.

На рисунке онтогенеза объекта исследования необходимо показать особи во всех онтогенетических состояниях. Авторы должны обратить внимание на изображение не только надземных, но и подземных органов. Схематические рисунки должны сопровождаться детальным изображением отдельных органов, отражающих морфологические признаки – маркеры онтогенетических состояний. Рисунки должны быть выполнены с соблюдением масштаба. При выполнении рисунков, в качестве образцов, можно использовать рисунки выполненные W.Troll (1954, 1957), Т.И.Серебряковой (см. Васильев и др., 1978, 1988) и Е.Л.Нухимовским (2002).

Объем материала должен занимать не более 5 страниц (формат А5). Список литературы должен быть полным и выполнен по ГОСТу (в объеме статьи не входит).

Мы призываем всех, особенно молодежь, к активному сотрудничеству!

Мы надеемся, что в течение 2003 года коллективными усилиями подготовим IV том этой серии.

Автором рисунка на обложке, принятого для всех томов «Онтогенетического атласа лекарственных растений», является безвременно ушедший из жизни аспирант кафедры ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ *Сергей Евгеньевич Королев*.

Ответственный редактор и редакционная коллегия благодарят всех авторов за участие в периодическом издании «Онтогенетического атласа лекарственных растений».

Особая признательность всего авторского коллектива аспирантам кафедры ботаники, экологии и физиологии растений, осуществившим техническую подготовку рукописи: Т.В.Ивановой, И.В.Шивцовой, С.В.Козыревой, Е.В.Акшенцеву, а также сотрудникам редакционно-издательского отдела и отдела оперативной полиграфии Марийского государственного университета.*

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–48949

Список русских названий

Астрагал шерстистоцветковый
Башмачок настоящий, или Венерин башмачок
Белозор болотный
Вереск обыкновенный
Волдушка золотистая
Горечавка крестовидная
Горечавка легочная
Дремлик темно-красный (ржавый)
Душица обыкновенная
Желтушник левкойный
Зверобой продырявленный
Зверобой пятнистый
Земляника лесная
Зизифора пахучковидная
Зимолюбка зонтичная
Змеевик большой, или горец змеиный
Золототысячник обыкновенный
Камнеломка поникающая
Кокушник комарниковый
Красоднев желтый
Купальница европейская
Лаготис уральский
Ластовень обыкновенный, или лекарственный
Ломонос прямой
Лук алтайский, или каменный
Лютик ползучий
Лютик ядовитый
Макля мелкоплодная
Медуница мягкая
Мирикария длиннолистная
Морошка приземистая
Мыльнянка лекарственная
Недотрога обыкновенная
Незабудка болотная
Ольха серая
Первоцвет крупночашечный
Свербига восточная
Сирень обыкновенная
Смолевка поникшая
Солодка Коржинского
Туя западная
Черда поникшая
Черда трехраздельная
Шлемник приземистый
Ятрышник шлемоносный

Список латинских названий

Allium altaicum Pall.
Alnus incana (L.) Moench
Astragalus dasyanthus Pall.
Bidens cernua L.
Bidens tripartita L.
Bistorta major S.F. Gray, *Poligonum bistorta* L.
Bunias orientalis L.
Bupleurum aureum Fisch. ex Hoffm.
Calluna vulgaris (L.) Hull
Cypripedium calceolus L.
Centaurium erythraea Rafn
Chimaphila umbellata (L.) W. Barton
Clematis recta L.
Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Bess.
Erysimum cheiranthoides L.
Fragaria vesca L.
Gentiana cruciata L.
Gentiana pneumonante L.
Glycyrrhiza korshinskyi Grig.
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.
Hemerocallis lilio-asphodelus L.
Hypericum maculatum Crantz
Hypericum perforatum L.
Impatiens noli-tangere L.
Lagotis uralensis Schischk.
Macleaya microcarpa (Maxim.) Fedde
Myosotis palustris (L.) L.
Myricaria longifolia (Willd.) Ehrenb.
Orchis militaris L.
Origanum vulgare L.
Parnassia palustris L.
Primula macrocalyx Bunge
Pulmonaria mollis Wulf. ex Hornem.
Ranunculus repens L.
Ranunculus sceleratus L.
Rubus chamaemorus L.
Saponaria officinalis L.
Saxifraga cernua L.
Scutellaria supina L.
Silene nutans L.
Syringa vulgaris L.
Thuja occidentalis L.
Trollius europaeus L.
Vincetoxicum hirsutaria Medik.
Ziziphora clinopodioides Lam.

**СПИСОК ВИДОВ РАСТЕНИЙ,
ОНТОГЕНЕЗЫ КОТОРЫХ ОПУБЛИКОВАНЫ В ТРЕХ ТОМАХ
«ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО АТЛАСА ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ»**

1. Амарант багряный (*Amaranthus cruentus* L.). **Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Женихова Р.Ф.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
2. Астрагал шерстистоцветковый (*Astragalus dasyanthus* Pall.). **Скользнева Л.Н.**, г. Воронеж (3 том)
3. Башмачок настоящий, или Венерин башмачок (*Cypripedium calceolus* L.). **Фардеева М.Б.**, г. Казань (3 том)
4. Бедренец-камнеломка (*Pimpinella saxifraga* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
5. Белозор болотный (*Parnassia palustris* L.). **Османова О.Г., Шивцова И.В., Иванова Т.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
6. Болиголов крапчатый (*Conium maculatum* L.). **Ведерникова О.П., Серкова Е.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
7. Борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle). **Барыкина Р.П., Луферов А.Н., Чубатова Н.В.**, г. Москва (2 том)
8. Борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
9. Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.). **Прокопьева Л.В., Жукова Л.А., Глотов Н.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
10. Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis* L.). **Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В., Минина О.В., Теленкова Е.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябшишева Е.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
11. Василек сумской (*Centaurea sumensis* Kalen.). **Головенкина И.А., Файзуллина С.Я., Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
12. Василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.). **Былова А.М.**, г. Москва (1 том)
13. Вербейник монетчатый (*Lysimachia nummularia* L.). **Паленова М.М.**, г. Москва (1 том)
14. Вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.). **Жукова Л.А., Полянская Т.А.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
15. Володушка золотистая (*Vupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm.). **Подгаевская Е.Н.**, г. Екатеринбург (3 том)
16. Волчье лыко обыкновенное (*Daphne mezereum* L.). **Балахонов С.В.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
17. Горечавка крестовидная (*Gentiana cruciata* L.). **Козырева С.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
18. Горечавка легочная (*Gentiana pneumonante* L.). **Козырева С.В., Шестакова Э.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
19. Горох посевной (*Pisum sativum* L.). **Князева И.В., Пигулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
20. Девясил британский (*Inula britanica* L.). **Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
21. Девясил высокий (*Inula helenium* L.). **Османова Г.О., Михеева Н.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
22. Дремлик темно-красный (ржавый) (*Eripactis atrorubens* (Hoffm.ex Bernh.) Bess.). **Фардеева М.Б.**, г. Казань (3 том)

23. Душистый колосок (*Anthoxantum odoratum* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
24. Душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.). **Подгаевская Е.Н.**, г. Екатеринбург (3 том)
25. Жабрица порезниковая (*Seseli libanotis* (L.) Koch.). **Былова А.М.**, г. Москва (1 том)
26. Желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides* L.). **Гонтарь Э.М.**, г. Новосибирск (3 том)
27. Желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides* L.). **Закамская Е.С.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
28. Живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.). **Тетерюк Л.В.**, г. Сыктывкар (2 том)
29. Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.). **Гонтарь Э.М., Годин В.Н.**, г. Новосибирск (3 том)
30. Зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz). **Подгаевская Е.Н.**, г. Екатеринбург (3 том)
31. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.). **Ведерникова О.П., Дубровная С.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
32. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.). однолисточкового морфотипа **Шивцова И.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
33. Зизифора пахучковидная (*Ziziphora clinopodioides* Lam.). **Черемушкина В.А., Каулинь А.Г., Голубева Д.В.**, г. Новосибирск (3 том)
34. Зимолобка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton). **Ведерникова О.П., Жукова Л.А., Максимова О.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
35. Змеевик большой, горец змеиный (*Bistorta major* S.F. Gray, *Polygonum bistorta* L.). **Комаревцева Е.К.**, г. Новосибирск (3 том)
36. Золототысячник обыкновенный (*Centaureum erythraea* Rafn). **Османова Г.О., Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
37. Календула лекарственная (*Calendula officinalis* L.). **Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Лошкариева Р.С., Мамаева Е.Л.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
38. Камнеломка поникающая (*Saxifraga cernua* L.). **Сарапульцев И.Е., Капралов М.В., Сушенцов О.Е.**, г. Екатеринбург (3 том)
39. Княженика (*Rubus arcticus* L.). **Жукова Л.А., Белова С.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
40. Кокушник комарниковый (*Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.). **Омельчак Н.В., Дьячкова Т.Ю.**, г. Петрозаводск (3 том)
41. Колючник Биберштейна (*Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem.). **Михеева Н.В., Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
42. Коптис трехлистный (*Coptis trifolia* (L.) Salisb). **Барыкина Р.П., Луферов А.Н.**, г. Москва (2 том)
43. Костяника каменистая (*Rubus saxatilis* L.). **Закамская Е.С., Панова Г.М., Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
44. Кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.). **Паленова М.М.**, г. Москва (2 том)
45. Красоднев желтый (*Nemerocallis lilio-asphodelus* L.). **Вяткин А.И.**, г. Киров (3 том)

46. Кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (1 том)
47. Ксантория настенная (*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.). **Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
48. Купальница европейская (*Trollius europaeus* L.). **Акиенцев Е.В.**, г. Челябинск (3 том)
49. Лаготис уральский (*Lagotis uralensis* Schischk). **Хохлова М.**, г. Екатеринбург (3 том)
50. Лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
51. Лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* L.). **Жукова Л.А.**, Йошкар-Ола (2 том)
52. Ластовень обыкновенный, или лекарственный (*Vincetoxicum hirundinaria* Medik.). **Ведерникова О.П., Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
53. Ломонос прямой (*Clematis recta* L.). **Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.**, г. Москва (3 том)
54. Лук алтайский, или каменный (*Allium altaicum* Pall.). **Черемушкина В.А.**, г. Новосибирск (3 том)
55. Лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
56. Лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus* L.). **Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.**, г. Москва (3 том)
57. Майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.). **Полянская Т.А., Леонова И.И., Шестакова Э.В., Файзуллина С.Я.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
58. Маклея мелкоплодная (*Macleaya microcarpa* (Maxim.) Fedde). **Абизов Е.А., Луфферов А.Н.**, г. Москва (3 том)
59. Малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). **Давлетшина Г.Т., Уланова Н.Г.**, г. Москва (1 том)
60. Мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
61. Медуница мягкая (*Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem). **Петрова Т.Г.**, (3 том)
62. Медуница неясная (*Pulmonaria obscura* Dumort.). **Шестакова Э.В., Смоляк О.В., Егорова Н.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
63. Мирикария длиннолистная (*Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb.). **Лях Е.М.**, г. Новосибирск (3 том)
64. Морошка приземистая (*Rubus chamaemorus* L.). **Жукова Л.А., Закамская Е.С., Мюхкюря Е.В., Сушенцов О.Е.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
65. Мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis* L.). **Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
66. Недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.). **Марков М.В.**, г. Тверь (3 том)
67. Незабудка болотная (*Myosotis palustris* (L.) L.). **Илюшечкина Н.В., Савельева Е.Я.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
68. Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
69. Окопник лекарственный (*Symphytum officinale* L.). **Ведерникова О.П., Матвеева З.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
70. Ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench). **Неганов А.Н.**, г. Кострома (3 том)

71. Ослиник двулетний (*Oenothera biennis* L.). **Османова Г.О., Королев С.Е.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
72. Пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.). **Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
73. Первоцвет крупночашечный (*Primula macrocalyx* Bunge). **Гонтарь Э.М.**, г. Новосибирск (3 том)
74. Подорожник большой (*Plantago major* L.). **Жукова Л.А., Глотов Н.В., Балахонов С.В., Ивишин Н.В., Пигулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
75. Подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata* L.). **Жукова Л.А., Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
76. Подорожник средний (*Plantago media* L.). **Жукова Л.А., Князева И.В., Пигулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
77. Подснежник Воронова (*Galanthus woronowii* Los.). **Шорина Н.И.**, г. Москва (1 том)
78. Примула Сибторпа (*Primula sibthorpii* Hoffm.). **Ведерникова О.П., Арнаутова Н.И., Глотов Н.В., Лисицин С.С.**, гг. Йошкар-Ола, Махачкала (1 том)
79. Просвирник приземистый (*Malva pusilla* Smith. Rt Sow.). **Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
80. Пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
81. Пятилистник кустарниковатый (*Pentaphylloides fruticosa* L.). **Комаревцева Е.К., Годин В.Н.**, г. Новосибирск (2 том)
82. Репешок обыкновенный (*Agrimonia eupatoria* L.). **Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
83. Родиола розовая (*Rhodiola rosea* L.). **Ведерникова О.П., Никандрова Л.М.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
84. Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). **Дорогова Ю.А., Прокопьева Л.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
85. Свербига восточная (*Bunias orientalis* L.). **Петруняк Н.И.**, г. Петрозаводск (3 том)
86. Седмичник европейский (*Trientalis europeae* L.). **Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
87. Синеголовник обыкновенный (*Eryngium planum* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
88. Синюха голубая (*Polemonium caeruleum* L.). **Илюшечкина Н.В., Микляева Т.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
89. Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.). **Шестакова Э.В., Жукова М.А.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
90. Смолевка поникшая (*Silene nutans* L.). **Тетерюк Л.В.**, г. Сыктывкар (3 том)
91. Солодка Коржинского (*Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.). **Васфилова Е.С., Беляев А.Ю.**, г. Екатеринбург (3 том)
92. Стрелolist стрелolistный (*Sagittaria sagittifolia* L.). **Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
93. Тимьян ползучий (*Thymus serpyllum* L.). **Боголюбова И.А., Файзуллина С.Я.**, г. Йошкар-Ола (1 том)

94. Тимьян степной (*Thymus steposus* Klock et Scost.). **Головенкина И.А., Файзуллина С.Я.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
95. Тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
96. Туя западная (*Thuja occidentalis* L.). **Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
97. Укроп пахучий (*Anethum graveolens* L.). **Шестакова Э.В., Токарева С.А., Жукова Л.А., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
98. Фиалка трехцветная (*Viola tricolor* L.). **Ведерникова О.П., Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
99. Хохлатка (*Corydalis* L., секция *Pesgallinaceus* Irmisch). **Смирнова О.В., Черемушкина В.А.**, г. Москва (1 том)
100. Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus* L.). **Файзуллина С.Я., Ганич Л.Ю., Мухамадьянова Г.И., Асапова Л.З.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
101. Цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.). **Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
102. Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.). **Алябьева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
103. Черда поникшая (*Bidens cernua* L.). **Марков М.В.**, г. Тверь (3 том)
104. Черда трехраздельная (*Bidens tripartita* L.). **Марков М.В.**, г. Тверь (3 том)
105. Черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.). **Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
106. Чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale* L.). **Ведерникова О.П., Соколова М.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
107. Чистотел большой (*Chelidonium majus* L.). **Скочилова Е.А., Жукова Л.А., Пизулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
108. Чистяк весенний (*Ficaria verna* Huds.). **Смирнова О.В., Торопова Н.А.**, г. Москва, Тамбов (1 том)
109. Шлемник байкальский (*Scutellaria baicalensis* Georgi.). **Банаева Ю.А.**, (2 том)
110. Шлемник приземистый (*Scutellaria supina* L.) **Недосекина Т.В.**, г. Воронеж (3 том)
111. Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.). **Заугольнова Л.Б., Чистякова А.А.**, г. Москва (1 том)
112. Ятрышник шлемоносный (*Orchis militaris* L.). **Фардеева М.Б.**, г. Казань (3 том)

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов, Н.В.* Конспект флоры Республики Марий Эл / Н.В.Абрамов. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. – 192 с.
- Абрамов, Н.В.* Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов / Н.В.Абрамов. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – 164 с.
- Акопов, И.Э.* Важнейшие отечественные лекарственные растения и их применение / И.Э.Акопов. – Ташкент: Медицина, 1990. – 444 с.
- Аксенов, Е.С.* Декоративные растения. Т. 2: Травянистые растения: Энциклопедия природы России / Е.С.Аксенов, Н.А.Аксенова. – М.: АБФ/АВФ, 2000. – 608 с.
- Акшенцев, Е.В.* Онтогенез купальницы европейской (*Tr. europaeus* L.) на Южном Урале / Е.В.Акшенцев // Молодежь и образование в XXI веке. – Челябинск, 2000. – С. 3–9.
- Акшенцев, Е.В.* Онтогенез купальницы европейской в условиях Южного Урала / Е.В.Акшенцев // Сб. науч. работ аспирантов и студентов естественно-техн. ф-та. – Челябинск, 2000. – С. 18–19.
- Амирдовлат, А.* Ненужное для неучей / А.Амирдовлат. – М.: Наука, 1990. – 880 с.
- Ареалы деревьев и кустарников. – Л.: Наука, 1977. – Т. 1. – 614 с.
- Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Атлас. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. – 208 с.
- Артюшенко, З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя / З.Т.Артюшенко. – Л.: Наука, 1990. – 204 с.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. – М., ГУГК, 1976. – 340 с.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. – М.:ГУГК, 1980. – 340 с.
- Атлас лекарственных растений СССР. – М.: Наука, 1962. – 702 с.
- Бавтуто, Г.А.* Ботаника: Морфология и анатомия растений / Г.А.Бавтуто, В.М.Еремин. – Мн.: Высш. шк., 1997. – 375 с.
- Багдасарова, Т.В.* Зимолюбка зонтичная // Биологическая флора Московской области / Т.В.Багдасарова. – М.: МГУ, 1993. – Вып. 9. – Ч.2. – С. 71–77.
- Бакин, О.В.* Сосудистые растения Татарстана / О.В.Бакин, Т.В.Рогова, А.П.Ситников. – Казань: КГУ, 2000. – 496 с.
- Барыкина, Р.П.* Купальница европейская / Р.П.Барыкина, Н.В.Чубатова. // Биологическая флора Московской области. Вып. 13 / Под ред. В.Н.Павлова, В.Н.Тихомирова. – М., 1997. – С. 97–109.
- Батыгина, Т.Б.* Вивипария / Т.Б.Батыгина, Е.А.Брагина // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции / Ред. Т.Б.Батыгина. СПб.: Мир и Семья, 2000. – С. 39–62.
- Беляев, А.Ю.* Некоторые итоги интродукции солодки секции *Euglycyrrhiza* на Среднем Урале / А.Ю.Беляев, Е.С.Васфилова. // Бюл. ГБС. – 2000. – Вып. 179. – С. 28–32.
- Бенько, Г.Н.* Морфологические и биологические особенности череды трехраздельной в естественных местообитаниях и в условиях культуры // Лекарственные и ядовитые растения и их значение в педиатрии / Г.Н.Бенько. – Л., 1986. – С. 13–17.
- Биологическая флора Московской области: В 12-и т. – М., 1974–1996. – Т. 1–12.

Блинова, И.В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера / И.В.Блинова. // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 1. – С. 85–94.

Ботаника: Морфология и анатомия растений / А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.

Буланый, Ю.И. Особенности развития побегов у многолетних и однолетних лютиков / Ю.И.Буланый // Жизненные формы в экологии и систематике растений: (Междувуз. сб. науч. тр.). – М., 1986. – С. 59–62.

Буланый, Ю.И. Морфологические особенности возрастных состояний *Ranunculus sceleratus* L. / Ю.И.Буланый, С.П.Соломаха // Отражение достижений ботанической науки в учебном процессе естественных факультетов педагогических институтов (Тезисы Все-союзного совещания ботаников педагогических вузов). – Пермь, 1983. – С. 86–87.

Буш, Е.А. Род *Calluna* Hill. / Е.А.Буш // Флора СССР. – М.; Л., 1952, Т. 18. – С. 15–16.

Буш, Е.А. Флора Сибири и Дальнего Востока / Е.А.Буш. – Л., 1926. – Вып. 4. – 302 с.

Быкова, О.А. Влияние регуляторов роста на приживаемость, рост и продуктивность маклеи мелкоплодной при возделывании в условиях Северного Кавказа // Проблемы повышения плодородия почв и продуктивности у полевых культур / О.А.Быкова, Г.Е.Гоник. – Краснодар, 1995. – С. 141–145.

Былов, В.Н. Сирень: краткие итоги интродукции / В.Н.Былов, Н.Н.Шталко, Н.Л.Михайлов. – М.: Наука, 1974. – 120 с.

Былова, А. М. Свербига восточная / А.М.Былова // Биологическая флора Московской области М.: МГУ, 1974. – Вып.1. – С. 52–66.

Васильева, Л.В. Особенности онтогенеза *Vupleurum aureum* Fisch. в черневых лесах Салаира / Л.В.Васильева, Н.Н.Лашинский // Растит. ресурсы. – 1987. – Т. 23, вып. 3. – С. 397–405.

Васильченко, И.Т. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения / И.Т.Васильченко // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1, Флора и систематика высших растений. – М.; Л., 1936. – Вып. 3. – С. 7–66.

Ведерникова, О.П. Онтогенез земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) / О.П.Ведерникова, С.А.Дубровная // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола, 1997. – С. 196–202.

Верещагин, В.И. Полезные растения Западной Сибири / В.И.Верещагин, К.А.Соболевская, А.И.Якубова. – М.;Л., 1959. – 347 с.

Вехов, В.Н. Пособие по систематике растений: методическое руководство для летней практики / В.Н.Вехов, Л.И.Лотова, А.Н.Сладков. – М., 1974. – 210с.

Вехов, Н.К. Сирени / Н.К.Вехов. – М., 1953. – 235 с.

Виноградов, Н.В. Сниженные альпы и тимьянники Среднерусской возвышенности / Н.В.Виноградов, С.В.Голицын // Бот. журн. – 1954. – Т. 39, №3. – С. 423–430.

Виноградова, Т.Н. Ранние стадии развития орхидных Киндо-Мыса / Т.Н.Виноградова // Материалы III научной конференции Беломорской биологической станции им. Н.А.Гирцева МГУ им. М.В.Ломоносова. – М.: МГУ, 1998. – С. 161–163.

Влияние удобрений и зоны возделывания на урожайность и качество сырья маклеи // Химико-фармацевтический журн. – 1981. – Т. 15. – С. 54–57.

Войтенко, В.Ф. Формы гетерокарпии в семействе *Brassicaceae* Вуп. и их эволюционная оценка / В.Ф.Войтенко // Бот. журн. – 1968, №10. – С. 1428–1439.

Воробьев, Б.Л. Травник. Рецепты народной медицины / Б.Л.Воробьев. – М.: Изд-во «СТ», 1996. – 391 с.

Восточно-европейские широколиственные леса / Р.В.Попадок, А.А.Чистякова, О.В.Смирнова и др. – М.: Наука, 1994. – 364 с.

Выращивание лекарственных растений в саду / Е.В.Тюрина, В.Ф.Израильсон, И.Н.Гуськова, В.М.Триль. – Новосибирск, 1992. – 159 с.

Вяткин, А.И. К вопросу о видовой самостоятельности *Neurocallis minor* Mill. / А.И.Вяткин // Физиолого-биохимические аспекты изучения лекарственных растений: Материалы междунар. совещ. посвящ. памяти В.Г.Минаевой. – Новосибирск, 1998. – С. 87.

Гаммерман, А.Ф. Лекарственные растения (Растения – целители) / А.Ф.Гаммерман, Г.Н.Кадаев, А.А.Яценко-Хмелевский. – М.: Высш. шк., 1990. – 544 с.

Гатцук, Л.Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* и их эволюционные взаимоотношения / Л.Е.Гатцук // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967. – Т. 72., вып.3. – С. 53–65.

Головкин, Б.Н. Декоративные растения СССР / Б.Н.Головкин, Л.А.Китаева, Э.П.Немченко. – М.: Мысль, 1986. – 320 с.

Голубев, В.Н. К онтогенезу корневищ кистекорневых растений / В.Н.Голубев // Бот. журн. – 1956. – Т. 41, вып. 2. – С. 248–253.

Голубев, В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи / В.Н.Голубев // Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В.В.Алехина. – Воронеж, 1962, вып.7. – С. 1–510.

Гонтарь, Э.М. Популяционный полиморфизм желтушника левкойного / Э.М.Гонтарь // Популяции и сообщества растений: Экология, биоразнообразие, мониторинг.

Гончаров, Н.Ф. Род *Astragalus* L. / Н.Ф.Гончаров // Флора СССР – Т. 12. – М.; Л.: АН СССР, 1946. – Т. 12. – С. 114–117.

Горчаковский, П.Л. К географии, экологии и истории формирования ареала вереска / П.Л.Горчаковский // Бот. журн., 1962. – Т. 62, №9. – С. 1244–1257.

Горчаковский, П. Л. Растительный мир высокогорного Урала / П. Л. Горчаковский. – М., 1975. – 283 с.

Горчаковский, П.Л. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья / П.Л.Горчаковский, Е.А.Шурова. – М.: Наука, 1982. – 208 с.

Государственная фармакопея СССР. – М.: Медицина, 1990. – Вып. 2. – 398 с.

Гранкина, В.П. Солодка уральская / В.П.Гранкина, Т.П.Надежина. – Новосибирск: Наука, 1991. – 152 с.

Гроздов, Б.В. Лесные травы, их индикаторное, кормовое и лекарственное значение / Б.В.Гроздов. – М.: Гослесбумиздат, 1963. – 71 с.

Громов, А.Н. Сирень / А.Н.Громов. – М., 1963. – 189 с.

Гроссгейм, А.А. Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры / А.А.Гроссгейм // Проблемы ботаники. – М.:Л.: Изд-во АН СССР, 1950, вып.1. – С. 163–183.

Гуленкова, М.А. Летняя полевая практика по ботанике / М.А.Гуленкова, А.А.Красникова. – М.: Просвещение, 1986. – 175 с.

Гусынин, И.А. Результаты лабораторного и клинического изучения лютиков как лекарственных растений / И.А.Гусынин // Докл. ВАСХН им. Ленина. – М., 1942. – С. 41–45.

Джанелидзе, М.Б. Расшифровка названий лекарственных растений, приведенных в грузинском лечебнике XV в. «Лечебная книга Карабадин» / М.Б.Джанелидзе. // Растит. ресурсы. – 1991. – Т. 27, вып. 3. – С. 215–224.

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. Эфемероиды. – М.: МГПИ, 1987.–80 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М.: МГПИ, 1989. – 106 с.

Динамика содержания сангвиритрина в маклее сердцевидной и м. мелкоплодной, выращиваемых на Северном Кавказе / А.Г.Кодаш, О.И.Захарова, В.Т.Шевеудинов, А.М.Захаров, Е.Е.Хлапцев // Растительные ресурсы. – 1975. – Т. 11, вып. 2. – С. 217–220.

Доброчаева, Д.Н. Boraginaceae Juss. – Бурчниковые / Д.Н.Доброчаева // Флора Европейской части СССР.– Л.: Наука, 1981. – Т. V.– С. 113–179.

Дубровная, С. А. Структура природных популяций земляники лесной / С.А.Дубровная: Дисс. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2000.

Душица обыкновенная (материнка) – *Origanum vulgare* L. / А.И.Шретер, Г.А.Копанева, Г.Г.Постовалова, Г.И.Серых // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Под ред. П.С.Чикова. – М.: ГУГК, 1980. – С. 234.

Елина, Г.А. Аптека на болоте: Путешествие в неизведанный мир. / Г.А.Елина – СПб.: Наука, 1993. – 496 с.

Ермаков, Н.Б. Флоритическая классификация мезофильных травяных лесов южной Сибири (препринт) / Н.Б.Ермаков, А.Ю.Королюк, Н.Н.Лацинский (мл.). – Новосибирск, 1991. – 96 с.

Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5(1). – 430 с.

Жмылев, П.Ю. Биоморфологическая изменчивость камнеломки поникшей (*Saxifraga cernua* L.) в Магаданской области / П.Ю.Жмылев // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. – Владивосток, 1987. – С. 136–139.

Жмылев, П.Ю. Систематический обзор камнеломок (*Saxifraga* L.) России и сопредельных территорий: подроды *Porphyrion* и *Saxifraga* / П.Ю.Жмылев // Биол. МОИП. Отд. биол., 1997. – Т. 102, № 6. – С. 42–48.

Жукова, Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций / Л.А.Жукова // Бот. журн. – 1979. – Т. 65, №4. – С. 525–540.

Жукова, Л.А. Некоторые вопросы изучения онтогенеза семенных растений / Л.А. Жукова. //Вопросы онтогенеза растений. – Йошкар-Ола, 1988. – С. 13–14.

Жукова, Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А.Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.

Жукова, Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л.А.Жукова // Экология, 2001, № 3. – С. 169–176.

Жукова, Л.А. Популяционная морфология растений / Л.А.Жукова // V Всероссийский популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция». – Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. – Ч.2. – С. 103–118.

Жукова, Л.А. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений / Л.А.Жукова, Н.В.Глотов // Онтогенез, 2001. – Т. 32, № 6. – С. 455–461.

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

Жукова, Л.А. Онтогенез подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) / Л.А.Жукова, Г.О.Османова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 1997. – С. 174–177.

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

Захарова, И.П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых видов *Gentiana L.* / И.П.Захарова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1991. – 16 с.

Захарова, И.П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых горечавок (*Gentiana L.*) / И.П.Захарова // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1993. – Т. 98, вып. 2. – С. 74–81.

Зеленая аптека в ветеринарии / С.С.Липницкий и др. – Минск: Ураджай, 1995. – 303 с.

Землинский, С. Е. Лекарственные растения СССР / С. Е. Землинский. – М.: Издание МОИП, 1951. – 507 с.

Зибарева, Л.Н. Прогнозирование наличия экистероидов в видах *Silene L.* и *Chenopodium L.* по их содержанию в семенах / Л.Н.Зибарева // Растительные ресурсы, 1997. – Т. 33, вып. 1. – С. 89–92.

Зимин, В.М. Библиотека лекарственных растений: собрание народной и научной медицины / В.М.Зимин. Т. 1. – СПб.: АО «Дорваль», 1992. – 266 с.

Злобин, Ю.А. Некоторые эколого-фитоценоотические особенности обыкновенного вереска (*Calluna vulgaris* Hill.) на восточной границе ареала / Ю.А.Злобин, Н.А.Храмченко // Биол. науки, 1963, № 3. – С. 125–130.

Зубкус, Л.П. Озеленение Новосибирска / Л.П.Зубкус, А.В.Скворцева, Т.П.Кормачева. – Новосибирск: Наука СО, 1962. – 340 с.

Иванов, В. П. Сорные растения и меры борьбы с ними / В. П. Иванов. – М.: Сельхозгиз, 1955. – С. 95.

Ивашин, Д.С. Астрагал шерстистоцветковый – *Astragalus dasyanthus* Pall. (*A. eriocerphalus* Waldst. et Kit., *A. rannonicus* Schult.) / Д.С.Ивашин // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР, 1980. – С. 194.

Игнатъева, И.П. О геофиллии у стержнекорневых и кистекокорневых травянистых поликарпиков / И.П.Игнатъева // Бот. журн., 1967. – Т. 52, вып. 7. – С. 944–952.

Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1969. – Т. 1. – 644 с.

Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка / Под ред. А.Л.Буданцева, Г.П.Яковлева. – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 215 с.

Ильина, Г.М. Семейство Papaveraceae // Сравнительная анатомия семян. – Т. 2. Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae / Г.М.Ильина. – Л.: Наука, 1988. – С. 208–221.

Исмагилова, Г.Г. Морфологические особенности растений свербиги восточной 1-го года жизни / Г.Г.Исмагилова // Материалы VIII Всерос. симп. по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1993. – С. 71–72.

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

Каден, Н.Н. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР / Н.Н.Каден // Бот. журн., 1965. Т. 50, № 6. – С. 587–775.

Каден, Н.П. Морфология гинецея и плода бурчанниковых и губоцветных / Н.П.Каден, Т.П.Закалюкина // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение. – 1965. – №2. – С. 5–14.

Киселев, В.П. Всхожесть семян маклей сердцевидной и маклей мелкоплодной в зависимости от места репродукции и температурного режима прорастивания / В.П.Киселев, Е.Е.Хлапцев // Растительные ресурсы. – 1976. – Т. 12, вып. 3. – С. 368–372.

Киселева, А.В. Биологически активные вещества медуницы мягчайшей // Изучение препаратов растительного и синтетического происхождения / А.В.Киселева, В.Э.Назаров-Рыгдылон. – Томск, 1978. – С. 24–25.

Клеопов, Ю.Д. Развитие флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Материалы по истории флоры и растительности СССР / Ю.Д.Клеопов // Изв. АН СССР. – 1941. – Вып.1. – С. 25-31

Клеопов, Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР / Ю.Д.Клеопов. – Киев: Наукова думка, 1990. – 352 с.

Ковязин, Н.А. Формовое разнообразие и опыт выращивания земляники лесной в Прикамье / Н.А.Ковязин, Т.П.Ларькина // Растительные ресурсы. – 1979. – Вып. 4. – С. 559–562.

Кожевников, Ю.П. Порядок вересковые (Ericales) / Ю.П.Кожевников // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5. Ч. 2. – С. 88–95.

Комарницкий, Н.А. Ботаника. Систематика растений / Н.А.Комарницкий, Л.В.Кудряшов, А.А.Уранов. – М.: Просвещение, 1975. – 608 с.

Кондратьева-Мельвиль, Е.А. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения / Е.А.Кондратьева-Мельвиль. – Л.: ЛГУ, 1979. – 116 с.

Кормовые растения сенокосов и пастбищ / И.В.Ларин, Ш.В.Агабабян, Т.А.Работнов и др. – М., Л, 1951. – Т. 2. – 948 с.

Коропачинский, И.Ю. Древесные растения Сибири / И.Ю.Коропачинский. – Новосибирск: Наука, 1983. – С. 286–287.

Кортиков, В.Н. Секреты целебных трав. Популярная энциклопедия / В.Н.Кортиков, А.В.Кортиков. – Минск, 1995. – Т. 1. – С. 308.

Кортиков, В.Н. Лекарственные растения / В.Н.Кортиков, А.В.Кортиков. – М.: Рольф, Айрис-пресс, 1998. – 768 с.

Котт, С. А. Сорные растения и борьба с ними / С. А. Котт. – М.: Сельхозгиз, 1969. – Вып.4. – 365 с.

Кошечев, А.К. Лесные ягоды / А.К.Кошечев, Ю.И.Смирняков. – М.: Экология, 1992. – 270 с.

Кравченко, А.В. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии / А.В.Кравченко, Е.П.Гнатюк, О.Л.Кузнецов. – Петрозаводск, 2000. – 75 с.

Кравченко, О.А. Дикорастущие растения Башкирии и возможности их использования в зеленом строительстве / О.А.Кравченко, Л.С.Новикова // Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии. – Уфа: БФ АН СССР, 1961. – С. 254–262.

Кравченко, О.А. Купальница европейская в природных условиях Башкирии и в культуре / О.А.Кравченко, Л.С.Новикова // Тр. ин-та экологии растений и животных. Проблемы акклиматизации. – Уфа, 1971. – Т. 54, вып. 4. – С. 157–158.

Красильников, П.К. Некоторые особенности строения подземных органов *Astragalus retamosagrus* Boiss. et Hohen. / П.К.Красильников // Бот. журн., 1963. – Т. 48, вып. 2. – С. 266–269.

Красная Книга Архангельской области (редкие и охраняемые виды растений и животных). – Архангельск. 1995. – 329 с.

Красная Книга Бурятской АССР. – Улан-Удэ, 1988. – 415 с.

Красная Книга Восточной Финноскандии. – Хельсинки, 1998. – 351 с.

Красная Книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – М., 1998. – 528 с.

Красная Книга РСФСР (Растения). – М.: Росагропромиздат, 1998. – 476 с.

Красная Книга РСФСР (Растения). – М.: Росагропромиздат, 1998. – 476 с.

Красная Книга РТ. – Казань: Природа, 1995. – 452 с.

Кречетович, Л.М. Ядовитые растения, их польза и вред / Л.М.Кречетович. – М., Л.: Сельхозгиз, 1931. – 317 с.

Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О.В.Смирнова, Л.Б.Заугольнова, Н.А.Торопова, Л.Д.Фаликов // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 14–43.

Крылов, А.А. Фитотерапия в комплексном лечении хронического алкоголизма: Учеб. пособие для врачей / А.А.Крылов, А.Н.Ибатов – СПб., 1992. – 42 с.

Крылов, Г.В. Леса Западной Сибири: история изучения, типы лесов, районирования, пути использования и улучшения / Г.В.Крылов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 255 с.

Крылов, П.Н. *Pulmonaria L.* Медунка / П.Н.Крылов // Флора Западной Сибири. – Томск: Томск. отд-ние ВБО, 1937. – Вып. 9. – С. 2264–2266.

Кудряшова, Г.Л. Род *Saxifraga L.* / Г.Л.Кудряшова // Флора Восточной Европы. – СПб., 2001. – Т. 10. – С. 288–300.

Кузнецова, Т.В. Морфология соцветий бобовых. 1. Типы цветорасположения у представителей рода *Astragalus L.* / Т.В.Кузнецова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1989. – Т. 94, вып. 2. – С. 103–113.

Кузнецова, Т.В. Соцветия. Морфологическая классификация / Т.В.Кузнецова, Н.И.Пряхина, Г.П.Яковлев. – СПб., 1992. – 127 с.

Кокушник комарниковый / М.Г.Вахрамеева, И.О.Виноградова, И.В.Татаренко, О.В.Цепляева // Биологическая флора Московской области. – М., 1993. – Вып. 9. Ч. 1. – С. 51–65.

Куль, Т.В. Вегетативное размножение *Suqripedium calceolus L.* в естественных условиях / Т.В.Куль // Охрана и культивирование орхидей. – М.: 1987. – 450 с.

Куминава, А.В. Растительный покров Хакасии / А.В.Куминава. – Новосибирск, 1976. – 421 с.

Куприянов, Н.В. Леса и лесное хозяйство Нижегородской области / Н.В.Куприянов, С.С.Веретенников, В.В.Шишов. – Нижний Новгород: Волго-Вятское книжное изд-во, 1995. – 350 с.

Кучеров, Е.В. Охрана редких видов растений на Южном Урале / Е.В.Кучеров, А.А.Муддашев, А.Х.Галеева. – М.: Наука, 1987. – 204 с.

Кучеров, Е.В. Медоносные растения Башкирии / Е.В.Кучеров, С.М.Сираева. – М.: Наука, 1980. – 128 с.

Левен, П.И. Антикоагулянты из некоторых растений Западной Сибири / П.И.Левен, И.Н.Герберт // Результаты и перспективы научных исследований в области создания средств из растительного сырья. – М.: Минмедпром ВИЛР, 1985. – С. 114–115.

Левина, Р.Е. Морфология и экология плодов / Р.Е.Левина. – Л.: Наука, 1987. – 159 с.

Лекарственные растения (дикорастущие). – Минск: Наука и техника, 1967. – 887 с.

Лекарственные растения и их применение. – Минск: Наука и техника, 1976. – 592 с.

Лесные травянистые растения. Биология и охрана: Справочник / Ю.Е.Алексеев, М.Г.Вахрамеева, Л.В.Денисова, С.В.Никитина. – М.: Агропромиздат, 1988. – 346 с.

Лозина-Лозинская, А.С. Род *Saxifraga* / А.С.Лозина-Лозинская // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 9. – С. 138–199.

Ломоносова, М.Н. Красоднев малый (*Neurocallis Minor* Mill.) / М.Н.Ломоносова // Лекарственные растения Сибири для лечения сердечно-сосудистых заболеваний. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 23–45.

Лях, Е.М. Род *Muricaria* Desv. / Е.М.Лях // Флора Сибири. – Новосибирск, 1996. – Т. 10. – С. 80–82.

Лях, Е.М. Сибирские виды рода *Muricaria* Desv. в природе и в культуре: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Е.М.Лях. – Новосибирск, 1999. – 17 с.

Маевский, П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР / П.Ф.Маевский. – Л., 1964. – 880 с.

Мазуренко, М.Т. Структура и морфогенез кустарников / М.Т.Мазуренко, А.П.Хохряков. – М.: Наука, 1977. – 160 с.

Маклея / Е.Е.Хлапцев, А.А.Хотин, В.П.Киселев, О.И.Монина, В.Г.Стукан, Б.И.Савенко // Вопросы агротехники возделывания лекарственных культур. – М.: ВИЛР, 1978. – Ч. 2. – С. 55–58.

Мальшиев, Л.И. Нуждаются в охране / Л.И.Мальшиев, Г.А.Пешкова. – Новосибирск, 1979. – 127 с.

Марков, М.В. Популяционная биология недотроги обыкновенной *Impatiens noli-tangere* L. / М.В.Марков // Экология, 1991, №1. – С. 17–26.

Марков, М.В. Редкие и нуждающиеся в охране сосудистые растения Тверской области: Материалы к Красной Книге Тверской области: Учеб. Пособие / М.В.Марков. – Тверь: ТИЭП, 2001. – 49 с.

Марков, М.В. Сравнительная характеристика морфологии корневых систем у двух видов недотроги *Impatiens noli-tangere* L. и *I. parviflora* D C. / (Balsaminaceae) на ранних этапах развития / М.В.Марков // Флора и растительность Тверской области. – Тверь, 1994. – С. 64–68.

Марков, М.В. Род Черёда / М.В.Марков, Н.М.Ключникова // Биологическая флора Московской области. – М., 1997. – Вып. 13. – С. 192–213.

Марков, М.В. Род Недотрога / М.В.Марков, Н.Г.Уланова, Н.В.Чубатова // Биологическая флора Московской области. – М., 1997. – Вып. 13. – С. 128–168.

Махлаюк, В.П. Лекарственные растения в народной медицине / В.П.Махлаюк. – М.: Нива России, 1992. – 477 с.

Машковский, М.Д. Лекарственные средства / М.Д.Машковский. – М., 1984. – Т. 1. – 624 с.

Машковский, М.Д. Лекарственные средства / М.Д.Машковский. – М.: Медицина, 1988. – Т. 2. – 546 с.

Минаева, В.Г. Лекарственные растения Сибири / В.Г.Минаева. – Новосибирск: Наука СО, 1991. – 427 с.

Минеева, О.Н. Анатомо-морфологические особенности лаготиса уральского на Северном Урале / О.Н.Минеева // Флора и растительность эталонных и охраняемых территорий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. – С. 95–102.

Мирза, М.В. Поширення астрагалу шерстістоцвіткового (*Astragalus dasyanthus* Pall.) на Україні і Молдавії, охорона і збагачення його запасів / М.В.Мирза // Укр. бот. журн., 1971. – Т. 28, вып. 6. – С.67 – 86.

Михайлова, Т.Д. Биоморфологические особенности *Astragalus glycyphyllus* L. / Т.Д.Михайлова // Бюл. МОИП. – 1970. – Т. LXXV, вып 5. – С. 74–81.

Морфологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций / О.В.Смирнова, Л.Б.Заугольнова, Н.А.Торопова, Л.Д.Фаликов // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. С. 13–70.

Муравьева, Д.А. Фармакогнозия / Д.А.Муравьева. – М.: Медицина, 1991. – 138 с.

Мусаев, И.Ф. Ареаграфическая характеристика видов солодки / И.Ф.Мусаев // Ареалы растений флоры СССР. – Л.: ЛГУ, 1976. – Вып. 3. – С. 85–111.

Невский, М.Л. Флора Калининской области / М.Л.Невский // Уч. зап. Калининского пед. ин-та. – Калинин, 1947. – Т. 11. – Ч.1. – Вып.2. –528 с.

Нейштадт, М.И. Определитель растений средней полосы Европейской части СССР / М.И.Нейштадт. – М.:Учпедгиз, 1963. – 640 с.

Николаева, М.Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М.Г.Николаева, М.В.Разумова, В.Н.Гладкова. – Л.: Наука, 1985. – 348 с.

Нухимовский, Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений / Е.Л.Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.; 2002. – Т. 2. – 859 с.

Нухимовский, Е.Л. Морфология *Origanum vulgare* L. в естественных местообитаниях и при выращивании в Московской области / Е.Л.Нухимовский, О.А.Черкасов // Растительные ресурсы, 1987. – Т. 23. – Вып. 3. – С. 345–356.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997. – Т. I – 204 с.; 2000. – Т. II. – 268 с.

Определитель растений Среднего Поволжья / В.В.Благовещенский, Ю.А.Пчелкин, Н.С.Раков и др. – Л.: Наука, 1984.– 392 с.

Определитель сосудистых растений центра Европейской России / И.А.Губанов, К.В.Киселева, В.С.Новиков, В.Н.Тихомиров. – М.: Аргус, 1995. – 560 с.

Орлов, Б.Н. Ядовитые животные и растения СССР / Б.Н.Орлов, Д.В.Гелашвили, А.Ибрагимов. – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.

Орхидеи нашей страны / М.Г.Вахрамеева, Л.В.Денисова, С.В.Никитина, С.К.Самсонов. – М.: Наука, 1991. – 221 с.

Осетров, В.Д. Фитотерапия болезней крови: Анализ рецепторов с помощью ЭВМ / В.Д.Осетров, В.В.Лебедь // 2 респ. конф. по медицинской ботанике. – Киев, 1988. – С. 393–394.

По страницам Красной Книги: Растения: Популярный энциклопедический справочник / Ред.кол.: В.И.Алешко и др.– Минск.: Бел.СЭ, 1987.– 248 с.

Подгаевская, Е.Н. Этапы онтогенеза володушки золотистой / Е.Н.Подгаевская // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докл. 2 Междунар. научно-практ. конф. Ч. IV. – Пермь, 1995. – С. 53–54.

Поддубная-Арнольди, В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам / В.А.Поддубная-Арнольди. – М.: Наука, 1982. – 325 с.

Подымов, А.И. Лекарственные растения Марийской АССР / А.И.Подымов, Ю.Д.Суслов. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1990. – 192 с.

Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции / К.А.Собольевская, А.И.Якубова, Р.Я.Пленник и др. – Новосибирск: Наука, СО, 1972. – 380 с.

Полетико, О.М. Красодневы (*Нemerocallis* L.) и их декоративное значение / О.М.Полетико // Тр. БИН АН СССР, 1950. – Сер. 6, вып. 1. – С. 218–267.

Попов, А.П. Лесные целебные растения / А.П.Попов. – М.: Экология, 1992. – 160 с.

Попов, М.Г. Род Медуница. – *Pulmonaria* L. / М.Г.Попов // Флора СССР. – М.:Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 344–352.

Попов, М.Г. Флора Центральной Сибири / М.Г.Попов. – М., 1959.

Попцов, А.В. Затрудненное прорастание семян некоторых видов череды / А.В.Попцов, Т.Г.Буч // Бюл. ГБС АН СССР. – 1970. – Вып. 77. – С. 100–103.

Попцов, А.В. Температурный фактор в прорастании семян некоторых видов череды / А.В.Попцов, Т.Г.Буч // Бюл. ГБС АН СССР. – 1969. – Вып. 72. – С. 67–69.

Почему растения лечат / М.Я.Ловкова, А.М.Рабинович, С.М.Пономарева, Г.Н.Бузук, С.М.Соколова – М.: Наука, 1990. – 256 с.

Программы и методические подходы популяционного мониторинга у растений / Л.А.Жукова, Л.Б.Заугольнова, В.Г.Мичурин и др. // Биол. науки, 1989. – №12. – С. 65–75.

Работнов, Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа / Т.А.Работнов // Бот. журн., 1945. – Т. 30, № 4. – С. 167–177.

Работнов, Т.А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций / Т.А.Работнов // Научно-метод. зап. гл. упр. по заповедникам РСФСР. М., 1949. – Вып.12. – С. 41–48.

Работнов, Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т.А.Работнов // Проблемы ботаники, 1950а. – Вып. 1. – С. 465–483.

Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах / Т.А.Работнов // Тр. БИН АН СССР. Санкт – Петербург, 1950б. – Вып. 6. – С. 7–204.

Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А.Работнов // Тр. БИН АН СССР, 1950в. – Сер. 3. – Вып. 6. – С. 7–204.

Работнов, Т.А. Луговедение / Т.А.Работнов. – М., 1974. – 384 с.

Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А.Работнов. – М., 1983. – 283 с.

Радушка, Д. Цветковый атлас растений / Д. Радушка, Л. Шомшак, И. Габерева. – Братислава: Обзор, 1990. – 416 с.

Раменская, М.Л. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии / М.Л.Раменская, В.Н.Андреева. – Л.: Наука, 1982. – С. 241.

Раны и их лечение в тибетской медицине / И.О.Убашеев, В.Э.Назаров-Рыгдылон, С.М.Баторова, К.С.Лоншакова. – Новосибирск: Наука СО, 1990. – 192 с.

Растения и животные: Руководство для натуралиста / К. Нидон, И. Петерман, П.Шеффель, Б. Шайба. – М.: Мир, 1991. – 263 с.

Растения тибетской медицины: Опыт фармакогностического исследования / С.М.Баторова, Г.П.Яковлев, С.М.Николаев, З.Г.Самбуева – Новосибирск: Наука СО, 1989. – 158 с.

Растительные ресурсы России и сопредельных государств., СПб.: Мир и семья – 95, 1996. – Ч. 1. – 571 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения: их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae – Limoniaceae, 1985. – Т. 1. – 460 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. – Л., 1986. – Т. 2. – 336 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. – Л.: Наука, 1987. – 326 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. – СПб: Наука, 1993. – 348 с.

Ребристая, О.В. Род *Saxifraga L.* / О.В.Ребристая, Б.А.Юрцев // Арктическая флора СССР, – М.:Л.: Наука, – 1984. – Вып. 9. – Ч. 1. – С. 25–88.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР. – Л.: Наука, 1981. – 264 с.

Решетникова, А.В. Лечение растениями / А.В.Решетникова, Е.И.Семчинская. – Киев: МП «Феникс», 1993. – 350 с.

Родионова, Г.Б. Развитие женских эмбриональных структур, эндосперма и зародыша у свербиги восточной (*Bunias orientalis L.*) / Г.Б.Родионова // Бюлл. ГБС АН СССР, 1979. – Вып. 113. – С. 90–96.

Роллов, А.Х. Дикорастущие растения Кавказа, их распространение, свойства и применение / А.Х.Роллов. – Тифлис, 1908. – 599 с.

Ротов, Р.А. Морфогенез жизненной формы кустарничка у *Calluna vulgaris (L.) Hill.* В условиях Прибалтики / Р.А.Ротов // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1960. – Т. 65, вып.2. – С. 91–94.

Рысин, Л.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений / Л.П.Рысин, Г.П.Рысина. – М., 1987. – 208 с.

Рысина, Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосквья / Г.П.Рысина. – М.: Наука, 1973. – 216 с.

Рычин, Ю.В. Сорные растения / Ю.В.Рычин. – М.: Учпедгиз, 1952. – 279 с.

Савицкий, В.Д. Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства лютиковых / В.Д.Савицкий. – Киев, 1982. – 123 с.

Савицкий, В.Д. Палиноморфологическое исследование семейства лютиковых. Новости систематики высших и низших растений / В.Д.Савицкий. – Киев: Наукова думка, 1981. – С. 54–76.

Серебряков, И.Г. О ритме сезонного развития растений Подмосковных лесов / И.Г.Серебряков // Вестн. Моск. ун-та, 1947. – № 6. – С. 75–108.

Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г.Серебряков. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.

Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г.Серебряков. – М.: Высш. шк., 1962. – 391 с.

Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И.Г.Серебряков // Полевая геоботаника. – М.:Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.

Серебряков, И.Г. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников / И.Г.Серебряков, Т.И.Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 2. – С. 67–81.

Серебряков, И.Г. Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах / И.Г.Серебряков, Т.И.Серебрякова // Бот. журн. – 1969. – Т. 54, № 9. – С. 1321–1326.

Серебрякова, Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т.И.Серебрякова. – М.: Наука, 1971а. – 359 с.

Серебрякова, Т.И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений / Т.И.Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол.: МГУ. – 1971б. – Вып. 1. – С. 105–119.

Серебрякова, Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т.И.Серебрякова // Итоги науки и техники. Ботаника. – М., 1972. – Т. 1. – С. 84–169.

Серебрякова, Т.И. «Об основных архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования / Т.И.Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол.– 1977. – Т. 82, вып.5. – С. 112–128.

Серебрякова, Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana L.* / Т.И.Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979. – Т. 84, вып.6. – С. 97–108.

Серебрякова, Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземноползучих многолетних трав / Т.И.Серебрякова // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161–179.

Серебрякова, Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземноползучих многолетних трав / Т.И.Серебрякова // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1987. – С. 161–178.

Сероольховые леса и их хозяйственное использование / Под ред. И.Д.Юркевича – Минск: Изд. АН БССР, 1963. – 173 с.

Сипливинский, В.Н. Критические заметки о некоторых видах рода *Saxifraga L.* флоры СССР / В.Н.Сипливинский // Нов. сист. высш. раст., 1977. – Т. 7. – С. 96–113.

Скворцов, В.Э. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России: Определитель по генеративным и вегетативным признакам, региональные списки редких и охраняемых видов / В.Э.Скворцов. – М.: Гринпис России, 2000. – 587 с.

Скиткина, А.А. Большой жизненный цикл и географическое распространение *Saxifraga cernua L.* / А.А.Скиткина // Естественная среда и биологические ресурсы Крайнего Севера. – Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1975. – С. 14–21.

Скиткина, А.А. Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова / А.А.Скиткина. – Л.: Наука, 1978. – 122 с.

Скляревский, Л.Я. Лекарственные растения в быту / Л.Я.Скляревский, И.А.Губанов. – М.: Россельхозиздат, 1987. – 272 с.

Смирнова, О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О.В.Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 208 с.

Соколов, С.Я. Справочник по лекарственным растениям (Фитотерапия) / С.Я.Соколов, И.П.Замотаев. – М.: Медицина, 1988. – 464 с.

Солоневич, Н.Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав / Н.Г.Солоневич // Растительность Крайнего Севера. – М., 1956. – С. 307–497.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Спб.: Наука, 1995. – Т. 7. – 395 с.

- Сравнительная анатомия семян. – Спб.: Наука, 1992. – С. 191–201
- Татаренко, И.В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны / И.В.Татаренко. – М.: Аргус, 1996. – 206 с.
- Тахтаджян, А.Л.* Система магнолиофитов / А.Л.Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
- Тихонова, В.Л.* Горец змеиный / В.Л.Тихонова // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1974. – Вып. 2. – С. 29–35.
- Тишков, А.А.* Естественная и антропогенная динамика еловых лесов Валдая / А.А.Тишков // Организация экосистем ельников южной тайги / Отв. ред. Ю.А.Исаков, Н.И.Базилевич. – М., 1979. – С. 30–69.
- Томилова, Л.И.* Опыт интродукции некоторых эндемичных и реликтовых растений Урала / Л.И.Томилова // Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. – С. 122–131.
- Травянистые растения СССР. – М.: Мысль, 1971. – Т. 2. – 310 с.
- Троцан, И.А.* Особенности развития и выращивания маклеи / И.А.Троцан, И.С.Белюченко // Бюл. Бот. сада им. И.С.Косенко. – Киев, 1996. – С. 38–42.
- Тюрина, Е.В.* Опыт возделывания *Nureticum perforatum* L. в Новосибирской обл. / Е.В.Тюрина, Н.К.Шохина, И.Н.Гуськова // Растительные ресурсы, 1983. – Т. 19. – Вып. 4. – С. 507–512.
- Уранов, А.А.* Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) / А.А.Уранов // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М., 1967. – С. 3–8.
- Уранов, А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов / А.А.Уранов // Биол. науки, 1975. № 2. – С. 7–34.
- Уранов, А.А.* Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций / А.А.Уранов // Ценопопуляции растений. – М., 1977. – С. 8–20.
- Фадеева, Т.С.* Генетика земляники / Т.С.Фадеева. – Л.: ЛГУ, 1975. – 184 с.
- Фардеева, М.Б.* Орхидные республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны / М.Б.Фардеева: Дисс. ... канд. биол. наук. – Казань, 1997. – 260 с.
- Федоров, А.А.* Атлас по описательной анатомии высших растений. Соцветие / А.А.Федоров, З.Т.Артюшенко. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.
- Федоров, А.А.* Атлас описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / А.А.Федоров, М.Э.Кирпичников, З.Т.Артюшенко. – М.:Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 350 с.
- Физиолого-биохимические аспекты изучения лекарственных растений. / Н.Ф.Маслова, Т.А.Лобецкая, И.Ф.Макаревич, В.В.Пичугин, Е.И.Затула, Т.Н.Носальская. – Новосибирск, 1998. – С. 134–135.
- Фитопрофилактика медикаментозных повреждений печени / Т.А.Ажунова, Ж.Б.Дашинамжилов, Э.А.Алексеева, С.Л.Дугаров // I Мед. науч. конгресс «Традиционная медицина и питание: теоретические и практические аспекты». – М., 1994. – С. 129.
- Флора Липецкой области. – М., 1996. – 376 с.
- Флора северо-востока Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1976. Т. 3. – 316 с.
- Флора северо-востока Европейской части СССР.– Л.: Наука, 1977. – Т. 4. – 312 с.
- Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. – С. 112
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – Т. 4. – 758 с.

- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т. 7. – 792 с.
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 8. – С. 235.
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – Т. 10. – 778 с.
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 14. – 790 с.
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 16. – 646 с.;
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – Т. 19. – 548 с.
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 20. – 556 с.
- Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – 861 с.
- Хмелев, К.Ф.* Растительный покров меловых обнажений бассейна среднего Дона / К.Ф.Хмелев, Т.И.Кунаева. – Воронеж, 1999. – С. 128–135.
- Хржановский, В.Г.* Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания / В.Г.Хржановский, Е.Л.Нухимовский // Растительные ресурсы, 1976. – Т. 8, вып. 4. – С. 497–507.
- Цвелев, Н.Н.* Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / Н.Н.Цвелев // РАН Ботанический институт им. В.Л.Комарова. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии, 2000а – 781 с.
- Цвелев, Н.Н.* Зародыши семян покрытосеменных растений (Magnoliophyta) как первичные фитомеры / Н.Н.Цвелев // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2000б. – Т. 105. – Вып.4. – С. 61–65.
- Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. – М.: Наука, 1976. – 215 с.
- Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. – М.: Наука, 1977. – 183 с.
- Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии / Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, А.С.Комаров, О.В.Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 236 с.
- Цыганов, Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н.Цыганов. – М., 1983. – 196 с.
- Челомбитько, В.А.* Опыт выращивания *Masleaа microcarpa* (Maxim.) Fedde в условиях Кавказских Минеральных Вод / В.А.Челомбитько // Растительные ресурсы, 1971. – Т. 7, вып. 4. – С. 585–587.
- Челомбитько, В.А.* Фармакогностическое исследование маклеи (бокконии) мелкоплодной – *Masleaа microcarpa* (Maxim.) Fedde (*Wossonia microcarpa* Maxim.) / В.А.Челомбитько: Автореф. дис. ... канд. фарм. наук. – Тарту, 1968. – 20 с.
- Черда трехраздельная / А.Г.Кодаш, А.Т.Пищулин, А.П.Спиридонова, Ф.Р.Бабий, В.Б.Заугольников, В.Я.Черныш // Возделывание лекарственных культур. – 1987. – № 4. – С. 105–112.
- Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Moraceae-Zugorphyllaceae* / Под ред. А.Л.Тахтаджяна. – СПб.: Наука, 1993. – 430 с.
- Чистякова, А.А.* О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А.А.Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978. – Т. 83. – Вып. 2. – С. 129–138.
- О способах размножения маклеи мелкоплодной / С.С.Шаин, А.И.Денисенкова, Н.И.Гейер, Г.И.Климахин // Состояние и перспективы научных исследований по интродукции лекарственных растений: Тез. докл. и сообщ. Всесоюз. конф. – М., 1990. – С. 71–72.
- Шасс, Е.Ю.* Фитотерапия / Е.Ю.Шасс. – М.: Изд-во Акад. мед. наук, 1952. – 218 с.

Шестакова, Э.В. Тмин обыкновенный / Э.В.Шестакова // Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Отчет о НИР; ГР № 01910056055. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 13–15.

Шиманюк, А.Н. Биология древесных и кустарниковых пород СССР / А.Н.Шиманюк. – М.: Просвещение, 1964. – 480 с.

Шретер, А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока / А.И.Шретер. – М., 1975.

Шретер, А.И. Зверобой пятнистый – *Hypericum perforatum* L. / А.И.Шретер, Г.И.Серых, Н.А.Спаская // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Под ред. П.С.Чикова. – М., 1980. – С. 242.

Шретер, А.И. Лекарственные растения Костромской области / А.И.Шретер, В.В.Шутов, А.М.Задорожный. – М.: Экология, 1992. – 365 с.

Штанько, А.В. Свербига восточная – новое кормовое растение / А.В.Штанько // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование. – Сыктывкар, 1990. – С. 213

Щербакова, Е.Г. Дифференциация особей клевера лугового как один механизмов устойчивости ценопопуляций / Е.Г.Щербакова // Биол. науки. – 1985. – №3. – С. 75–79.

Ядовитые растения лугов и пастбищ. – М; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 526 с. (*Vosconia microsagra* Maxim.): Автореф. дисс. ... канд. фарм. наук. – Тарту, 1968. – 20 с.

No genetic variation detected within isolated relict populations of *Saxifraga cernua* in the Alps using RAPD markers / M.R.Bauert, M.Kalin, M.Baltisberger, P.J.Edwards // Mol. Ecol. – 1998. – Vol. 7. – P. 1519–1527.

Beijerinck, W. Calluna: fmonograph on the Scotch heather / W. Beijerinck // Vern. Akad. Wet. Amst. 1987. – Vol.38, №4. – P. 567-762.

Brochmann, C. Reproductive strategies in some arctic *Saxifraga* (Saxifragaceae), with emphasis on the narrow endemic *S. svalbardensis* and its parental species / C.Brochmann, A.Hapnes // Bot. J. Linn. So c. – 2001. – Vol. 137. – P. 31–49.

Molecular evidence for polyploid origins in *Saxifraga* (Saxifragaceae): the narrow arctic endemic *S. svalbardensis* and its widespread allies / C.Brochmann, Q.-Y.Xiang, S.J.Brunsfeld, D.E.Soltis, P.S Soltis // Amer. J. Bot. – 1998. – Vol. 85. – P. 135–143.

Burgeff, H. Mycoriza of Orchids / H. Burgeff // The Orchids – a scientific survey. – New York, 1959. – 395 p.

Doroczewska, A. Tetraploid *Trollius europaeus* L. / A. Doroczewska // Acta So c. bot. pol. – 1964. – Vol. 33. – № 1. – P. 41–104.

Füller, F. Die Orchideen Deutschland, N 5, A, Epipactis und Cephalantera / F. Füller // Ziensen Verlag – Wittenberg Lutherstadt, 1964. – 52 s.

Füller, F. Frauenschuh und Riemenzunge / F. Füller // Orchideen Mitteleuropas, 1. Teil – Wittenberg Lutherstadt, 1981. – 62 s.

Glacial survival does not matter: RAPD phylogeography of Nordic *Saxifraga oppositifolia* / T.M.Gabrielsen, K.Bachmann, K.S.Jakobsen, C.Brochmann // Mol. Ecol. – 1997. – Vol. 6. – P. 831–842.

Age states of plants af varions growth form: a review / L.E.Gatsuk, O.V.Smirnova, L.J.Vorontzova, L.B.Zaugolnova, L.A.Zhukova. // J. Ecol. – 1980. – Vol. 68., № 4. – P. 675–696.

Hogue, E.J. Seed dormancy of nodding beggarticks (*Bidens cernua* L.) / E.J.Hogue // Weed Sci. – 1976. – Vol. 24, № 4. – P. 375–378.

Jones, Q. Chemical analyses of seeds II. Oil and protein content of 759 species / Q. Jones, F.R.Earle // *Econ. Bot.* – 1966. – Vol. 20, № 1. – P. 127–155.

Saxifragaceae of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. Version 28th / C.L.McJannet, S.G.Aiken, M.J.Dallwitz, L.J.Gillespie, L.L.Consaul. – 2000.

Molau, U. On the occurrence of sexual reproduction in *Saxifraga cernua* and *S. foliosa* (Saxifragaceae) / U.Molau // *Nord. J. Bot.* – 1992. – Vol. 12. – P. 197–203.

Nowin'ski, M. Problem chwastow i ich zwalczania w oparciv o nauki biologiczne / M.Nowin'ski. – Poznan, 1955.

Raunkiaer, C. The life forms of plants and statistical plantgeography / C. Raunkiaer. – Oxford, 1934. – 632 p.

Rollin, P. Action de la lumiere et de la temperature sur la germination des askenes du *Bidens tripartitus* L.) / P.Rollin // *Compt. Rend. Acad. Sci.* – 1956. – Vol. 243, №3. – P. 300–302.

The population structure of vegetation / Ed. J. White. Dordrecht et al.: Junk Publ., 1985. – 567 p.

Thompson, K. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats / K.Thompson, J.P.Grime // *J. Ecol.* – 1979. – Vol. 67, № 3. – P. 893–921.

Morfological variation and fitness components in relation to population size in *Silene nutans* L., a rare plant species at its western border / F. Van Rossum, J.Ouborg, J.M.M.van Groenendaal, M. de Graaf // 6th Congr. Eur. So c. Evol. Biol., Arnhem, 24–28 Aug., 1997: Progr. Abstr. – Heteren; Wageningen, 1997.

Webb, D.A. Genus *Saxifraga* L. / D.A.Webb // *Flora Europaea*, Vol. 1. / Ed. by T.G.Tutin et al. – Cambridge, 1964. – P. 364–380.

Wehrmeister, R.R. Comparative Aspects of Growth and Reproductive Biology in Arctic and Alpine Populations of *Saxifraga cernua* L. / R.R.Wehrmeister, E.K.Bonde // *Arctic and Alpine Research.* – 1977. – Vol. 4. – P. 401–406.

СОДЕРЖАНИЕ

Значение трудов Т.И. Серебряковой для развития морфологии растений к 80-летию со дня рождения. <i>Жукова Л.А., Шестакова Э.В.</i>	5
ВВЕДЕНИЕ. Жукова Л.А.	7
ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ	18
ДЕРЕВЬЯ	18
1. Онтогенез ольхи серой (<i>Alnus incana</i> (L.) Moench). <i>Неганов А.Н.</i>	18
2. Онтогенез туи западной (<i>Thuja occidentalis</i> L.). <i>Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л.</i>	25
КУСТАРНИКИ	29
3. Онтогенез мирикарии длиннолистной (<i>Myricaria longifolia</i> (Willd.) Ehrenb). <i>Лях Е.М.</i>	29
4. Онтогенез сирени обыкновенной (<i>Syringa vulgaris</i> L.). <i>Шестакова Э.В., Жукова М.А.</i>	33
КУСТАРНИЧКИ	37
5. Онтогенез вереска обыкновенного (<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull.). <i>Жукова Л.А., Полянская Т.А.</i>	37
6. Онтогенез зимолобки зонтичной (<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W.Barton). <i>Ведерникова О.П., Жукова Л.А., Максимова О.В.</i>	46
ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ	51
ПОЛУКУСТАРНИЧКИ	51
7. Онтогенез зизифоры пахучковидной (<i>Ziziphora clinopodioides</i> Lam.). <i>Черёмушкина В.А., Каулинь А.Г., Голубева Д.В.</i>	51
8. Онтогенез морозки приземистой (<i>Rubus chamaemorus</i> L.). <i>Жукова Л.А., Закамская Е.С., Мюхкюра Е.В., Сушенцов О.Е.</i>	56
9. Онтогенез шлемника приземистого (<i>Scutellaria supina</i> L.). <i>Недосекина Т.В.</i>	60
ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ	64
МАЛОЛЕТНИКИ	64
10. Онтогенез желтушника левкойного (<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.) <i>Гонтарь Э.М.</i>	64
11. Онтогенез золототысячника обыкновенного (<i>Centaurium erythraea</i> Rafn). <i>Османова Г.О., Ведерникова О.П.</i>	70
12. Онтогенез лютика ядовитого (<i>Ranunculus sceleratus</i> L.). <i>Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.</i>	74
13. Онтогенез недотроги обыкновенной (<i>Impatiens noli-tangere</i> L.). <i>Марков М.В.</i>	79
14. Онтогенез череды поникшей (<i>Bidens cernua</i> L.). <i>Марков М.В.</i>	83
15. Онтогенез череды трехраздельной (<i>Bidens tripartita</i> L.). <i>Марков М.В.</i>	87
МНОГОЛЕТНИКИ	93
Стержнекорневые	93
16. Онтогенез астрагала шерстистоцветкового (<i>Astragalus dasyanthus</i> Pall.). <i>Скользнева Л.Н.</i>	93

17. Онтогенез свербиги восточной (<i>Bunias orientalis</i> L.). Петруняк Н.И.	97
18. Онтогенез смолевки поникшей (<i>Silene nutans</i> L.). Темерюк Л.В.	103
Длиннокорневищно – стержнекорневые	108
19. Онтогенез солодки Коржинского (<i>Glycyrrhiza korshinskiyi</i> Grig.). Васфилова Е.С., Беляев А.Ю.	108
Короткорневищные	114
20. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (<i>Cypripedium calceolus</i> L.). Фардеева М.Б.	114
21. Онтогенез володушки золотистой (<i>Vipuleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm.). Подгаевская Е.Н.	120
22. Онтогенез горечавки крестовидной (<i>Gentiana cruciata</i> L.). Козырева С.В.	125
23. Онтогенез горечавки легочной (<i>Gentiana pneumonante</i> L.). Козырева С.В., Шестакова Э.В.	130
24. Онтогенез дремлика темно-красного (ржавого) (<i>Epipactis</i> <i>atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Bess.). Фардеева М.Б.	134
25. Онтогенез красоднева желтого (<i>Heimerocallis lilio-asphodelus</i> L.). Вяткин А.И.	139
26. Онтогенез лаготиса уральского (<i>Lagotis uralensis</i> Schischk.). Хохлова М.Г. ...	144
27. Онтогенез ластовеня обыкновенного, или лекарственного (<i>Vincetoxicum</i> <i>hirundinaria</i> Medik.). Ведерникова О.П., Османова Г.О.	150
28. Онтогенез ломоноса прямого (<i>Clematis recta</i> L.). Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.	154
29. Онтогенез медуницы мягкой (<i>Pulmonaria mollis</i> Wulf. ex Hornem.). Петрова Т.Г.	159
30. Онтогенез мыльянки лекарственной (<i>Saponaria officinalis</i> L.). Ведерникова О.П.	165
31. Онтогенез первоцвета крупночашечного (<i>Primula macrocalyx</i> Bunge). Гонтарь Э.М.	170
Короткорневищные – кистекокорневые	176
32. Онтогенез белозора болотного (<i>Parnassia palustris</i> L.). Османова О.Г., Шивцова И.В., Иванова Т.В.	176
33. Онтогенез змеевика большого, или горца змеиного (<i>Bistorta major</i> S.F. Gray, <i>Polygonum bistorta</i> L.). Комаревцева Е.К.	181
34. Онтогенез камнеломки поникающей (<i>Saxifraga cernua</i> L.). Сарапульцев И.Е., Капранов М.В., Сушенцов О.Е.	185
35. Онтогенез купальницы европейской (<i>Trollius europaeus</i> L.). Акиенцев Е.В. .	190
Корнеотпрысковые	196
36. Онтогенез макаки мелкоплодной (<i>Macleaya microcarpa</i> (Maxim.) Fedde). Абизов Е.А., Луферов А.Н.	196
Длиннокорневищные	202
37. Онтогенез душицы обыкновенной (<i>Origanum vulgare</i> L.). Подгаевская Е.Н.	202
38. Онтогенез зверобоя продырявленного (<i>Hypericum perforatum</i> L.). Гонтарь Э.М., Годин В.Н.	206
39. Онтогенез зверобоя пятнистого (<i>Hypericum maculatum</i> Crantz). Подгаевская Е.Н.	214

40. Онтогенез незабудки болотной (<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.). <i>Илюшечкина Н.В., Савельева Е.Я.</i>	218
ПОЛЗУЧИЕ ТРАВЫ	222
<i>Наземно-столонообразующие</i>	222
41. Онтогенез земляники лесной (<i>Fragaria vesca</i> L.) однолисточкового морфотипа. <i>Шивцова И.В.</i>	222
42. Онтогенез лютика ползучего (<i>Ranunculus repens</i> L.). <i>Жукова Л.А.</i>	229
Клубнеобразующие	233
43. Онтогенез кокушника комарникового (<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.). <i>Омельчак Н.В., Дьячкова Т.Ю.</i>	233
44. Онтогенез ятрышника шлемоносного (<i>Orchis militaris</i> L.). <i>Фардеева М.Б.</i>	237
ЛУКОВИЧНЫЕ РАСТЕНИЯ	242
45. Онтогенез лука алтайского, или каменного (<i>Allium altaicum</i> Pall.). <i>Черемушкина В.А.</i>	242
ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Ведерникова О.П., Шестакова Э.В., Османова Г.О.	248
Список русских названий	252
Список латинских названий	253
Список видов растений, онтогенезы которых опубликованы в трех томах «Онтогенетического атласа лекарственных растений»	254
Литература	259

CONTENTS

To the 80th anniversary of a prominent botanist T.I.Serebryakova.	
<i>L.A.Zhukova, E.V.Shestakova</i>	5
INTRODUCTION. L.A.Zhukova	7
ARBOREAL PLANTS	18
TREES	18
1. Ontogenesis of <i>Alnus incana</i> (L.) Moench. <i>A.N.Neganov</i>	18
2. Ontogenesis of <i>Thuja occidentalis</i> L. <i>E.V.Sarbaeva, O.L.Voskresenskaya</i>	25
SHRUBS	29
3. Ontogenesis of <i>Myricaria longifolia</i> (Willd.) Ehrenb. <i>E.M.Ljah</i>	29
4. Ontogenesis of <i>Syringa vulgaris</i> L. <i>E.V.Shestakova, L.A.Zhukova</i>	33
UNDERSHRUBS	37
5. Ontogenesis of <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull. <i>L.A.Zhukova, T.A.Poljanskaya</i>	37
6. Ontogenesis of <i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W.Barton. <i>L.A.Zhukova, O.P.Vedernikova, O.B.Maximova</i>	46
ARBORESCENT PLANTS	51
DWARF SUBSHRUBS	51
7. Ontogenesis of <i>Ziziphora clinopodioides</i> Lam. <i>V.A.Cheremushkina, A.G.Kaulin', D.V.Golubeva</i>	51
8. Ontogenesis of <i>Rubus chamaemorus</i> L. <i>L.A.Zhukova, E.S.Sakamskaya, E.V.Mjuhkhjurja, O.E.Sushentsov</i>
9. Ontogenesis of <i>Scutellaria supina</i> L. <i>T.V.Nedosekina</i>
HERBS	64
ANNUALS-SUBPERENNIALS	64
10. Ontogenesis of <i>Erysimum cheiranthoides</i> L. <i>E.M.Gontar'</i>	64
11. Ontogenesis of <i>Centaureum erythraea</i> Rafn. <i>G.O.Osmanova, O.P.Vedernikova</i>	70
12. Ontogenesis of <i>Ranunculus sceleratus</i> L. <i>R.P.Barykina, N.V.Chubatova</i>	74
13. Ontogenesis of <i>Impatiens noli-tangere</i> L. <i>M.V.Markov</i>	79
14. Ontogenesis of <i>Bidens cernua</i> L. <i>M.V.Markov</i>	83
15. Ontogenesis of <i>Bidens tripartita</i> L. <i>M.V.Markov</i>	87
PERENNIALS	93
<i>Rachis-Rooted</i>	93
16. Ontogenesis of <i>Astragalus dasyanthus</i> Pall. <i>L.N.Scol'zneva</i>	93
17. Ontogenesis of <i>Bunias orientalis</i> L. <i>N.I.Petrunyak</i>	97
18. Ontogenesis of <i>Silene nutans</i> L. <i>L.V.Teteruk</i>	103
<i>Long Rhizomed – Rachis-Rooted</i>	108
19. Ontogenesis of <i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> Grig. <i>E.S.Vasphylova, A.J.Belyaev</i>	108
<i>Short Rhisomed</i>	114
20. Ontogenesis of <i>Cypripedium calceolus</i> L. <i>M.B.Fardeeva</i>	114

21. Ontogenesis of <i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm. <i>E.N.Podgaevskaya</i>	120
22. Ontogenesis of <i>Gentiana cruciata</i> L. <i>S.V.Kozireva</i>	125
23. Ontogenesis of <i>Gentiana pneumonante</i> L. <i>S.V.Kozireva, E.V.Shestakova</i>	130
24. Ontogenesis of <i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.ex Bernh.) Bess. <i>M.B.Fardeeva</i>	134
25. Ontogenesis of <i>Hemerocallis lilio-asphodelus</i> L. <i>A.I.Vyatkina</i>	139
26. Ontogenesis of <i>Lagotis uralensis</i> Schischk. <i>M.G.Hohlova</i>	144
27. Ontogenesis of <i>Vincetoxicum hirsutinaria</i> Medik. <i>O.P.Vedernikova, G.O.Osmanova</i>	150
28. Ontogenesis of <i>Clematis recta</i> L. <i>R.P.Barykina, N.V.Chubatova</i>	154
29. Ontogenesis of <i>Pulmonaria mollis</i> Wulf. ex Hornem. <i>T.G.Petrova</i>	159
30. Ontogenesis of <i>Saponaria officinalis</i> L. <i>O.P.Vedernikova</i>	165
31. Ontogenesis of <i>Primula macrocalyx</i> Bunge. <i>E.M.Gontar'</i>	170
Short Rhisomed Cluster-Rooted	176
32. Ontogenesis of <i>Parnassia palustris</i> L. <i>G.O.Osmanova, I.V.Shivtsova, T.V.Ivanova</i>	176
33. Ontogenesis of <i>Bistorta major</i> S.F. Gray, <i>Poligonum bistorta</i> L. <i>E.K.Comarevtseva</i>	181
34. Ontogenesis of <i>Saxifraga cernua</i> L. <i>I.E.Sarapultsev, M.V.Kapralov, O.E.Sushentsov</i>	185
35. Ontogenesis of <i>Trollius europaeus</i> L. <i>E.V.Akshentsev</i>	190
Short Rhisomed Rachis-Rooted	196
36. Ontogenesis of <i>Macleaya microcarpa</i> (Maxim.) Fedde. <i>E.A.Abizov, A.N.Luferov</i>	196
Long Rhizomed	202
37. Ontogenesis of <i>Origanum vulgare</i> L. <i>E.N.Podgaevskaya</i>	202
38. Ontogenesis of <i>Hypericum perforatum</i> L. <i>E.M.Gontar', V.N.Godin</i>	206
39. Ontogenesis of <i>Hypericum maculatum</i> Crantz. <i>E.N.Podgaevskaya</i>	214
40. Ontogenesis of <i>Myosotis palustris</i> (L.) L. <i>N.V.Ilushechkina, E.J.Savel'eva</i>	218
CREeping GRASSES	222
Terrestrial Stoloniferous	222
41. Ontogenesis of <i>Fragaria vesca</i> L. <i>I.V.Shivtsova</i>	222
42. Ontogenesis of <i>Ranunculus repens</i> L. <i>L.A.Zhukova</i>	229
Tuberiferous plants	233
43. Ontogenesis of <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br. <i>N.V.Omel'chak, T.J.D'jachkova</i>	233
44. Ontogenesis of <i>Orchis militaris</i> L. <i>M.B.Fardeeva</i>	237
BULBIFEROUS	242
45. Ontogenesis of <i>Allium altaicum</i> Pall. <i>V.A.Cheremushkina</i>	242
SYMMARY. O.P.Vedernikova, E.V.Shestakova, G.O.Osmanova	248
List of russian names of described herbs	253
List of latin names of described herbs	254
Bibliography	259

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

ТОМ III

Учебное пособие

Литературный редактор *Е.Г.Смоляр*

Компьютерная верстка *Ю.А.Солуданов*

Лицензия ИД № 06434 от 10 декабря 2001 г.

Тем. план 2002 г. № 121.

Подписано в печать 25.12.2002 г. Формат 60×84/16.

Усл. печ. л. 16,03. Уч.-изд. л. 11,66.

Тираж 150. Заказ № 4569.

Оригинал-макет подготовлен к печати в РИО и отпечатан ООП
Марийского государственного университета
424000 г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1