

Федеральное агентство по образованию  
Государственное образовательное  
учреждение высшего профессионального образования  
«МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра экологии

# ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

ТОМ IV

Научное издание

Йошкар-Ола  
2004

ББК Е53  
УДК 633.7/9  
О-595

Ответственный редактор *Л.А. Жукова*, заслуженный деятель науки РФ,  
акад. МАНЭБ, д-р биол. наук

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

Рецензенты:

*В.И. Пчелин*, д-р с.-х. наук, проф. МарГТУ;  
*О.А. Макарова*, канд. биол. наук, доц. МГПИ им. Н.К. Крупской

Атлас печатается при поддержке гранта РФФИ (04–04–49152)

Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом МарГУ

О-595 **Онтогенетический атлас лекарственных растений:** Научное издание. Том IV. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – 240 с.  
ISBN 5-94808-152-4

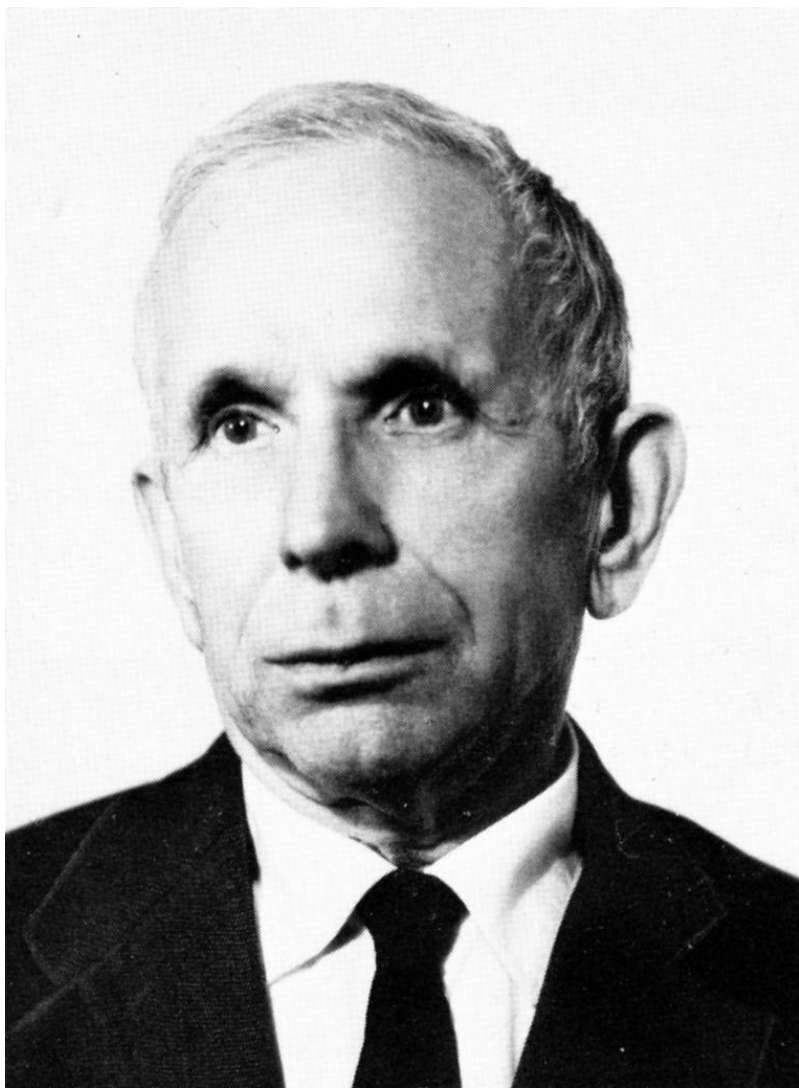
Онтогенетический атлас лекарственных растений включает описания онтогенезов 35 видов цветковых растений. Во введении отмечено значение популяционно-онтогенетических методов при изучении лекарственных растений. Для каждого объекта приводятся краткая биоморфологическая характеристика, диагнозы и рисунки онтогенетических состояний, сведения об использовании в качестве лекарственных средств.

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 вузов, учителями и школьниками в школах с углубленным изучением биологии.

**ББК Е53**  
**УДК 633.7/9**

© Марийский государственный  
университет, 2004

ISBN 5-94808-152-4



**Тихон Александрович Работнов**  
(6.08.1904 – 16.09.2000)



## К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

### Т.А.РАБОТНОВА

Тихон Александрович Работнов – один из наиболее выдающихся исследователей в области экологии растений, фитоценологии и луговедения XX века, один из немногих отечественных ученых, чьи заслуги широко признаны не только в России, но и за рубежом.

Работнов Т.А. родился 6 августа 1904 года в городе Ярославле. В школьные годы, пользуясь общественной библиотекой, Тихон Александрович пристрастился к чтению приключенческой литературы, которая воспитала в нем стремление к путешествиям, преодолению трудностей, совершению подвигов, учило совершать благородные поступки. Затем он заинтересовался сельским хозяйством и стал с увлечением читать сельскохозяйственную литературу. Он решил, что будет агрономом, а для этого он должен быть биологически образованным и должен серьезно изучать биологические науки. Но произошла революция, началась экономическая разруха, жить стало очень трудно. Старая средняя школа была разрушена, а новая еще не была создана. С большим трудом, меняя школы, главным образом, вечерние, он получил удостоверение об окончании средней девятилетней школы.

После окончания девятилетки он поступил в Ярославский университет на агрономический факультет. Аудитории были заполнены студентами в солдатских шинелях, поскольку только что закончилась гражданская война. Царила жажда знаний. Для студентов жизнь была трудна из-за отсутствия стипендий, надо было зарабатывать себе на жизнь. Студенты работали, а в свободное от работы время старались не пропускать лекции и практические занятия. Тихон Александрович тоже работал и грузчиком, и страховым агентом. В 1924 году университет закрыли; после 3-летнего обучения Т.А.Работнов получил удостоверение о высшем образовании.

Будучи студентом, он глубоко заинтересовался изучением лугов и созданием научной основы луговодства. После окончания университета Т.А.Работнов поехал в Москву. И 20 октября 1924 года Тихон Александрович был зачислен в Государственный луговой институт бесплатным практикантом, а 1 февраля 1925 года – младшим ассистентом в экспедицию по изучению материковых лугов.

Первые работы Тихона Александровича опубликованы в 1929 году и посвящены болотам европейской части СССР.

Работнов Т.А. проработал в Государственном луговом институте 5 лет – до его закрытия. Особенно много ему дало участие в полевых экспедиционных исследованиях под руководством С.П.Смелова. Пер-

вый год С.П.Смелов использовал Тихона Александровича только как технического помощника и даже как рабочего, но постепенно стал поручать ему все более и более ответственную работу, а на 3-4-й год Т.А.Работнов уже выполнял основную исследовательскую работу в экспедиции. На 5 год он работал уже вполне самостоятельно и стал достаточно квалифицированным маршрутным геоботаником.

Дальнейшая научная деятельность Т.А.Работнова проходила под влиянием научных контактов и личного общения с такими крупнейшими отечественными исследователями, как И.Д.Богдановская-Гиенэф, Д.А.Герасимов, Б.Н.Городков, Е.М.Лавренко, И.В.Ларин, Л.Г.Раменский, В.Н.Сукачев, А.П.Шенников.

Следующим периодом жизни Тихона Александровича была работа по изучению растительности Якутской автономной республики. Он совершил туда три экспедиции. В 1931-1932 годах – в районы Центральной Якутии, а в 1934 году – в район Южной Якутии, примыкающей к Становому хребту, в верховья Алдана. Этот период дал ему очень много. Геоботанический кругозор его существенно расширился. Он познакомился с другими типами фитоценозов: луговых, степных, лесных, болотных, горно-тундровых. Результаты изучения растительности Якутии были опубликованы в 19 работах. Он стал достаточно известным геоботаником.

Замечательные качества Тихона Александровича – блестящая память, необычайное трудолюбие и высокая организованность – во многом способствовали его быстрому научному росту.

Научная деятельность Тихона Александровича охватывала различные теоретические и практические проблемы луговедения: влияние удобрений на состав, структуру, продуктивность и динамику луговых сообществ, роль жизнеспособных семян и семенного размножения на лугах, способы коренного улучшения лугов, значение азота, как экологического фактора и многое другое. Широта интересов Тихона Александровича, глубокие знания объектов исследования и мировой литературы уже в довоенные годы получили заслуженное научное признание – в 1936 году ему без защиты диссертации были присуждены ученые степени кандидата биологических и кандидата сельскохозяйственных наук.

С 1939 года Т.А.Работнов начал заниматься исследованиями горных лугов Северного Кавказа: на отрогах Скалистого хребта в 1940 году он заложил экспериментальные площадки. Война прервала начатые исследования: в 1941 году Тихон Александрович был направлен в распоряжение Аэродромного отдела Дальневосточного штаба Красной Армии, где его знания и опыт пригодились в военных целях для маскировки аэродромов, имевших в то время травяное покрытие. Он рассказывал,

что пятнистое внесение азотных удобрений на таких аэродромах вызывало изменение окраски листьев трав и создавало с воздуха вид «кочкарного болота», непригодного для посадки самолетов.

С 1943 года Тихон Александрович смог продолжить начатые исследования на горных лугах Кавказа, а в 1944 году по совету А.П.Шенникова он поступил в докторантуру БИН АН СССР им. В.Л.Комарова. По его словам, эти три года в докторантуре были наиболее продуктивными в его научной деятельности. В этот период он работал и применил на практике популяционный подход к изучению растительных сообществ, получивший впоследствии мировое признание. Его докторская диссертация «Жизненный цикл многолетних травянистых растений и фенофазный состав их популяций в луговых ценозах» была блестяще защищена 18 января 1948 года. Сукачев В.Н. очень высоко оценил диссертацию Т.А.Работнова. Двумя годами позже большая часть диссертации была опубликована в трудах БИНа (Работнов, 1950). Эта классическая работа оказала огромное влияние на становление нового популяционного направления в изучении растительности.

В этой работе он первый детально исследовал онтогенез многолетних растений в естественных луговых сообществах и описал многообразие факторов, влияющих на разные этапы развития растений.

В дальнейшем Т.А.Работнов самостоятельно не проводил специальных исследований в высокогорьях, но всегда интересовался такими работами, участвуя в совещаниях по исследованиям высокогорной экосистемы Казбеги (Работнов, 1977), рецензируя итоги комплексных работ Института ботаники в Иннсбруке (Работнов, 1979, 1982). Он постоянно использовал многие примеры из своих исследований на Кавказе в лекциях и учебных пособиях: «Фитоценология» (Работнов, 1978, 1983, 1992), «Луговедение» (Работнов, 1974, 1984), «Экология луговых трав» (Работнов, 1985).

В 1948 году началось тесное сотрудничество Тихона Александровича с кафедрой геоботаники МГУ им. М.В.Ломоносова, куда он перешел на постоянную работу в 1966 году. Станков С.С. пригласил Тихона Александровича читать курс «Луговедение с основами луговодства». Одновременно продолжая работать в Институте кормов, Тихон Александрович принимает участие в создании капитальной трехтомной сводки «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» (под ред. И.В.Ларина), за которую в 1951 году ему была присуждена Государственная премия.

В это же время Тихон Александрович начал многолетние стационарные исследования пойменных лугов на Дединовской опытной станции в пойме р.Оки. Цель исследований – разработка методов повыше-

ния урожайности, улучшения хозяйственной ценности травостоев и борьбы с нежелательными видами растений. Итоги многолетних опытов по внесению удобрений были изложены им в монографии «Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы» (1973). В этой работе Тихон Александрович четко показывает, что влияние удобрений на отдельные виды растений сильно зависит от состава фитоценоза и характера использования луга.

Ко времени перехода в МГУ Т.А.Работнов был уже крупнейшим ученым с мировым именем в области фитоценологии и биогеоценологии, луговедения и луговодства. В 1960 году он был избран членом Постоянного Комитета по созыву Международных конгрессов по луговодству, в 1967 году – членом Постоянного Комитета Европейской федерации луговодов. Участвуя в международных конгрессах и конференциях, Тихон Александрович посетил Германию, Великобританию, Швейцарию, Голландию, Финляндию, Францию и был лично знаком со многими выдающимися зарубежными исследователями.

Работнов Т.А. старался быть максимально бесконфликтным человеком, его можно назвать «миротворцем». Он не был ярким полемистом и не принимал участия в острых дискуссиях середины XX века, раздравших отечественную биологию. Сохраняя очень тесные и теплые отношения с исследователями, придерживающимися сильно различающихся взглядов, такими как В.Н.Сукачев и Л.Г.Раменский, Тихон Александрович использовал в своей научной и педагогической деятельности самые разные подходы и направления, отбирая все лучшее, что было в отечественной и мировой науке. Ему было свойственно внимательное и доброжелательное отношение ко всем перспективным направлениям экологии растений. Даже те направления, которые не входили в сферу его непосредственных интересов, часто находили его поддержку: количественные методы классификации и ординации сообществ, флористические подходы к классификации растительности, которые стали развиваться в нашей стране, в том числе, и благодаря поддержке Тихона Александровича.

В течение всей своей научной деятельности Тихон Александрович придавал большое значение разработке методических вопросов, опубликовал более 40 работ на эту тему, в том числе 4 статьи в фундаментальной сводке «Полевая геоботаника».

В 1968 году Т.А.Работнов возглавил кафедру геоботаники МГУ. Его огромный научный авторитет в России и за рубежом имел очень большое значение для научной и учебной работы кафедры, с которой он был прочно связан до конца своей жизни.



За период работы на кафедре Т.А.Работнов читал курс «Луговедение», базовый курс «Фитоценология», а также «Агрофитоценология» и «История геоботаники». Затем «Агрофитоценология» и «Луговедение» были включены в курс, получивший название «Фитоценология с основами луговедения». На основе этих курсов были написаны университетские учебники-монографии: «Фитоценология», опубликованная тремя изданиями (1978, 1983, 1992), и переведенные на польский (1982) и немецкий (1995) языки, «Луговедение» (1974, 1984), «Экспериментальная фитоценология» (1987, 1998), «История фитоценологии» (1995), «Экология луговых трав» (1985).

Большое внимание Тихон Александрович уделял редакторской работе. В течение многих лет он был членом редколлегии, заместителем главного редактора «Ботанического журнала», членом редколлегии и главным редактором (с 1971 по 1982 г.) «Бюллетеня Московского общества испытателей природы, отдел биологический», международных журналов «Phytocoenologia» и «Agro-Ecosystems».

Свидетельством высокого научного авторитета Т.А.Работнова и большого значения его исследований для формирования популяционно-го подхода в экологии растений стало посвящение ему специального выпуска «Handbook of vegetation science» (1985).

С другой стороны, Тихон Александрович очень внимательно следил за развитием науки за рубежом и делал все возможное, чтобы достижения мировой науки были известны отечественным исследователям. Этому, во-первых, служило большое число рецензий на значительные публикации западных исследователей в различных журналах. Во-вторых, он был инициатором перевода на русский язык и редактором русских изданий ряда важнейших учебников и монографий, включая «Методы исследования и учета растительности» (Браун, 1957), «Количественная экология растений» (Грейг-Смит, 1967), «Растительность Земного шара» (Вальтер, 1968, 1972, 1975), «Экология растений» (Лархер, 1978), «Сообщества и экосистемы» (Уиттекер, 1980). В-третьих, его учебники, монографии и статьи всегда содержали анализ значительного числа современных публикаций, делая их содержание достоянием отечественных исследователей. В-четвертых, Тихон Александрович в течение многих лет соблюдал традицию ежегодных обзорных докладов на заседании секции биогеоценологии Московского общества испытателей природы, которые неизменно вызывали большой интерес у многочисленной аудитории. Как правило, эти доклады затем публиковались в виде статей на страницах «Бюллетеня МОИП» и становились доступными для широкой научной общественности в нашей стране.

Тихон Александрович был лично знаком и вел активную переписку со многими крупнейшими ботаниками-экологами мира, такими, как Ж.Браун-Бланке, Г.Вальтер, М.Вергер, Г.Гамс, П.Грейг-Смит, Р.Кнарр, Р.Макинтош, Р.Тюксен, Р.Уиттекер, Д.Харпер, Х.Элленберг и многими другими. За рубежом он был одним из самых цитируемых геоботаников России.

Тихон Александрович был инициатором и организатором издания многотомной сводки о растениях средней полосы России – «Биологической флоры Московской области». Первые 8 выпусков этого издания вышли под его непосредственной редакцией. Большинство авторов этих сводок считают себя учениками Тихона Александровича, с гордостью сознавая свою принадлежность к его научной школе, популяционной биологии растений.

Работнов Т.А. был активным членом Всесоюзного ботанического общества, Московского общества испытателей природы, почетным членом Чехословацкого ботанического общества и Британского экологического общества. В почетные члены Британского экологического общества он был принят по инициативе Дж.Харпера, и был первым и пока единственным почетным членом этого общества из России.

За время работы на кафедре геоботаники Тихон Александрович руководил многими студенческими и аспирантскими работами, консультировал большое число исследователей, приезжавших на биологический факультет МГУ с разных концов страны и из-за рубежа. Не считая соискателей, Т.А.Работнов выпустил на кафедре 18 аспирантов, среди которых А.П.Демин, Т.И.Варлыгина, М.В.Марков, И.Науялис, Н.Г.Уланова, М.М.Гордеева, О.П.Ведерникова, В.Г.Онипченко, А.А.Маслов, продолжающих работы в различных областях экологии растений и фитоценологии. Очень многие его ученики стали кандидатами и докторами наук. В своих учениках Тихон Александрович всегда поощрял большую самостоятельность, критическое отношение к полученным результатам, широкое использование различных подходов и внимательный анализ отечественной и зарубежной литературы. Его ученики преподают во многих вузах России и стран бывшего СССР, готовя новые поколения исследователей-геоботаников. Многие продолжают развивать его идеи и методы в институтах РАН и РАСХН, других научных учреждениях и заповедниках.

Среди основных направлений научных исследований Т.А.Работнова можно выделить следующие:

**Популяционная биология растений.** Тихона Александровича Работнова и Алексея Александровича Уранова справедливо считают основателями этого направления. Ему принадлежит разработка концепции

периодизации онтогенеза многолетних растений, основанная на дискретном описании отдельных этапов развития растений. Им же были выявлены различия между календарным и онтогенетическим возрастом растений и выделены 3 основных типа популяций растений на основании анализа онтогенетического (возрастного) спектра ценопопуляций – инвазионные, нормальные и регрессивные (Работнов, 1950). В результате многолетних наблюдений Т.А.Работнов установил несинхронное прохождение отдельных фаз онтогенеза особями растений в популяции и провел детальный анализ латентного состояния – состава и структуры запаса жизнеспособных семян (семенных банков) растений в фитоценозах различных природных зон нашей страны.

**Теоретические проблемы луговедения.** Луга явились удобным объектом для изучения различных сторон жизни растительных сообществ, полигоном для экспериментальной проверки многих концепций экологии. Тихон Александрович расширил и уточнил понятие о луговом фитоценозе, включив в его определение фенологический критерий – наличие только зимнего периода покоя в сезонной ритмике сообществ. Основываясь на концепции фитоцено типов Л.Г.Раменского и на взглядах В.Н.Сукачева, Т.А.Работнов (1984) предложил свою классификацию цено типов луговых растений, включающую следующие категории:

- 1) доминанты-детерминанты (виоленты, субвиоленты, пациенты, субпациенты);
- 2) временные доминанты (ценофлуктуенты, флуктуационные эксплеренты, дисклимаксовые эксплеренты);
- 3) аддиторы (ассектаторы), которые включают группы многолетних автотрофных аддиторов, цветковых паразитов, симбиотрофных малолетников и однолетних несимбиотрофных растений.

Большой вклад Тихон Александрович внес в изучение аутэкологии луговых растений, детально обосновав цено типические преломления действия всех абиотических факторов на растения. Обобщив представления А.П.Шенникова и Х.Элленберга о несоответствии оптимальных условий для развития растений в монокультурах и в естественных сообществах, Т.А.Работнов (1974) предложил различать аутэкологический (потенциальный) и синэкологический (фактический) оптимумы растений. Он показал, что соотношение между ними зависит от цено типов растений – у виолентов эти оптимумы могут совпадать, а у пациентов такое совпадение отсутствует.

**Пространственная структура фитоценозов.** Работнов Т.А. был ярким противником искусственного выделения ярусов, особенно в луговых фитоценозах, где биомасса растений и другие показатели непрерывно изменяются по вертикали. Рассматривая горизонтальную неод-

нородность, он выделил ряд типов мозаичности сообществ по механизмам ее возникновения – эдафотопическую, эпизодическую, ценобиотическую, клонovou, зоогенную, антропоическую и экзогенную.

Большое внимание Т.А.Работнов уделял анализу **взаимоотношений между растениями**. Пропагандируя экспериментальное изучение конкуренции в природе, он обобщал мировую практику таких исследований, разрабатывал методические аспекты изучения конкуренции в наземной и подземной сферах. В то же время он активно критиковал преувеличение роли аллелопатии в естественных сообществах, поскольку исследования последней имели существенные методические изъяны (Работнов, 1974, 1976). Большое значение Тихон Александрович придавал роли сопряженной эволюции между организмами для смягчения неблагоприятного действия конкуренции и аллелопатии.

Значителен вклад Т.А.Работнова в изучение **динамики фитоценозов**. Он предложил три критерия отличия сукцессий от флуктуаций (направленность, необратимость, изменение флористического состава), которые широко используются в практике современных исследований. Луговым фитоценозам свойственна высокая разногодичная изменчивость, поэтому, Тихон Александрович большое внимание уделил классификации флуктуаций. Он выделил пять типов флуктуаций по вызывающим их причинам: эдотопические, антропоические, зоогенные, фитоциклические, фитопаразитарные. Широко используется также классификация флуктуаций по степени их выраженности: скрытые, осцилляционные (сменнодоминантные), дигрессионно-демутационные.

Среди факторов сукцессионной динамики Т.А.Работнов большое значение придавал различным формам антропогенного воздействия на фитоценозы, включая осушение, орошение, выпас, сенокосение, внесение удобрений, вырубку лесов, а также влиянию пирогенного фактора на различные типы фитоценозов.

Особое внимание Тихон Александрович уделял изменению сообществ при внесении удобрений. Он проводил эксперименты с удобрениями на горных лугах Кавказа и в пойме р.Оки, руководил аспирантскими работами по удобрению болот и альпийских пустошей и обобщал многочисленные исследования в разных странах. Работнов Т.А. развивал теорию «ценотического преломления» удобрений, указывая на зависимость реакции растений на внесение элементов минерального питания не только от свойств данного вида растений, но и от его возрастного состояния, фитоценотического окружения, истории формирования сообществ, характера воздействия животных и многих других причин.

Большое внимание Т.А.Работнов уделял **гетеротрофным компонентам** наземных экосистем (биогеоценозов), их влиянию на состав,

структуру, продуктивность и динамику фитоценозов. Обобщая огромный объем мировой литературы, он детально рассматривал роль симбиотической азотфиксации в обеспечении растений азотом, значение различных типов микориз, важную роль беспозвоночных и позвоночных животных не только как потребителей биомассы растений, но и как средообразователей, формирующих условия существования растений во многих типах сообществ. Особо подчеркивалась важная роль роющей деятельности животных в создании потенциальных семенных банков при погребении семян, адаптации растений к зоогенным нарушениям. Детально анализируя влияние выпаса копытных животных, он показал различные механизмы воздействия пасущихся животных на состав фитоценозов через стравливание, вытаптывание и отложение экскрементов.

Характеризуя научные подходы Т.А.Работнова, можно отметить, что он всегда рассматривал любую проблему разносторонне и комплексно, привлекая результаты исследований многих смежных наук. Тихон Александрович постоянно стремился выявить причины (механизмы) тех или иных явлений, привлекая различные экспериментальные методы. Он сыграл огромную роль в развитии мировой науки о растительности. Многогранность таланта и огромная работоспособность способствовали его плодотворной научной деятельности: им было опубликовано более 600 работ.

## ВВЕДЕНИЕ

«Онтогенетический атлас лекарственных растений» является периодическим изданием Марийского государственного университета. Ранее вышло три тома (1997, 2000, 2002).

В I том были включены описания онтогенезов 33 видов цветковых растений и один лишайника. Во введении к нему даны современные теоретические представления об онтогенезе и поливариантности развития растений, признаки-маркеры онтогенетических состояний растений разных жизненных форм, эколого-морфологическая классификация биоморф. Для каждого объекта приводилась краткая биоморфологическая характеристика, диагнозы и рисунки онтогенетических состояний, включая семена или невскрывающиеся плоды, сведения об использовании в качестве лекарственных средств, правила ограничения сборов в нарушенных популяциях и сообществах. Отдельная глава посвящена описанию семян ряда изученных видов растений. Этот том был посвящен одному из авторов атласа – безвременно ушедшему из жизни С.В.Балахонову.

Том II был посвящен 100-летию со дня рождения А.А.Уранова – выдающегося ботаника и фитоценолога, одного из основоположников популяционно-онтогенетического направления в России. Во введении даны представления о типах онтогенеза, описания типов побегов многолетних травянистых растений, перечислены морфологические признаки растений разных типов биоморф. Этот том содержит описания онтогенезов 32 видов покрытосеменных растений.

III том был посвящен памяти одного из крупнейших морфологов растений Т.И.Серебряковой (к 80-летию со дня рождения). Во введении дано описание разнообразия жизненных форм древесных и некоторых видов травянистых растений, классификация типов онтогенезов. В этом томе приведены описания онтогенезов 45 видов цветковых растений.

IV том посвящен 100-летию со дня рождения выдающегося ученого Т.А.Работнова – луговеда, фитоценолога, одного из основоположников популяционно-онтогенетического направления. В этом томе приведены описания онтогенезов 34 видов растений разных жизненных форм. В конце атласа даны списки латинских и русских названий описанных в нем растений, а также полный список растений, онтогенезы которых опубликованы в четырех томах «Онтогенетического атласа лекарственных растений».

В настоящем издании приняли участие 35 авторов, среди которых исследователи из Волгограда, Иркутска, Йошкар-Олы, Казани, Кирова, Москвы, Новосибирска, Сыктывкара, Улан-Удэ, Уфы.

Следует отметить возрастающий интерес к изучению онтогенезов редких видов – в IV томе приведены описания онтогенезов 5 представителей семейства Орхидные.

Природные популяции лекарственных растений представляют один из важнейших компонентов экосистем. Сегодня они испытывают все возрастающее антропогенное воздействие, а в ряде экосистем находятся в критическом состоянии. Поэтому чрезвычайно актуальны целенаправленное сохранение и реконструкция природных экосистем, включающих популяции лекарственных растений.

Из известных сейчас на Земле 500 тыс. видов растений более 12 тыс. составляют лекарственные, целебные свойства которых используются в современной научной медицине, в России применяют около 250, а в Республике Марий Эл – около 200 видов. В настоящее время в нашей стране для лечения используют около 3 тыс. веществ, субстанций и препаратов, причем 1/3 лекарственных препаратов вырабатывается из лекарственных растений (Соколов, Замотаев, 1985).

В Республике Марий Эл проблема истощения растительных ресурсов стоит достаточно остро. Популяции лекарственных растений ряда видов испытывают все возрастающие антропогенные воздействия, а в ряде экосистем находятся на грани исчезновения. Поэтому очень актуальны оценка состояния популяций лекарственных растений, их ресурсов, разработка научно обоснованных рекомендаций для их использования. Это невозможно без тщательного изучения популяций лекарственных растений популяционно-онтогенетическими методами.

Для определения критического или близкого к критическому состоянию природных популяций лекарственных растений можно использовать следующие диагностические признаки на организменном уровне:

1) жизненное состояние элементов или размерную поливариантность (Ермакова, 1976; Злобин, 1986);

2) морфологическую поливариантность развития элементов на разных этапах онтогенеза, в частности, изменение типа биоморф, характера побегообразования, образование тератов, гигантизм (Жукова, 1995, 2000; Жукова, Османова, 1999);

3) сдвиги фенологических состояний, прежде всего, задержка и прекращение цветения и плодоношения, т.е. ритмологическую поливариантность развития (Соловьева, 2000; Соловьева, Полянская, Шестакова, 2001; Турмухаметова, 2004);

4) поливариантность темпов развития или временную поливариантность (Жукова, 1987, 1995; Жукова, Комаров, 1991);

5) уход растений во вторичный покой;

б) физиологические параметры, изменяющиеся в ходе онтогенеза и под влиянием экологических факторов (Грошева, Алябышева, Воскресенская, 1998; Скочилова, Пигулевская, 1998; Грошева, Воскресенская, 2000).

На популяционном уровне следует учитывать:

1) жизненное состояние популяций и онтогенетических групп, в которые входят элементы или особи разного происхождения – генеты и раметы;

2) неполночленность онтогенетического спектра по сравнению с базовым (Заугольнова, 1976);

3) сокращение площади ценопопуляции у древесных растений до таких размеров, что существование крупных элементарных демографических единиц становится невозможным (Смирнова и др., 1989);

4) отрицательную скорость роста популяций в течение периода, соизмеряемого с одним оборотом поколений;

5) индексы восстановления и замещения меньше единицы в течение длительного времени.

б) полное отсутствие фракции подроста.

Таким образом, популяционно-онтогенетические методы позволяют выявить основные закономерности популяционной жизни растений, выяснить демографические особенности организации популяций растений, специфику их поведения для каждого вида. Это, в свою очередь, поможет решить ряд прикладных задач: экспертные оценки состояния и возможности использования ценопопуляций любого дикорастущего вида, полезного для человека: лекарственного, пищевого, кормового, декоративного и т.д.; установить, насколько популяции редких видов в конкретном регионе близки к критическому состоянию; предложить программы исследований и организационных мероприятий для охраны и восстановления исчезающих видов, включенных в Красную книгу СССР (Красная книга СССР, 1984); разработку программ реконструкции луговых и лесных биоценозов; экологическое прогнозирование судьбы конкретных биоценозов; выбор территорий для заповедников и заказников; подбор оптимальных компонентов для посевов и посадок однолетних и многолетних лекарственных растений.

Редакционная коллегия внесла незначительные изменения в тексты авторов: 1) были уточнены латинские названия растений по С.К.Черепанову (1995); 2) в некоторых случаях в текст добавлялись русские видовые названия. К сожалению, бинарная номенклатура некоторыми авторами соблюдалась только в названии статей. В ряде случаев мы оставили авторские варианты использования только родовых русских названий. Это отступление от общепринятых правил. Поэтому мы просим



авторов в дальнейшем их не нарушать. В атласе нет однотипности в рисунках: часть из них располагается вертикально, а часть – горизонтально. Предпочтительнее первый вариант, поскольку он удобнее для восприятия. Качество отдельных рисунков оставляет желать лучшего. Редколлегия сохранила термины, используемые авторами (кроме явно ошибочных), хотя в ряде случаев они не были общепринятыми. В последующих изданиях нам кажется целесообразным, чтобы автор давал соответствующие пояснения и ссылки на литературу.

В данном атласе при описании онтогенезов видов растений из семейства орхидные, авторы использовали термины *гетеротропное направление роста* и *ди-, монохазильное ветвление*.

Термин *гетеротропное направление роста побегов* предложила Е.С.Смирнова (1990) для всех корневищных, клубневых или клубнелуковичных видов орхидных, которое характеризуется тем, что каждый новый побег растет сначала плагиотропно, затем меняет направление роста на ортотропное, т.е. он состоит из 3-х участков: горизонтального, участка поворота и вертикального. Для всех корневищных орхидей характерно симподиальное, чаще всего *ди-, монохазильное ветвление*, т.е. в пределах одной особи часть побегов ветвится дихазильно (вилчато, надвое), а часть побегов – монохазильно, когда предыдущий побег замещается одним новым (Смирнова, 1990).

Термины *монохазий, дихазий, плейохазий* впервые были предложены классиком морфологии растений W.Troll (1957) для характеристики типов соцветий. Им была разработана, теперь общепринятая, классификация соцветий. Поэтому, вряд ли, целесообразно использовать уже занятые термины для описания вегетативных органов. Пока эти термины не вошли в биологические словари и учебники, это создает путаницу, т.к. одни и те же термины используются в разных смыслах. К тому же, при их введении, потребуется пересмотр классификаций как типов соцветий, так и типов ветвления побегов.

Мы надеемся, что интерес к изучению индивидуального развития растений будет возрастать с каждым годом и в недалеком будущем в издаваемых флорах и красных книгах станет обязательным разделом характеристика онтогенезов, а в отдельных случаях – и описание состояния популяций редких видов растений.

## МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОВ И СЕМЯН ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Семена представляют собой специфический орган растений с особыми свойствами и характером жизнедеятельности. При кажущейся простоте они поражают разнообразием своих форм и внутреннего строения, физиолого-биохимических свойств и экологических особенностей. Под термином «семена» обычно подразумеваются диаспоры, то есть семена в том виде, в каком они прорастают в природе. Знание свойств семян дикорастущих растений, составляющих доминирующую часть земного покрова нашей планеты, имеет большое значение для изучения биоразнообразия (Николаева, 1999).

Кроме того, семена составляют эмбриональный (латентный) период онтогенеза растений (Работнов, 1950, Онтогенетический атлас..., 1997). В первом томе «Онтогенетического атласа лекарственных растений» были помещены описания и рисунки семян и плодов ряда изученных С.Е.Королевым видов растений. В большинстве описаний онтогенетических состояний видов лекарственных растений, опубликованных в данном периодическом издании (Онтогенетический атлас..., 1997, 2000, 2002) они также приведены. Однако их физиологические показатели ранее не учитывались.

Исследование жизнедеятельности семян растений неразрывно связано с необходимостью объективной оценки их физиологических качеств. Работ, посвященных физиологии и биохимии покоящихся семян лекарственных растений к настоящему времени немного, поэтому достаточно сложно составить по ним общую, цельную и достоверную картину. В настоящее время недостаточно изучены физико-химические аспекты водного режима семян большинства видов растений. Знание физиологии семян имеет большое значение, так как оно показывает интенсивность протекания метаболических процессов на начальных стадиях прорастания и характеризует жизнеспособность семян. Кроме того, комплекс данных показателей позволяет оценить качество семян.

Поэтому целью нашего исследования было изучение морфофизиологических особенностей плодов и семян некоторых лекарственных растений.

Семя – это комплексная структура, характеризующаяся рядом анатомических, морфологических, физиологических и других показателей. Некоторые из них являются достаточно постоянными, мало зависящими

от каких либо факторов, другие характеризуются большей изменчивостью в зависимости от видовых особенностей и условий окружающей среды (Тарбаева, 1995).

Нами исследовались нескрывающиеся плоды и семена следующих видов лекарственных растений: частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aguatica* L.), стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.), укропа пахучего (*Anethum graveolens* L.), змееголовника тимьяноцветного (*Dracocephalum thymiflorum* L.), пустырника пятилопастного (*Leonorus guinguelobatus* Gilib.), валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.), календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.), расторопши пятнистой (*Silybum marianum* (L.) Gaerth.), синюхи голубой (*Polemonium caeruleum* L.), подорожника большого (*Plantago major* L.), туи западной (*Thuja occidentalis* L.).

Морфофизиологические показатели изучаемых объектов определялись следующими методами: масса 1000 семян по ГОСТу 12042-66, влажность по ГОСТу 12041-66, водопоглощающая и водоудерживающая способности по ГОСТу 13031-74 (Семена и посадочный материал..., 1977).

**Частуха подорожниковая** – *Alisma plantago-aguatica* L., сем. Частуховые – *Alismataceae*.

Плод – нескрывающийся многоорешек, состоящий из 6-12 односемянных плодиков-орешков. Орешки мелкие, плоские, овальные, сжатые с боков, кожистые с воздухоносной тканью, длиной от 3 до 7-8 мм, подковообразно изогнутые с гладкой поверхностью. Околоплодник сравнительно тонкий, кожистый, полупрозрачный. Сквозь него просвечивает темный контур семени, размеры которого примерно вдвое меньше, чем у плодика (Меликян, 1985). Масса 1000 плодов равна 1,07-2,05 г.

Семя частухи овальное, сжатое с боков, покрыто темно-коричневой блестящей, сравнительно тонкой семенной кожурой. У основания семени видны остатки семяножки и рядом – микропиле в виде короткой трубочки. Кожура плотно прилегает к зародышу. Эндосперм в зрелых семенах представлен в виде небольшой пленки. Зародыш дифференцированный, крупный, характерной подковообразной формы (Алябышева, Жукова, Воскресенская, 2000).

**Стрелолист стрелолистный** – *Sagittaria sagittifolia* L., сем. Частуховые – *Alismataceae*.

Плод – многоорешек, орешки мелкие, кожистые, с воздухоносной тканью от 3 до 7-8 мм в длину, подковообразно изогнутые, с волнистой поверхностью.

Семя стрелолиста относится к типу семян однодольных растений без эндосперма. Зародыш дифференцированный, крупный, подковообразной формы (Алябышева, Жукова, Воскресенская, 2000). Масса 1000 плодов равна 1,09 г.

**Укроп пахучий** – *Anethum graveolens* L., сем. Сельдерейные – *Ariaceae*.

Плод укропа – вислоплодник, развивается из полунижней завязи, при созревании распадается на два полушаровидных мерикарпия. Мерикарпий снабжается пятью проводящими пучками, которым соответствуют выступающие на поверхность пять главных ребер. В ложбинках между ними в ткани околоплодника проходят секреторные каналцы. Мерикарпии висят на колонке, которая представляет собой сутуральные участки двух соседних плодолистиков. При созревании плод полностью распадается на две половинки, которые остаются висеть на раздвоенном плодоносце (Попов, 1984).

Семя укропа относится к типу семян двудольных растений с эндоспермом. Семена округло-эллиптические или овальные, от светло-серой до коричневой окраски. Зрелые семена длиной 3-7 мм и шириной 2-4 мм. Масса 1000 семян (мерикарпиев) 1,2-1,4 г. В семенах укропа находится 2-4% эфирного масла, в состав которого входит кетон карвон, фелландрен, диллапиол, терпинен, лимонен и другие терпеноиды. Кроме того, семена укропа с жиросодержащим эндоспермом, в них содержится до 20% жирного масла, состоящего из глицеридов петрозелиновой, пальмитиновой, олеиновой и линолевой кислот (Шестакова и др., 2000).

**Синюха голубая** – *Polemonium caeruleum* L., сем. Синюховые – *Polemoniaceae*.

Плод – трехгнездная многосемянная синкарпная коробочка, почти шаровидная.

Семена темно-коричневые или почти черные, длиной до 3,2 мм и шириной 0,9 мм, с узкими, вверху расширяющимся крылом. Масса 1000 семян равна 5,02 г. Семена синюхи с жиросодержащим эндоспермом, в них содержатся тритерпеновые сапонины, смолы, органические кислоты, жирные и эфирные масла (Чиков, 1989; Акопов, 1990; Илюшечкина и др., 1997).

**Змееголовик тимьяноцветный** – *Dracocephalum thymiflorum* L., сем. Яснотковые – *Laminaceae*.

Плод состоит из четырех односемянных орешков, которые сдавленно-трехгранные в очертании, более или менее продолговато яйцевид-

ные. Грани орешка неравные. Рубчик светлый V-образный. Поверхность орешка точечно-ямчатая, окраска коричневая, длина его 1,2-1,7 мм, ширина 0,5-0,9 мм.

Семена с прямым зародышем и сильно редуцированным эндоспермом, содержащим белок (Николаева, 1985). Семядоли мясистые, плоско-вогнутые (Майсурян, Атабекова, 1978). Масса 1000 плодов равна 4,5 г.

**Пустьрыник пятилопастной** (сердечный) – *Leonorus guinguelobatus* Gilib., сем. Яснотковые – *Laminaceae*.

Плод – апокарпный, сухой полимерный с односемянными невскрывающимися плодиками (Левина, 1974). Это четыре остротрехгранных усеченных орешка длиной 2,5-3 мм. Семена с прямым зародышем и небольшим эндоспермом. Семядоли мясистые. Масса 1000 плодов равна 1,21 г.

**Подорожник большой** – *Plantago major* L., сем. Подорожниковые – *Plantaginaceae*.

Плод – синкарпная, многосемянная, двугнездная, вскрывающаяся, верхняя коробочка с 5-46 семенами. Количество семян в коробочке – главный диагностический признак при подразделении вида *P. major* на подвиды: *ssp. major* – 4-13 семян, *ssp. pleiosperma* – 15 и более семян.

Семена эллиптические, более или менее гранистые, угловато-сплюснутые (спинная сторона вогнута меньше, чем брюшная). Семена имеют следующие размеры: 0,5-2,25×0,35-0,7×0,25-0,35 мм. Окраска семян подорожника большого варьирует от ярко-оранжевой до светло- или темно-коричневой, вплоть до черной. Семенной рубчик светлый, продолговатый или округлый, расположен посередине брюшной стороны семени. Семя с прямым зародышем, окруженным белоксодержащим эндоспермом, длиной 1,2-1,7 мм и шириной 0,3-0,8 мм. Масса 1000 семян 0,2-0,4 г.

В семенах подорожника большого много слизи (44%), есть жирное масло (до 22%), белковые вещества, полисахарид плантеоза, состоящий из глюкозы, фруктозы и галактозы, олеаноловая кислота, сапонины, стероидные сапонины и дубильные вещества (Чиков, 1989; Жукова и др., 1997).

**Валериана лекарственная** – *Valeriana officinalis* L., сем. Валериановые – *Valerianaceae*.

Плод развивается из нижней синкарпной завязи, состоящей из трех плодолистиков. Наиболее приемлем для плода валерианы термин «аггедула». Плод сухой, одногнездный, орешкообразный с 10-12 – лучевым

перистым хохолком, служащим для распространения плодов ветром, продолговато-яйцевидный, бурый (Чиков, 1989).

Семя с прямым зародышем, полностью заполняющий семя, без эндосперма, в семядолях содержатся капли жира (Николаева, 1985; Жукова и др., 1997). Масса 1000 плодов 1,19 г.

**Календула лекарственная** – *Callendula officinalis* L., сем. Астровые – *Asteraceae*.

Плоды – невскрывающиеся паракарпные семянки. Семянки, развивающиеся от периферии к центру корзинки, называют соответственно *когтевидными*, *ладьевидными* и *кольцевидными*. Все они образуются из обоеполюх язычковых цветков; трубчатые цветки остаются бесполоыми.

Наружные (когтевидные) семянки желтовато-бурые, длиной до 2-3-х см, серповидно изогнутые, с продольными рядами шипиков на спинной стороне и длинным, обращенным внутрь носиком. Средние (ладьевидные), составляющие основную массу семянок, дугообразные, светло-бурые, длиной 10-18 мм, на спине остробугорчатые, внутри килеватые. Внутренние (кольцевидные) темно-бурые, длиной 7-10 мм, со спинки сплошь бугорчатые или шиповатые (Чиков, 1989).

Семена без эндосперма, в семядолях содержится жир (Чиков, 1989; Жукова и др., 1997). Масса 100 семянок – 8-12 г. В семенах имеется жирное масло, представленное глицеридами, кислотами, фитостерином (Акопов, 1990).

**Расторопша пятнистая** – *Silybum marianum* (L.) Gaerth., сем. Астровые – *Asteraceae*.

Плод – сплюснутая с боков, невскрывающаяся семянка с хохолком.

Семя с прямым крупным зародышем, без эндосперма, в семядолях содержатся капли жира (Николаева и др., 1985). Масса 1000 семянок 16,27 г.

**Туя западная** – *Thuja occidentalis* L., сем. Кипарисовые – *Cupressaceae*.

Семена туи 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  $5 \times 3 \times 1$  мм. Семена созревают в год цветения во второй половине сентября. Всхожесть семян сохраняется 3-4 года и составляет в среднем около 75%. Прорастание семян происходит по надземному типу. Длина семян *T. occidentalis* L. –  $5,8 \pm 0,18$  мм, ширина –  $3,1 \pm 0,08$  мм, масса 1000 семян –  $1,37 \pm 0,011$  г (Сарбаева, Воскресенская, Жукова, 2002).

Зародыш линейный, с двумя семядолями, составляет около 2/3 объема семени, имеет центральное положение. Эндосперм семян данного вида маслянистый. Семенная кожура тонкая, пленчатая.

Исследование особенностей семян различных видов растений неразрывно связано с необходимостью объективной оценки их физиологических качеств. Наряду с морфолого-анатомическими признаками не менее существенны физиологические показатели плодов и семян, такие, как их влажность, водопоглощающая и водоудерживающая способности.

Одним из наиболее важных факторов, определяющих возможность длительного хранения семян без потерь, является их влажность. Под влажностью понимается количество содержащейся в семенах гигроскопической влаги, выраженное в процентах. Чем выше влажность, тем интенсивнее в них происходит дыхание, поднимается температура, усиливается деятельность микроорганизмов. В результате семена могут резко снизить всхожесть. Вода является не только составной частью семени, физико-химически связанной с остальными веществами, но и активным агентом, принимающим участие в биохимических процессах, постоянно совершающихся в тканях семени. Предопределяя направление и характер жизненных процессов, влага, в конечном счете, приводит к соответствующему комплексному изменению физико-химического и биохимического состояния семян. Процесс созревания семян сопровождается потерей воды, что, с одной стороны, влечет за собой затухание интенсивности обмена веществ и общее снижение жизнедеятельности, а с другой стороны, до очень больших пределов повышает устойчивость семян против неблагоприятных внешних условий (Цингер, 1958). По данным М.Г. Николаевой (1999), содержание воды в семенах в норме не должно превышать 5-9%.

Как показано на рис. 1 и в табл., плоды частухи подорожниковой и стрелолиста стрелолистного характеризовались минимальной влажностью, которая составила 5%. Низкое содержание воды в зрелых семенах – важный приспособительный признак, обеспечивающий их сохранность, однако в плодах расторопши пятнистой наблюдалась иная картина: семянки данного вида имели достаточно высокий показатель влажности (13%). Это может говорить о высоком уровне жизнедеятельности данных семян и протекании в них ряда биохимических процессов, предшествующих прорастанию (Цингер, 1958). Таким образом, влажность большинства исследованных плодов лекарственных растений находились в пределах 5,0-7,3%, что соответствует оптимальным для данных видов значениям.

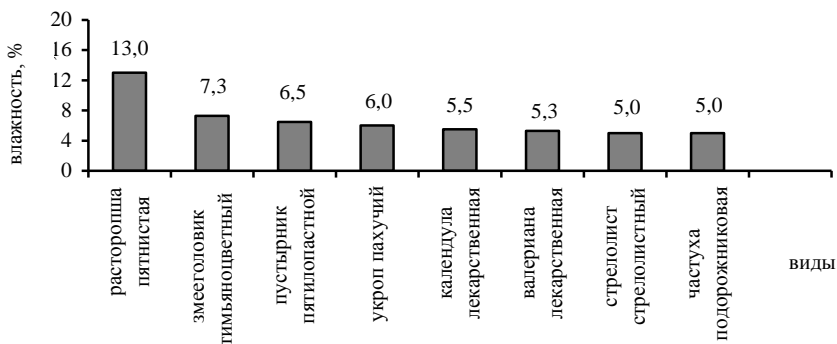


Рис. 1. Влажность плодов лекарственных растений

#### Физиологические показатели семян и плодов лекарственных растений

Вид	Влажность, %	Водопоглощающая способность, %	Водоудерживающая способность, %
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	5,8 ± 0,95	11,3 ± 0,12	50,9 ± 1,28
<i>Plantago major</i> L.	6,0 ± 0,81	13,5 ± 0,08	50,5 ± 1,44
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	5,0 ± 0,81	5,5 ± 0,13	85,7 ± 6,09
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	5,0 ± 0,81	12,9 ± 0,17	76,9 ± 5,15
<i>Anethum graveolens</i> L.	6,0 ± 0,81	20,5 ± 0,25	79,1 ± 1,55
<i>Dracocephalum thymiflorum</i> L.	7,3 ± 0,96	26,2 ± 0,23	87,5 ± 1,77
<i>Leonurus guingelobatus</i> Gilib.	6,5 ± 0,58	19,0 ± 0,11	69,2 ± 2,23
<i>Valeriana officinalis</i> L.	5,3 ± 0,96	6,5 ± 0,15	54,6 ± 3,56
<i>Calenlula officinalis</i> L.	5,5 ± 0,58	57,3 ± 0,26	85,4 ± 6,02
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaerth.	13,0 ± 0,81	19,2 ± 0,28	53,9 ± 3,63
<i>Thuja occidentalis</i> L.	9,8 ± 1,41	13,9 ± 0,88	13,3 ± 0,26



Влажность исследуемых семян синохи голубой и подорожника большого оказалась равной примерно 6% (рис. 2, табл.), при норме (5-9%). При оценке посевных качеств семян туи западной было установлено, что их влажность составляла 9,8-10,6%. Это незначительно превышало норму, которая для семян данного вида находится в пределах 7-10% (Осипов, 1988).

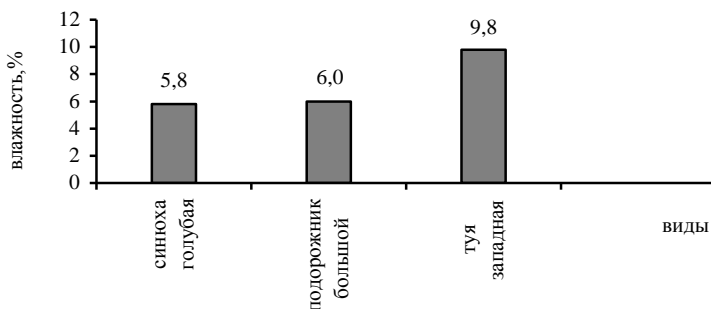


Рис. 2. Влажность семян лекарственных растений

Рядом авторов (Цингер, 1958; Николаева, 1999) отмечалось, что чем ниже влажность семян, тем более резко выражена непроницаемость их семенной кожуры и, следовательно, глубже состояние покоя. Согласно данным М.Г.Николаевой (1999), семена большинства видов из семейств *Alismataceae*, *Umbelliferae*, *Polemoniaceae*, *Laminaceae*, *Plantaginaceae*, *Valerianaceae* характеризуются глубоким физиологическим покоем, нередко осложненным тормозящим действием покровов. Высокое содержание влаги в семенах расторопши пятнистой, возможно, свидетельствует об отсутствии у них периода покоя. По литературным данным (Николаева, 1985, 1999), для семян большинства видов из семейства сложноцветных характерен неглубокий физиологический покой, или покой отсутствует вообще.

Повышенная влажность семян имеет и свою негативную сторону. Такое состояние, особенно в условиях повышенной температуры, приводит к усилению метаболических процессов и ускоряет гибель семян (Цингер, 1958).

Таким образом, результаты наших исследований показали, что семена и плоды таких видов, как *Polemonium caeruleum* L., *Plantago major* L., *Alisma plantago-aguatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Valeriana officinalis* L., *Dracocephalum thymiflorum* L., *Leonorus guinguelobatus* Gilib.,

*Anethum graveolens* L., *Callendula officinalis* L., *Silybum marianum* (L.) Gaerth., *Thuja occidentalis* L. в момент исследования имели влажность, соответствующую норме, и находились в физиологическом состоянии, указывающем на готовность к прорастанию. Семена с повышенной влажностью не подлежат длительному хранению, так как данное обстоятельство может отрицательно сказаться на их сохранности.

Зрелые сухие семена содержат 5-9% влаги, вследствие чего прорастание невозможно до тех пор, пока они не впитают определенное количество воды, необходимое для метаболической активности. При набухании семян происходит высвобождение веществ из связанных форм на фоне проникновения в субстрат молекул воды, что активизирует этапы водопоглощения. Поступление воды в семена контролируется несколькими факторами: внешними – величиной водного потенциала среды и внутренними – свойствами семян: их химическим составом, величиной, формой, а также особенностями покровов семени (Николаева, 1999). На самых ранних этапах набухания скорость поступления в ткани семени воды определяется не столько их жизненным уровнем, сколько их химическими и физическими свойствами.

В различных семенах содержится разное количество веществ: растворяющихся (сахара, органические кислоты, аминокислоты, фосфаты), набухающих (белки, крахмал, клетчатка) и не набухающих в воде (жиры, каротиноиды, токоферолы). Поэтому семена, эндосперм или семядоли которых состоят из крахмала, поглощают воды значительно меньше (50-70%), чем те, в которых преобладают белки (90%). Семена, богатые жирами, поглощают 30-40% влаги от своей массы (Овчаров, 1976). Известно также, что семена видов из семейств *Cupressaceae*, *Umbelliferae*, *Polemoniaceae*, *Laminaceae* имеют преимущественно жиросохраняющий эндосперм. У *Plantaginaceae* в клетках зрелого эндосперма (или остатков его) содержатся исключительно белковые вещества. Семена видов из семейств *Asteraceae*, *Valerianaceae* характеризуются отсутствием эндосперма, запасные питательные вещества в виде капель жира откладываются в семядолях (Цингер, 1958; Николаева, 1999).

По результатам наших исследований, показанных на рис. 3 и в табл., наименьшей водопоглощающей способностью обладали плоды частухи подорожниковой и валерианы лекарственной (5,5 и 6,5%, соответственно).

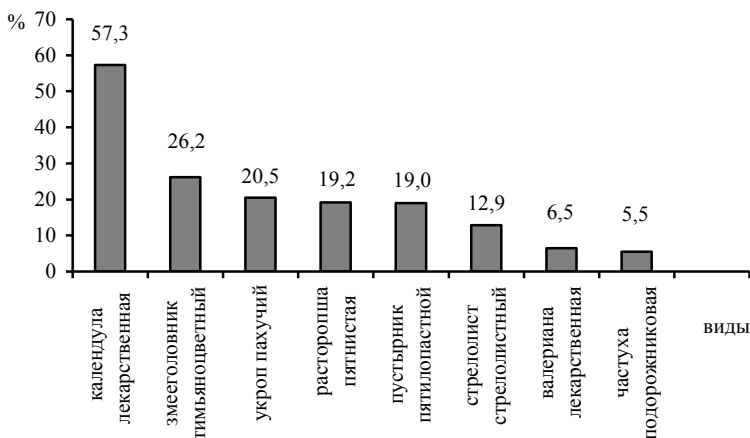


Рис. 3. Водопоглощающая способность плодов лекарственных растений

Водопоглощающая способность плодов пустырника пятилопастного, змееголовника тимьяноцветного, расторопши пятнистой, укропа пахучего, стрелолиста стрелолистного находилась в пределах 12,9-26,2%. Наибольшим значением данного показателя (57,3%) характеризовались семечки календулы лекарственной.

Исследованные семена синюхи голубой, подорожника большого и туи западной (рис. 4, табл.) обладали примерно одинаковой водопоглощающей способностью (11,3-15,0%). Таким образом, семена по сравнению с плодами обладали большей стабильностью данного физиологического показателя.

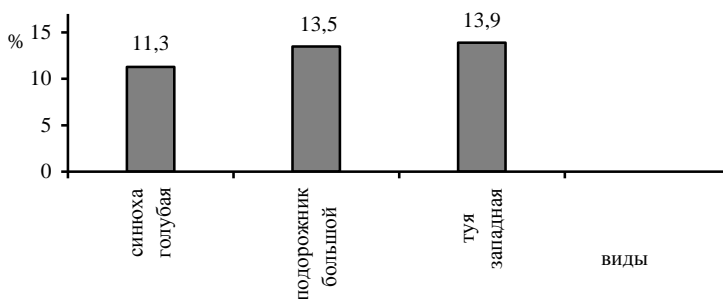


Рис. 4. Водопоглощающая способность семян лекарственных растений

Различия в способности к набуханию семян могут быть обусловлены особенностями строения околоплодника, индивидуальным характером покровов семени, активностью зародыша, а также химическим составом семян. Так, наименьшая водопоглощающая способность, характерная для плодов валерианы лекарственной, возможно, была обусловлена твердым, склерифицированным, водонепроницаемым эпидермисом околоплодника. А плоды частухи подорожниковой обладали, вероятно, пониженной активностью зародыша. Интенсивная водопоглощающая способность, характерная для семян календулы лекарственной, может быть обусловлена активным всасыванием воды зародышем в отсутствие эндосперма (Цингер, 1958). Не очень высокая способность к набуханию семян изученных видов лекарственных растений, возможно, связана с характером покровов семени и их размерами.

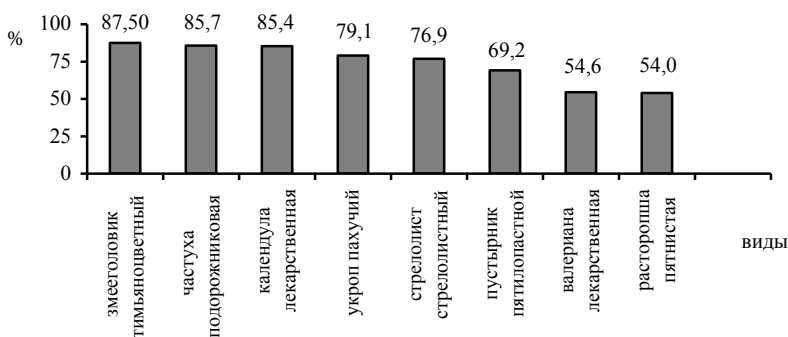


Рис. 5. Водоудерживающая способность плодов лекарственных растений

В результате подсушивания плодов в течение суток (рис. 5, табл.) наибольшую потерю воды имели семечки расторопши пятнистой (56,0%) и валерианы лекарственной (55,4%). Водоудерживающие способности плодов календулы лекарственной, змееголовника тимьяноцветного и частухи подорожниковой характеризовались достаточно высокими значениями, то есть потеря воды ими составила всего лишь 12,5-14,6%. Плоды пустырника пятилопастного, укропа пахучего, стрелолиста стрелолистного занимали промежуточное положение, и значения их водоудерживающих способностей находились в пределах 69,2-79,2%.

При подсушивании семян изученных видов лекарственных растений (синохи голубой и подорожника большого) в течение суток показано, что потеря поглощенной влаги составила 49,2-49,5% (рис. 6, табл.). По данным показателям можно судить, что исследованные семена по сравнению с плодами обладают более низкой водоудерживающей способностью. Это обстоятельство, возможно, объясняется наличием в диаспорах дополнительной преграды в виде околоплодника, для удержания воды. Семена *T. occidentalis* L. имели более низкую водоудерживающую способность, которая была практически в 4 раза ниже, чем у семян синохи голубой и подорожника большого. Возможно, это объясняется особенностями строения семян голосеменных растений, более длительным периодом покоя и замедленной скоростью прорастания данных семян.

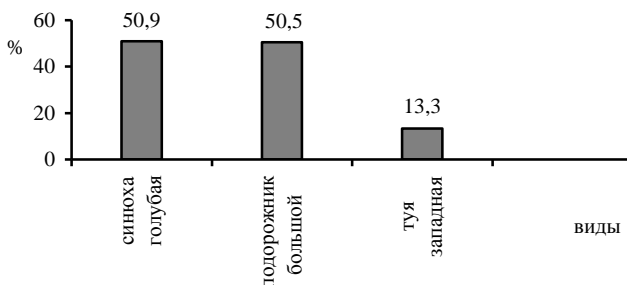


Рис. 6. Водоудерживающая способность семян лекарственных растений

Если сравнивать водопоглощающую и водоудерживающую способности плодов, то можно увидеть, что семянки календулы лекарственной обладают самой высокой водопоглощающей способностью (57,3%) и достаточно хорошо удерживают воду (85,4%). Для плодов змееголовника тимьяноцветного характерно небольшое значение водопоглощающей способности (26,2%), но самые высокие показатели (87,5%) по сравнению с другими водоудерживающей способности. Наименьшая водопоглощающая способность (5,5%) плодов частухи подорожниковой сочетается с хорошей способностью удерживать воду (85,7%). Для остальных плодов, а также для семян лекарственных растений невысокие значения водопоглощающей способности (6,5-20,5%) сопровождались большими показателями водоудерживающей способности (50,5-79,1%). У туи западной водопоглощающая и водоудерживающая способности поддерживались практически на одном уровне (13,9-13,3%).

Следовательно, результаты нашей работы подтвердили тот факт, что значительная роль в поглощении и отдаче воды принадлежит химическому составу семени. Семена богатые жирами поглощают незначительное количество воды; богатые крахмалом – до половины массы своего семени, а семена с большим количеством белка характеризуются самыми высокими показателями водопоглощающей способности.

Проведенный дисперсионный анализ показал достоверную разницу в водопоглощающей и водоудерживающей способности плодов лекарственных растений при уровне значимости  $P < 0,05$ . Для семян синюхи голубой и подорожника большого достоверной разницы в показателях водоудерживающей способности при 5%-ном уровне значимости не установлено.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 04-04-49152.

# ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

## ДЕРЕВЬЯ

### 1. Онтогенез рябины сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.)

Рябина сибирская – дерево высотой до 15-17 м и в диаметре до 30 см или крупный кустарник из сем. *Rosaceae*. Кора серая, гладкая. Почки голые или покрыты тонкими волосками, рассеянными по всей поверхности. Молодые ветви опушенные. Листья непарноперистые, длиной 10-20 см, шириной 8-12 см, с 5-10 парами продолговато–ланцетных листочков. Листочки длиной 3,5-5 см, шириной 1-1,5 см, пильчато–зубчатые, сверху голые, зеленые, снизу серо-зеленые (эпидермис нижней стороны покрыт сосочковидными выростами), более-менее опушенные вдоль средней жилки. Соцветия длиной 6-8 см, шириной 8-12 см, густые, широкие, с голыми или рассеянно волосистыми ветвями. Венчик – 7-9 мм в диаметре, лепестки белые, округлые, тычинки на 1/4 длиннее лепестков, чашечка почти голая, с широко-дельтовидными зубцами, пестики – в числе 3-4, совершенно свободные в верхней части, у основания волосистые. Плод синкарпный – яблоко. Плоды шаровидные, красные, 5-9 (15) мм в диаметре. Цветет в июне, плодоносит в августе–сентябре (Коновалов, 1954; Савельев, Шиманюк, 1970; Коропачинский, 1975; Хлонов, 1979).

Ареал рябины сибирской охватывает обширную территорию от северо-востока Европы до Охотского побережья, включая Северную Монголию и Северо-Восточный Китай (Ареалы..., 1980; Курбатский, 1988); широко распространена в лесной зоне Сибири. Особенно тяготеет к увлажненным горным районам (Смирнов, Смирнова, 1980); чаще всего встречается в темнохвойных и смешанных лесах с примесью светлохвойных пород, реже в сосновых и лиственных, поднимаясь в горы до 1600-1700 м; приурочена к влажным богатым почвам; иногда встречается в высокогорном поясе, где растет в форме стланика (Коропачинский, 1975; Хлонов, 1979).

Рябина сибирская широко используется в озеленении населенных пунктов (Хлонов, 1979; Гроздова и др., 1986); выращивается в садах, на приусадебных участках. В ее плодах много витамина С и каротина, содержатся сахара, дубильные, тритерпеновые и горькие вещества, флавоноиды, катехины, яблочная, галловая и протокатеховая кислоты. Ценность ягод увеличивают содержащиеся в них парасорбиновая кислота с антибиотической активностью и микроэлементы (марганец, железо, медь, алюминий) (Минаева, 1991). Плоды рябины сибирской используют как высоковитаминный продукт. Из нее готовят сиропы, протирают

с сахаром, варят компоты, она входит в состав поливитаминных сборов. В официальной медицине рябину применяют как желчегонное средство (Соколов, Замотаев, 1987). В народной медицине водный отвар сухих толченых плодов применяют при отложении солей, остеохондрозе, ревматизме, подагре, камнях в почках и мочевом пузыре, при болезни печени, для улучшения обмена веществ и снижения кровяного давления. Кашицей из свежих ягод лечат геморрой. Употребляют и соцветия рябины при мочекаменной болезни, а совместно с плодами – при простуде и желудочно–кишечных болезнях, в частности, при атонии кишечника (Минаева, 1991). Кора рябины способна снижать кровяное давление и используется при склерозе сосудов головного мозга. Кроме того, кора в сухом виде содержит до 14% танинов и используется в дубильном производстве (Коновалов, 1954).

Материал для описания онтогенеза рябины сибирской собран в крупнотравных осиново-пихтовых (черневых) лесах в осевой части Салаирского кряжа (окр. пос. Которово Тогучинского р-на Новосибирской обл.) и в травяных и кустарничковых сосновых лесах предгорий Салаирского кряжа (окр. пос. Мирный Тогучинского р-на Новосибирской обл.).

Основной способ возобновления рябины на Салаире – семенной: 86% среди изученных особей возникли семенным путем. Неоднородность экологических условий даже в пределах одного фитоценоза приводит к полиморфизму рябины. Она образует целый спектр биоморф, включающий одноствольное дерево, немногоствольное дерево, деревце, аэроксильный кустарник и факультативный стланник. Для черневых лесов наиболее характерна жизненная форма одноствольного дерева.

Онтогенез рябины сибирской разных жизненных форм представлен на рис. 7.

ПРОРОСТКИ имеют две овальные семядоли длиной 7-8 мм и шириной 4 мм, на верхушке закругленные. Гипокотиль сравнительно тонкий, пурпуровый. Первый лист глубоко трехлопастной или 3-5-раздельный, второй – обычно тройчатый, третий – непарноперистый с пятью листочками. Листочки яйцевидные, по краю пильчато-зубчатые, с перистыми жилками. Эпикотиль длиной 3 мм, опушенный (Васильченко, 1960). Корневая система представлена главным и боковыми корнями.

ЮВЕНИЛЬНОЕ возрастное состояние начинается с момента опадения семядолей (в первый же год после прорастания семени). Особи этой группы имеют неветвящийся побег высотой 5-40 см и комбинированную корневую систему из главного и придаточных корней. Нарастание моноподиальное или неустойчиво моноподиальное, в условиях затенения – симподиальное. Листья непарноперистые с 2-6 парами листочков. У некоторых растений наблюдается незначительное полегание базального



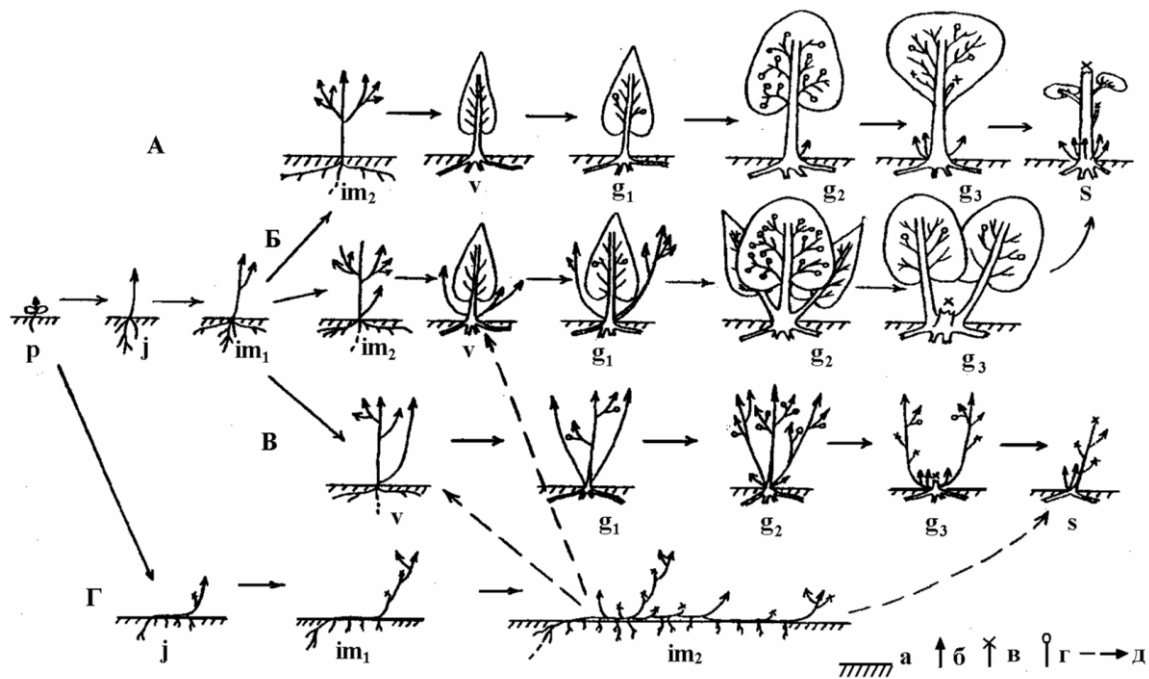


Рис. 7. Образование разных жизненных форм рябины сибирской в онтогенезе:

А — одноствольное дерево; Б — многоствольное дерево; В — аэроксильный кустарник; Г — факультативный стланик;  
 а — уровень почвы; б — нарастающий вегетативный побег; в — отмерший участок оси; г — генеративный укороченный побег;  
 д — возможный (при изменении фитоценологических условий) путь развития

участка побега, включающего гипокотиль и приросты последующих лет. На плагиотропном участке побега образуются придаточные корни. Длительность ювенильного возрастного состояния – 5-12 лет.

В ИММАТУРНОМ возрастном состоянии начинается ветвление первичного побега или главного симподия. Листья имматурных особей по сложности приближаются к листьям взрослых растений и имеют 4-8 пар листочков. По интенсивности прироста, степени развития побеговой системы и сформированности кроны имматурные особи можно разделить на 2 подгруппы: имматурные 1 – ветвление идет до II-III порядков, высота – 30-60 см. Корневая система комбинированная. Боковые корни принимают горизонтальное направление, поэтому, с возрастом корневая система становится поверхностной. Имматурные 2 ветвятся до IV-V порядков. Они имеют вид деревца с небольшой кроной. Высота их – 0,6-1,5 м. Прирост в высоту увеличивается. Образуются укороченные побеги. Главный корень начинает отмирать. Наибольшее развитие получают горизонтальные придаточные и боковые корни. Особи нормальной жизнеспособности находятся в имматурном возрастном состоянии до 10-11 лет. В условиях фитоценотического угнетения происходит задержка развития на этой стадии до 22-25 лет.

Переход в ВИРГИНИЛЬНОЕ возрастное состояние возможен лишь в прорывах полога леса при образовании окна. Растение приобретает жизненную форму дерева с очистившимся от боковых веток стволом и островершинной кроной. Лидерная ось быстро нарастает в высоту. Листья типичные для взрослого растения с 5-10 парами листочков. Корневая система поверхностная, с преобладанием горизонтально расположенных придаточных скелетных корней. Исследованные нами модельные 11-26-летние виргинильные особи имели высоту 1,5-6 м и диаметр ствола 1,5-7 см. Вопреки мнению И.Н.Коновалова (1954), И.Г.Серебрякова (1954) и Х.Эйзенрейха (1959) о снижении скорости роста рябины после 10-20 лет, в условиях черневых лесов рост рябины на первых этапах развития замедлен, а наибольшие годовичные приросты главной оси (в среднем 20-28 см) характерны для виргинильных особей как раз после 20 лет.

Начало цветения и плодоношения у рябины, по литературным данным, отмечается в 7-12 лет (Коновалов, 1954; Нестерович и др., 1967; Пайбердин, 1970). Однако в черневых лесах Салаира мы не встречали плодоносящих особей моложе 42 лет.

Для рябины в МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ возрастном состоянии характерна островершинная хорошо развитая крона, в которой легко выделяется главная ось. Все крупные скелетные ветви в кроне живые. Продолжается быстрый рост лидерной оси в высоту. Цветение и плодо-

ношение необильные, большинство укороченных побегов остаются вегетативными. Корневая система поверхностная, комбинированная, разрастается в глубину и в радиальном направлении. Продолжительность молодого генеративного состояния довольно большая – 25-30 лет.

В СРЕДНЕВОЗРАТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии особи рябины достигают своего максимального развития. Высота деревьев – 18-22 м, диаметр стволов 20-25 см. Крона становится округлой и туповершинной. Это связано с ослаблением роста главной оси и потерей ею лидирующего положения. Она становится незаметной среди мощных боковых ветвей. Крона формируется на высоте 8-10 м, в ней начинается отмирание боковых побегов в основании крупных ветвей II-III порядков. Из спящих почек в нижней части ствола появляются порослевые побеги, достигающие 0,5-1 м высоты и не имеющие собственных придаточных корней – побеги дополнения по классификации М.Т.Мазуренко и А.П.Хохрякова (1977). Их появление связывают с началом старения. Цветение и плодоношение обильные, особенно на открытых местообитаниях. Корневая система поверхностная, в ней преобладают придаточные скелетные корни, расположенные горизонтально, длиной 3-5 м и диаметром 3-6 см. Исследованные нами модельные деревья имели календарный возраст 67-90 лет.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии процессы отмирания преобладают над процессами новообразования. Крона плоско-округлая, нередко асимметричная. Максимальная ширина кроны приходится на ее верхнюю часть. Появляются мертвые сучья, нередко усыхают не только отдельные скелетные ветви, но и верхняя часть кроны. Облиственные побеги сосредоточены на конечных разветвлениях осей. В массе появляются побеги дополнения. Жизнеспособность спящих почек сохраняется практически до полного отмирания ствола. Наблюдается ослабление цветения и плодоношения. Стволы часто поражены сердцевинной гнилью. Календарный возраст старых генеративных деревьев 90-120 лет. В корневой системе отмирает часть крупных скелетных корней.

Особи рябины в СЕНИЛЬНОМ возрастном состоянии встречаются редко. Это усыхающие, уже не плодоносящие деревья с почти полностью отмершей кроной. Верхушка их сухая или обломлена. У основания ствола имеются эфемерные побеги дополнения с листьями полувзрослого типа. Разрушается не только побеговая, но и корневая система. Длительность этого возрастного состояния невелика (порядка 10 лет).

На полянах и опушках черневых лесов рябина растет чаще всего в форме **немногоствольного дерева** (рис. 7). Эта биоморфа характеризуется одновременным развитием 2-3 стволов примерно равного диаметра. Высота – 10-12 м, диаметр стволов достигает 15-20 см. Образование

такой жизненной формы обусловлено ранним (в имматурном и виргинильном возрастных состояниях) пробуждением спящих почек в основании ствола и ростом дочерних скелетных осей параллельно с материнской. Каждый ствол имеет собственную крону и самостоятельную придаточную корневую систему. Пробуждение спящих почек А.А.Чистякова (1988) связывает с резким переходом от обитания под пологом леса к жизни на полном свету (при вывале соседних деревьев, вырубке). Материнский ствол раньше вступает в генеративный период и раньше отмирает по сравнению с дочерними. За счет смены поколений скелетных осей онтогенез этой жизненной формы растянут, особенно генеративный период.

В сосновых лесах рябина имеет жизненную форму **деревца** или **аэроксильного кустарника**. Онтогенез деревца проходит по тому же пути, что и одноствольного дерева. Эти две жизненные формы отличаются только морфометрическими показателями. В сосновых лесах рябина не достигает такого мощного развития, как в черневых. Высота особей

– 4-8 м, число стволиков у кустовидной формы – 4-7, диаметр их – 1-8 см. Как правило, в кусте имеются дочерние оси 2-3 поколений, которые возникают из спящих почек неодновременно и существенно различаются по диаметру и возрасту. Кущение начинается в виргинильном возрастном состоянии. Цветение и плодоношение отмечается уже в 18-20 лет, соответственно раньше по сравнению с жизненной формой дерева наступает старение материнской оси. В средневозрастном генеративном состоянии наиболее старые оси отмирают, по мере старения куста число отмерших осей возрастает. Онтогенез аэроксильного кустарника растянут по сравнению с одноствольным деревом, хотя продолжительность жизни стволика не превышает 70-80 лет.

Специфика онтогенеза рябины в сомкнутых черневых лесах состоит в полегании и укоренении первичного побега в ювенильном возрастном состоянии. Образуется жизненная форма **факультативного стланика**. Практически у всех ювенильных особей в пихтовом лесу побег имеет плагиотропную часть длиной 5-25 см, на которой развиваются придаточные корни – формируется эпигеогенный ксилоризом. Только верхушка побега, не превышающая 25-30 см, продолжает расти ортотропно. В имматурном возрастном состоянии начинается ветвление ортотропной части побега и пробуждаются спящие почки на полегшей части. Побег, возникающие на ксилоризоме, могут расти ортотропно, но чаще полегают, укореняются и обеспечивают дальнейшее вегетативное разрастание стланика. Для стлаников характерен сокращенный вариант онтогенеза – без изменения условий существования они не пере-

ходят к цветению и плодоношению. При улучшении условий освещения могут образовывать древесные и кустарниковые формы.

## КУСТАРНИКИ

### 2. Онтогенез караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.)

Карагана древовидная – это кустарник или деревце высотой (1)2-5 м из сем. *Fabaceae* с зеленовато-серой или серовато-буроватой перидермой. Листья парно-, иногда ложнопарно-перистосложные, на конце оси с небольшой щетинкой. Листочки в числе (3)4-7(8) пар, длиной 7-25 мм, шириной 3-12 мм, эллиптические, широкоовальные, иногда яйцевидные, с обеих сторон опушенные или почти голые. Цветки на длинных цветоножках, сочлененных в верхней части, собраны обычно по 2-5 в виде пучка, реже одиночные. Чашечка около 6 мм длины, колокольчатая, более-менее опушенная, иногда почти голая, с короткими, широко-треугольными зубцами. Венчики желтые, длиной 16-20 мм. Завязь слабо опушенная или голая. Бобы длиной 3-3,5 см, шириной 4-5 мм, линейно-цилиндрические (Курбатский, 1994).

Карагана древовидная широко распространена в лесной, реже в степной зоне Сибири, заходит в Среднюю Азию и Монголию; произрастает в разреженных лесах, по опушкам, берегам рек, на открытых каменистых склонах (Пояркова, 1945).

Этот кустарник широко используется в лесном хозяйстве как почвозащитный и почвоулучшающий подлесок, подгон (Гордеева, 1949; Ткаченко, 1952; Смирнов, 1961; Гире, 1965); применяется для облесения промышленных отвалов (Тарчевский, Хамидулина, 1966). Прекрасный медонос, дающий в культуре до 250-350 кг меда с гектара (Копелькиевский, 1954; Смарагдова, 1954; Глухов, 1955; Мурахтанов, 1972), а в естественных условиях произрастания на Салаирском кряже – до 123 кг с гектара (Ревакина, 1987). Кора, листья и корни караганы издавна используют в народной медицине при атеросклерозе, головной боли, катаре верхних дыхательных путей и других заболеваниях (Уткин, 1931; Крылов, Степанов, 1975; Дудко, 1982; Шпекина, Маничева, 1986).

Онтогенез караганы древовидной описан нами на Салаирском кряже (в пределах Новосибирской и Кемеровской областей), в четырех типах местообитаний: в караганниках (кустарниковых фитоценозах с доминированием в верхнем ярусе караганы древовидной, расположенных преимущественно на склонах южных экспозиций), в черневых лесах (осиновых и пихтовых) с крупнотравным травостоем и предгорных травяных сосновых лесах. Нами описано 4 типа онтогенеза в соответствии с типом местообитания (Лашинский, Ревакина, 1986). Схема путей онтогенеза представлена на рис. 8.

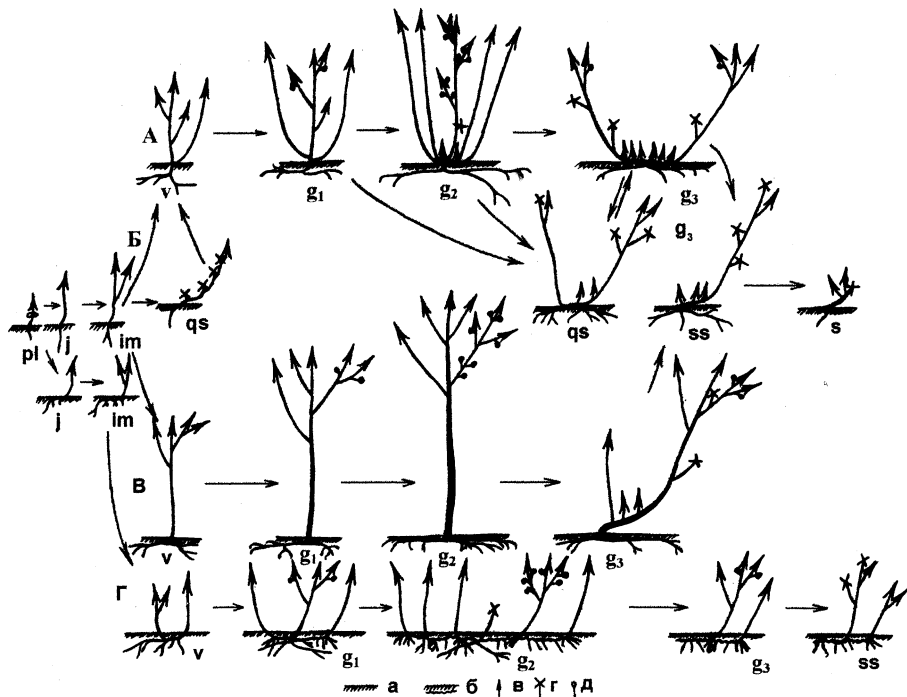


Рис. 8. Схема онтогенеза караганы древовидной в разных местообитаниях Салаира:

А – в караганнике; Б – в пихтовом лесу; В – в осиновом лесу; Г – в сосновом лесу; а – уровень почвы; б – ксерилозом; в – нарастающая ось; г – отмерший участок оси; д – генеративный укороченный побег

**ПРОРОСТКИ** – однобоговые растения с двумя простыми семядолями эллиптической формы, сохраняющимися в течение всего первого сезона вегетации, 1-4 листьями с обратнойцевидными, выемчатыми на верхушке листочками и малоразветвленной системой главного корня. Гипокотиль длиной 1-4 см, базальная часть его нередко полегает. Первые 1-2 листа тройчатые, последующие перисто-сложные с двумя парами листочков. Высота проростков – 5-10 см.

**ЮВЕНИЛЬНОЕ** возрастное состояние начинается с момента опадения семядолей (на второй год после прорастания семени) и длится обычно до 7-12 лет. Весной трогается в рост верхушечная почка, остальные почки становятся спящими. Побег нарастает моноподиально и не ветвится. Однако нередко верхушечная почка повреждается и отмирает, в этом случае наблюдается перевершинивание. Чаще всего оно происходит в неблагоприятных условиях развития. Высота ювенильных особей – 10-40 см. Они несут перисто-сложные листья с 2-4 парами овальных листочков. Корневая система стержневая. Главный корень длиной 10-20 см растет вертикально или косо вниз. Иногда (чаще всего в сосновом лесу) побег полегает в базальной части и на нем образуются придаточные корни.

В **ИММАТУРНОМ** возрастном состоянии появляются побеги ветвления из пазушных почек. Боковые побеги, как и главная ось, нарастают моноподиально (этот тип нарастания сохраняется в течение всей жизни кустарника). Происходит дифференциация побегов на удлиненные и укороченные. Укороченные розеточные побеги развиваются на прошлогоднем приросте по всей его длине и имеют 3-5 листьев. Листья по степени сложности приближаются к листьям взрослых растений и имеют 4-5 пар листочков. Главный корень начинает отмирать с апикального конца и заменяется хорошо развитыми боковыми корнями, которые растут горизонтально к верхнему слою почвы. Высота имматурных особей 30-100 см, длительность этого возрастного состояния около 8 лет.

Дальнейшее развитие караганы древовидной идет разными путями в зависимости от фитоценотической обстановки.

В достаточно благоприятных условиях растения на 15-20-й год жизни переходят в **ВИРГИНИЛЬНОЕ** возрастное состояние, длящееся около 5 лет. На открытых местообитаниях (караганники, поляны, вырубки) в этом возрастном состоянии начинается формирование куста с появлением осей возобновления на надземной части материнской оси (рис. 8, а). Цикл развития побегов и систем побегов караганы древовидной описан М.Т.Мазуренко и А.П.Хохряковым (1977). Виргинильные кусты имеют до 7 осей и среднюю высоту 1,85 м при диаметре кроны 60-65 см. Укороченные побеги несут розетки из 3-5 листьев взрослого типа с 4-6 парами



листочков. Корневая система поверхностная, представлена боковыми и придаточными горизонтальными корнями, расположенными на глубине 10-15 см, и несколькими вертикальными, якорными.

В сосновом лесу куст формируется иным способом (рис. 8, г). Здесь основание материнского побега погружено в почву за счет контрактивной деятельности придаточных корней, образующихся на плагитропной части побега еще в ювенильном состоянии. Спящие почки, находящиеся под землей, дают начало гипогеевым корневищам в понимании И.Г. и Т.И.Серебряковых (1965). Корневища представляют собой этиолированные побеги, несущие чешуевидные листья. Они нарастают моноподиально на глубине 5-7 см в течение одного или нескольких лет, затем верхушка их изгибается, выходит на поверхность почвы и дает начало оси возобновления. Длина корневищ – 10-50 см, диаметр – 0,5-1,5 см. Они быстро лигнифицируются, на них появляются придаточные корни – образуются ксилоризомы (термин Т.Г.Дервиз-Соколовой, 1966).

Под пологом осинового леса оси возобновления у караганы в виргинильном возрастном состоянии не возникают (рис. 8, в). В этом случае к виргинильным мы относили деревца, приближающиеся по габитусу к генеративным, с полностью сформированной системой первичного побега, но еще не цветущие.

Таким образом, в виргинильном возрастном состоянии в разных местообитаниях начинают формироваться разные жизненные формы караганы древовидной: на открытых местах она представляет собой аэроксильный кустарник, в сосновых лесах – геоксильный кустарник, в осиновых – деревце (названия жизненных форм даны по И.И.Истоминой и Н.Н.Богомоловой (1991).

Находясь под пологом пихтового леса, карагана испытывает настолько сильный недостаток света, что из иматурного переходит в квазисенильное состояние (рис. 8, б). К квазисенильным относятся растения, способные длительно находиться на низшем уровне жизненности и омолаживаться при улучшении условий существования (Смирнова и др., 1984). Квазисенильные особи караганы имеют 1-2 тонких оси высотой 25-40 см, многократно перевершиненные, нередко полегающие, и – утолщенную подземную часть с «пеньками» от отмерших осей. Подземная часть гораздо старше по абсолютному возрасту, чем надземные побеги, которые часто отмирают, прожив 5-10 лет, и заменяются новыми. Только при изменении условий освещения в результате вывала пихты рост и развитие караганы резко ускоряется, растения переходят из квазисенильного состояния в виргинильное (рис. 8).

Начало цветения отмечает переход особей в генеративный период онтогенеза. Это происходит обычно в 25-30 лет.

В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии у караганы древовидной наиболее интенсивно идут процессы роста – линейный прирост оси достигает 25-30 см. Цветение и плодоношение необильные. Большинство побегов остаются вегетативными. Цветки образуются лишь на укороченных побегах – плодушках, удлиненные побеги остаются вегетативными и выполняют скелетную функцию. Габитус молодых генеративных особей характеризуется небольшим количеством скелетных осей (в среднем 2-3), компактной кроной и отсутствием признаков отмирания в побеговой системе. Корневая система такого же типа, как у виргинильных особей, но отличается большим количеством, длиной, разветвленностью корней, охватом большей площади питания.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии особи достигают своего максимального развития. На открытых местообитаниях куст может содержать 80-100 (в среднем 30-40) скелетных осей I-III порядков, высота его 3-4 м, диаметр кроны – 2-2,5 м. Средний диаметр осей – 3-4 см. Длительность жизни осей – 60-70 лет. Цветение обильное. Из морфологических структур, возникающих в этом возрастном состоянии, необходимо отметить побеги дополнения, образующиеся во внутренней части куста из спящих почек. Их появление М.Т.Мазуренко и А.П.Хохряков (1977) связывают с началом старения. По мере разрастания куста часть осей, располагающихся по периферии, может полегать в своей базальной части, у них формируется собственная придаточная корневая система. В центральной же части происходит отмирание наиболее старых скелетных осей, что в дальнейшем может привести к распаду куста на партикулы.

В сосновом лесу высота ее кустов редко превышает 1,5 м, диаметр скелетных осей – 1-1,5 см. Куст представляет собой систему скелетных осей, связанных между собой в подземной части ксилоризомами, каждый из которых достигает 1 м длины и 0,5-2 см толщины. Ксилоризома ветвятся под землей до IV-V порядков, образуя сплошную сеть.

Древовидные особи караганы под пологом осинового леса нередко достигают 7-8 м в высоту, имея диаметр стволов у основания до 20 см.

Корневая система, как и надземная сфера, достигает большой мощности. Она представлена системой придаточных корней – горизонтальных, залегающих на глубине 15-20 см или вертикальных, якорных, имеющих многочисленные разветвления. Горизонтальная проекция корневой системы примерно совпадает с проекцией кроны, за границу которой корни обычно не выходят, вертикально углубляясь в почву. Длина их – до 6

м, глубина проникновения 1-1,5 м, но основная масса корней располагается в слое 0-50 см.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ возрастном состоянии процессы отмирания преобладают над процессами новообразования. Куст распадается на несколько партикул за счет выживания средней, наиболее старой его части. Старение особи выражается также в редукции числа скелетных осей, ослаблении генеративной способности. И у кустовидных, и у древовидных особей в массе развиваются побеги дополнения. Жизнеспособность спящих почек сохраняется практически до полного отмирания оси.

В пихтовом лесу карагана может переходить из генеративного состояния (которое возможно только в окнах) опять в квазисенильное, оказавшись под пологом пихты в случае зарастания окна. Цветение и плодоношение у нее прекращаются, часть осей отмирает, другие полегают, изгибаются, стремясь избежать затенения пихты. Это состояние обратимо, и при улучшении условий освещения карагана вновь способна цвести и плодоносить. Имея большую отмершую часть, и не отличаясь обильным цветением, такие особи могут быть отнесены к старому генеративному возрастному состоянию.

СУБСЕНИЛЬНОЕ возрастное состояние характеризуется полной потерей способности к цветению. Куст к этому времени уже распался на партикулы, включающие одну или несколько осей с побегами дополнения. Живые ветви сохраняются только в верхней части скелетных осей. Новые оси уже не образуются, происходит постепенное отмирание старых. В корневой системе также преобладают процессы отмирания. После распада куста его корневая система теряет свою целостность и состоит из нескольких самостоятельных частей.

Особи в СЕНИЛЬНОМ возрастном состоянии встречаются исключительно редко. Они содержат остатки отмерших осей с небольшим числом вегетативных побегов из спящих почек.

Из-за постепенного отмирания осей и отсутствия четкой периодичности в появлении их новых поколений трудно установить абсолютный возраст взрослого куста караганы. Длительность жизни одной оси сильно варьирует в зависимости от местообитания и составляет от 40-45 лет в сосновом лесу до 120-150 лет – в осиновом. Большой запас спящих почек и сохранение ими жизнеспособности в течение всей жизни оси способствуют тому, что в благоприятных экологических условиях (в осиновых лесах и караганниках) онтогенез караганы древовидной длится не менее 200 лет, из них примерно 3/4 составляет генеративный период. В сосновом лесу длительность жизни особи увеличивается за счет вегетативного разрастания.

### 3. Онтогенез смородины темно-пурпуровой (*Ribes atropurpureum* С.А.Мей.)

Смородина темно-пурпуровая – кустарник высотой до 1,7 м из сем. *Grossulariaceae*. Однолетние ветви с коричневой, старые с серо-бурой или темно-пурпуровой корой. Листовые пластинки с 5 или 3 острыми надрезами, по краям острозубчатые, с выемчатым основанием, нижняя поверхность, как и листовые черешки, пушистые. Цветет в конце мая – начале июня. Соцветия – короткие кисти с густо опушенной осью. Прицветники яйцевидные. Гипантии темно-пурпуровые. Чашелистики грязно-лиловые или светло-лиловые, по краю опушенные. Лепестки пурпуровые, вверху круто расширенные (вееровидные). Плод – паракарпная ягода. Ягоды пурпуровые, 8-10 мм в диаметре, кислые, с крупными кубаревидными семенами, около 2,5 мм длины (Мальшев, 1994). Плоды созревают во второй половине июля. Урожайность смородины темно-пурпуровой на открытых участках леса, гарях, вырубках составляет 110-240 кг/га (Тимошок, 1984).

Ареал смородины темно-пурпуровой охватывает Алтае-Саянскую горную область и горы Прибайкалья (Коропачинский, 1983). В горы поднимается до верхней границы леса, примерно до 1900 м. Растет на опушках пихтовых и кедровых лесов, в черневой тайге, на каменистых субальпийских лугах, на каменных россыпях, берегах горных рек и озерном галечнике. Обитает преимущественно в условиях влажного климата, проникает на равнину по долинам рек, в сухих континентальных районах отсутствует (Растительный..., 1976; Хлонов, 1979; Мальшев, 1994; Куриленко, 1997).

Плоды смородины темно-пурпуровой содержат аскорбиновую кислоту, антоцианы, лейкоантоцианы и катехины, много таннинов, пектиновых веществ, арбутин, сахара. Зрелые ягоды употребляются для приготовления десертных блюд: киселей, компотов, муссов, морсов. Широко используются в кондитерской промышленности для приготовления мармеладов, пастилы, желе, варенья, джемов. Из смородины готовят вина, настойки. Благодаря содержащимся в ягодах пектиновым веществам, которые, попадая в желудочно-кишечный тракт, набухают, образуя слизистые растворы, являющиеся хорошим адсорбентом кишечных токсинов, и наличие дубильных веществ, обладающих вяжущим свойством, сок применяют при спастических колитах и энтероколитах. Кроме того, пектиновые вещества способны выводить из организма холестерин, поэтому их рекомендуют при атеросклерозе. Сок смородины применяют для выведения из организма мочекислых солей (Полезные..., 1989). В традиционной медицине ягоды применяют при

простудных заболеваниях, в качестве жаропонижающего и потогонного средства (Соколов, Замотаев, 1984).

Материал для описания онтогенеза смородины собран в крупнотравном осиново-пихтовом лесу, расположенном на пологом склоне северной экспозиции в осевой части Салаирского кряжа (Тогучинский р-н Новосибирской области). На Салаирском кряже смородина темно-пурпуровая обычна в подлеске черневых лесов. Она часто доминирует в кустарниковом ярусе, а на полянах и вырубках образует сомкнутые заросли. Исследования проводились на трех участках: в распадающемся пихтовом лесу с преобладанием смородины темно-пурпуровой в кустарниковом ярусе и крупнотравным травостоем; на крупнотравно-вейниковой поляне и в молодом сомкнутом пихтовом лесу с мелкотравным травостоем (Тищенко, 2000).

Проведенные исследования показали, что семенному возобновлению смородины, как и других кустарников черневых лесов, препятствует мощно развитый ярус крупнотравья (Тищенко, 2001), поэтому основной способ возобновления смородины – вегетативный, посредством эпигеогенных ксилоризомов. Только 2,4% всех обследованных особей имели семенное происхождение. Все они были обнаружены под пологом молодого сомкнутого пихтового леса с неразвитым травяным ярусом. Поскольку смородина на Салаире возобновляется преимущественно вегетативным путем, мы рассматривали онтогенез особей вегетативного происхождения. Онтогенез смородины темно-пурпуровой представлен на рис. 9.

**ЮВЕНИЛЬНОЕ** возрастное состояние начинается с момента прорастания спящей почки на эпигеогенном ксилоризоме. Парциальные побеги этой группы представляют собой неветвящиеся растения с моноподиальным типом нарастания и придаточной корневой системой, располагающейся в верхнем слое почвы. Листья 3-5-лопастные, расположены обычно только на последнем годичном приросте, остальные приросты одревесневают и, как правило, почки на них не раскрываются, переходя в разряд спящих. Листья и черешки довольно густо опушены. Высота ювенильных растений в среднем 20-40 (до 87) см. У растений нормальной жизнестойкости продолжительность ювенильного возрастного состояния 1-2 года. У побегов, находящихся в условиях сильного затенения и имеющих низкую жизнестойкость, ювенильная фаза онтогенеза растягивается на 9-13 лет. При этом побег частично или полностью полегает, укореняется, и из спящих почек на нем образуются новые побеги, которые тоже, в свою очередь, полегают и укореняются. Так образуется у смородины темно-пурпуровой жизненная форма факультативного стланика, характерная для молодого сомкнутого пихтового леса.

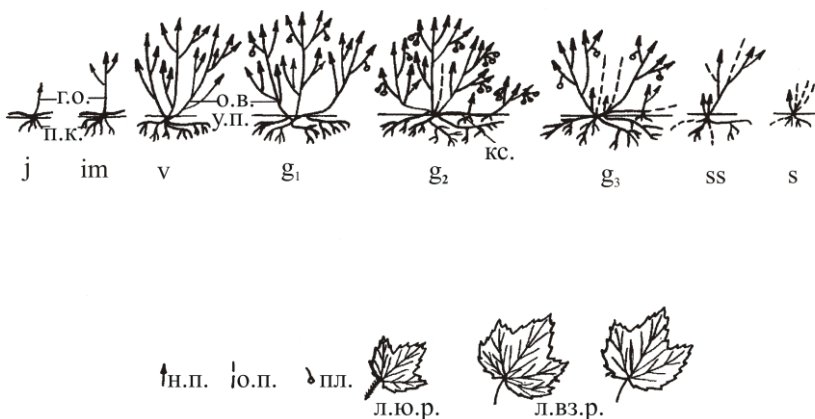


Рис. 9. Онтогенез парциального куста смородины темно-пурпуровой:

г.о. – главная ось; о.в. – ось ветвления; п.к. – придаточные корни; кс. – ксилоризом; н.п. – нарастающий побег; о.п. – отмерший побег; пл. – плод; л.ю.р. – лист ювенильного парциального побега; л.вз.р. – лист взрослого растения; у.п. – уровень почвы

ИММАТУРНОЕ возрастное состояние в нормальных эколого-ценологических условиях начинается на 2-3-й год развития парциального побега. Моноподиальный тип нарастания сохраняется, лишь при повреждении верхушечной почки главный побег замещается боковым из верхней пазушной почки. Начинается ветвление главного побега. Боковые побеги развиваются обычно на приросте предыдущего года, иногда трогаются в рост спящие почки на приросте первого года, тогда образуется кустовидное парциальное образование. Для имматурных растений характерен II-IV порядки ветвления главного побега. Кроме удлиненных, на одревесневших приростах предыдущих лет образуются укороченные вегетативные побеги. Листья 5-лопастные, взрослого типа. Они менее густо опушены по сравнению с листьями ювенильных растений, особенно черешки. Высота – 40-50 (до 100) см. Имматурное возрастное состояние обычно длится 2-3 года, но у стланиковой формы роста смородины встречаются 10-14-летние имматурные парциальные образования, которые затем отмирают, не переходя в следующие возрастные состояния.

ВИРГИНИЛЬНОЕ возрастное состояние у растений нормальной жизнениности начинается с 4-5 лет и длится 2-3 года. Однако изредка встречаются 12-15-летние виргинильные растения. Побеговая система в этом

возрастном состоянии полностью сформирована, отсутствуют лишь генеративные побеги. Ветвление идет до IV-V порядков. Высота – 0,8-1,2 м. В большинстве случаев в виргинильном возрастном состоянии начинается кущение. Растение имеет жизненную форму компактного геоксильного кустарника с 2-6 скелетными осями, образующимися из спящих почек в подземной части материнской оси. Полегания скелетных осей и образования эпигеогенных ксилоризомов в этом возрастном состоянии, как правило, не происходит. Лишь небольшая часть виргинильных растений остаются одноосными, то есть имеют жизненную форму деревца с полностью сформированной кроной. Корневая система поверхностная, образована горизонтально расположенными придаточными скелетными корнями.

**МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ** возрастное состояние начинается в 7-8 лет. Продолжительность этой фазы онтогенеза – 1-2 года. Молодые генеративные растения по структуре побеговой системы сходны с виргинильными. Ветвление у них также идет до IV-V порядков. Признаки отмирания и усыхания в кроне отсутствуют. Цветение и плодоношение необильные – до 10 генеративных побегов на куст. Плодовые почки, из которых образуются короткие веточки–плодушки с одной цветочной кистью, расположены в верхней части кроны на 2-летних приростах. Более старые части побегов не имеют плодушек. В лесных фитоценозах в генеративный период переходят только растения, находящиеся в окнах древесного полога. При отсутствии прорывов в древесном пологе смородина, как и другие кустарниковые виды (Тищенко, 2001), не переходит в генеративный период. Поэтому на участке молодого сомкнутого леса генеративные особи отсутствуют.

Что касается жизненной формы молодых генеративных растений, чаще всего она остается той же, что и в виргинильном возрастном состоянии: компактного геоксильного кустарника или деревца. Однако отдельные скелетные оси могут полегать и укореняться. В этом случае образуется жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника. Обычно это происходит на участке распадающегося черногого леса.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ** состояние начинается в 8-9 лет. Вегетативная и генеративная сферы максимально развиты. Ветвление побегов идет до VII порядка. Высота кустов – 1,4-1,7 м, диаметр стволиков – 2-2,5 (4) см. Цветение и плодоношение обильные, особенно на полянах и вырубках. Число цветочных кистей до 270-275 шт. на куст. Кроме одиночных веточек–плодушек, расположенных на двулетних приростах, образуются группы цветочных кистей на границах однолетних и двулетних участков побегов. Количество скелетных осей

в кусте от 1 до 20-25. Начинается усыхание и отмирание побегов ветвления в кроне и целых скелетных осей. Материнская ось у смородины живет 16-19 лет. В течение жизни из спящих почек в ее основании образуются побеги формирования, которые дают скелетные оси II порядка. После отмирания материнской оси онтогенез особи продолжается за счет дочерних осей II, III и т.д. порядков. Корневая система поверхностная, достигающая 2-2,5 м в диаметре.

Для средневозрастных генеративных особей в распадающемся пихтовом лесу типична жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника, на поляне преобладает биоморфа компактного геоксильного кустарника, 30% особей на поляне и 14% на участке распадающегося леса остаются одноосными и сохраняют жизненную форму деревца. При образовании жизненной формы эпигеогенно-геоксильного кустарника куст становится рыхлым – часть осей или их основания полегают, из спящих почек на них образуются ортотропные побеги, у которых формируется собственная придаточная корневая система, и они проходят свой онтогенез, начиная с ювенильного возрастного состояния.

Средневозрастное генеративное состояние наиболее длительное в онтогенезе смородины. Продолжительность его, также как и абсолютный возраст куста, установить трудно, поскольку в онтогенезе происходит смена нескольких поколений скелетных осей. Ориентировочно средневозрастное генеративное состояние длится 15-20 лет.

СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние начинается примерно в 25-30 лет (у одноосных растений – в 15-18 лет). В этом возрастном состоянии отмечается выраженное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: идет массовое усыхание побегов ветвления и целиком скелетных осей. Порядок ветвления побегов снижается до IV-VI. Высота особей – 1,3-1,5 м, в кусте – 1-3 живых скелетных оси диаметром до 2 см. Новые побеги формирования уже не образуются. Спящие почки у основания скелетных осей дают начало лишь слабым недолгоживущим побегам дополнения. Генеративная функция ослаблена – число генеративных побегов на куст не превышает 10, расположены они, как и у молодых генеративных растений, одиночно на двулетних приростах. Форма корневой системы сохраняется, хотя возможно отмирание отдельных скелетных корней. У особей, имеющих жизненную форму эпигеогенно-геоксильного кустарника, возможно начало партикуляции. Дочерние образования при этом могут находиться в различных возрастных состояниях – от ювенильного до сенильного. Продолжительность старого генеративного состояния – 3-5 лет.



Особь в СУБСЕНИЛЬНОМ возрастном состоянии у смородины встречаются редко. Они представляют собой неплодоносящие деревья с полусохшей кроной или кусты, у которых большинство скелетных осей отмерло, а у живых отсутствуют генеративные побеги и в массе усыхают побеги ветвления. У основания живых осей имеются немногочисленные побеги дополнения. Порядок ветвления скелетных осей III-IV. Высота особей – 1,1-1,3 м, диаметр стволиков – 1,5-1,8 см. В корневой системе отмирают крупные скелетные корни. Куст распадается на партикулы, причем омоложения при этом не происходит, так как спящие почки на ксилоризомах либо уже утратили жизнеспособность, либо дают небольшие слабые побеги, чаще всего не укореняющиеся. Продолжительность субсенильного возрастного состояния невелика.

Особь в СЕНИЛЬНОМ возрастном состоянии также встречаются редко. Это растения с полностью засохшими кронами и немногочисленными побегами дополнения у основания скелетных осей. Живые вегетативные побеги имеют I-II порядки ветвления, высота их – 0,4-0,5 м, диаметр – 0,2-0,8 см. Разрушаются не только побеговая, но и корневая системы. Продолжается старческая партикуляция без омоложения дочерних особей. Продолжительность сенильной фазы онтогенеза не более 2-3-х лет.

Онтогенез семенных особей идет аналогично онтогенезу вегетативных. Отличительные признаки возрастных состояний у соответствующих групп растений семенного и вегетативного происхождения совпадают. Разница заключается лишь в наличии главного корня у семенных особей в начале онтогенеза. В иматурном или в виргинильном возрастном состоянии главный корень начинает отмирать, и к концу прегенеративного периода корневая система становится придаточной с преобладанием горизонтальных скелетных корней. По темпам развития семенные растения на начальном этапе онтогенеза (в ювенильном возрастном состоянии) отстают от вегетативных, но на иматурной стадии развития начинают опережать их по морфометрическим показателям, а в виргинильном возрастном состоянии эти две группы выравниваются по всем параметрам.

## ЛИАНЫ

### 4. Онтогенез княжика красивого, или сибирского (*Atragene speciosa* Weinm.)

Княжик красивый (сем. *Ranunculaceae*), до недавнего времени известный в литературе как княжик сибирский *Atragene sibirica* L. (Serov, Jarvis, 1988; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1995), – кустарниковая листолазающая лиана, достигающая высоты 3-4 м, с довольно тонкими побегами, несущими дважды тройчатосложные листья и одиночные актиноморфные цветки. Цветок имеет двойной околоцветник из 4-х желтоватых или почти белых чашелистиков, 16 лопатчатых вогнутых на верхушке лепестков, того же цвета, что и чашелистики, многочисленные спирально расположенные тычинки с более или менее развитыми двугнездными пыльниками и расширенными нитями, несущими в средней части нектароносную ткань и многочисленные сидячие клиновидные плодолистики, снабженные длинными перистоопушенными стилодиями. Плод – многоорешек. Плодики – орешки, клиновидные по форме, длиной 3,5-4 мм и шириной 2 мм, опушенные короткими волосками, на верхушке вытянутые в длинные (до 5 см) стилодии, опушенные довольно длинными, отстоящими, серовато-белыми волосками, включают по одному прямому семязачатку.

Надземная часть содержит сапонины, флавоноиды, витамин С, плоды – жирное масло (10%).

Используется, главным образом, в народной медицине: в монгольской медицине – как стимулирующее и общеукрепляющее средство, в тибетской – отвар и настой надземной части растения и цветков применяются при асците, отеках, гастритах и раке желудка, женских заболеваниях, простуде, головной боли, малярии, эпилепсии, при лечении ран, наружно – при чесотке. Оказывает также бактерицидное действие, усиливает работу сердца (Растительные ресурсы СССР, 1984).

Продуктивность воздушно сухой надземной массы на Южном Урале в лесном поясе достигает 150 кг на га (Уланова, Зайцева, 1979).

Среди княжиков, обитающих в России, княжик красивый отличается наиболее широким евразийским ареалом, охватывающим Север европейской части, Западную Сибирь, включая Алтай, Восточную Сибирь, от 70° сев. шир. до Забайкалья и Дальний Восток. За пределами России вид обитает в Скандинавии, в горах Средней Азии и Монголии. Произрастает в хвойных и лиственных лесах, по лесным опушкам, лесным лугам, в прибрежных зарослях, в горных районах по каменистым склонам, скалистым обнажениям, местами поднимаясь за пределы лесного пояса.

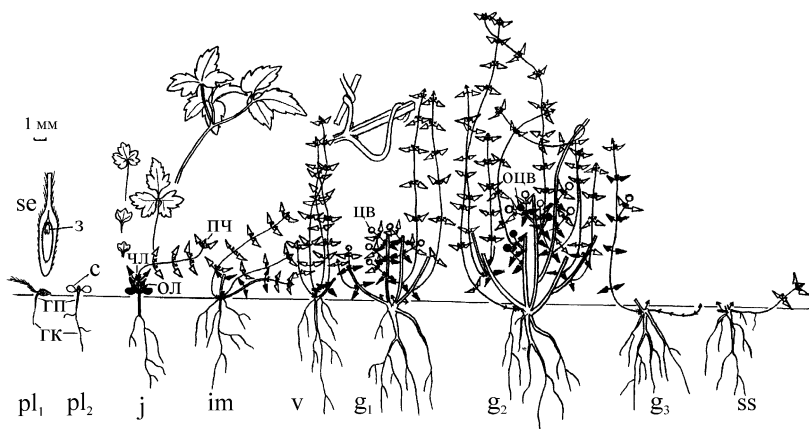


Рис. 10. Онтогенез княжика красивого:

з – зародыш; гп – гипокотиль; гк – главный корень; с – семядоли;  
 чл – чешуевидный лист; ол – отмерший лист; пч – почка; цв – цветок;  
 оцв – отмерший цветок

Разновозрастный материал привезен с Алтая, Тянь-Шаня и выращен из семян в ботаническом саду МГУ. Онтогенез княжика сибирского представлен на рис. 10.

**СЕМЕНА** содержат эндосперм с запасом питательных веществ и небольшой по сравнению с длиной эндосперма (0,25) полностью сформированный прямой зародыш, расположенный на микропиллярном полюсе семени. Семедоли хорошо развиты, превосходят по длине осевую часть зародыша, почечка представлена недифференцированным конусом нарастания (Барыкина, Чубатова, 1983).

**ПРОРОСТКИ.** Прорастание семян длится более 3 месяцев. За это время зародыш заметно увеличивается в размерах. Проросток надземное гипокотиллярное. Проросток имеет зародышевый корешок, закрепляющий проросток в почве, гипокотиль, большая часть которого скрыта в почве, так что семядоли и почечка приподнимаются над поверхностью не больше чем на 3-5 мм.

**ВСХОДЫ,** появляющиеся в начале лета следующего года, имеют две короткочерешковые (4 мм) семядоли с яйцевидными или эллиптическими пластинками длиной 8 мм и шириной 4 мм, относительно корот-

кий гипокотиль, незаметно переходящий в слабо ветвящийся главный корень длиной до 7 см.

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ** в течение 2-3-х лет сохраняют розеточный главный или, реже, замещающий его боковой побег. Укороченные годичные приросты заканчиваются хорошо сформированными терминальными почками возобновления, защищенными 5-6 кожистыми, опушенными чешуями. Листья однолетних сеянцев очередные, короткочерешковые, с трехзубчатой у первых или трехлопастной у последующих листовой пластинкой, овальной в очертании, по ширине превышающей длину. На третьем году жизни из почки возобновления формируется удлиненный побег, несущий 2-5 пар супротивных листьев. В листовой серии такого ди-трициклического первичного побега прослеживается смена первых простых трехлопастных листьев через трехраздельные и рассеченные тройчатосложными и дважды-тройчатосложными. Листорасположение приближается к накрест-супротивному, а в пазухах семядолей и первых листьев закладываются почки – намечается будущая зона кущения. С развитием на базальных метамерах побегов придаточных корней корневая система становится смешанной.

**ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ.** На 3-4-м году с отмиранием большей части главного побега моноподиальное возобновление сменяется симподиальным. Благодаря раскрытию 1-2-х спящих почек в основании главной оси, развиваются удлиненные побеги формирования, что определяет начало следующего этапа морфогенеза – этапа кустовидного роста. Способность к лазанию у ювенильных и имматурных особей еще не выражена. Не найдя опоры, тонкие побеги полегают, растение ведет себя как опирающаяся лиана. В зимний период побеги на большем протяжении отмирают, длина сохраняющихся участков с возрастом растения увеличивается.

**ВЗРОСЛЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОСОБИ** представляют собой листолазающие кустарниковые лианы. Функцию закрепления на опоре выполняют обвивающие ее черешки листа. В пазухах листьев, наряду с одиночными, формируются сериальные почки. В побеговой системе выявляется несколько систем побегов формирования, ветвящихся до побегов III порядка.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ** – листолазающие кустарниковые лианы – характеризуются четкой дифференциацией побегов на удлиненные вегетативные и развивающиеся на их прошлогодних приростах короткие генеративные. Емкость вегетативных почек невелика, кроме 3-4-х пар чешуй они включают зачатки 4-5 пар ассимилирующих

листьев, последующие метамеры годичного побега образуются в процессе его открытого роста. Генеративные побеги имеют большое число (6-7 пар) кроющих чешуй, 1-2 пары ассимилирующих листьев с пазушными почками и крупный терминальный цветок. У молодых генеративных особей цветonoсные побеги отмирают целиком, просуществовав 1 год. Иногда вместе с ними отмирают и несущие их ростовые побеги, полностью израсходовавшие запас жизнеспособных почек. Таким образом, цикл развития систем побегов формирования у молодых генеративных особей непродолжителен (2-4 года).

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ЭКЗЕМПЛЯРОВ побеговая система включает несколько, слабо ветвящихся скелетных осей. Аксиллярный комплекс представлен сериальными почками. Вегетативная часть генеративного побега сохраняется жизнеспособной в течение 2-3-х лет, его пазушные почки дают новые боковые цветonoсные побеги, которые, в свою очередь, также могут ветвиться. В результате этого у генеративных особей системы побегов формирования включают до 5 порядков ветвления, а их основной цикл растягивается до 10 лет. Погруженные в почву основания побегов часто укореняются. Зрелые генеративные экземпляры представляют собой геоксильные кустарники с лианоидными листолазающими удлинненными побегами, смешанной корневой системой, в которой хорошо развит главный корень.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ характеризуются отмиранием части систем побегов формирования; из их подземных спящих почек развиваются немногочисленные дополнительные побеги, растущие некоторое время под землей и укореняющиеся в узлах. Впоследствии они способны давать новые побеги формирования. Цветение подавленное, генеративные побеги немногочисленные.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ И СЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ в природе встречаются редко. У старых экземпляров из спящих почек на ксиллоподии развиваются слабые короткие ювенильного облика вегетативные побеги, которые быстро отмирают.

## КУСТАРНИЧКИ

### 5. Онтогенез тимьяна Палласа (*Thymus pallasianus* Н.Вr.)

Тимьян Палласа – многолетний, моноподиально нарастающий, стержнекорневой, вегетативно-полуподвижный кустарничек. Он формирует крупную куртину с большим числом сильно одревесневающих скелетных осей. Последние способны ветвиться, давать многочисленные побеги обогачения, укореняться в точках соприкосновения с почвой и формировать дочерние партикулы. Стебель округлый, короткоопушенный, в нижней части одревесневающий. Листья сидячие, узколинейно-лопатчатые, длиной 8-16 мм, шириной 0,5-1,5 мм, с наибольшей шириной у верхушки. По краю листа, от основания до его середины, имеются 5-7 пар волосков. Листья на поверхности голые, с заметными точечными железками и мало заметными жилками. Цветоносные побеги высотой 5-20 см, густо олиственные, несут укороченные побеги в пазухах листьев. Соцветие головчатое, компактное; чашечка узко колокольчатая, длиной 3,5-4 мм, лиловатая; зубчики верхней губы остро треугольные, почти одинаковые; венчик около длиной 7 мм, с короткой трубкой, ярко-лиловый. Орешки коротко эллипсоидальные, с прижатым основанием длиной до 1,25 мм, на поверхности мелко ямчатые. Цветет с конца июня по октябрь. Многие растения уходят под снег в цветущем виде.

Перспективное лекарственное, эфиромасличное и декоративное растение. Цветущая трава тимьяна обладает густым пряным запахом. Издавна используется в народной медицине и в бытовых целях. Сборщики заготавливают его наряду с другими видами тимьянов. Лечебные свойства тимьяна связаны с содержанием эфирного масла в цветущей траве. Водяной настой из травы обладает отхаркивающим, антисептическим, противовоспалительным, болеутоляющим, слабым снотворным действием. Но в первую очередь, это прекрасное средство для лечения кашля у детей. Травой тимьяна моют голову при головных болях, используют для ароматизации жилых помещений.

Перегонкой с водяным паром сухой травы тимьяна Палласа, собранной в Волгоградской области, Л.Казакевич и О.Соболевская получили 0,41-0,45% эфирного масла, содержащее до 8% фенолов (1928). Цвет масла слабозелтый, запах приятный, нежный, немного сладковатый.

Тимьян Палласа распространен в степных регионах европейской России (Воронежской и Ростовской областях, Нижнем Поволжье); растет исключительно по песчаным почвам, псаммофит.

В настоящее время ведутся работы по изучению интродукционных возможностей этого вида в Ботаническом саду Волгоградского государственного педагогического университета. Этот вид может широко использоваться в декоративном садоводстве, ландшафтном дизайне при создании альпийских горок и рокариев. Мы рекомендуем его высаживать вблизи санаторно-оздоровительных учреждений при организации аэрофитотерапевтических модулей, ароматических грядок для насыщения воздуха фитонцидами.

Исследуемый материал был собран на личном интродукционном участке автора. Онтогенетические состояния тимьяна Палласа представлены на рис. 11.

**ПРОРОСТКИ** дают очень нежные побеги длиной до 1 см с лопатчато-образными тонкими семядолями. Корневая система стержневая, имеются боковые корни I порядка.

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ** растения достигают от 3 до 7 см высоты и представлены главным удлинённым вегетативным побегом с 3-5 сформированными узлами, семядольные листья отмирают. Ассимилирующие листья линейные, длиной 0,5-0,8 см и шириной 2-2,5 мм, с короткими волосками по краю основания листа. Длина главного корня составляет 5-10 см, диаметр – 0,1 см; боковые корни продолжают расти.

**ИММАТУРНЫЕ** растения представлены достаточно развитым ортотропным удлинённым главным побегом в длину 10-15 см, в диаметре 1-1,5 мм. Одновременно из каждого узла главного побега формируются укороченные побеги обогащения. Одни из них начинают активный рост в длину. Корневая система стержневая, главный корень длиной до 12-20 см, диаметр – 0,2-0,4 см; образуются боковые корни II-III порядков.

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ** растения формируют небольшую куртинку диаметром 15-20 см. Главный побег практически неразличим среди других скелетных осей растения. Начинается одревеснение крупных побегов. Плагитропные побеги активно растут, достигая в длину 8-12 см, в диаметре 0,5-1 мм. В местах соприкосновения с почвой, они укореняются с помощью придаточных корней. На вершинах этих побегов верхушечная точка роста погибает, активизируются близлежащие побеги обогащения, которые быстро растут, формируют в дальнейшем дочернюю рамету. Главный корень сильно одревесневший, длиной 25-30 см, в диаметре 2-3 мм, с большим числом тонких боковых корней, число которых максимально в поверхностном слое почвы.

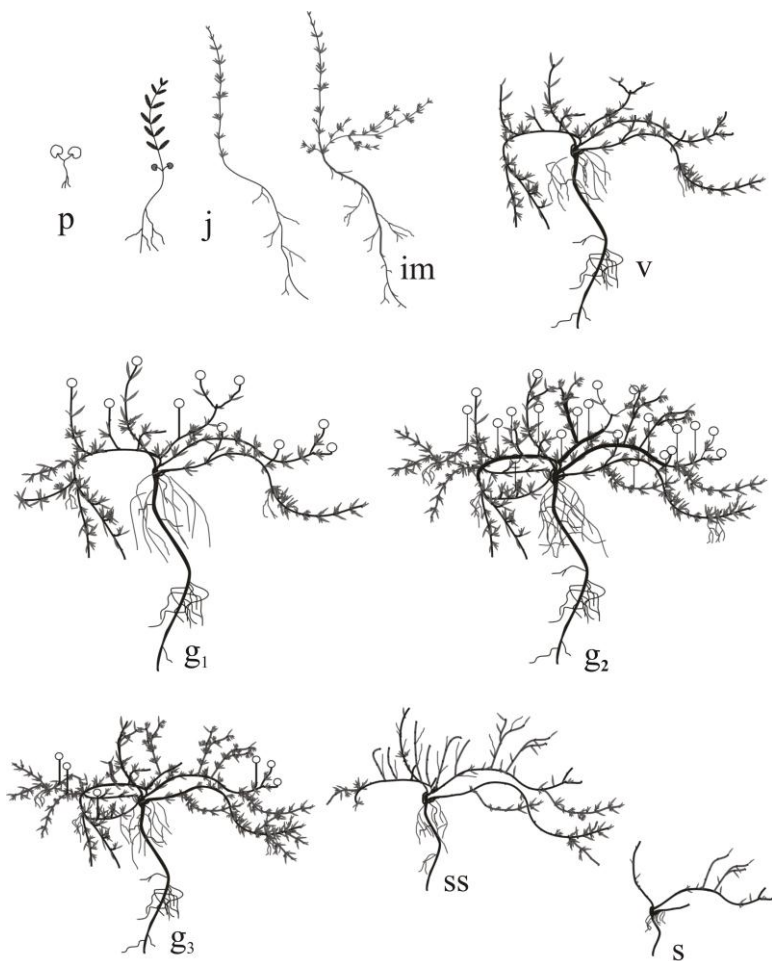


Рис. 11. Онтогенез тимьяна Палласа



**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения имеют 8-11 одревесневших вегетативных побегов 1-1,5 мм в диаметре. Из пазушных почек формируются генеративные побеги длиной 4-5 см. Их количество около 5-15. Соцветия состоят из 11-15 цветков. Главный и боковые корни активно растут.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** особи достигают максимальной степени развития вегетативной и генеративной сфер. Материнское растение формирует крупную куртину, состоящую из 5-7 наиболее развитых одревесневших скелетных осей и 40-55 боковых полуодревесневших побегов. Размер куртины может достигать 30-40 см. Диаметр главного стволика 6-7 мм. Длина молодых неодревесневших побегов – 9-16 см. В период цветения все растение густо покрыто головками лиловых соцветий, так что не видно зеленых частей побегов. Количество соцветий – 45-60 шт. Длина генеративных побегов – 6,5-8 см. Существует несколько дочерних рамет, пока еще сохранивших связь с материнским растением.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений наблюдается постепенное завершение цветения. Отмирает часть отцветших генеративных побегов. Прекращается рост новых побегов. Главный корень и боковые корни достаточно хорошо развиты.

У **СУБСЕНИЛЬНЫХ** особей процессы отмирания явно преобладают над процессами возобновления. Активно идут процессы сенильной партикуляции. Отмирают крупные побеги, связывающие материнское растение с дочерними раметами. Дочерние раметы обособляются. На растениях остаются 2-3 крупных одревесневших облиственных побега с небольшим числом живых пазушных укороченных побегов. Главный корень функционирует, отмирает часть скелетных корней и боковые корни.

**СЕНИЛЬНЫЕ** растения представляют собой однобокие куртинки, которые состоят из высохших базальных частей крупных скелетных осей. На побегах отсутствуют листья и пазушные укороченные побеги.

## ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

### ПОЛУКУСТАРНИЧКИ

#### 6. Онтогенез змееголовника кустарничкового (*Dracocephalum fruticosum* Steph.)

Змееголовник кустарничковый – безрозеточный полукустарничек с многоглавым каудексом из сем. *Lamiaceae*. Побеги возобновления моноциклические, разветвленные в надземной части, в базальной части – одревесневающие. После отмирания первичного побега моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Почки возобновления формируются в пазухах семядольных и настоящих листьев. Во взрослом состоянии образуются оси возобновления, представленные системой побегов возобновления. Побеги дополнения розеточные или удлиненные, развертываются в пазухах листьев. Высота растения – 10-35 см. Листья простые, почти сидячие, яйцевидные или ланцетовидные, по краям неравномерно остисто-зубчатые. Синфлоресценция – метельчатый тирс, флоральной единицей которого является закрытый фрондозный тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев. Прицветники короче чашечки, эллиптические с немногими остистыми зубцами. Цветки зигоморфные, двугубые, лиловые, опушенные. Околоцветник двойной, чашечка слегка фиолетовая, коротковолосистая, с ланцетными остисто-заостренными зубцами (Флора Сибири, 1997). Плод – четырехкамерный ценобий.

Змееголовник кустарничковый распространен в Туве и Бурятии, где произрастает в опустыненных степях на каменисто-щебнистых и песчаных почвах, по скалам и осыпям (Флора Сибири, 1997).

По мнению Ц.Хайдава, Т.А.Меньшиковой (1978), он является перспективным лекарственным растением. Содержащиеся в змееголовнике кустарничковом терпеноиды и флавоноиды обуславливают применение этого вида в качестве седативного средства.

Онтогенез змееголовника кустарничкового изучен в кустарничковой осоково-селагинеловой опустыненной степи (*Selaginella sanguinolenta* L., *Carex rupestris* All., *Caragana bungia* Ledeb.) на крутом склоне в окрестностях поселка Хайракан в Туве.

Онтогенез змееголовника кустарничкового представлен на рис. 12.

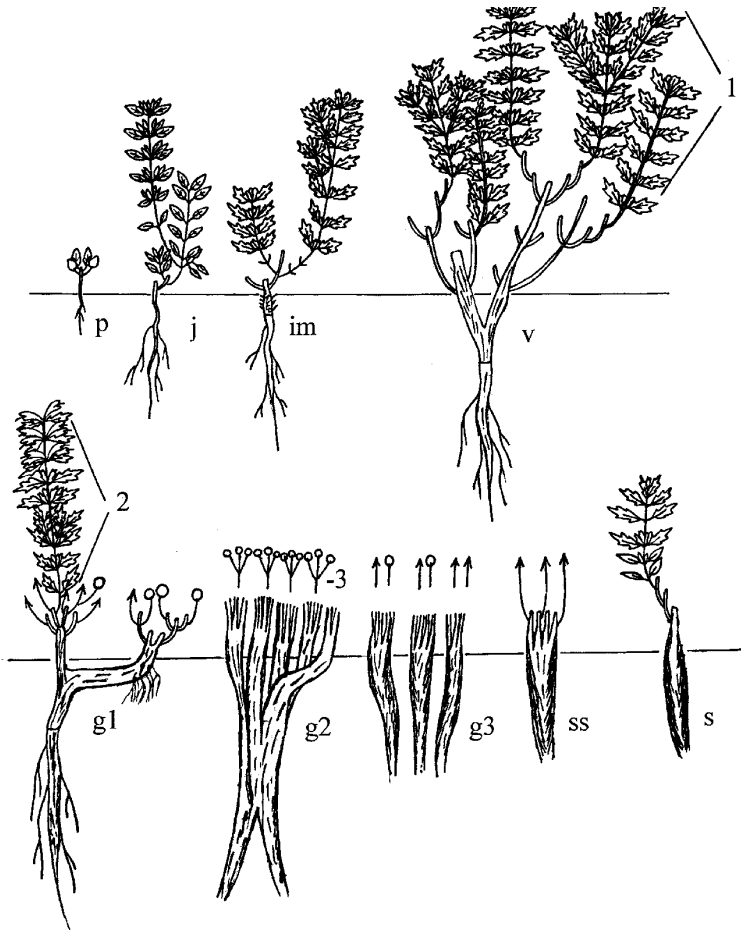


Рис. 12. Онтогенез змееголовника кустарничкового

СЕМЕНА змееголовника кустарничкового коричневые, трехгранные, удлиненно-овальной формы, длиной 3-3,5 мм. Прорастание надземное, в июле.

ПРОРОСТОК несет две яйцевидные семядоли длиной 0,3-0,5 см и два ассимилирующих листа овальной формы. Хорошо развитые гипокотиль и эпикотиль формируют ось удлиненного побега. Главный корень достигает 2-3 см в длину. Длительность состояния составляет несколько недель.

ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние наступает на следующий год, семядольные листья отмирают. В этот же год происходит смена нарастания растений с моноподиального на симподиальное. Один-два удлинённых побега возобновления развиваются из почек, расположенных в пазухах семядоль и настоящих листьев. Удлиненный побег с 7-11 парами продолговато-эллиптических, короткочерешковых, ассимилирующих листьев, пластинка которых достигает 0,7-0,8 см в длину и 0,2-0,3 см в ширину. Длина удлинённого побега не превышает 8 см. В пазухах листьев формируются розеточные побеги дополнения. Главный корень ветвится по всей длине, образуя тонкие боковые корни II и III порядков; длина его достигает 4-6 см.

На третий или четвертый год растения переходят в ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ. Имматурные особи имеют два или три удлинённых побега возобновления, несущих 10-14 пар ланцетовидных листьев с неравномерно остисто-зубчатыми краями. Длина листа достигает 0,7-1 см, ширина листа – до 0,5 см. У некоторых особей в нижней части побега возможно сохранение листьев ювенильного типа. Побеги дополнения могут быть розеточными и удлинёнными. Каудекс начинает формироваться за счет утолщения базальных частей побегов возобновления предыдущих лет. Базальная часть корня втягивается, и часть каудекса оказывается под землей. Длина главного корня – 5,4-8,2 см, ветвление – до II и III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены кустом из 2-х или 3-х осей возобновления, каждая из которых состоит из 2-4 удлинённых побегов возобновления, развившихся из пазушных почек листьев, расположенных на побегах II-IV порядков. Высота растения достигает 17,5 см. Длина и ширина листовой пластинки не изменяется. Листовая пластинка с неравномерно остисто-зубчатыми краями. Базальные части побегов II-IV порядков одревесневают. Каудекс двуглавый, достигает 3,7-4 см длины и 0,4-0,7 см толщины.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются 3-4-я осями возобновления с 2-3-я генеративными побегами высотой до 19 см, и 2-4 вегетативными побегами, несущими 12-14 пар листьев длиной до 0,7-1 см. У молодых генеративных особей одна из глав каудекса сильно утолщается и полегает, формируя подземный ствол, что приводит к образованию двух центров разрастания. Соцветие длиной 1,2-1,4 см, состоящие из 2-3 супротивно расположенных дихазиев. Каудекс, как правило, двуглавый. Многолетние части каудекса разрушаются, что ведет к образованию дупел.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены плотным кустом, состоящим из 10-15 (до 23) разновозрастных осей возобновления высотой до 25-27 см. Увеличение числа осей возобновления в данном онтогенетическом состоянии связано с разворачиванием спящих почек на базальной части каудекса. Листья с неравномерно остисто-зубчатыми краями длиной 1,2-1,4 см и шириной 0,3-0,4 см. Все побеги осей возобновления цветут. Длина соцветия – 1,8-3,2 см. Оно состоит из 4-5 супротивно расположенных дихазиев. Каудекс имеет до пяти глав. Толщина отдельных глав – 1,8-2,8 см. Возникает частичная партикуляция каудекса и главного корня.

СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ. В результате полной партикуляции происходит полная дезинтеграция растений, что ведет к образованию клона, состоящего из 3-5 жизнеспособных кустикающихся партикул. Снижается число цветущих осей возобновления (до 40-50% от общего числа осей возобновления). Высота растения – 17-22 см. Длина листовой пластинки – 0,9-1,1 см, ширина – 0,3-0,5 см, соцветие длиной 1,6-1,8 см.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одиночными партикулами с большим числом отмерших осей и небольшим числом побегов возобновления высотой до 7,2-19 см. Листовая пластинка длиной 0,7 см и шириной 0,4 см.

СЕНИЛЬНЫЕ особи несут 1-2 вегетативных побега, развернувшихся из почек на живых участках побегов возобновления предыдущих лет. Листья в числе 7-14 пар имматурного и ювенильного типов.

## ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

### ОДНОЛЕТНИКИ

#### 7. Онтогенез змееголовника вонючего (*Dracocephalum foetidum* Bunge)

Змееголовник вонючий – стержнекорневое, однолетнее, травянистое растение, образующее слабо ветвящийся куст из сем. *Lamiaceae*. Вегетативные побеги – розеточные, верхнерозеточные (термин Е.Л.Нухимовского, 1997); генеративные – удлинненные. Нижние стеблевые листья яйцевидные или широкояйцевидные, до почти округлых; остальные листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, с клиновидным основанием. Листья в соцветии более узкие, нередко с 2-3 нижними остистыми зубцами. Синфлоресценция – метельчатый тирс, флоральной единицей которого является закрытый фрондозный тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев. Прицветники равны чашечке, продолговатые, короткочерешковые, с 2-4 зубцами с каждой стороны. Чашечка – длиной 8-9 мм, двугубая. Венчик – длиной 15-18 мм, синий. Плод – четырехкамерный ценобий.

Змееголовник вонючий распространен в Южной Сибири от Алтая до Даурии и на большей части территории Монголии, за исключением юго–восточных районов (Буданцев, Шаварда, 1986); растет в пустынных, каменистых и песчаных степях, на прирусловых песках, по осыпям, иногда на залежах (Флора Сибири, 1997).

В монгольской традиционной медицине надземную часть змееголовника вонючего используют в качестве ранозаживляющего средства (Хайдав, Дашжамц, 1965) и при стоматите; цветки – в качестве жаропонижающего, при асците, цинге и ее осложнениях (Хайдав, Мечникова, 1978). Ранозаживляющие свойства змееголовника вонючего подтверждены фармакологическими исследованиями (Буданцев, Шаварда, 1987).

Материал собран в окрестностях поселка Нарын Республики Тува в песчаной степи.

Онтогенез змееголовника вонючего представлен на рис. 13.

СЕМЕНА змееголовника вонючего прорастают весной и в конце лета. Семена темно-бурые, трехгранные, удлинненно-овальной формы, длиной 2-3 мм. Прорастание надземное.

ПРОРОСТОК несет две семядоли клиновидной формы и одну пару супротивных, простых, округлых листочков с городчатым краем. Пластинка их длиной 2-3 мм и шириной 2-3 мм. Высота растения составля-

ет 0,6-1,1 см. Главный корень имеют длину 2,5-3,5 см, от него отходят боковые корни II порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи представлены одним розеточным побегом с 2-3 парами ассимилирующих листьев на длинных черешках. Семядольные листья отмирают. Форма пластинки округло-яйцевидная. Длина листовой пластинки – 0,6 см, ширина – 0,4 см. Длина главного корня изменяется мало.

ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ характеризуется формированием одного верхнерозеточного побега с 3-5 парами яйцевидных листьев. Высота побега – 2-3 см. Корневая система состоит из главного корня длиной 4,5-7,0 см и боковых корней II-III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены первичным побегом или первичным кустом, состоящим из 3-4-х верхнерозеточных побегов с 3-4 парами продолговато-яйцевидных листьев. Пластинка их длиной 0,9-1,3 см и шириной 0,6-0,8 см. Боковые побеги развиваются из почек, расположенных в пазухах семядольных и второй или третьей пары настоящих листьев. Максимальная высота особей 5 см. Система главного корня изменяется мало.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОСОБИ имеют 1-3 ортотропных удлиненных генеративных побега высотой 8,6-10 см и 1-4 верхнерозеточных вегетативных побега. Длина соцветия колеблется от 7,2 до 8,5 см. Число мутовок в соцветии от 4 до 7. Длина главного корня увеличивается до 10,5 см.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ СОСТОЯНИИ у всех особей формируется куст, состоящий из 4-8 генеративных и 1-2 вегетативных побегов. Для растений змееголовника вонючего в этом онтогенетическом состоянии характерно образование паракладиев в области соцветия. Высота побегов варьирует от 17 до 27 см. Длина соцветия изменяется от 13 до 17,3 см, число мутовок 6-13, число цветков в мутовке 4-6. Идет активное отмирание нижних листьев. Главный корень длиной около 13 см, интенсивность ветвления до корней IV порядка. Толщина главного корня у основания 0,2-0,5 см.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОСОБИ характеризуются отмиранием главного побега. Растения представлены 1-2 боковыми, удлиненными генеративными побегами высотой до 15 см. Длина соцветия уменьшается до 11 см. Число мутовок в соцветии 7-8. Процессы отмирания преобладают над процессами новообразования.

После плодоношения растение отмирает.

Таким образом, онтогенез змееголовника вонючего короткий и длится один вегетационный период.

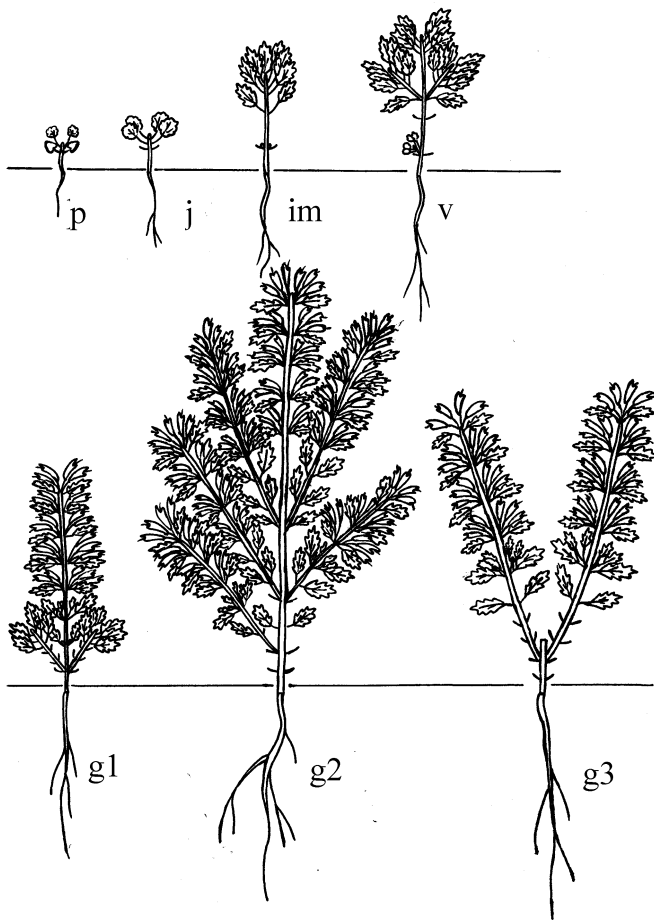


Рис. 13. Онтогенез змееголовника вонючего



## ПОЛИКАРПИКИ

### СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ

#### 8. Онтогенез алтея лекарственного (*Althaea officinalis* L.)

Алтей лекарственный – многолетнее, стержнекорневое с многоглавым каудексом, серовато-зеленое, травянистое растение высотой до 1,5-2 м. (Чиков, 1989; Палов, 1998).

Алтей лекарственный распространен на юго-востоке в поймах рек Волги, Медведицы, Хопра, Иргица, на Кавказе, в Крыму, на юге Западной Сибири, в Казахстане, в степной и полупустынной зонах европейской части России, в Закавказье, в некоторых районах Средней и Южной Азии (Приступа, 1973, Чиков, 1976). Основные заготовки ведутся в Дагестане. По данным ряда авторов (Доброхотова, Писарев, 1980; Махлаюк, 1992) алтей лекарственный приурочен к местообитаниям на сыроватых, преимущественно, солонцеватых пойменных лугах и залежах, также по берегам прудов, озер, рек, арыков, по склонам предгорий. Алтей лекарственный предпочитает прибрежные заросли кустарников, заболоченные песчаные низины, горные районы – долины и ущелья. На территории Республики Марий Эл алтей лекарственный не встречается (Абрамов, 1995). Хотя, как декоративное растение, встречается другой вид этого рода – алтей розовый (*Althaea rozea*).

Род Алтей (*Althaea*) насчитывает 25 видов. В нашей стране произрастает 8 видов растений рода Алтей, но только два из них, алтей лекарственный и алтей армянский (*A. armenica* Ten.), имеют лекарственное значение.

Стебли одиночные или многочисленные (6-10), слабоветвистые, цилиндрические в основании. Листорасположение очередное, листья короткочерешковые, листья нижней и средней формации – неглубоко трех- или пятилопастные, с вытянутой верхушкой, по краю городчатозубчатые, верхние стеблевые – цельные, яйцевидные. Листья с пальчатым жилкованием, с обеих сторон с мягким, серым, войлочным опушением из звездчатых волосков. Прилистники линейной или узколанцетной формы, голые, зеленые, иногда грязно-пурпуровые, рано опадающие (Приступа, 1973; Склярский, Губанов, 1986; Рабинович, 1988). Цветет с июня по сентябрь, плоды созревают в сентябре-октябре (Рабинович, 1988).

Цветки на коротких цветоножках, обоеполые, актиноморфные, пятичленные, 2-3 см в диаметре, собраны в короткие кисти, расположенные в пазухах верхних и средних листьев, которые образуют на верхушке стебля густое, почти колосовидное соцветие – тирс. Венчик бледно-

розовый или почти белый. Лепестки длиной от 8 до 20 мм и шириной от 6 до 17 мм, наверху с пологой выемкой, сростаются в основании и сужаются в волосисто-реснитчатый ноготок (Подымов, Суслов, 1974). Лепестки в бутоне часто скрученные. Чашечка сростнолистная, длиной 6-12 мм, до 2/3 надрезана на треугольно-яйцевидные заостренные доли; подчашие состоит из 8-12 линейных, сростшихся почти у основания листочков, длиной от 3 до 6 мм, почти вдвое короче чашечки (Дядык, Кололо, 1976; Скляревский, Губанов, 1986). Андроец многочисленный с фиолетовыми тычинками; тычиночные нити сростаются в трубочку. Гинецей ценокарпный из 5 или большего числа плодолистиков, с верхней завязью. Стилодии в числе плодолистиков или их вдвое больше. Плод – дробный, дисковидный – схизокарпий, распадающийся после созревания на почковидные, темно-бурые, односемянные, с тупыми краями на спинной стороне, густо покрытыми короткими звездчатыми волосками, мерикарпии, размером от 7 до 10 мм в поперечнике, которые нередко называют «калачиками». Плодики имеют различные приспособления для зоохории. Семена темно-бурые, голые, гладкие, почковидные (Гольшеников, 1971; Блинова, Вандышев, Комарова, 1996).

Антей лекарственный имеет мощный, хорошо развитый многоглавый каудекс. Главный корень – толстый одревесневающий, проникающий на глубину более 2-х м и имеет боковые мясистые корни (Гольшеников, 1971).

Лечебные свойства алтея лекарственного связаны с наличием в его корнях слизистых веществ, прежде всего, водорастворимых высокомолекулярных полисахаридов, которые, как правило, обладают ценными фармакологическими качествами (Кожина, 1965; Самцевич, 1967; Чаплыгина и др., 1968; Приступа, 1973; Барнаулов, Маничева, 1981; Рабинович, 1988, Губанов, 1993, Горбунова, 1995; Fluck, Aeleg, 1953). Также отмечено содержание крахмала, пектиновых соединений, аспарагина, бетаина, сахарозы, жирных масел, каротина, лецитина, минеральных солей, органических кислот, дубильных веществ, стероидов, фитостеронов (Вайчюнене, Пясацкене, Садаускаса, 1992). Среди вновь выделенных веществ – скополетин, кверцетин, кемферол, хлорогеновая, кофейная и п-кумариновая кислоты (Ninov, Tonkova, Kolev, 1992). В экстракте из сухих корней *A. officinalis* установлено наличие флавоноидных гликозидов, феруловой, салициловой, ванилиновой, сиреневой, п-оксифенил-уксусной кислот (Gendej, 1992). В надземных частях алтея лекарственного отмечено присутствие аскорбиновой кислоты и эфирных масел.

Лекарственным сырьем являются корни алтея лекарственного (*Radix Althaea*). Это было известно еще с глубокой древности, о чем упоминали Теофраст и Диоскорид. Как противокашлевое средство, алтей применяли еще в IV в до нашей эры (Гольшеников, 1971; Гаммерман, Кадаев, Яценко-Хмелевский, 1975; 1983; Губанов, 1993; Тройко, 1992).

По данным Ю.В.Синадского (1991), А.П.Попова (1992), С.Г.Иванова (1992) корень алтея лекарственного применяют в виде настоя, жидкого экстракта, сухого экстракта, сиропа, как противовоспалительное и отхаркивающее средство при катаре дыхательных путей, тонзиллитах, трахеитах, бронхитах, туберкулезе легких, остром ларингите, стоматитах, ОРЗ, а также как обволакивающее средство при поносе, язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, пищевых токсикоинфекциях и дизентерии, остром гастрите и энтероколитах, экземе, псориазе, воспалении мочевого пузыря, эмфиземе легких, сердечной астме, остром гломерулонефрите и т.д.

В фармацевтической практике корень алтея используют как формообразующую массу при изготовлении болусов, кашек, слизей (Рабинович, 1989). Из травы алтея изготавливают препарат мукалтин для лечения трахеита, бронхита, пневмонии. Косметологи рекомендуют при воспалении кожи перед сном и утром прикладывать к лицу на 5-10 минут марлевые салфетки, смоченные отваром корней алтея лекарственного (2 ст. л. на 0,5 л. воды). Алтей является медоносным растением. Наличие биологически активных веществ позволяет приготавливать из вареных и измельченных корней алтея лекарственного сладкие молочные каши и кисели. Из свежесобранных корневищ, обкатанных в сухарях или муке и обжаренных в духовке, можно приготовить вкусные цукаты. Корни алтея употребляют и в тушеном виде. В ветеринарной практике отвар корня применяют в качестве противоядия при отравлениях животных (Рабинович, 1989).

Онтогенез алтея лекарственного описан в условиях посадок на агробиологической станции (АБС) МарГУ и представлен на рис. 14.

СЕМЕНА с эндоспермом, темно-бурые, гладкие, голые, почковидные (Гольщенко, 1971; Еленевский и др., 2000) (рис. 14).

ПРОРОСТКИ – однопобеговые розеточные растения, с супротивно расположенными цельнокрайними семядольными листьями яйцевидной формы. Длина семядольных листьев – от 0,5 до 1,2 см, ширина – от 0,3 до 0,6 см. Корневая система стержневая с хорошо выраженным главным корнем длиной от 1 до 3 см, светлого цвета с боковыми корнями I порядка (рис. 14).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют розеточный тип побега высотой от 1,4 до 3,1 см с направленными вверх черешковыми, цельными, неглубоко трехлопастными листьями. Особи имеют 3-6 цельных яйцевидных по форме листьев с опушенными узколанцетными прилистниками, которые сохраняются на протяжении всего онтогенеза или иногда опадают. Семядольные листья начинают отмирать, но связь с растением не теряют. Ширина листовой пластинки – от 0,9 до 1,6 см, длина – от 1,1 до

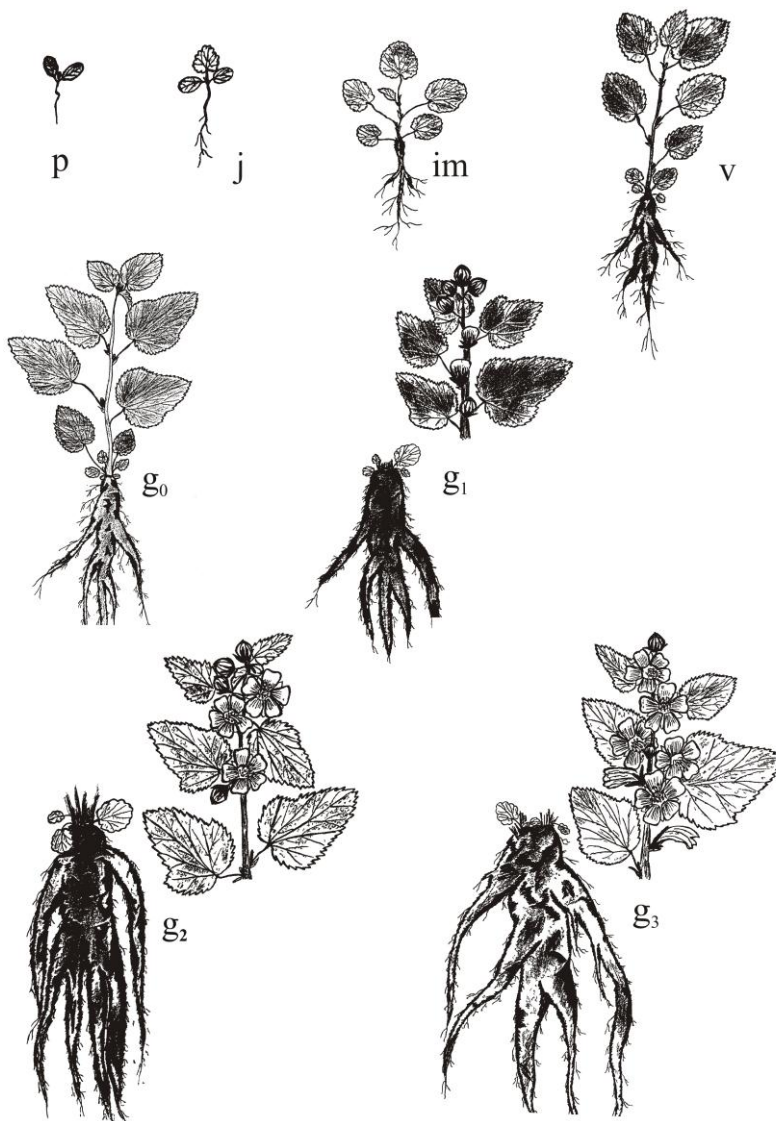


Рис. 14. Онтогенез алфея лекарственного

1,7 см, с едва заметными жилками. Край листовой пластинки городчато-зубчатый. Корневая система стержневая, главный корень приобретает веретенообразную форму. Формируются боковые корни II порядка, проникающие в почву на глубину 3,0-4,3 см (рис. 14).

**ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ.** Розеточный тип побега в этом онтогенетическом состоянии сменяется на безрозеточный высотой от 3,2 до 7,9 см. Ортотропный побег с 4-7 вегетирующими листьями переходного типа с очередным листорасположением. Имеющиеся ювенильные листья погибают. Листья новой формации начинают приобретать форму взрослых, но они в явном меньшинстве. Жилкование листьев становится более заметным. Ширина листовой пластинки – от 1,5 до 3,5 см, длина от 1,5 до 4,0 см. Листья длинночерешковые от 2,2 до 4,5 см, листовая пластинка имеет яйцевидную форму шириной от 2,2 до 5,9 см. В основании имеются слабо опушенные зеленые прилистники. Стебли одиночные, слабовегетивные, цилиндрические. Корневая система стержневая. Главный корень более темного цвета, чем у ювенильных растений и более утолщенный, достигает длины от 5,0 до 9,8 см. На главном корне формируются боковые корни III и IV порядков (рис. 14).

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ** с ортотропным побегом высотой от 8,1 до 23,3 см, представлены 13-16 вегетирующими листьями (рис. 14). Листовая пластинка неглубоко-трехлопастная с заметно проступающими жилками. Ширина листовой пластинки от 2,8 до 4,2 см, длина – 3,0-4,5 см. Формируется короткое корневище. Главный корень утолщается и разрастается за счет образования на нем боковых корней IV и V порядков. Длина корня заметно увеличивается и достигает 9,0-22,0 см.

**СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ.** Тип побега не меняется и остается таковым и в последующих онтогенетических состояниях. В верхушечной почке удлиненного побега происходит заложение генеративных органов. Растения внешне похожи на молодые генеративные (рис. 14).

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ.** Высота растения от 60,0 до 101,0 см. На этом этапе растения формируют 1-2 генеративных побега. Цветки бледно-розовые или беловатые, собраны в соцветие кисть. Листорасположение очередное. Листья с обеих сторон с мягким, серым, войлочным опушением из звездчатых волосков, с хорошо заметными жилками. Ширина нижних и средних стеблевых листьев от 3,5 до 6,0 см, длина – от 3,3 до 3,7 см, а верхние листья длиной от 3,0 до 5,0 см и шириной от 2,0 до 4,8 см. Отмечено формирование каудекса. Главный корень – длиной 26-35 см, боковые корни утолщаются и темнеют (рис. 9).

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ.** Высота особей от 102,2 до 120,0 см. В этом онтогенетическом состоянии образуется до 4-х генеративных побегов, происходит ветвление генеративного побега

I порядка. Из пазушных почек развиваются генеративные побеги II порядка, что приводит к формированию более сложного колосовидного соцветия – тирс. Цветки на цветоножках собраны в короткие кисти, скученные помногу, редко по 2-3, на коротких цветоножках. Цветки пятичленные, актиноморфные. Венчик бледно-розовый или почти белый с фиолетовыми тычинками. Лепестки длиной от 8,0 до 30,0 мм, шириной от 6,0 до 10,0 мм. Происходит образование плодов, которые в дальнейшем распадаются на мерикарпии. Листья очередные, черешковые, неглубоко трех- или пятилопастные, по краю городчато-зубчатые, покрытые мягким войлочным опушением. Жилкование пальчатое, с ярко проявляющимися жилками. Длина листьев варьирует от 4,4 до 7,3 см, а ширина – от 3,6 до 7,1 см. На утолщенном каудексе формируются почки, из которых затем развиваются новые побеги. От корневищной части отходят утолщенные придаточные корни. Главный корень становится деревянистым, приобретает темную окраску и достигает длины от 36,0 до 43,0 см (рис. 14).

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ алтея лекарственного могут иметь от 2-х до 4-х генеративных побегов, последние ветвятся до III порядка и имеют высоту от 120 до 160 см. Листья такие же, как у растений в средневозрастном генеративном состоянии. Стеблевые листья более крупные длиной 13-16 см и шириной 12-15 см, верхние листья – от 4,7 до 7,8 см длиной и шириной от 3,9 до 6,5 см. Листья у основания побега отмирают. Происходит созревание плодов. Корневище с многоглавым каудексом. Главный корень более темного цвета, длиной от 47 до 49 см (рис. 14).

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД у алтея лекарственного не выявлен. Отсутствие постгенеративного периода у алтея лекарственного в условиях посадок на АБС МарГУ можно объяснить монокарпичностью и краткостью онтогенеза, т.е. типичный в своих естественных местообитаниях многолетник ведет себя как двулетник.

Листовая серия алтея лекарственного в онтогенезе изображена на рис. 15. При описании онтогенеза алтея лекарственного нами было отмечено изменение формы листовой пластинки от овальной до округлой у ювенильных растений, яйцевидной – у иматурных, неглубоко трехлопастной у виргинильных до неглубоко пятилопастной у особой генеративного периода. Форма верхушки листовой пластинки меняется от тупой у растений в *j* и *im* состоянии до заостренной у растений в *v*, *g*<sub>0</sub>, *g*<sub>1</sub>, *g*<sub>2</sub>, *g*<sub>3</sub> состояниях. Край листовой пластинки изменяется от городчатого (*j*, *im*) к городчато-зубчатому (*v*, *g*<sub>0</sub>, *g*<sub>1</sub>, *g*<sub>2</sub>, *g*<sub>3</sub>). Основание листовой пластинки в онтогенезе не меняется и остается сердцевидным.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 04-04-49152.

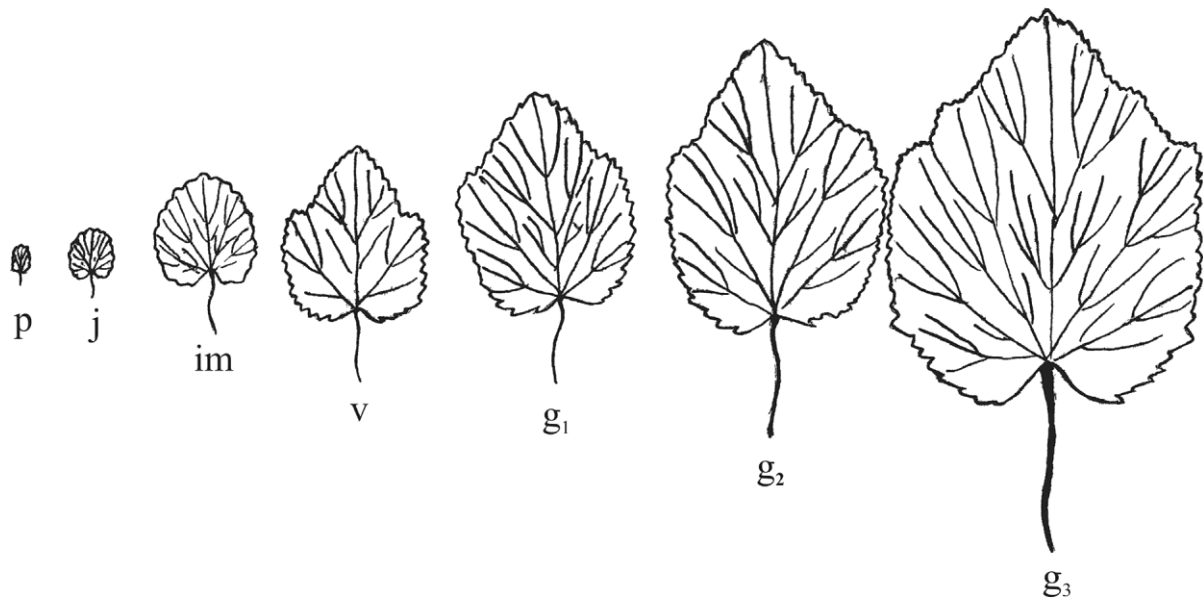


Рис. 15. Листовая серия алтея лекарственного в онтогенезе

## 9. Онтогенез змееголовника иноземного (*Dracocephalum peregrinum* L.)

Змееголовник иноземный – безрозеточный, зусимподиальный, каудексовый, травянистый многолетник (Нухимовский, 1997) из сем. *Lamiaceae*, гемикриптофит. Побеги возобновления моноциклические, разветвленные в надземной и базальной частях. После отмирания первичного побега моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Почки возобновления формируются в пазухах семядольных и настоящих листьев. Высота растений – 15-65 см. Листья короткочерешковые или сидячие, от яйцевидно-ланцетных до линейно-ланцетовидных, по краям неравномерно остисто-зубчатые. Синфлорисценция – метельчатый тирс, флоральной единицей которого является закрытый фрондозный тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев. Прицветники на коротких черешках, эллиптические, вдвое короче чашечки, с немногими остистыми зубцами. Цветки зигоморфные, двугубые, светло-синеvато-лиловые, крупные, опушенные. Околоцветник двойной, чашечка слегка фиолетовая, коротковолосистая, двугубая (Флора Сибири, 1997). Плод – четырехкамерный ценобий.

Ареал вида – северо-азиатский (Куминова, 1960). Змееголовник иноземный – ксерофит, произрастает в степном поясе гор на каменистых и южных щебнистых склонах, осыпях, галечниках, в опустыненных степях, в высокогорном поясе на скалах и каменистых россыпях (Флора Сибири, 1997).

Содержащиеся в змееголовнике иноземном алкалоиды, фенольные соединения (дубильные вещества, кумарины, флавоноиды) обуславливают применение этого вида в качестве лекарственного растения. В народной медицине его надземную часть употребляют при функциональных расстройствах желудочно-кишечного тракта (Беглянова, Опарин, 1956), в качестве противовоспалительного (Уткин, 1933) и сосудорасширяющего средств (Семенова, 1958). Экстракты из надземной части растения подавляют рост золотистого стафилококка и энтерококка (Аркадьева, 1966).

Онтогенез змееголовника иноземного изучен в петрофитном разнотравном сообществе в окр. села Джазатор на Центральном Алтае. Сравнение развития змееголовника иноземного в разных типах сообществ в Туве и на юго-восточном Алтае не выявило изменчивости его жизненной формы. Ход онтогенеза особей в изученных ценопопуляциях совпал с онтогенезом этого вида, описанным ранее Е.Л.Нухимовским (2002) на Курайском хребте Горного Алтая.

Онтогенез змееголовника иноземного представлен на рис. 16.



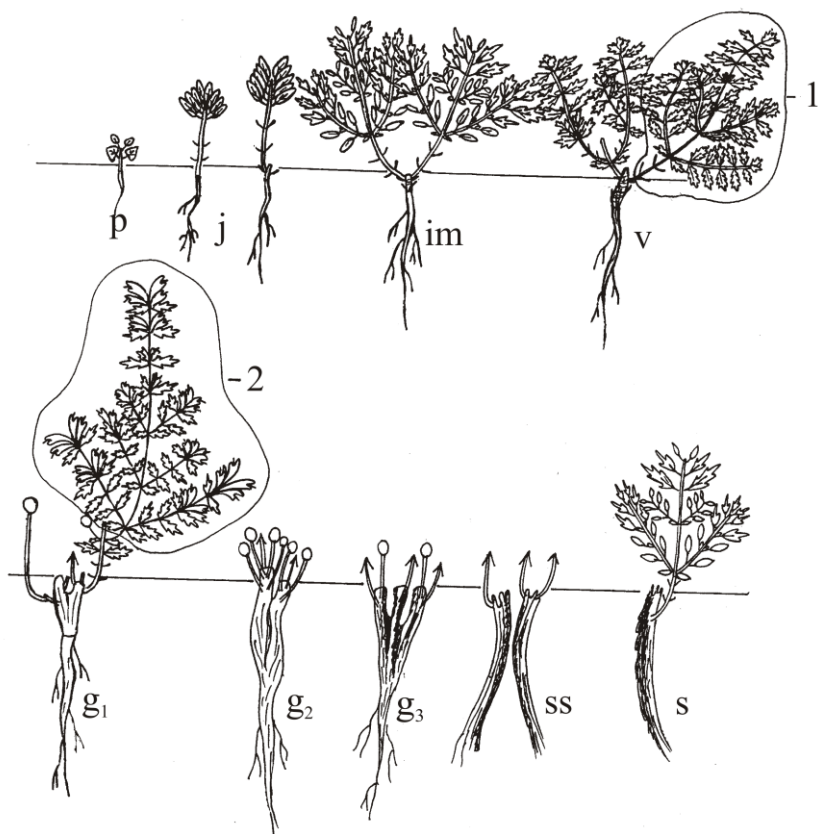


Рис. 16. Онтогенез змеголовника иноземного:  
 1 – вегетативный побег с листьями имматурного типа (↑↑);  
 2 – генеративный побег (↑↑)

**СЕМЕНА** змеголовника иноземного коричневые, трехгранные, удлинненно-овальной формы, длиной 3,5-4 мм. Прорастание надземное.

**ПРОРОСТОК** несет две яйцевидные семядоли 0,5-0,9 см длиной и два ассимилирующих листочка овальной формы. Хорошо развитые гипокотиль и эпикотиль формируют удлинненный побег. Главный корень достигает 3-5 см в длину. Длительность состояния составляет несколько недель.

ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние может наступить в этот же год или на следующий. В первый год жизни особи представлены первичным побегом. На второй год происходит смена нарастания растений с моноподиального на симподиальное. Удлиненный побег с 3-7 парами продолговато-эллиптических, короткочерешковых, ассимилирующих листьев, пластинка которых достигает 0,4-0,8 см в длину и 0,1-0,2 см в ширину. Нижняя сторона листа фиолетовая, верхняя – зеленая. Побег развивается из почки, расположенной в пазухе семядолей. Длина его не превышает 5 см. Главный корень слабо ветвится по всей длине, образуя тонкие боковые корни I и II порядков; длина его достигает 4-6 см. Длительность ювенильного состояния 2-3 года.

ИММАТУРНЫЕ особи имеют один или два удлиненных побега, несущих 5-8 пар продолговато-эллиптических листьев с остевидной верхушкой или листьев с неравномерно остисто-зубчатыми краями. Длина листа увеличивается почти в два раза и достигает 1,6 см, ширина листа – до 0,6 см. У некоторых особей в нижней части побега возможно сохранение листьев ювенильного типа. Каудекс начинает формироваться за счет утолщения базальных частей побегов возобновления предыдущих лет. Длина главного корня – 7-13 см, ветвление – до II и III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены первичным кустом, состоящим из 2-3-х удлиненных побегов, развившихся из пазушных почек нижних пар листьев. Листья длиной 1-2,1 см, шириной 0,6 см. Листовая пластинка с неравномерно остисто-зубчатыми краями. Высота растения – 10-16,5 см. Каудекс достигает 0,8-1,8 см длины и 0,4-0,8 см толщины. Длина главного корня не превышает 14 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются 1-2-я генеративными побегами высотой до 22 см и таким же числом вегетативных побегов, несущих 6-8 пар листьев длиной до 1,5-1,7 см. Соцветие достигает длины от 15 до 22 см, чаще с 2-3 паракладиями. Каудекс, как правило, одноглавый, иногда, двуглавый. Длина главного корня увеличивается до 25 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 8 генеративных побегов высотой до 31-37 см и 2 вегетативных. Листья с неравномерно остисто-зубчатыми краями длиной 2-2,7 см и шириной 0,6-0,7 см. Для генеративных побегов, характерно образование побегов дополнения и обогащения, что увеличивает размеры всего куста. Длина соцветия – 30-33 см. Число паракладиев от 6 до 11, у большинства особей они расположены по всей длине побега. Каудекс двуглавый. Толщина отдельных глав – 1-1,4 см.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют в среднем 2 генеративных побега высотой 21-26 см и 4 вегетативных высотой 10-12 см. Длина листовая пластинка – 1,2-1,6 см, ширина – 1,3-1,5 см, соцветие – 16-18 см длиной. Число паракладиев уменьшается до 2-х, или они полностью отсутствуют. Многолетние части каудекса разрушаются, что ведет к образованию полостей и дупел. Происходит неполная партикуляция. Число глав каудекса увеличивается до 3-4-х.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены невысоким кустом из 4-х вегетативных побегов высотой до 11-16 см с 6-8 парами листьев. Листовая пластинка длиной 1,5 см и шириной 0,5 см. Главный корень вместе с главами каудекса сохраняют целостность тканей только по периферии, центральные их части разрушены.

СЕНИЛЬНЫЕ особи несут 1-2 вегетативных побега, развернувшихся из спящих почек на живых участках каудекса. Листья в числе 5-7 пар ювенильного и имматурного типов. Главный корень сохраняется, но его сердцевина разрушена, а часть покровных тканей отслаивается, происходит продольная некротическая партикуляция. В этом состоянии возможна полная дезинтеграция растений в результате старческой партикуляции и образование клона, состоящего из 3-4-х жизнеспособных особей, находящихся в сенильном состоянии.

## 10. Онтогенез лядвенца печорского (*Lotus peczoricus* Min. et Ulle)

*Lotus peczoricus* Min. et Ulle – представитель сем. бобовые. Ранее рассматривался в объеме *Lotus corniculatus* L. s.l. Как самостоятельный вид описан из окрестностей деревни Подчерье (среднее течение р. Печора) (Миняев, Улле, 1977).  $2n = 12$  (Земскова, Улле, 1985). Эндемичный вид Европейского Северо-Востока России, включен в Красную книгу Республики Коми (1998).

Лядвенец печорский – многолетнее травянистое растение со стержневой корневой системой, каудексом и выраженной способностью образовывать корневые отпрыски. Побег, как и у лядвенца рогатого (Писковацкова, Михайловская, 1983), ортотропные и анизотропные, моноциклические, возобновляющиеся базисимподиально. Стебли разветвленные, голые или рассеянно опушенные, короткими извилистыми волосками. В узлах очередно расположены непарноперистосложные листья, состоящие из 5 листочков, 2 из которых смещены к основанию черешка. Листья с восковым налетом, сизоватые, голые, иногда с нижней стороны, с единичными волосками; длина – 1,7 см, ширина – 2,0 см; конечный листочек длиной 1-1,1 см, шириной – 0,6 см. Генеративные побеги длиной 1,5-7,2 см, тонкобороздчатые, опушенные. Соцветия трех-пятицветковые, цветоножки голые, при основании с венчиком волосков. Венчик желтый длиной 10-13 мм. Бобы – 2-4 см, булавовидно расширенные. Цветет в июле-августе.

Лядвенец печорский встречается по берегам рек Печора (в ее верхнем и среднем течении), Цильма (окрестности дер. Нонбур), Пинега, в устье Северной Двины, где растет на песчаном аллювии, песчано-галечных и каменистых россыпях по берегам рек, преимущественно вблизи выходов карбонатных пород, реже на пойменных лугах высокого уровня и по склонам оврагов (Миняев, Улле 1976). Кроме того, вид был найден в Западной Сибири в окрестностях Тюмени, где обитает на лугах в долинах рек и по берегам озер (Курбатский, 1994). Лядвенец печорский – эндемик.

Материал был собран в 2002-2003 годах на реках Цильма и Печора (Республика Коми). Выявлены особенности семи возрастных состояний лядвенца печорского. Онтогенетические состояния лядвенца печорского представлены на рис. 17.

ПРОРОСТКИ – особи, надземная часть которых представлена одиноким моноподиально нарастающим побегом, высотой до 4-5 см, с продолговатыми семядолями (длиной до 5 мм, шириной – 2-3 мм) и несколькими непарноперистосложными листьями, состоящими из 3-х или 5 листочков. Корневая система представлена главным корнем с хорошо

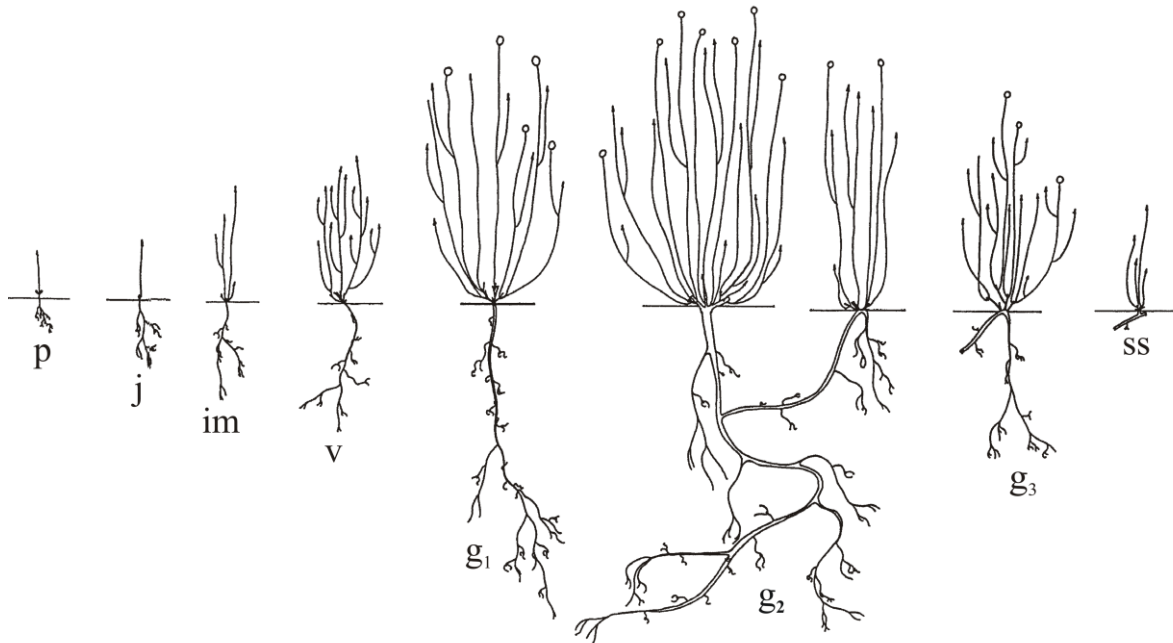


Рис. 17. Онтогенез лядвенца печорского

развитыми боковыми корнями I-III порядков, на которых формируются бактериальные клубеньки.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют одиночный, прямостоячий ортотропный надземный побег, нарастающий симподиально за счет развития почки на сохранившейся части побега предыдущего года. При высоте 5-6 см на нем развиваются шесть-восемь очередных листьев. Листья состоят из пяти листочков, конечный из которых обратнояйцевидный, длиной 0,5 см и шириной 0,2-0,3 см, верхние боковые – обратно-или косояйцевидные, нижняя пара – яйцевидной формы. Корневая система представлена темно-коричневым главным корнем, на котором развиваются немногочисленные тонкие боковые корни I и II порядков с бактериальными клубеньками. Длительность пребывания в этом возрастном состоянии для большей части особей в природных популяциях составляет несколько лет. Были отмечены лишь единичные случаи, когда на второй год развития побег начинал ветвиться за счет развития пазушных почек семядольных листьев и особь переходила в имматурное возрастное состояние.

Надземная часть ИММАТУРНЫХ особей лядвенца печорского представлена уже не одним, а двумя-тремя восходящими, обычно не ветвящимися побегами, высотой около 8 см, несущими на себе восемь-девять листьев. Длина конечного листочка – 0,6 см, ширина – 0,3 см. Главный корень приобретает большее развитие по длине и мощности, частично одревесневает. Иногда на нем развиваются утолщенные боковые ответвления.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ особей за счет сохранившихся остатков побегов предшествующего порядка и развития трех-четырех ветвящихся побегов текущего года с удлинненными междоузлиями формируется первичный куст. Высота побегов около 10-12 см. Число листьев – восемь-девять, длина конечного листочка – 0,7 см, ширина – 0,4 см. Корневая система представлена главным одревесневшим корнем с несколькими крупными боковыми ветвями, с небольшим числом боковых корней II-IV порядков с развитыми на них бактериальными клубеньками.

У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений надземная часть особи представлена первичным кустом, большей частью с восемью-девятью побегами, высотой около 17 см, на которых развивается восемь-девять листьев (длина их конечного листочка – 0,9 см, ширина – 0,6 см). За счет отмирания однолетних надземных побегов и сохранения их базальных участков образуются так называемые стеблевые пеньки, формирующие вместе с утолщенным одревесневшим участком главного корня каудекс, который со временем может разделиться на несколько «голов».

Партикуляции каудекса и главного корня, описанного ранее для *Lotus corniculatus* (Михайловская, 1967), мы не наблюдали. На главном корне развиваются малочисленные утолщенные боковые ветви и более тонкие боковые корни II-IV порядков с бактериальными клубеньками. Кроме того, на глубине 20-30 см главный корень может разветвляться на две-три крупные ветви.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** особи представляют собой систему первичного и парциальных кустов, которая может занимать пространство до 1 м<sup>2</sup>. Подземная часть растения представлена системами главного корня, корневых побегов, боковых и придаточных корней. При приближении боковых корней к поверхности почвы на их участках развиваются надземные побеги (корневые отпрыски), формирующие парциальные кусты с развитыми придаточными корнями. Бактериальные клубеньки развиваются только на тонких, нитевидных боковых корнях II-IV порядка, а также на придаточных ризогенных сосущих корнях, образующихся в большом количестве на базальном участке утолщающегося главного корня. Надземная часть особи представляет собой систему первичного материнского и 2-4 парциальных кустов. Число побегов возобновления на материнском кусте варьирует в широких пределах от 20 до 55, а в отдельных случаях может достигать 90. Длина побегов около 15-23 см. Междоузлия в числе (5)7-11, удлиненные при основании побегов. Каудекс со временем может стать многоглавым. В отличие от первичного материнского, парциальные кусты могут находиться на разных этапах развития (от вегетативного до генеративного).

С возрастом происходит разрушение связующих кусты корней, а также дальнейшее расчленение каудекса, в результате чего особь распадается на партикулы.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** партикулы имеют корневую систему с остатками главного корня (материнский куст) или состоящую только из боковых и придаточных корней (парциальные кусты). Надземная часть представлена побегами, число и высота которых варьируют, но четко прослеживается тенденция к их уменьшению в сравнении со средневозрастными генеративными особями.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ** растения представляют собой слаборазвитые кусты, которые развиваются на фрагментах старых корневых побегов. Их надземная часть соответствует характеристикам виргинильных или иматурных особей.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 01-04-96435р 2001урал.

## 11. Онтогенез панцерины шерстистой (*Panzerina lanata* (L.) Sojak)

Панцерина шерстистая *Panzerina lanata* (L.) Sojak – (Lamiaceae) – многолетнее, поликарпическое стержнекорневое каудексовое растение с ортотропными и лежащими ди-полициклическими полурозеточными генеративными и розеточными вегетативными побегами, гемикриптофит. Особи нарастают симподиально. Высота растений – 30-35 см. Стебель в поперечном сечении четырехгранный, с плотным беловолочным опушением по всей длине. Листорасположение супротивное. Листья простые, на длинном черешке; пластинка округло-треугольная, пальчаторассеченная. Лист с нижней стороны покрыт белым опушением. Верхняя сторона пластинки листа остается зеленой. Соцветие – фрондозный, открытый колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных двурусных дихазиев, образующих «мутовки» длиной до 12 см. Побег в надземной части ветвится, образуя параклади I порядка. Прицветники жесткие, по краю с длинными шелковистыми волосками. Цветки зигоморфные, крупные, сидячие, венчик желто-белый. Околоцветник двойной; чашечка 5-зубчатая, трубчато-колокольчатая, почти правильная, опушенная; лепестки двугубые, длиной более 1,5 см. Завязь верхняя, четырехгнездная, с одним семязачатком в каждом гнезде (Определитель..., 1984).

Плод – ценобий, состоящий из 4 эремов. Семя – трехгранное, клиновидное, сероватое с темными крапинками. Масса 1000 семян 1,9-5,5 г. Прорастание надземное (Полезные растения..., 1989).

Ареал вида – центрально-азиатский, охватывает горные районы Восточной и Средней Сибири, заходит в Центральный и Юго-Восточный Алтай, вид распространен в Хакасии и Забайкалье, во многих районах Тывы. В Монголии вид встречается в центральных, северных и южных частях, простирается на юго-западную окраину страны. Вид заходит на территорию Китая. Растение является ксерофитом, растет на каменистых и щебнистых склонах гор, на скалах, осыпях, на залежах и песках, по бортам и днищам сухих падей. Типичные места обитания – песчаные степи в степной и пустынной зонах. Цветет в июне–августе (Флора СССР, 1954; Куминова, 1960).

Панцерина шерстистая содержит алкалоиды, яблочную кислоту, большое количество танинов, эфирных масел, витамин С. Она снижает артериальное давление, уменьшает частоту сердечного ритма и расширяет периферические кровеносные сосуды. Настойку из панцерины шерстистой применяют как мочегонное, сердечно-сосудистое, противовоспалительное и седативное средство (Полезные растения..., 1989).

Материал собран в 2003 году на территории Республики Тыва в песчаных степях с *Caragana bungei*.



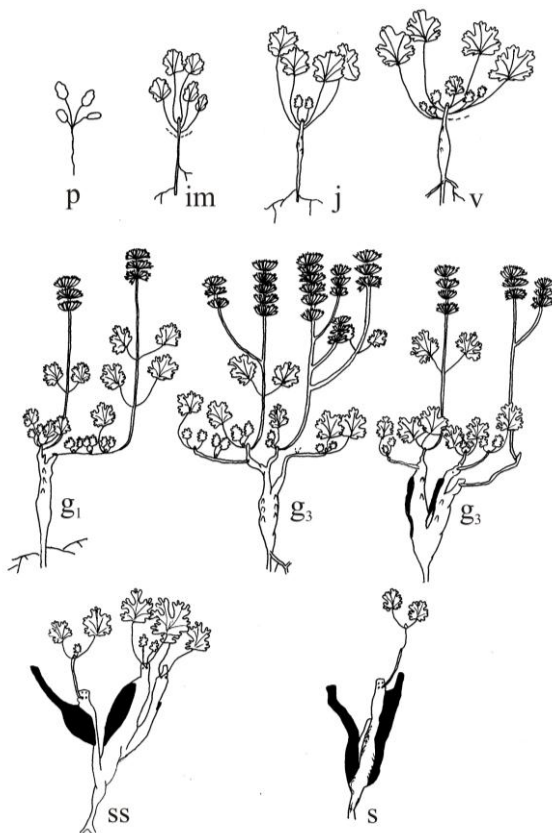


Рис. 18. Онтогенез панцирины шерстистой

Онтогенез панцирины шерстистой представлен на рис. 18.

**ПРОРОСТОК** – однобеговое растение, несущее два семядольных и два простых ассимилирующих, короткочерешковых листа. Семядольные листья круглые, цельные длиной 0,2-0,4 см, ассимилирующие имеют почти округло-яйцевидную, усеченную в основании и туповатую в верхней части пластинку с 3-5 небольшими лопастями. Гипокотиль слабо выражен, его длина – 0,1-0,2 см. Главный корень достигает в длину 3-3,5 см. Длительность состояния – несколько недель.

В ювенильное состояние растения переходят в год прорастания семян. **ЮВЕНИЛЬНЫЕ** особи – однобеговые розеточные растения с 2-3 парами длинночерешковых ассимилирующих листьев, пластинка которых длиной 0,4-0,7 см и шириной 0,5 см. Листья широкояйцевидные,

пальчато–лопастные без опушения (иногда опушен черешок), жилкование пальчато-краевое. Главный корень слабо ветвится по всей длине, образуются тонкие боковые корни I и II порядков. Длительность состояния – 1-2 года.

ИММАТУРНЫЕ особи имеют один розеточный побег, несущий на длинных черешках 4-8 округлых пальчато-лопастных листьев с хорошо выраженными лопастями, центральная лопасть разделена на три доли. Нижняя сторона листа и черешок со стеблем слабо опушены шерстистыми волосками, жилкование пальчато-краевое. Длина листовой пластинки вместе с черешком от 1,5 до 3,5 см длины. У некоторых особей сохраняются листья ювенильного типа. Подземная побеговая часть утолщается – начинает формироваться каудекс. Длина главного корня – 6-8 см, ветвление – до II и III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения ветвятся. Боковые побеги в числе 1-4 разветвляются из пазушных почек нижних пар листьев. Они, как и главный побег, розеточные, имеют 2-3 пары листьев имматурного типа. На главном побеге развиваются 8 ассимилирующих листьев. Листовая пластинка с хорошо выраженными дольками на каждой лопасти длиной до 4,5 см и шириной до 3,5 см, широкояйцевидной формы с туповатой верхушкой и стреловидным основанием. Жилкование пальчато-краевое. Стебель, черешок и нижняя сторона листа имеют войлочное опушение. Длина листа увеличивается в 1,5-2 раза. Длина побега не превышает 10-12 см. Каудекс достигает длины 1,5-2,5 см и толщины 0,2-0,3 см, он полностью погружен в почву. Главный корень в базальной части утолщается, боковые корни I-III порядков по–прежнему слабо развиты.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи представлены первичным кустом, который характеризуются 1-3 генеративными полурозеточными монокарпическими побегами высотой до 20 см и 3-5 розеточными побегами, несущими 6-8 листьев длиной до 3-8 см. У некоторых особей полурозеточный побег полегает, на его плагиотропной части из пазушных почек развиваются годичные розеточные вегетативные побеги. На ортотропной удлинённой части побега располагаются по два пальчато-рассеченных листа. Ширина срединных листьев до 3,0 см, длина до 2,5 см. Соцветие длиной 2,5-5,0 см, чаще всего с тремя мутовками по 10 цветков в каждой. Каудекс, как правило, многоглавый, состоит из 2-3-х ветвей, толщина отдельных глав каудекса – 0,2-0,4 см. Ветвление каудекса происходит за счет пазушных почек в базальной части монокарпического побега. Часть почек не раскрываются и становятся спящими. Главный корень темно-желтого цвета с хорошо выраженной продольной ребристостью и морщинистостью, его длина увеличивается до 15 см, к концу этого состояния древеснеет. Боковые корни утолщаются и ветвятся до IV порядка.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 10-14 генеративных, часто полегающих, полурозеточных побегов, длиной 20-25 см и 12-16 розеточных вегетативных побегов. У отдельных особей число генеративных и вегетативных побегов не превышает 5-7. Вегетативные побеги с листьями на длинных (3,5-8 см) черешках. Они развиваются из почек как на розеточной, так и на полегающей удлинённой частях монокарпических побегов. Пластинка листа пальчато-рассечённая на пять широких лопастей и имеет V-образный вырез, одновременно каждая лопасть разделена на отдельные дольки; ширина пластинки – 1,7-2,5 см, длина – 2,3-2,5 см. Генеративный побег ветвится, в надземной части образуются побеги дополнения и обогащения, что ведёт к увеличению размера всего куста. Обычно на побеге развиваются 2-8 паракладиев. Длина главного соцветия – 10-12 см, число мутовок – 4-8. Парциальные соцветия содержат не более 3-х мутовок по 10 цветков в каждой. Растения имеют хорошо развитый многоглавый каудекс. Увеличение его длины идёт за счёт розеточной и плагитропной частей побегов. Толщина отдельных глав достигает 0,5-0,8 см.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют 7 (3-10) генеративных побегов длиной 15-30 см и 8-10 розеточных длиной 5-7 см. Ветвление осуществляется, в основном, за счёт спящих почек. На генеративном побеге лист в рассечении имеет более глубокий V-образный разрез, чем у средневозрастных генеративных растений. Листовая пластинка рассечена почти до основания, лопасти имеют узкие клиновидные доли. Ширина пластинок срединных листьев – 2,3-2,7 см, длина – 1,9-2,1 см. Соцветие длиной – 4-8 см. Число паракладиев на главной оси уменьшается до 1-3 или они полностью отсутствуют. Многолетние части каудекса разрушаются. Отмирание паренхимных тканей, а затем древесины ведёт к образованию полостей и дупел. Число ветвей каудекса уменьшается до 1-3. Происходит неполная партикуляция. Главный и боковые корни I порядка остаются толстыми и одревесневшими.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены невысоким кустом из 5 (8-10) вегетативных розеточных побегов с 6-8 листьями на длинных (3-8 см) черешках. Листовая пластинка и каждая долька отдельной лопасти широко и глубоко разделена. Главный корень вместе с каудексом и отдельными его главами сохраняют целостность тканей только по периферии, центральные их части разрушены.

СЕНИЛЬНЫЕ особи несут 1-2 розеточных и 1-3 верхнерозеточных (термин Е.Л.Нухимовского, 1997) побега, развернувшихся из спящих почек на живых участках каудекса. Листья в числе 2-3 пар имматурного типа. Главный корень сохраняется, но его сердцевина разрушена, а часть покровных тканей отслаивается.

## 12. Онтогенез шалфея мускатного (*Salvia sclarea* L.)

Шалфей мускатный – многолетнее (в культуре – одно-двулетнее) стержнекорневое травянистое растение гемикрептофит из сем. губоцветные, относится к секции *Aethiopsis* Benth. подрода *Sclarea* (Mill.) Benth. Главный корень – стержневой, деревянистый, способен глубоко проникать в почву до 1,5-2 м. В слое почвы на глубине 0-40 см развивает обильную сеть боковых корней, заканчивающихся корневыми мочками. Стебель прямой, простой или ветвистый. Высота стебля до 115 см. Побеги – однолетние, мощные, прямостоячие, стебли 4-гранные, красно-фиолетовые, снизу одревесневающие, покрыты многоклеточными волосками и железками. Прикорневые листья крупные, собраны у основания стебля в розетку, длиной 15-25 см и шириной 7-15 см. Стеблевые листья – супротивные, черешковые, с резко выступающим сетчатым жилкованием с нижней стороны, яйцевидные или яйцевидно-продолговатые, туповатые, слабо сердцевидные, по краю выгрызено-зубчатые, морщинистые, длиной 7-20 см опушенные короткими волосками, имеют многочисленные железки. Верхушечные листья значительно меньше, сидячие, стеблеобъемлющие. Листья в соцветии и прицветные листья перепончатые, цельнокрайние, тонкозаостренные. Цветки розовые, собраны по 3-5 штук в пазухах прицветников супротивными полумутовками, образующих метельчатое соцветие длиной 40-70 см. Цветки зигоморфные обоополые. Цветоножки длиной 2-4 мм, чашечка колокольчатая длиной 10-12 мм, с выдающимися ребрышками в выгнутой наружу 3-зубчатой верхней губой. Венчик двугубый, крупный, в два-три раза длиннее чашечки, розоватый, сиреневый или белый. Тычинки (2) и пестик с неравно двурасщепленным столбиком фиолетово окрашенные, выдаются из цветка. Плод состоит из 4 буровато-коричневых, гладких, округлых орешков длиной 2-3 мм, 1,7-2,2 мм в ширину и 1,7 мм в толщину. Абсолютный вес 100 семян – 3,9 г (Золотницкая, Авакян, 1950). Растения перекрестноопыляемые. Цветение продолжительное, июнь-август; плодоношение в августе-сентябре (Байкова, 1996).

Мускатный шалфей богат ароматным эфирным маслом, содержащим линалилacetат, линалилформинат, линалоол, муравьиную и уксусную кислоты (Вильямс, 1930). Масло накапливается в железках, расположенных на поверхности чашечек цветков и генеративных побегов. Выход масла наиболее эффективен при перегонке соцветий в стадии цветения и в начале плодоношения. В этом случае выход может составить 0,53% эфирного масла (Горяев, 1952; Гончарова, 1999). По данным биохимической лаборатории Никитского ботанического сада – средний выход масла из свежего сырья составляет 0,226-1,29%, а из сухого мате-

риала 0,10-0,309%. Масло имеет окраску от светлооливково-зеленого до золотисто-желтого цвета. Получение масла из подвяленного или сухого сырья ведет к уменьшению его выхода в 4-5 раз (Михельсон, 1938).

В народной медицине траву применяют в качестве ароматического средства, улучшающего пищеварение, при болезнях почек. Эфирное масло используется в фармацевтической практике для ароматизации лекарств. Масло также используется в парфюмерной промышленности, употребляется при изготовлении некоторых духов, одеколонов и т.д. В Германии – для сбраживания вин.

Селекцией шалфея мускатного в 1930-е годы занималась Крымская станция эфиромасличных культур. Были получены сорта, плодоносящие в первый или только второй, а также за оба года жизни одновременно. С каждого гектара посевов шалфея можно получить 1,5 кг мускатно-шалфейного эфирного масла (Гунько, 1929).

Кроме того, из семян получают жирное масло, используемое при изготовлении лаков и красок.

Дикорастущие заросли шалфея мускатного встречаются в горных районах средиземноморских стран (Сирия, Иран, Италия). Как культурное, одичавшее и сорное растение обитает на большой территории Старого Света – от Африки до Англии. Распространен на Кавказе, в Крыму, Казахстане, Средней Азии. Произрастает по сухим каменистым склонам, иногда, как сорное, встречается в посевах. В природных условиях никогда не образует сплошных зарослей, отчего и приходится прибегать к культивированию этого вида. В нашей стране шалфей мускатный введен в культуру с 1927 года. Основными районами возделывания были Молдавия, Украина, Киргизия.

Ныне разводится в Краснодарском крае, Крыму, Казахстане, Киргизстане. Хорошо размножается семенами на черноземных, суглинистых и супесчаных почвах. Прекрасно растет в богарных условиях, тем не менее, также хорошо откликается на подкормки и полив (Полуденный и др., 1979).

Материал для описания онтогенеза был собран на интродукционном участке автора в окрестностях г. Волгограда. Для выращивания использовались семена шалфея мускатного, полученные из ВИЛАРа (2001).

Онтогенез шалфея мускатного представлен на рис. 19.

СЕМЕНА обратно-широкояйцевидной формы, имеют гладкую поверхность. Окраска светло- и буровато-коричневая с анатомизирующими темнокоричневыми линиями, образующими крупно-сетчатый рисунок. Осенью семена освобождаются от чашечки и попадают в почву. Прорастание надземное, наблюдается осенью и весной. Осенние проростки погибали. В лабораторных условиях прорастание начинается на 3-й день, при температуре 18-20°C. При этом требуется значительное

КОЛИ-

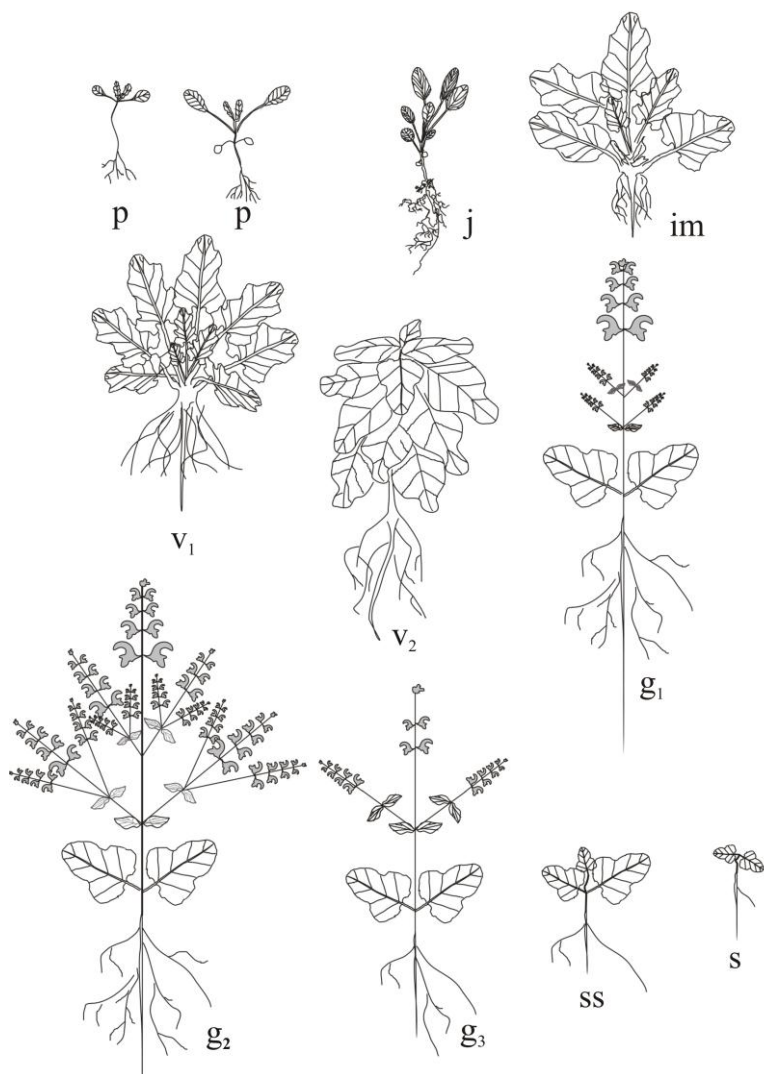


Рис. 19. Онтогенез шалфея мускатного

чество влаги. Перикарпий ослизняется во влажной среде (явление микроспермии). Многие авторы рассматривают этот признак как адаптивный в засушливых условиях (Маркова, 1966; Каламбет, 1983). Семена не имеют периода покоя. По мнению Е.В.Байковой, это может быть связано с тем, что предки шалфеев развивались в условиях бессезонного тропического климата.

**ПРОРОСТКИ** – однопобеговые, имеют две хорошо выраженные семядоли, корешок, гипокотиль, почечку. Активно развиваются боковые корни.

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ** растения формируют главный побег, который является розеточным. При оптимальном освещении эпикотиль достигает в длину менее 1 мм (Байкова, 1996). Семядольные листья сохраняются, образуются 1-2 супротивные пары настоящих листьев длиной 1,5-3 см, яйцевидной или продолговато-яйцевидной формой, с городчатым краем. Длина черешков равна или больше длины листьев. Все части растения покрыты многочисленными длинными волосками. Главный корень утолщается, на гипокотиле хорошо видны складки, что обуславливает его контрактильную способность.

**ИММАТУРНЫЕ** растения шалфея мускатного достигают в высоту 10-12 см и формируют 2-3 супротивные пары длинночерешковых листьев, которые образуют ряд переходных состояний к взрослому типу листа. Листовые пластинки лопастные яйцевидные длиной 5-8 см, шириной 3-4 см с хорошо выраженными жилками с нижней стороны листа. Верхняя сторона листа – бархатисто-гофрированная. Черешок длиной 6-7 см. Главный корень шнуровидный, опробковевший, длиной 11-14 см. Боковые корни также разрастаются и ветвятся до III-IV порядков.

У **ВИРГИНИЛЬНЫХ** растений завершается формирование розеточного побега, который сохраняется до перехода в генеративное состояние. Листовые пластинки увеличиваются в размере до 15-25 см в длину, 9-11 см в ширину, листовые черешки удлинняются до 15-20 см в длину, утолщаются и становятся в разрезе треугольной формы. Происходит увеличение числа листьев до 6-8 пар. Листья яйцевидной формы, сильно морщинистые, с выгызенно-зубчатым краем, с хорошо выраженным жилкованием с нижней стороны листа и белым опушением. Геофилия хорошо выражена: гипокотиль и семядольный узел погружены в почву. Главный корень растет в длину, достигая 30-50 см. Боковые корни сильно ветвятся, но заметно отстают в длине от главного. В данном онтогенетическом состоянии шалфей завершает развитие первого года жизни и зимует.

В **СКРЫТОГЕНЕРАТИВНОМ СОСТОЯНИИ** растения шалфея мускатного проявляют себя, начиная с весны активным ростом в высоту. Из



розеточного побега формируется мощный ортотропный побег высотой 20-40 см с толстым стеблем 1-1,5 см в диаметре; увеличивается длина междоузлий, начинается рост 1-2-х побегов обогащения, в основном, из базальных частей главного побега. Во время этой фазы закладывается осевая система будущего соцветия – плейотирса – многократно ветвящегося тирса. На базальных метамерах главной оси соцветия закладываются неограниченно нарастающие боковые оси, метамеры последних образуют цимоиды («полумутовки»). Первоначально верхушка генеративного побега представляет собой сближенные цветоносные оси. Затем она начинает интенсивно удлиняться, а параклади (боковые оси) притормаживают свой рост. Потом начинают растягиваться оси паракладиев, а рост главной оси замедляется. На последних этапах растут оси верхних междоузлий.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения имеют один репродуктивный побег, длиной 30 см, состоящий из одной главной оси и 1-2-х пар боковых осей. Растение зацветает акропетально. Раскрываются первые цветки на главной оси, продолжается формирование цветков на боковых флоральных осях. Завершается рост боковых вегетативных побегов I-II порядков, закладка соцветий на них.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения развиваются наиболее полно. Большинство цветков сформированы и раскрыты. Образуются и раскрываются цветки на боковых вегетативных побегах. Общая высота растения – 0,8-1,2 м. Нижние листья растения начинают желтеть и высыхать. Корневая система остается без изменений.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения характеризуются завершением цветения; созреванием семян главной оси соцветия; продолжают цвести только параклади. Увядают и отмирают крупные стеблевые листья. На боковых побегах может наблюдаться слабое вторичное цветение.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ** особи характеризуются отмиранием всех генеративных и главного вегетативного побега. Семена созрели, происходит частичное обсеменение; наблюдается слабый рост новых боковых вегетативных побегов (1-2 шт) из нижних междоузлий главного побега. На них появляются 1-2 пары листьев, значительно меньших размеров, чем на главном побеге. Количество боковых корней уменьшается, частично разрушается главный корень. В таком состоянии некоторые особи могут перезимовать и продолжить развитие в следующий год.

**СЕНИЛЬНЫЕ** растения. Обычно это невысокие растения высотой до 15 см. На них, как правило, отсутствуют как вегетативные, так и генеративные побеги. Растения имеют несколько мелких зеленых листьев. Главный корень сильно разрушен. Процессы новообразования практически отсутствуют.

## ДЛИННОКОРНЕВИЩНО-СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ

### 13. Онтогенез софоры желтоватой (*Sophora flavescens* Soland.)

Софора желтоватая (сем. *Fabaceae*) – длиннокорневищно–стержнекорневой поликарпик с симподиально возобновляющимися монокарпическими побегами; безрозеточный летнезеленый гемикриптофит.

Надземная часть растения представлена удлинненными генеративными и укороченными вегетативными побегами, которые покрыты короткими прижатыми волосками. Цветоносные побеги с 8-13 непарнопериостосложными черешковыми листьями высотой до 70 см, вегетативные – с 5-8 непарнопериостосложными черешковыми листьями высотой до 35 см. Листья очередные с 7-10 парами продолговатых или яйцевидных листочков длиной 20-50 мм, шириной 10-20 мм. Черешки листьев и листочки с нижней стороны, чашечки и бобы также покрыты короткими прижатыми волосками. Соцветие – простая брактеозная кисть, цветки длиной до 15-18 мм. Чашечка – длиной 6-8 мм, ширококолокольчатая; чашелистики длиной до 2-3 мм. Венчик мотыльковый, длиной до 1,5 см, желтоватый, иногда с пурпуровым оттенком по краям лепестков. Андроцей десяти тычиночный, нижние тычинки непрочны сросшиеся при основании на 1/4 длины нитей. Гинецей апокарпный, образован одним плодолистиком. Бобы четковидные, почти четырехгранные. Число семян в бобах в среднем 6-10, но, нередко, встречаются и односемянные.

Софора желтоватая – редкий реликтовый вид и ценное лекарственное растение народной и традиционной медицины. Включена в красные книги Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (2002) и Монголии (1987). Применяется в народной медицине Забайкалья и Приморья, а также в традиционной медицине Востока (Растительные..., 1987). Биологическая активность экстрактов и отдельных веществ из корней и корневищ софоры желтоватой доказана экспериментально (Абдель-баки, 1980; Yahamara et al., 1990; Ko et al., 2000; и др.). В настоящее время изучается возможность получения сырья из культуры тканей (Yamamoto et al., 2001). Подземную и надземную части, а также семена растения используют для борьбы с насекомыми – вредителями сельского хозяйства (Jacobson, 1958). Есть данные об использовании корней и корневищ софоры в ветеринарной практике (Блинова, Куваев, 1965).

Софора желтоватая восточноазиатский тип ареала. В пределах России распространен в Восточной Сибири – Читинская и Иркутская области (Флора Сибири, 1994) и на Дальнем Востоке – Амурская область,

Хабаровский и Приморский края (Сосудистые..., 1989). За рубежом встречается в Монголии (Улзийхутаг, 1989), Китае, Японии и Корее (Яковлев, 1967; Флора Сибири, 1994). В Восточном Забайкалье вид приурочен к петрофитным местообитаниям, в основном, произрастает на открытых склонах сопок юго-восточной и юго-западной экспозиции. Ценоареал вида в Читинской области приходится на гмелинопопынные, нителестниковые, а также кустарниково-степные сообщества с леспедецево-мелинопопынным травостоем.

Материал для описания онтогенеза был собран в 2000-2003 годах в различных районах Читинской области. Изучение онтогенеза софоры желтоватой проводили по схеме, предложенной Т.А.Работновым (1950), дополненной и модифицированной А.А.Урановым (1960) и с учетом более поздних работ (Смирнова и др., 1976; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Gatsuk et al., 1980; и др.). При описании возрастных состояний мы использовали терминологию И.Г.Серебрякова (1962), Т.И.Серебряковой (1977), Е.Л.Нухимовского (1997). Абсолютный возраст растений устанавливали путем подсчета годовых приростов и годовых колец на поперечном срезе базальной части главного корня. Для определения начальных этапов онтогенеза проводили наблюдения за особями софоры желтоватой в условиях культуры (коллекционные участки в окр. г. Улан-Удэ и пос. Горячинск).

Онтогенез софоры желтоватой представлен на рис. 20.

**ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД.** Семена коричневые, овально-продолговатой, реже шаровидной формы, покрыты плотной кожурой. Зародыш ассиметрично-заполняющий, имеет две крупные семядоли, корешок и почечку. По классификации М.Г.Николаевой (1977), семена софоры желтоватой следует отнести к семенам с комбинированным типом органического покоя Аф+В<sub>2</sub>. Тип прорастания семян – надземный.

**ПРОРОСТКИ** имеют по два семядольных листа, главный корень, верхушечную почку, эпикотиль и гипокотиль светло-зеленого цвета (первый до 0,5 мм, второй до 1,5 мм в диаметре). Рост эпикотилиа начинается одновременно с разворачиванием семядолей. Главный корень с тонкими боковыми корешками, проникает в почву до 10 см и к моменту появления второго и третьего листьев его диаметр становится равным 0,1 см. Первый настоящий лист у софоры желтоватой появляется через 5-6 дней, второй – через 9-10, а третий – через 15-16 дней после появления семядолей. Листья тройчато-сложные, цельнокрайние, округлой формы. У листьев отношение ширины к длине срединного листочка равно  $s = 0,98$ , т.е. листочки почти округлой формы (ювенильный тип листа).

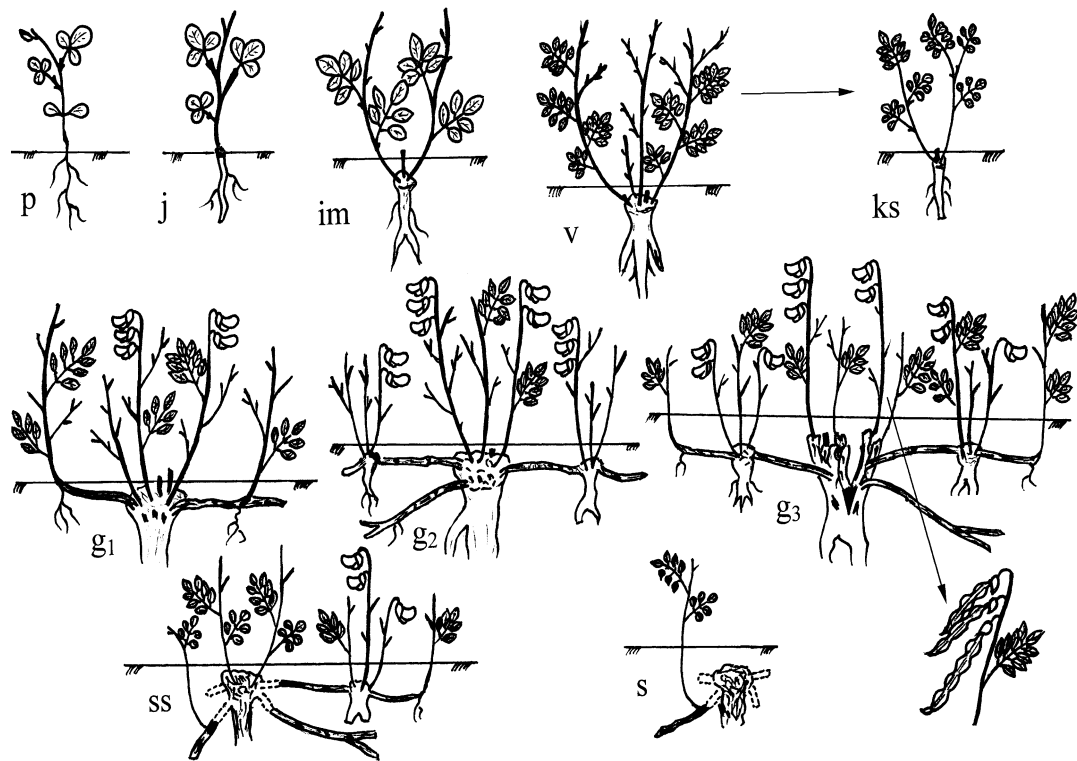


Рис. 20. Онтогенез софры желтоватой

Длительность жизни проростков в условиях культуры составляет 20-25 дней, в природе – от 30 до 45 дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи софоры желтоватой имеют ортотропный побег с 5-7 тройчато-сложными листьями ювенильного типа, листочки округло-яйцевидные. Главный корень углубляется в почву в среднем до 15-20 см, а его диаметр достигает 0,2-0,3 см. Продолжительность ювенильного состояния у интродуцированных растений в среднем составляет 49 дней, у дикорастущих особей оно может длиться от 1 до 5 лет. В природных популяциях растения уходят под зиму в ювенильном состоянии. В условиях культуры особи софоры заканчивают вегетацию в имматурном или в виргинильном состояниях. В конце вегетационного периода осевой побег первого года отмирает до уровня зоны возобновления.

ИММАТУРНЫЕ растения одно-двупобеговые, главный побег отмирает. Возобновление происходит за счет пазушных почек семядольного узла и почек в основании резидов (термин Е.Л.Нухимовского). Появляется новый тип сложных листьев – непарноперистых с несколькими парами листочков. Листья переходного типа:  $s=0,5-0,6$ , т.е. длина срединного листочка в два раза больше его ширины. Главный корень утолщается и углубляется в почву до 30 см, ветвится до II порядка. В этом возрастном состоянии у софоры желтоватой наблюдается геофилия: базальная часть побега втягивается в почву на глубину 0,5-0,6 см. В условиях культуры у имматурных растений в базальной части годичных побегов начинают закладываться одна-две почки возобновления, из которых на следующий год развиваются осевые побеги. Имматурное состояние в интродукции длится от 20 дней до одного года, в природных популяциях оно может продолжаться от двух месяцев до 7 лет.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения одно-дву-многопобеговые, возобновляются за счет пазушных почек в основании резидов. За счет почек обогащения побеги ветвятся до II-III порядков. Листья непарноперисто-сложные, виргинильные растения имеют в первый год жизни до 5-7, во второй – до 7-9 пар листочков. У листьев, появляющихся позднее, увеличивается число пар листочков. По мере увеличения их числа изменяется длина листа, формируются листья взрослого типа:  $s = 0,2-0,3$ , т.е. длина срединного листочка больше его ширины в 3-4 раза. Листочки продолговатые или продолговато-обратнояйцевидные с округлым основанием и притупленной верхушкой. Главный корень углубляется в почву до 40-45 см, ветвится до II-III порядков. Начинает формироваться каудекс – многолетняя побеговая часть; на нем развиваются придаточные почки. Для софоры желтоватой характерно формирование каудекса

непосредственно над гипокотилем и главным корнем. Геофилизация продолжается до конца вегетации. В условиях культуры к концу первого года жизни около 23% от общего числа особей уходят под зиму в имматурном состоянии, а остальные – в виргинильном. После первой перезимовки из имматурных особей сохраняется 77%, из виргинильных – 82%. На второй год жизни у всех перезимовавших растений первыми развиваются 1-2 тройчато-сложных листа; только после них появляются непарноперистосложные листья и все особи заканчивают вегетацию в виргинильном состоянии. В природных популяциях софоры желтоватой около 90% растений первого года заканчивают вегетацию в ювенильном состоянии, а растения, которые уходят под зиму в состоянии проростков, обычно погибают. На следующий год у перезимовавших растений вначале формируются тройчато-сложные листья ювенильного типа, затем листья переходного типа и растения уходят под зиму в виргинильном состоянии с непарноперистосложными листьями взрослого типа. Однако очень часто растения остаются в ювенильном и имматурном состояниях в течение нескольких лет. Продолжительность виргинильного возрастного состояния у дикорастущих особей составляет от 4 до 10 лет.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** особи, в основном, многопобеговые. Ежегодно после плодоношения генеративные побеги отмирают. Надземные вегетативные органы молодых генеративных растений имеют тот же облик, что и растения во взрослом вегетативном состоянии. Главный корень проникает в почву до глубины 70-75 см; наблюдается дальнейшее формирование каудекса и втягивание базальной части побегов на глубину 2-4 см. В этом возрастном состоянии у софоры желтоватой из пазушных почек каудекса образуются специализированные гипогенные плагиотропные корневища. По мере роста из верхушечных почек корневищ формируются парциальные побеги. Молодое генеративное состояние в природных популяциях может длиться от 7 до 12 лет.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения представляют собой полицентрическую систему с максимальным развитием материнского каудекса. Надземные побеги софоры желтоватой формируются как из верхушечных почек молодых корневищ, так и за счет почек возобновления у основания подземных осей. Благодаря многочисленности почек у основания последних, в пределах одной подземной системы возникают зоны возобновления из нескольких (10 и более) сближенных, хорошо развитых резидов. Каудекс достигает максимальных размеров – до 25-30 см, и становится многоглавым. В узлах плагиотропной части

корневищ появляются немногочисленные тонкие сосущие придаточные корни; в ортотропной части корневища, у основания надземного побега и развивающихся почек возобновления возникают придаточные корни. Появление придаточных стержнеподобных корней у софоры желтоватой способствует развитию вторичного каудекса, на котором формируются почки возобновления, дающие начало корневищам последующих порядков. Продолжительность генеративного средневозрастного состояния составляет приблизительно от 10 до 15 лет.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии у растений происходят снижение семенной продуктивности, уменьшение высоты и числа генеративных побегов, числа соцветий, увеличивается число вегетативных побегов по сравнению со средневозрастными особями. Начинается партикуляция материнского каудекса, а затем и главного корня. На каудексе появляются черные отмершие участки и полости, плагиотропные корневища уже не образуются. Вследствие разрушения материнского куста и отмирания тканей плагиотропных корневищ происходит ослабление ее связи дочерними особями, которые вследствие мощного развития системы подземных органов приобретают способность к самостоятельному существованию. Происходит полная специализированная дезинтеграция (термин О.В. Смирновой с соавторами, 1976). Это возрастное состояние у софоры желтоватой длится около от 7 до 15 лет.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД характеризуется отсутствием репродуктивных побегов и частичным разрушением базальной части центрального цилиндра главного корня. Растения этого периода характеризуются наличием листьев ювенильного, переходного и взрослого типов и значительным сокращением (до 1-5) числа почек возобновления.

СУБСЕНИЛЬНОЕ возрастное состояние наступает с момента прекращения образования генеративных побегов. Растения имеют 1-3 вегетативных побега, у которых появляются листья ювенильного и переходного типов, часто наблюдается их недоразвитие. Материнский каудекс начинает разлагаться и распадается на партикулы, в корневой системе усиливаются процессы разрушения. Отделившиеся дочерние особи, связанные друг с другом коммуникационными корневищами, образуют клон. Дочерние особи II и последующих порядков продолжают рост и развитие. Хотя парциальные кусты достаточно удалены друг от друга, активное вегетативное размножение способствует образованию куртины, а в подземной сфере наблюдается переплетение корневищ, связывающих отдельные группы парциальных кустов.

СЕНИЛЬНЫЕ особи, как правило, однобеговые. Партикуляция главного корня прогрессирует, на глубине 20-25 см он отмирает, а в остальной части он почти полностью разрушен. Почки возобновления отсутствуют. Вследствие значительной разрушенности основного корня и каудекса определить продолжительность постгенеративного периода не представилось возможным.

В ряде ценопопуляций нами были отмечены КВАЗИСЕНИЛЬНЫЕ особи. Растения в этом возрастном состоянии характеризуются тем, что имеют небольшой абсолютный возраст, примерно 8-15 лет, но уже неспособны образовывать генеративные органы. Надземная часть их угнетенная и по морфологическим признакам сходна с растениями постгенеративного периода. Наблюдается развитие листочков различной формы на одном листе, часть из которых недоразвита.

Для софоры желтоватой характерно неглубокое омоложение дочерних растений, они начинают свое развитие с виргинильного возрастного состояния. Полный онтогенез проходит по Г<sub>1</sub>-подтипу и обеспечивает неопределенно долгое самоподдержание популяций вида (классификация Л.А.Жуковой, 2002). В природе, в основном, преобладают особи явнополицентрического типа, но в ряде ценопопуляций нами были обнаружены особи софоры желтоватой моноцентрической биоморфы со стержневой корневой системой, не образующие плагиотропных корневищ. Для таких особей в генеративном периоде характерно отсутствие вторичных каудексов и стержнеподобных придаточных корней, вследствие чего они вегетативно неподвижны. Развитие онтогенеза моноцентрической биоморфы происходит по Б-типу, в старом генеративном состоянии происходит партикуляция, образовавшиеся партикулы, как правило, недолговечны и при разрушении каудекса отмирают через 1-2 года. Появление двух вариантов развития биоморфы свидетельствует о морфологической поливариатности онтогенеза и характеризует адаптацию вида к изменяющимся условиям среды. Для софоры желтоватой появление двух вариантов развития биоморфы, по-видимому, связано с условиями произрастания: характер почвообразующих пород и механический состав почвы. Формирование моноцентрической биоморфы отмечено на каменисто-щебнистых почвах.

Продолжительность онтогенеза особей софоры желтоватой моноцентрической биоморфы в природе составляет приблизительно 35-60 лет. Продолжительность онтогенеза особей явнополицентрической биоморфы с учетом образующихся дочерних особей определить не удалось.



## КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ

### 14. Онтогенез башмачка крупноцветкового (*Cypripedium macranthum* Sw.)

*Башмачок крупноцветковый* – многолетнее, поликарпичекое, короткокорневищное, травянистое растение, с побегами, междоузлия которых разновелики, относится к сем. орхидные (*Orchidaceae* Juss.).

Подземная часть растения представлена гипогеегенным корневищем с многочисленными (до 25) длинными (от 9,5 до 21,5 см) придаточными корнями и почками возобновления. Монокарпические побеги *C. macranthum* развиваются по типу моноциклических. Стебель прямостоячий с 3-5 зелеными широкоэллиптическими, заостренными листьями. Высота побега в условиях Южного Прибайкалья варьирует от 20,5 до 38 см. Цветки в числе 1, редко 2, крупные – в диаметре до 7,5 см. Все листочки околоцветника светло-розовые, розовые, лилово-малиновые, пурпурно-фиолетовые или белые; боковые внутренние листочки широколанцетные или почти яйцевидные, к верхушке оттянутые, заостренные, плоские, по длине равны или немного короче губы, губа почти сферическая, с узким устьем; стаминодий сердцевидный, с остроколючею. Завязь голая или рассеянно опушенная. Гинецей цепокарпный. Плод – коробочка. Семена очень мелкие, их прорастание происходит в природе под влиянием симбиотических грибов, в основном, из рода *Rhizoctonia*. *C. macranthum* в условиях Южного Прибайкалья характеризуется крайне низким процентом завязывания плодов 5-7%, а в некоторые годы 1% (Быченко, 2002, 2003).

Вегетация длится более 3-х месяцев – с конца мая и до середины сентября. Начало вегетации совпадает с прогреванием подстилки и верхнего слоя почвы до 7-9° С. Зацветает в середине июня (когда температура воздуха достигает 10-15° С, а почва прогревается до 11-12° С). Цветет около 2-3-х недель, ожидая своих опылителей: земляных пчел, шмелей, жуков, бабочек. Плоды завязывает в июле. В сентябре после созревания семян коробочки растрескиваются и семена рассеиваются. Пожелтение листьев (от краев к центру) начинается во второй декаде сентября и завершается в конце сентября. Листья не опадают, а засыхают вместе со стеблем. Нередко вместе с зеленым живым побегом летом можно наблюдать сохранившийся высушенный прошлогодний побег.

Жизненная форма – геофит, почки возобновления формируются на глубине 2-5 см. Они закрытого типа со специализированными чешуями имеют сложное строение, закладываются как дочерние внутри материнских почек и созревают в течение 2-х лет.

В народной медицине применяют водный настой из травы, корней и цветков башмачка в качестве седативного средства, при эпилепсии, раз-

личных нервных и психических расстройствах, при головной боли, гинекологических заболеваниях, при сердечно-сосудистых заболеваниях (Телятьев, 1985).

*C. macranthon* – евразийский вид. Распространен в восточных районах европейской части России, на Урале, юге Сибири и Дальнем Востоке, полуострове Камчатка, Сахалине и Курильских островах, а также встречается в Монголии, Северном Китае, на Тибете (Аверьянов, 1999, 2000). *C. macranthon* – бореально-лесной мезофитный вид. В районе исследования – Южном Прибайкалье, включающим Ангаро-Саянский (Иркутская обл.) и Южно-Байкальский (Республика Бурятия) флористические районы, вид встречается в смешанных (хвойно-мелколиственных) и хвойных разнотравных умеренно-влажных лесах и на их опушках, в зарослях кустарников, на лесных и горных лугах. На вырубках, на открытых местах страдает из-за весенних и раннелетних заморозков. В сложении растительного покрова роль вида ничтожно мала. Численность популяций *C. macranthon* на территории исследования повсеместно резко сокращается. Вид неустойчив при понижении уровня грунтовых вод, вырубке древостоя, выпасе скота, рекреационной нагрузке, беглых низовых и верховых пожарах, раннем сенокосении (до созревания плодов), сборах на букеты и сборах с целью культивирования (Быченко, 1998). *C. macranthon* – внесен в Приложение II Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения, включен в Красную книгу РСФСР (1988), в Красные книги Иркутской области (2001) и Республики Бурятия (2002) и др.

Изучение морфологии надземных и подземных органов всех онтогенетических состояний проводилось преимущественно на живом материале. Онтогенетические состояния выделялись по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1967; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988 и др.). На основании изучения морфологических признаков надземных и подземных органов орхидных, произрастающих на территории Прибайкалья, нами были выделены следующие онтогенетические состояния: pl – проростки (протокарм), j – ювенильные, im – имматурные, vv – взрослые вегетативные, g – генеративные. Для описания каждого состояния исследовалось от 10 и более особей. У вида *C. macranthon* мы выделили группу молодых вегетативных (vm) особей, имеющих переходные черты от имматурных к взрослым вегетативным (рис. 21). Материал статистически обработан.

Поскольку семена орхидных прорастают в верхнем слое почвы и проростки первые 2-3 года и более ведут подземный образ жизни, их наблюдение и исследование в природных условиях, а особенно подсчет, представляют значительные трудности, поэтому ранние этапы онтоге-

неза изучались на единичных экземплярах и по литературным данным. Также не выделялась группа сенильных и субсенильных особей, т.к. определение этих возрастных состояний основано, главным образом, на размерах и морфологии подземной части растений, а массовое выкапывание особей привело бы к уничтожению популяций редких и исчезающих видов орхидных Прибайкалья.

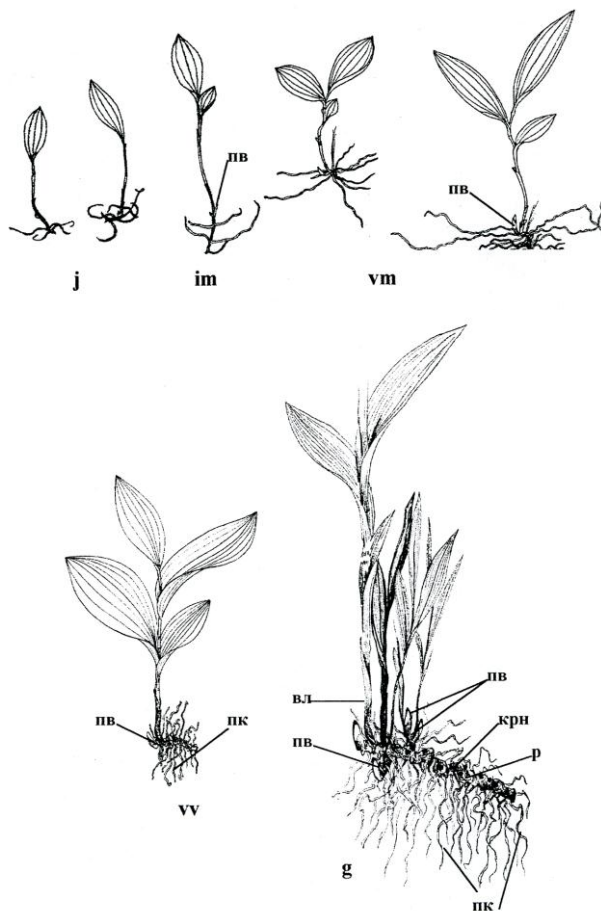


Рис. 21. Онтогенез башмачка крупноцветкового:  
 пв – почка возобновления; р – рубцы от отмерших побегов; крн – корневище;  
 пк – придаточные корни; вл – влагалищные листья

Основными отличительными признаками онтогенетических состояний надземной части видов орхидных являются: число жилок, число листьев, высота побега, соцветия, число цветков в соцветии и другие; в подземной части – длина и толщина корневища, число почек возобновления, а также число придаточных корней и их размеры.

Представление об онтогенезе и длительности жизни исследуемого вида получали при наблюдении за растениями, находящимися в разных онтогенетических состояниях на постоянных пробных площадках с 1988 года. Обычно в природных условиях Прибайкалья *C. macranthon* зацветает на 15-18 год после прорастания. Продолжительность онтогенеза этого вида около 30-40 лет. Продолжительность отдельных фаз онтогенеза зависит как от жизненной формы растения, так и от эколого-фитоценологических и погодных условий (особенно, в условиях резко континентального климата Южного Прибайкалья).

Онтогенетические состояния *C. macranthon* представлены на рис. 21.

**ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД.** Семя весом 1 мкг, покрыто коричневой семенной оболочкой (длиной 1,0-1,3 мм и шириной 0,2-0,26 мм) с яйцеобразным зародышем 0,2 мм в поперечнике. Дифференциация зародыша семени происходит в природе под влиянием симбиотических грибов. Семя набухает, семенная оболочка разрывается и из нее появляется волчкообразной формы протокорм – своеобразная начальная стадия проростка. Представители рода *Cypripedium* L. относятся к видам с затрудненным прорастанием семян in vitro (Андропова, Евдокимова, 1999).

**ПРЕГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД. ПРОТОКОРМ** обычно развивается на глубине 3 см в местах с относительно стабильной почвенной влажностью, под поваленными стволами деревьев, кустами. Прорастание протокорма успешно проходит под листовым опадом в дерново-лесной супесчаной почве с рН – 7,05-7,5 (Быченко, 1992). Основание протокорма конусообразное, в базальной части заостряющееся, ось протокорма изогнута, имеются отдельные эпидермальные волоски. На апексе побега закладывается первый зеленый лист, затем вскоре – второй. Первый утолщенный корень появляется в нижней части основания первого листа в 1-й год развития, а второй корень появляется в основании 2-го листа – во 2-й год. Ось протокорма представляет собой приподнимающийся короткий ризом с чешуевидными листьями, который затем переходит к горизонтальному росту и образует над почвой первый одно- или двулиственный побег. По литературным данным, в зависимости от условий, подземное развитие проростка длится 2-4 года, максимально оно может продолжаться до 8-10 лет, например у *C. calceolus* (Ziegenspeck, 1936). После отмирания первого главного побега с одним листом начинается симподиальный рост. В культуре у *C. macranthon* наблюдается формирование нескольких точек роста, что доказывает тенденцию протокорма к вегетативному размножению (Андропова и др., 2000).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют побег с 1-2 зелеными листьями, у которых 1-3 жилки, число метамеров увеличивается до 2-х, каждый метамер имеет чешуевидный лист, в пазухе 1-го и 2-го чешуевидного листа находится по почке – одна спящая, а другая – почка возобновления длиной 0,3 см расположена в пазухе первого нижнего влагалищного листа. Высота побега в среднем 1,9 см, диаметр 0,1 см. Длина корневища 0,5-1 см, число придаточных корней 1-4, длина корня – 1-3,3 см, ширина – 0,15 см. Корни растут несколько лет, втягивая растение все глубже в почву, где лучше режим влажности. Направление роста – гетеротропное, ветвление – моноазиальное. По литературным данным, это онтогенетическое состояние достигается на 5-й год и длится 2-3 года, вегетативного разрастания на этой стадии не наблюдается. Изученные экземпляры растений не имели более одного побега.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют розеточный побег высотой 3,6 см, диаметром 0,2 см, длина междоузлий на стебле 1,6 см, длина корневища увеличивается до 1-2 см, толщина до 0,5 см, число корней от 4 и больше, длина корня больше 3-х см. Растение имеют 2-3 зеленых листа с 3-5 жилками, длина листа в среднем 3,6 см, ширина – 1,0 см. Почка возобновления к середине сентября достигает 1 см в длину, ветвление побегов – моноазиальное, направления роста – гетеротропное. Продолжительность данного состояния – 2-4 года, вегетативно особь не размножается. Изученные экземпляры растений данного состояния не имели более одного побега.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения нами были подразделены на 2 группы: молодые вегетативные (vm) и взрослые вегетативные (vv).

МОЛОДЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ растения имеют побег с 3 листьями и зачатком 4-го; число жилок 5-7, средняя длина листа 10,2 см, ширина – 3,6 см, высота побегов – 11,4 см, диаметр – 0,4 см, длина корневища – 3 см, толщина – 0,2 см, число придаточных корней – 20, длина корня – 5,5 см, толщина – 0,2 см. Число и длина корней варьирует в зависимости от почвенных условий, глубина залегания корневища – 2,5-3 см. Ежегодно формируются две почки: одна спящая, другая дает начало новому побегу. Продолжительность данного периода 2-4 года. Ветвление моноазиальное, направление роста – гетеротропное, вегетативно особь не размножается.

ВЗРОСЛЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ растения имеют побег с 3-5 листьями, у которых 5-9 жилок, длина листа в среднем – 14,2 см, ширина – 6,4 см, высота побега – 19,3 см, диаметр – 0,5 см, длина корневища – 3,5 см, толщина – 0,3-0,4 см, число придаточных корней около 25. Длина корня в среднем – 9,5 см, ширина – 0,2 см, число рубцов на корневище – 7-14. Продолжительность данного периода 2-3 года. Ветвление побегов моноподиальное, направление роста гетеротропное, ежегодно формируют-

ся две почки: одна спящая, другая – почка возобновления. Вегетативно-го размножения не наблюдается.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют побег с 3-5 зелеными листьями, у которых 7-11 жилок, длина листа в среднем – 13,9 см, ширина – 7,6 см, высота побега – 29,5 см, диаметр – 0,6 см, длина корневища – 4,5 см, ширина – 0,7 см, число придаточных корней – 25, длина корня варьирует от 9,5 до 21,5 см, ширина – 0,2 см. В зависимости от почвенных условий корневище может залегать на глубине 3-8 см. Число рубцов на корневище – 20, нами наблюдались экземпляры с 27 рубцами на 20 сантиметровом ризоме, а придаточные корни сохранялись в самых старых его частях. Абсолютный возраст корневища, например, у *Cypripedium calceolus* может достигать 22-25 лет (Серебряков, 1952).

Растения с коротким корневищем имеют длинные, отходящие в стороны придаточные корни, а с длинным корневищем (в хорошо аэрируемых почвах) – короткие корни. Глубина залегания корней – 5-15 см, большинство корней не ветвятся, растут несколько лет, кончик корня имеет желтый цвет, корневые волоски полностью отсутствуют. В генеративном состоянии наблюдается ди- и монохазильное ветвление с 5-6 побегами на одном корневище (рис. 21). Так образуется куртина, имеющая нередко до десяти побегов, обычно куртина с 2-3-я побегами имеет возраст около 20-ти лет (Быченко, 1992). Распад куртины видов рода *Cypripedium* на партикулы происходит в течение длительного времени (Врищ, 1983; Польшцева и др., 1986). Следовательно, вегетативное разрастание этого вида нельзя считать интенсивным. Годовой прирост корневища в условиях Южного Прибайкалья – 0,2 см, у *C. calceolus* L. – 0,5-0,6 см. Почка возобновления закладывается каждый год у основания ортотропной части побега. Развивается очень медленно, достигая к осени 3-4 мм. На второй год после образования молодых придаточных корней в базальной части она имеет длину (в среднем) 3,4 см, ширину – 0,8 см (осенью). Спящие почки несколько лет остаются живыми и медленно растут, лишь в отдельные годы они развиваются и тогда корневище ветвится. В популяциях *C. macranthon*, также как и у башмачка настоящего – *C. calceolus*, мы обнаружили растения разных возрастных групп, как с ортотропными, так и плагиотропными корневищами. Полиморфизм подземных органов связан с физико-химическими свойствами почвы (механическим составом, аэрированностью и т.д.).

В целом онтогенетическое состояние взрослых групп (vv и g) *C. macranthon* длится значительно дольше, чем молодых (j и im), что отражается на демографической структуре ценопопуляций. Возрастные спектры этого вида имеют в различных фитоценозах явно правосторонний характер (Быченко, 1992, 2002).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 04-04-49152.

## 15. Онтогенез воронца колосистого (*Actaea spicata* L.)

Воронец колосистый (сем. *Ranunculaceae*) – короткочерневищный, симподиально возобновляющийся многолетник (гемикриптофит) с многочисленными придаточными корнями, удлинёнными ортотропными побегами, несущими крупные дважды–трижды тройчатосложные листья и терминальную кисть белых цветков.

Корневище эпигеогенное (образовано основаниями побегов возобновления), мощное, многоглавое, темное с коричнево-черной бахромой, оставшейся от разрушившихся оснований чешуевидных листьев, спящими почками и хорошо заметными рубцами от отмерших монокарпических надземных побегов. Длина годичных приростов корневища колеблется от 0,7 до 3 см. Корневая система представлена отходящими от узлов корневища толстыми, ветвящимися до шестого порядка придаточными корнями, сосредоточенными в верхнем 30-40-сантиметровом слое почвы.

Надземные побеги высотой 30-40 (иногда 60-80) см при диаметре 5-7 см. Стебли округлые, гладкие, голые или слабо опушенные короткими простыми одноклеточными волосками. Листорасположение очередное. В основании побега формируются 2-3 светлобурых чешуи, которые выше сменяются 2-3 (4) крупными темнозелеными листьями с широкими стеблеобъемлющими основаниями, длинными (4-25 см) черешками и дважды-трижды тройчатосложными, в очертании широко-треугольными (длиной 20-65 см и шириной 20-58 см) пластинками. Листочки их яйцевидные (длиной до 5 см и шириной 4 см), туповатые или коротко заостренные, голые или рассеянно-опушенные, по краю пильчато-зубчатые. Листочки тонкие, мезоморфные, теневые, гипостоматические. Степень расчленения пластинки и длина черешка у верхних листьев заметно уменьшаются.

Цветоносный побег заканчивается короткой овальной кистью белых цветков (до 30). Кроме терминального, часто из пазушных почек средних листьев, а иногда и чешуй, в базипетальной последовательности развиваются парциальные соцветия (от 1 до 3-х). Общее число цветков на одном побеге возрастает до 50. цветоножки тонкие, опушенные короткими одноклеточными волосками, при плодах большей частью зеленые или буроватые. Цветки актиноморфные, обоеполые, с двойным рано опадающим околоцветником. Чашечка из четырех свободных, лепестковидных, желтовато-белых, обратнойцевидных чашелистиков длиной 4,7 мм, шириной 2,8 мм. В их широкое основание входят 3 слабо ветвящихся пучка, жилкование лучистое, открытое. Лепестки-нектарники (стаминодии) (Eichler, 1878; Буш, 1959), в числе 1-6, мелкие, лопатчатые, длиной 3,6 мм и шириной 1 мм, на верхушке выемчатые, с

длинными ноготками, равными по длине завязи. Они снабжаются одним пучком, который в области отгиба обильно ветвится; жилкование перисто–петлевидное. Иногда лепестки отсутствуют (Буш, 1959). Тычинки многочисленные, длиннее других частей цветка, нередко с расширенными в верхней части нитями; пыльники вскрываются продольной щелью. Гинецей мономерный. Пестик с верхней яйцевидной завязью и сидячим рыльцем. Плод – сочная, голая, невскрывающаяся, многосемянная, однолистовка (Каден, 1965). В незрелом состоянии плоды зеленые, при созревании глянцеви́то-черные, длиной 8-10, шириной 6-8 мм. На одном генеративном побеге их развивается от 5 до 31 (в среднем 14). Листовка содержит 2-14 (в среднем 7) семян. Семена ломтевидные, коричневатые, крупные (длиной 3-5 мм, шириной около 2 мм); поверхность мелкоточечная (Рысина, 1973; Барыкина, Гуляян, 1975). Масса одного семени составляет от 6 до 11 мг (в среднем 8,9 мг). Масса 100 сухих семян около 1 г.

Воронец колосистый – растение длительной вегетации, раннелетнего цикла цветения, начало которого приходится на середину мая, массовое цветение наблюдается в июне-июле. Благодаря базипетальному развитию частных соцветий, цветение растягивается на 2-3 месяца. Цветки, имея выраженные признаки энтомофильной и анемофильной организации, перешли к самоопылению, которое в роде воронец осуществляется в форме гейтеногамии (Верещагина, 1966). Диссеминация заканчивается в августе-сентябре.

Воронец колосистый известен как ядовитое и, в то же время, лекарственное растение (Растительные ресурсы СССР, 1984). Его свойства обусловлены содержанием во всех частях (листьях, корневищах, корнях, плодах и семенах) алкалоидов. Наибольшее их количество отмечено в плодах и корневищах. В народной медицине воронец колосистый издавна применяется при астме, зобе, малярии, ревматизме и воспалении мышц. Корень действует в качестве рвотно-слабительного средства и как противоядие от укуса ядовитых змей. Настой травы рекомендуется при головной боли, носовом кровотечении, некоторых кожных заболеваниях. Содержание аконитовой кислоты в растении позволяет использовать его при карциноме желудка. В плодах и семенах воронца колосистого обнаруживаются вещества, обладающие наркотическими свойствами, влияющими на нервную систему. Листья во время плодоношения содержат 30 мг % витамина С.

Воронец колосистый – неморальный евразийский вид (Флора СССР, 1937), для Сибири является реликтом плиоценовых широколиственных лесов (Крылов, 1908).

Современный ареал его охватывает почти всю Европу от Великобритании и Скандинавии до севера Испании, юга Италии и Балкан, в



России – от северо-запада европейской части (таежная зона) до среднего течения Днепра, Дона, Волги. Северная граница распространения почти совпадает с границей лесов, южная – доходит до 40 параллели. Кроме того, имеются островной участок ареала на Алтае, значительно удаленный от основного, и изолированные местообитания на Кавказе, Среднем Урале и в Западной Сибири (Крылов, 1931; Попов, 1949; Гроссгейм, 1950). В горах поднимается до верхнего лесного пояса. Воронец колосистый произрастает в тенистых широколиственных, смешанных и хвойных лесах.

Общая продолжительность жизни воронца колосистого, по данным И.Г.Серебрякова (1952), составляет не менее 70 лет. Более точно определить продолжительность большого жизненного цикла не представляется возможным ввиду постепенного отмирания наиболее старых участков корневищ. Можно утверждать только, что она велика, так как отдельные участки корневищ могут сохраняться живыми в течение 20 и более лет. Для описания различных возрастных состояний воронца колосистого материал был собран в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Подмосковья.

Онтогенез воронца колосистого представлен на рис. 22.

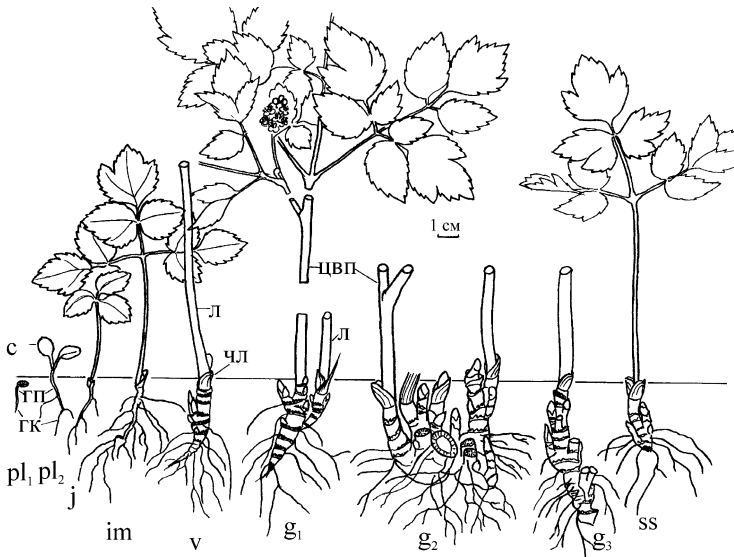


Рис. 22. Онтогенез воронца колосистого:

с – семядоли; гп – гипокотиль; гк – главный корень; л – лист;  
чл – чешуевидный лист; цвп – цветonoсный побег

СЕМЕНА воронца колосистого включают маленький слабо дифференцированный зародыш, составляющий 0,15 от длины эндосперма. Для созревания семян необходимо от 2 до 7 месяцев (Имс, 1964; Рысина, 1973).

В связи с физиологической разнокачественностью семян прорастание их растягивается на несколько лет. По нашим наблюдениям, через год после диссеминации прорастают 18-20% семян, еще через год появляются новые проростки и всхожесть возрастает до 26%.

ПРОРОСТКИ имеют главный корень с многочисленными корневыми волосками, гипокотиль и семядоли, заключенные в семенной кожуре. Пластинки извлекаются из семенной кожуры и поднимаются над поверхностью почвы посредством разрастающихся черешков. Прорастание надземное гипокотиллярно-котиledonарное. В естественных условиях с момента опадения плодов до появления весной (в апреле-мае) массовых всходов проходит 19 месяцев.

У ВСХОДОВ разворачиваются две длинночерешковых (длиной до 10 мм) семядоли с яйцевидными или овальными (длиной 15-17 и шириной 10-11 мм) коротко заостренными на верхушке пластинками. Гипокотиль округлый, тонкий, голый, белый, длиной до 7-12 мм. Главный корень тонкий, коричневый с немногочисленными боковыми корнями. Почечка в тот же год через 1,5-2 месяца или весной следующего года трогаются в рост, растение переходит в ювенильное возрастное состояние.

ЮВЕНИЛЬНОЕ растение имеет укороченный главный побег, несущий один чешуевидный и один длинночерешковый (2-3 см) лист с простой тройчато-лопастной, темнозеленой, неравнозубчатой пластинкой длиной 7-10 мм и шириной 10-15 мм, а в последующие годы тройчато-рассеченные или тройчато-сложные листья. Первые укороченные междоузлия надземного побега, погруженные в почву, становятся первым звеном эпигеогенного корневища. Гипокотиль длиной до 15 мм, несет небольшое число придаточных корней. Главный корень уходит на глубину 5-7 см и ветвится до корней III порядка. Ювенильное возрастное состояние длится 2-4 года.

ИММАТУРНЫЕ растения сохраняют розеточный тип побега, но лист заметно усложняется. Лист у них длинночерешковый (30-35 мм) с тройчато-сложной пластинкой из тройчаторассеченных листочков длиной 20-30 мм и шириной 30-40 мм или дважды тройчато сложной пластинкой длиной 8-9 см и шириной 13-15 см. В результате раскрытия одной или нескольких спящих почек, находящихся близ поверхности почвы,

может начаться ветвление корневища. В имматурном возрастном состоянии растение пребывает до 9 лет.

**ВЗРОСЛЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ** растения имеют хорошо развитое симподиально нарастающее, ветвящееся корневище, несущее до 3 надземных побегов с 3 чешуевидными листьями и одним длинночерешковым листом с дважды-трижды тройчато- или перистосложной пластинкой до 45 см длины и 35 см ширины. Система главного корня отмирает. С переходом растения в генеративное возрастное состояние розеточные побеги сменяются удлинненными.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** особей в 13-14-летнем возрасте (в культуре иногда уже в четырехлетнем возрасте) разворачивается, как правило, один удлиненный побег см длиной 15-25 с чешуевидными листьями в основании, 2-3 ассимилирующими листьями и терминальным многоцветковым соцветием и иногда 1-2 розеточных вегетативных побегов, обуславливая ветвление корневища. Заложение соцветий начинается в конце июня. К зиме генеративный побег бывает полностью сформирован.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения характеризуются одновременным развитием нескольких генеративных побегов, каждый из которых до раскрытия проходит в течение 2-3-х лет фазу внутрипочечного развития и фазу розеточного побега. Корневище становится многоглавым. В этом возрастном состоянии наблюдаются первые признаки отмирания базальных участков корневища.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ** имеют корневище в виде отделившихся партикул с одним цветоносным побегом и небольшим количеством мелких почек, из которых развиваются слабые вегетативные побеги. Часто наблюдается периодичность цветения, в некоторые годы, на корневище формируются только розеточные однолистные побеги.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ** представлены отделившимися партикулами с небольшим количеством вегетативных почек, однолиственными розеточными побегами ювенильного облика.

**СЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ** в развитии растения четко не выражено.

## 16. Онтогенез гирчовника татарского (*Conioselinum tataricum* Hoffm.)

Гирчовник татарский – многолетний, короткокорневищный, травянистый поликарпик из сем. *Apiaceae*, подсемейства собственно сельдерейных (*Apioideae*).

Растения образуют побеги двух типов – укороченные, розеточные, высотой 15-30 см, и удлинённые с укороченным основанием (ложнобезрозеточные), высотой 50-200 см. Розеточные побеги многолетние, нарастают моноподиально, имеют в основании сближенные чешуевидные листья и развивают, как правило, единственный ассимилирующий лист на удлинённом черешке. Удлинённые побеги малолиственные, с полыми, тонкобороздчатыми стеблями, в узлах слегка коленчато-изогнутыми, голыми, с сизым налетом. Побеги моноциклические, симподиально сменяют друг друга. Их укороченная часть несет сближенные чешуевидные листья, боковые почки возобновления и нередко – ассимилирующий лист, рано отмирающий.

Ассимилирующие листья – длинночерешковые, голые, с широко треугольными листовыми пластинками, дважды-трижды рассеченными на продолговато-яйцевидные сегменты, на верхушке листа дольки почти ланцетовидные; стеблевые листья на стеблеобъемлющих черешках с удлинёнными влагалищами, верхние почти сидячие.

Корневище эпигеогенного происхождения, утолщенное. В основании годичных побегов формируется кольцо шаровидных образований – зачатков придаточных корней, из которых на следующий вегетационный сезон развиваются шнуровидные многолетние неразветвленные придаточные корни. Весной на этих корнях появляются группами тонкие белые корешки, которые к началу июля отмирают. Места образования сезонных корней хорошо заметны по остающимся кольцевым утолщениям на корнях.

Соцветие – сложный зонтик, плод – вислоплодник, при созревании распадающийся на два мерикарпия. Цветет гирчовник в августе, плоды созревают в конце августа-сентябре. В связи с поздними сроками зацветания растений семена вызревают не ежегодно, часто только в наиболее крупном, верхушечном зонтике. Реальная семенная продуктивность побегов не превышает 500-900 семян (полуплодиков-мерикарпиев) (Волкова, 1993а).

Существенного хозяйственного значения вид не имеет. В китайской народной медицине отвар корневища применяется в качестве болеутоляющего средства; в сочетании с другими растениями гирчовник назначают при дисменорее, инсультах и при лечении гипертонии (цит. по Горовой, 1966). Изучение сибирских популяций гирчовника показало

наличие в соцветиях, листьях и стеблях растений флавонолов, в корнях – кумариновых соединений, в плодах – эфирного масла (Тюрина и др., 1976).

Распространен в лесной зоне по всей Центральной, Восточной и Средней Европе, в Западной и Восточной Сибири, в горных районах Средней Азии, а также в Казахстане, Монголии, Китае (Пименов, 1996).

Произрастает преимущественно в лесной зоне – в разреженных темнохвойных, смешанных и березово-осиновых лесах, по их опушкам, оврагам, на лесных лугах в зарослях кустарников; обычен на сырых лугах, по берегам речек и ручьев, окраинам болот. Заходит в лесостепь, иногда встречается в степной зоне, в горах нередко поднимается до верхней границы леса (Пименов, 1996).

Материал для описания онтогенеза собран в лесных и луговых крупнотравных фитоценозах подпооя черневых лесов на Салаирском кряже (юг Западной Сибири, Новосибирская область).

Онтогенез гирчовника татарского впервые был описан Л.В.Волковой (1993б, 2001) и представлен на рис. 23.

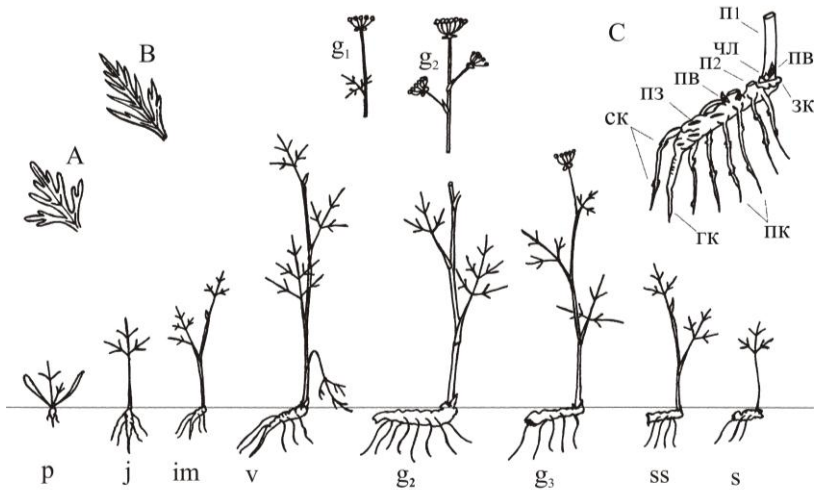


Рис. 23. Онтогенез гирчовника татарского:

форма конечных долей листьев ювенильных (А) и взрослых (В) особей  
 С – структура многолетней части взрослой особи: П1 – побег текущего года; ЧЛ – чешуевидные листья на укороченной части побега; ПВ – почки возобновления; ЗК – «зачатки» придаточных корней; ПК – многолетние придаточные корни; СК – утолщения на придаточных корнях в местах образования сезонных корней; П2 – остаток побега предыдущего года; ПЗ – следы побегов прошлых лет; ГК – главный корень

СЕМЕНА гирчовника к моменту осыпания имеют недоразвитый зародыш и прорастают только весной, после перезимовки. Продолжительность латентного периода не менее 8 месяцев.

ПРОРОСТКИ – растения высотой 5-7 см, имеют пару линейных семядольных листьев и «розетку» из 2-3 настоящих листьев на удлинённых черешках. Первый настоящий лист почти тройчатый, с крупнозубчатыми долями, последующие – дважды-перистые, отдельные или рассечённые на пальчовидные дольки. Главный корень редковидно утолщённый, неразветвлённый.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены моноподиально нарастающими розеточными побегами. Как правило, «розетка» образована единственным ассимилирующим листом на удлинённом черешке, а укороченная стеблевая часть несёт сближенные чешуевидные листья. Листовые пластинки ассимилирующих листьев широко-треугольные, дважды-трижды-перистые; основание листового черешка расширено в удлинённое влагалище.

Благодаря контрактильной деятельности главного и придаточных корней, укороченная часть побега втягивается в почву, становится многолетней. Начинается формирование корневища, в первые годы вертикального.

Продолжительность ювенильного состояния 4-6 лет.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены удлинённым побегом с олистённым стеблем высотой 20-40 см. Стеблевых листьев 2-3, по форме и степени рассечённости они мало отличаются от листьев взрослых растений, уступая им только в размерах. От листьев ювенильных растений отличаются более вытянутыми и заостренными конечными долями. На укороченной стеблевой части в основании побегов появляются 1-2 боковых почки возобновления. В подземной сфере продолжается формирование корневища, вертикального или косо-вертикального, и ежегодное образование очередного яруса придаточных корней.

Продолжительность состояния 4-5 лет.

В дальнейшем на протяжении всего онтогенеза растения производят только удлинённые побеги, в основании которых всегда обнаруживается зона укороченных междоузлий, несущая чешуевидные листья, почки возобновления, а часто и единственный ассимилирующий лист, рано отмирающий.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи характеризуются заметным увеличением мощности надземных побегов и корневища. На побегах разворачивается по 4-5 листьев, растения в луговых ценозах достигают высоты 60-80 см, в осиновом лесу – 120-140 см. В базальной части побегов ежегодно

формируется по 4-5 почек возобновления, но в большинстве случаев ежегодно реализуется только одна из них – растения на протяжении всего онтогенеза остаются однопочковыми, а корневище одноосным, неветвящимся. Только в условиях хорошо увлажненных экотопов (по берегам водотоков, на крупнотравных лугах у подножий склонов) встречаются 2-3-почковые виргинильные растения. Корневище таких особей начинает ветвиться, но, в связи с тем, что его годовые приросты незначительны, заметного вегетативного разрастания особи не происходит. Корневище постепенно приобретает горизонтальное положение, располагаясь в поверхностном горизонте почвы. Длина его горизонтального участка достигает 8-10 см, диаметр – 1,0-1,5 см, толщина придаточных корней составляет 5-7 мм. Главный корень в этом состоянии обычно сохраняется.

Продолжительность виргинильного состояния около 4-5 лет, а прегенеративного периода в целом – не менее 13-17 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения сходны с виргинильными и практически не отличаются от них вплоть до момента появления верхушечного соцветия. Специальными исследованиями установлено, что генеративные растения сохраняют более высокие темпы линейного роста побегов по сравнению с виргинильными, особенно, во второй половине вегетационного сезона (Волкова, 2001). Растения обычно однопочковые, побег слабо ветвится в верхней части в результате появления 1-2-х побегов обогашения, несущих боковые зонтики. С наступлением генеративного периода начинается отмирание главного корня и разрушение базальных участков корневища.

Максимальной мощности растения достигают в СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии. На генеративных побегах разворачиваются 6-7 листьев, в верхней части побега формируется 2-3 побега обогашения, которые, в свою очередь, могут ветвиться, образуя соцветия III порядка. Высота побегов в луговых ценозах – 100-140 см, в осиновых лесах – 200-230 см. Главный корень уже отсутствует, абсолютный возраст растений не определяется.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии размеры растений уменьшаются, при этом наблюдаются заметные колебания мощности генеративных побегов, что хорошо видно по изменению диаметров годовых резидов корневища. В этом возрастном состоянии живым сохраняется лишь небольшой участок корневища с относительным возрастом 6-8 лет. У особей с разветвленным корневищем происходит его старческая партикуляция, что следует рассматривать как вегетативное размножение (Смирнова и др., 1976). Дочерние особи остаются сближенными, а по возрастному состоянию соответствуют материнской.

Продолжительность генеративного периода, в целом, составляет не менее 10-12 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ и СЕНИЛЬНЫЕ растения по размерам и развитию ассимилирующих побегов сходны с имматурными. Нередко наблюдается отрастание розеточных побегов, подобных побегам ювенильных растений. Продолжается прогрессирующее отмирание корневища, снижение мощности годичных побегов, прекращается образование крупных придаточных корней.

Условный возраст особей 2-6 лет. Продолжительность постгенеративного периода около 5-6 лет.

Общая продолжительность онтогенеза гирчовника в обследованных фитоценозах достигает, таким образом, 30-35 лет. Около половины этого срока приходится на прегенеративное развитие. Следует отметить, что по темпам и продолжительности онтогенеза растения из лесных и луговых ценопопуляций существенно не различаются. Вегетативное размножение не характерно для вида. На протяжении всего онтогенеза сохраняется моноцентрический тип биоморфы.

В условиях крупнотравных фитоценозов подпооя черневых лесов Салаира онтогенез гирчовника татарского характеризуется продолжительным прегенеративным периодом. Основной способ возобновления природных ценопопуляций – семенной.

**РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ.** В условиях крупнотравных фитоценозов подпооя черневых лесов Салаира интересным оказался ритм фенологического развития гирчовника. По срокам цветения гирчовник относится к позднелетним растениям, а по феноритмотипу вид следует рассматривать как гемиэфемероид (Борисова, 1972).

Примерно с начала июля у большей части прегенеративных, а также у постгенеративных особей наблюдается увядание надземных побегов, что по времени совпадает с отмиранием сезонных корней. К концу июля такие растения переходят в покоящееся состояние и в травостоях не обнаруживаются. Только у наиболее мощных, генеративных и, отчасти, виргинильных растений, рост и развитие побегов продолжают до конца вегетационного сезона.

Изучение ритма развития гирчовника в питомнике свидетельствует о том, что летний покой растений обусловлен ценотическими факторами. В питомнике, в условиях устранения воздействия травяного яруса, переход в состояние летнего покоя зарегистрирован у единичных особей (Волкова, 2001). Состояние летнего покоя не характерно для видов местной флоры (Экология сообществ..., 1991) и, по-видимому, является особенностью биологии гирчовника при его произрастании в крупнотравных ценозах низкогорий юга Сибири.



## 17. Онтогенез змееголовника крупноцветкового (*Dracocephalum grandiflorum* L.)

Змееголовник крупноцветковый – моноподиально нарастающий, короткокорневищный, вегетативно размножающийся, травянистый многолетник, из сем. *Lamiaceae*. В природе образует неявнополицентрическую биоморфу. Вегетативные побеги – розеточные; генеративные – полурозеточные. Корневище короткое, эпигеогенное, образовано в результате втягивания базальных частей побегов в почву и находится близко к поверхности почвы. Придаточные корни располагаются как в узлах, так и на междоузлиях корневища. Розеточные листья длинночерешковые продолговато-яйцевидные или длинноэллиптические. Стеблевые листья более мелкие, бесчерешковые, яйцевидной или округло-яйцевидной формы. Соцветие – фрондозный, закрытый колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных многочленных дихазиев. Плод – четырехкамерный ценобий.

Змееголовник крупноцветковый распространен в Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, Монголии и в Китае. Растет в высокогорьях в кедровых и лиственничных редколесьях, на субальпийских и альпийских лугах, в лишайниковых и ерниковых тундрах, на приснежных лужайках и песчано-галечниковых берегах рек (Флора Сибири, 1997).

Содержащийся в наземной части змееголовника крупноцветкового апигенин обуславливает применение этого вида для лечения бронхиальной астмы. Надземная часть змееголовника крупноцветкового также содержит лютеолин и его производные, которые проявляют диуретическое, желчегонное и антитоксическое свойства и снижают количество гликогена в печени (Барабой, 1976).

Материал по онтогенезу собран в Усть-Канском районе Горного Алтая в окрестностях села Кайсын на альпийском лугу.

Онтогенез змееголовника крупноцветкового представлен на рис. 24.

СЕМЕНА змееголовника крупноцветкового черные, трехгранные, удлинненно-овальной формы, длиной 2,5-3,5 мм. Прорастание надземное. Семена прорастают в августе.

ПРОРОСТОК – однопобеговое растение. Побег розеточный, несет две семядоли округло-яйцевидной формы и одну-две пары супротивных, простых эллиптических или круглых листьев с городчатым краем. Пластинка их длиной 4-7 мм и шириной 4-6 мм. Высота растения составляет 1,7-2,4 см. Главный корень длиной 2,3-4,2 см с боковыми корнями I порядка.

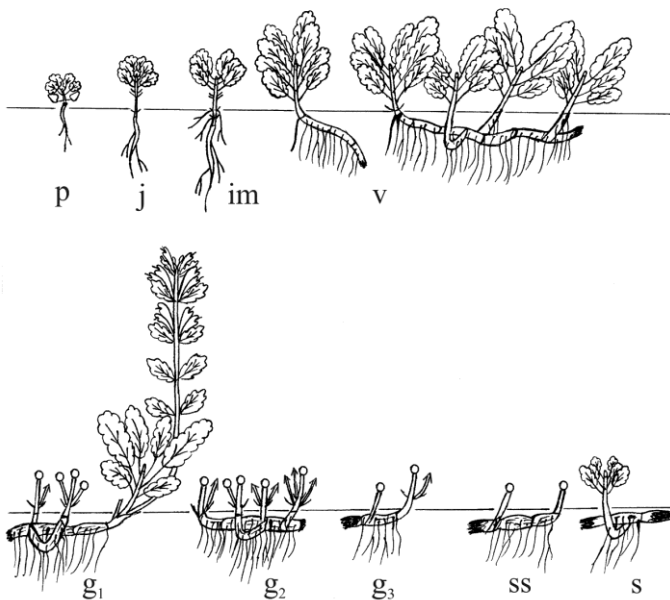


Рис. 24. Онтогенез змееголовника крупноцветкового:

⌋ – генеративный побег ; ⌋ – вегетативный побег

В ЮВЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ особи переходят на следующий год. Ювенильные растения представлены одним розеточным побегом с 2-3 парами листьев на длинных черешках. Форма пластинки округло-яйцевидная или эллиптическая с городчатым краем. Пластинка их 0,7-1,1 см длиной и 0,5-0,6 см шириной. Длина растения – 2,3-4,7 см. Длина главного корня – 3,4-4,8 см. Базальная часть побега втягивается в почву за счет контрактильной деятельности главного корня.

ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ наступает в этот год или на следующий. Имматурные особи имеют один розеточный побег, несущий 3-4 пары длинночерешковых продолговато-яйцевидных листьев с городчатым краем. Длина листовая пластинка достигает 1,1-1,8 см, ширина листовой пластинки до 1 см. У некоторых особей в нижней части побега возможно сохранение листьев ювенильного типа. Корневая система смешанная; 3-5 придаточных корней развиваются в узлах семядолей и настоящих листьев, длина главного корня изменяется мало, ветвление до III-IV порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ семенного происхождения представлены кустом из простых и разветвленных розеточных побегов, соединенных эпигеогенными горизонтальными корневищами с системой придаточных корней. Главный корень отмирает. Каждая особь имеет 4-7 розеточных побегов и 2-5 ветвей эпигеогенного корневища. Побеги более крупные по размеру, чем в имматурном состоянии. Средняя длина побегов равна 12 см, длина листовой пластинки – 4-6,3 см, ширина листа варьирует от 2,1 до 3 см. Число пар листьев увеличивается до 6. Особи вегетативного происхождения представлены партикулами, состоящими из 1-3-х розеточных побегов и 1-2-х ветвей эпигеогенного корневища.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОСОБИ образуют куст из 2-3 генеративных и 4-7 вегетативных побегов. Генеративные почки закладываются супротивно в основании первого и третьего листа годовичного побега летом предыдущего года. Трогается в рост только одна почка. Высота генеративного побега – 18,5-21,3 см. Толщина корневища – 0,5-0,7 см. Молодые придаточные корни – светлые, старые – темные. Возможна партикуляция, приводящая к вегетативному размножению и образованию омоложеных до виргинильного состояния дочерних особей. Формируется плотный клон.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ СОСТОЯНИИ в результате увеличения годовичного прироста корневища и их числа образуется рыхлый клон, состоящий из 4-5 партикул. Каждая партикула состоит из 2-5 генеративных побегов и 1-3 вегетативных побегов. Высота генеративного побега достигает 27-30,5 см. В образовании генеративных побегов существует цикличность, с перерывом в 1-2 года. Корневище становится более толстым, до 1 см. Система придаточных корней хорошо развита.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОСОБИ представлены одиночными партикулами с 1 генеративным и 1-3 вегетативными побегами. Высота генеративного побега – 17,1-18,3 см. Толщина корневища уменьшается до 0,8 см. Число живых придаточных корней в этом состоянии сокращается.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ образуют из верхушечной и спящей почек 1-2 розеточных побега с 3-4 парами длинночерешковых продолговатояйцевидных листьев. Высота побегов – 7,4-10,2 см. Корневище старое, темное, разрушенное.

СЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ несут 1-2 розеточных побега, развернувшихся из спящих почек на живых участках корневища. Листья в числе 2-4 пар имматурного и ювенильного типов.

Исследования проведены при финансовой поддержке лаборатории «Чистая линия».

## 18. Онтогенез родиолы ирмельской (*Rhodiola iremelica* Boriss.) в естественных местах обитания, при интродукции и в культуре *in vitro*

Родиола ирмельская (*Rhodiola iremelica* Boriss.) – сем. *Crassulaceae* DC., подсем. *Sedoideae* Berger, род *Rhodiola*, секция *Rhodiola* Schrenk., ряд *Rosea* Boriss. Первое морфологическое описание вида дано А.Г.Борисовой (1939) во «Флоре СССР», позже морфологические критерии вида были нами дополнены (Ишмуратова, Сацыперова, 1998; Ишмуратова, 2002).

Родиола ирмельская – многолетнее, травянистое, поликарпическое, безрозеточное, короткокорневищное растение, гемикриптофит. Надземные органы представлены однолетними, не ветвистыми, прямостоячими, вегетативными и генеративными или, по терминологии Е.Л.Нухимовского (1997), ассимиляционными силлептическими и репродуктивно-ассимиляционными силлептическими побегами, длиной 6–40 см.

Подземные органы представлены эпигеогенным корневищем или ростовым побегом (Нухимовский, 1997), главным корнем и системой придаточных корней. Тип нарастания и ветвления корневища монополярный. Направление роста осевого скелетного побега плагиотропное.

Родиола ирмельская близка по химическому составу к родиоле розовой, обладает стимулирующими, адаптогенными, антиоксидантными свойствами. Сырье интродуцированной родиолы ирмельской может быть использовано как дополнительный источник, содержащий родиолин, родионин, родиозин, кемферол, коричный спирт, розавин, розарин, розин, салидрозид, тирозол, розиридин, розиридол, ситостерин, даукостерин, галловую, кофейную и и-гидроксibenзойную кислоты (Ишмуратова, 2002).

Родиола ирмельская – эндемик Южного и Среднего Урала, горно-тундровый, горноstepной вид, обитающий на высоте от 300 до 1500 м над уровнем моря. Типичными местообитаниями в гольцовом поясе являются сообщества класса **Caricetea curvule** Br.-Bl. 1948, в подгольцовом поясе встречается на каменистых участках среди высокотравных лугов класса **Mulgedio-Aconitetea** Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944. Вид является элементом сообществ тенистых скал класса **Asplenietea trichomanis** (Br.-Bl. In Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977, встречается в покрове остепненных редкостойных петрофитных сосново-березово-лиственничных лесов порядка **Astero alpini-Laricetalia sibiricae** Ermakov et I. Korotkov in Ermakov et al., 1992 (Ишмуратова, 2002).

Материалы для исследования были собраны нами в местах естественного произрастания родиолы ирмельской на Южном Урале,

а также при интродукции вида в Ботанический сад-институт УНЦ РАН и в условиях культуры *in vitro*.

В естественных местах обитания особи родиолы ирмельской проходят четыре периода развития: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный. При этом нами выделены следующие возрастные состояния: покоящиеся семена, проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное, старое генеративное, субсенильное, сенильное. В условиях интродукции в течение пяти лет наблюдений нами выделено три периода развития: латентный, прегенеративный, генеративный. В условиях культуры *in vitro* особи родиолы ирмельской достигают лишь прегенеративного состояния

**СЕМЕНА** мелкие, от овальной до яйцевидной формы, окраска их изменяется от коричнево-бурой до темно-коричневой. Размеры семян – 1,6-3,5 мм длины, 0,9-1,2 мм ширины. Масса 1000 штук семян колеблется от 102-175 мг. Грунтовая всхожесть необработанных семян довольно низкая – 2,5-27,0%. После стратификации всхожесть семян достигает 43-56%, после обработки экзогенными регуляторами роста (цитокинин и гибберелловая кислота) в условиях *in vitro* всхожесть семян увеличивается до 95-98%.

**ПРОРОСТКИ.** Тип прорастания семян – надземный. Для проростков характерно наличие 2-х семядолей, одного укороченного осевого побега, несущего 1-4 листа, голого, слегка утолщенного гипокотилия, главного корня (рис. 25). Семядоли округлые, цельнокрайние, с округлой, слегка выемчатой верхушкой, клиновидным основанием, черешки семядолей отстоящие. Отношение длины семядоли к длине черешка 1,2-1,4. Первые листья округлые, цельнокрайние, с округлой верхушкой и округлоклиновидным основанием (рис. 25). Отношение длины пластинки листа к длине черешка около 1,0. Число первых ассимилирующих листьев в естественных местах обитания и при интродукции 1-2, в условиях *in vitro* – 4 штук.

Длительность состояния проростка в условиях культуры 90-120 дней, в условиях *in vitro* – 14-25 дней.

**ЮВЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Для особей этого возрастного состояния характерно образование ассимиляционных (вегетативных) боковых побегов от 1-2 (природа и культура) до 4-х (*in vitro*) штук. Особи этого возрастного состояния имеют один осевой укороченный побег, несущий зародышевые листья, корневище и главный корень,

Ювенильные особи первого и второго года вегетации отличаются. Побег первого года вегетации имеют одну формацию листьев, размеры

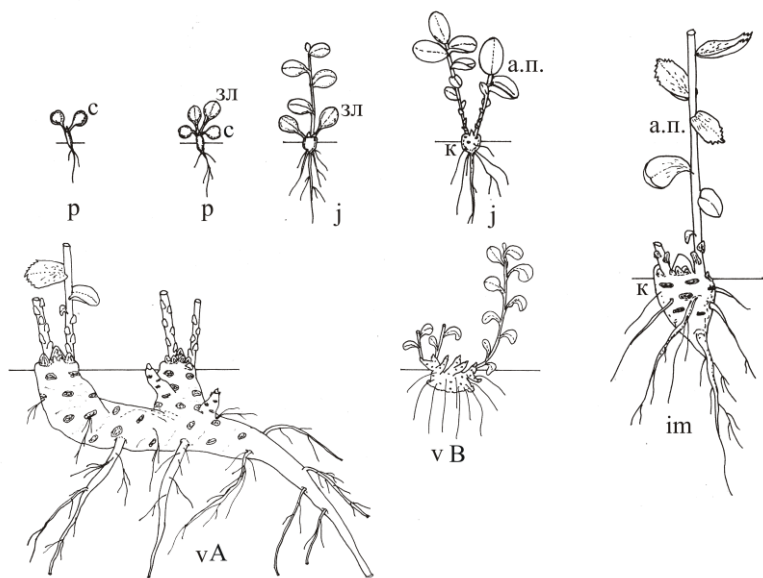


Рис. 25. Онтогенез родиолы иремельской:

с – семядоли; з – зародышевые листья; а.п. – ассимиляционные побеги; к – корневище; vA – виргинильное возрастное состояние в природе и при интродукции; vB – виргинильное возрастное состояние в культуре *in vitro*

которых практически одинаковы (рис. 25). Побеги второго года вегетации имеют листья двух формаций: низовой (чешуевидные) и срединной (ассимилирующие) (рис. 25). Наблюдается ветвление корней до второго порядка. Ассимиляционные (вегетативные) побеги однолетние, после их отмирания на ростовом побеге образуются рубцы. Длительность ювенильного состояния колеблется от 90 до 125 дней в культуре, в условиях *in vitro* – 20-45 дней.

**ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Для особей этого возрастного состояния характерно появление зубчатости по краям листьев срединной формации и увеличения числа вегетативных ассимиляционных побегов до 8 шт. (в культуре *in vitro*), в природе и условиях культуры чаще 1-2 шт. (рис. 25). Главный корень ветвится до II-III порядков. Боковые корни I порядка достигают длины главного корня. Листья простые, цельные, сидячие. Форма пластинки листа от продолговато-яйцевидной до эллип-

тической, от цельнокрайней до крупно- и неравно-зубчатой. Верхушка пластинки листа заостренная.

Длительность иммактурного состояния в культуре от 150 дней до двух лет, в условиях *in vitro* – 20-45 дней. В этом возрастном состоянии особи вступают на второй год развития.

**ВИРГИНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Особи в этом возрастном состоянии характеризуются появлением боковых побегов. Они развиваются из пазух чешуевидных листьев. Формируется многоглавое корневище (рис. 25).

Длительность виргинильного состояния в природе несколько лет, в культуре – от одного года и более, в культуре *in vitro* – весь период размножения.

Продолжительность прегенеративного периода развития в природе от 5-6 лет до нескольких десятков, в культуре – от 2-х до 3-5 лет.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений появляются 1-2 репродуктивных побегов. У репродуктивных побегов три формации листьев: низовые – чешуевидные, срединные – ассимилирующие, верховые – мелкие ассимилирующие, расположенные в основании соцветий.

Листья срединной формации суккулентного типа, сидячие, цельные от продолговато-яйцевидных до эллиптических, от цельнокрайних до крупно- и неравнозубчатых 1-3,5 см длины, 0,9-1,5 см ширины. Индекс листа меньше от 1,7 до 2,5. Листья низовой формации чешуевидные, округло-яйцевидные с широким клиновидным основанием, с округлой, редко заостренной верхушкой.

Соцветие однотипное, монотелическое, многоцветковое, плейохазий, состоящий из центрального цветка и парциальных соцветий, образованных моно-, дихазием, двойным дихазием. Распускание цветков в плейохазии происходит по центробежному типу. Для родиолы ирмельской характерно дневное распускание цветков с однократным распусканием венчика, который относится к хазмогамному типу.

У родиолы ирмельской установлено наличие функционально мужских, собственно женских, обоеполюх цветков. Функционально мужские цветки характеризуются хорошо развитыми тычинками с фертильной пылью и пестиками с недоразвитыми семяпочками. Функционально мужские цветки равны цветоножкам. Окраска околоцветника от лимонно-желтого до медово-желтого цвета. Для обоеполюх цветков характерно наличие хорошо развитых тычинок и пестиков. Число пестиков 4 (редко 5), тычинок – от 8 до 12. Чашелистики и лепестки желто-зеленого цвета, тычиночные нити и тычинки желтого цвета. В собственно женских цветках отсутствуют тычинки, имеются хорошо

развитые пестики. Лепестки собственно женских цветков заостренные, равны чашелистикам. Нектарник широкотрапециевидный, расширяющийся кверху, с выемчатой верхушкой, длина нектарника в 1,5-1,8 раза превышает ширину. Число долей околоцветника 4, встречаются 6-8-членные цветки, цвет желто-зеленый. По способу опыления вид относится к энтомофильным растениям. Основные опылители – мухи (отряд *Diptera*).

Плод – сухая, апокарпная, многосемянная многолистовка, которая состоит из 4-5 сидячих, сросшихся у оснований листовок ланцетной формы 5-8 мм длины, с коротким (около 0,5 мм) носиком.

**СРЕДНЕГЕНЕРАТИВНЫЕ** особи характеризуются увеличением числа репродуктивных побегов на особи до 30-40 штук.

Вид характеризуется неглубоким омоложением. Генеративные особи после обильного плодоношения или в результате нормальной партикуляции переходят во взрослое вегетативное состояние, в котором могут находиться от одного года до нескольких лет.

Родиола ирмельская размножается семенами и вегетативно. Вегетативное размножение осуществляется при нормальной, травматической и сенильной партикуляции. Образование партикул наблюдается в генеративном периоде развития, травматическая партикуляция – на фоне сбора корневищ, а также при камнепадах и сходе снега в скальных ценопопуляциях.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ** особи характеризуются некрозом главного корня. В результате сенильной партикуляции морфологическая целостность особи нарушается – с образованием множества самостоятельно живущих партикул. Особи субсенильного состояния могут иметь abortивные цветки, число побегов не более 1-3 штук. Размеры побегов минимальные – 6-10 см.

**СЕНИЛЬНЫЕ** растения характеризуется накоплением отмерших частей подземных органов растения, вторичным проявлением ювенильных черт в надземной сфере.

**МУЛЬТИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ.** Изучение родиолы ирмельской свидетельствует о наличии мультивариантности развития особей (надземных и подземных органов).

В ходе онтогенеза в условиях интродукции нами наблюдалась смена жизненных форм родиолы ирмельской. Длина и степень разветвления корневища и корней зависят не только от возрастного состояния, но и условий местообитания и варьируют в широких пределах.



Стержнекорневая жизненная форма наблюдается в ювенильном и имматурном возрастном состояниях, стержнекорневая многоглавая с большим числом придаточных корней – в виргинильном и генеративном состояниях.

В горно-тундровых и горно-степных экотопах преобладает короткостержневая многоглавая форма, в горно-лесной – горизонтальнокорневищная, в скальных экотопах – короткостержневая многоглавая и вертикальнокорневищная с придаточными корнями, в приручьевых экотопах – кистекокорневая жизненная форма с большим объемом придаточных корней.

Ветвления корней *in vitro* до второго и третьего порядков во всех возрастных состояниях не происходит. Формируется мочковатая корневая система (рис. 25).

Форма пластинки листа меняется в зависимости от условий обитания от округлой, овальной (в горно-тундровых экотопах) до эллиптической и ланцетовидной (в горно-скальных и горно-степных экотопах) (рис. 26, А, В). В культуре форма листа сохраняется, размеры увеличиваются в 2-3 раза (рис. 26, С). В условиях *in vitro* формируются листья с оттянутым основанием пластинки листа или ложночерешковые (рис. 26, D).

Темпы развития особей также зависят от условий обитания. Длительным прегенеративным периодом и продолжительным онтогенезом (несколько десятков лет) характеризуются особи высокогорных горно-тундровых популяций. В низкогорных популяциях длительность прохождения онтогенеза уменьшается.

В условиях культуры *in vitro* наблюдаются быстрое прохождение этапов онтогенеза (в течение 2-4-х месяцев) и некоторые изменения морфогенеза надземных и подземных органов растений. Происходит редукция некоторых онтогенетических признаков в различных возрастных состояниях растений или наложение признаков одного возрастного состояния на другое. В ювенильном, имматурном и виргинильном состояниях в условиях *in vitro* на вегетативных побегах формируются листья лишь одной формации – ассимилирующие, чешуевидные листья не образуются. Край пластинки листа *in vitro* – всегда цельный, листья чаще ложночерешковые (рис. 26). Семядоли могут сохраняться до имматурного состояния, а первые ассимилирующие листья – до виргинильного. Дифференцировать возрастные состояния *in vitro* можно по числу вегетативных побегов: в ювенильном – 4 штуки, в имматурном – 8 штук, в виргинильном – больше 8 штук.

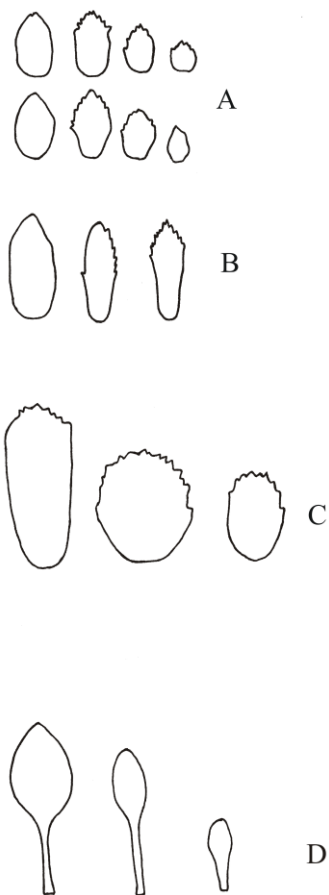


Рис. 26. Изменчивость формы пластинки листа срединной формации родиолы ирмельской:

А – в горно-тундровых экотопах; В – в горно-степных экотопах;  
С – при интродукции; D – в культуре *in vitro*

## 19. Онтогенез тайника яйцевидного (*Listera ovata* (L.) R. Br.)

Тайник яйцевидный – травянистая, многолетняя, короткочерешчатая, летнее-зеленая орхидея, геофит, поликарпик, относится к сем. Орхидные (Ятрышниковые) – *Orchidaceae* Juss.

Растение с коротким толстоватым корневищем, несущим многочисленные длинные шнуровидные корни (Вахрамеева и др., 1991; Перебора, 2002). Стебель довольно высокий – 25-60 см, отмечались и более крупные экземпляры – до 70-85 см, с двумя сближенными почти супротивными листьями. Ниже листьев стебель голый и более толстый, с буроватым влагалищем, выше листьев железисто-опушенный, иногда с 1-3 маленькими редуцированными листочками (Перебора, 2002). Листья широкояйцевидные, суженные к основанию, сидячие, стеблеобъемлющие, с тупым или коротким заострением. Нижний лист голый и более толстый, с буроватым влагалищем, верхний коротко железисто-опушенный, междоузлие между листьями короткое – 1-2 мм. Средняя длина листьев – 7-12 см, средняя ширина – 5-7 см. Ветвление побеговой системы монохазильное, элементарная единица побега – малометамерная, двулистная. Формула листовой серии показывает, что междоузлие корневищного участка и поворота к ортотропному росту короткое, междоузлие под 1-м листом длинное, под 2-м – укороченное (Смирнова, 1990).

Соцветие – узкая многоцветковая кисть (длиной 15-25 см). Цветки мелкие, невзрачные, желтовато-зеленоватые, с заостренными прицветниками, сидят на длинных (5-7 мм) железисто-волосистых цветоножках. Листочки наружного и внутреннего кругов околоцветника почти одинаковой длины (4-5 мм). Губа в 2-3 раза длиннее, обратнойяйцевидная, почти до середины надрезанная на 2 лопасти. Сладковатый нектар располагается открыто на губе в небольших бороздках. Мелкие двукрылые и перепончатокрылые садятся на губу и, слизывая нектар, продвигаются вверх. Таким образом, внешне скромные цветки очень привлекательны для опыляющих насекомых (Вахрамеева и др., 1991). Число цветков в кисти колеблется от 20 до 40, редко больше. Цветет в конце июня – июле, довольно долго – 20-30 дней; размножается семенами и вегетативно, корневыми отпрысками. Вегетативное размножение генеративных и вегетативных растений происходит с омоложением потомства (Татаренко, 1996).

Тайник яйцевидный – евро-западноазиатский вид, встречается в лесной зоне европейской части России, на Кавказе, в Сибири, в горах Средней Азии, а также в Западной Европе, Малой Азии (Бакин, Рогова и др., 2000; Вахрамеева и др., 1991). Растет по сыроватым, тенистым

лесам – хвойно-широколиственным, широколиственным, мелколист-  
венным, по окраинам низинных болот, опушкам. Устойчив к антропо-  
генным воздействиям, отмечался по сыроватым овражкам вдоль дорог и  
в парках города. Обычен на известняковых почвах, редко встречается и  
на кислых.

Вид является редким и охраняемым в некоторых областях и респуб-  
ликах России.

В глубокой древности и в средние века некоторые виды орхидей ис-  
пользовались как лекарственные растения, хотя часто без достаточных на  
то оснований. Подобное применение находят они и сейчас, однако мас-  
штабы их использования ограничены редкостью этих видов растений, а  
также малой изученностью их лекарственных свойств (Вахрамеева и др.,  
1991).

Онтогенез тайника яйцевидного, в основном, соответствует общему  
типу онтогенеза наземных орхидей, по данным Т.Irmisch (1853) и  
H.Ziegenspeck (1936), длится 25-30 лет, от прорастания семени до пер-  
вого цветения проходит 12-15 лет, в благоприятных условиях меньше –  
8-10. Методика определения онтогенетического состояния особей про-  
водилась на основе морфометрических показателей надземных побегов  
(Фардеева, 1997). Характеристика подземных органов и их развитие  
дается в основном на основе литературных источников.

Онтогенетическая структура популяций тайника яйцевидного, как  
правило, правостороннего типа с преобладанием взрослых вегетатив-  
ных и в большей степени генеративных особей (40-60%), процент юве-  
нильных и имматурных от 8 до 12%.

Онтогенез тайника яйцевидного представлен на рис. 27.

ПРОРОСТОК орхидных или протокорм ведет подземный образ жиз-  
ни. Для прорастания семени необходимы повышенная влажность и при-  
сутствие гриба–микоризообразователя, гифы которого проникают в  
семя и помогают затем развитию протокорма. Развитие проростка тай-  
ника проходит медленно, в течение трех лет идет формирование верху-  
шечной почки, заложение придаточных корней (не более 3-х), и только  
на 4-ый год после прорастания семени появляется первый лист пророст-  
ка (Перебора, 2002).

На 5-ый год появляется ЮВИНИЛЬНОЕ растение, имеющее 2 разви-  
тых листа, довольно мелких, но уже овальной формы, причем нижний  
лист более широко–яйцевидный, стеблеобъемлющий, верхний более  
узкий и заостренный. Внизу под листьями на междоузлии имеются 2  
чешуевидных влагалища. Междоузлие между листьями сильно укороченное, поэтому листья расположены почти супротивно. Длина листьев  
5-5,5 см, при ширине 2,5-3,5 см, ширина верхнего листочка меньше –

2-2,5 см. Жилкование дуговое, крупных жилок 3, центральная и 2 боковые, вместе с более тонкими жилками их 6-7 штук. Высота побега – 10-12 см, были найдены и более высокие – 14-сантиметровые особи. Корневище короткое, толстое, придаточные корни сближены, их около 6-8 штук. Корни обычно появляются весной до 4-х в год (Перебора, 2002). В таком состоянии растение пребывает не более 2-х, редко 3-х лет.

ИММАТУРНОЕ растение несколько выше, имеет более крупные листья, междоузлие под листьями утолщается. Нижний лист, как правило, более широкий, округло-яйцевидной формы с коротким заострением, длина – 6,5-7,5 см, при ширине 4,5-5 см. Верхний лист овально-яйцевидный, более заостренный, длина – 7,5-9 см, при ширине 4-4,5 см. Крупных жилок 4-5 штук. Высота побега – 12-14 см. Корневище короткое, толстое, количество шнуровидных придаточных корней увеличивается. В таком состоянии растение пребывает 2-3 года.

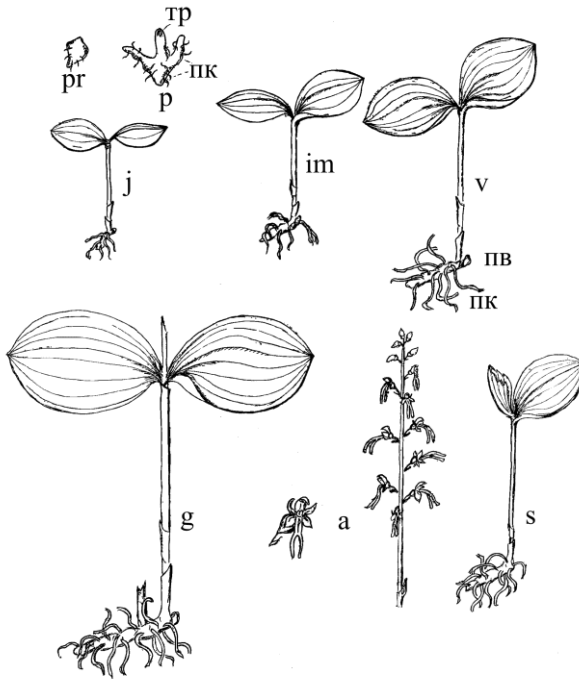


Рис. 27. Онтогенез тайника яйцевидного:

а – цветок и соцветие; рг – протокорм; р – проросток;  
пк – придаточные корни; пв – почка возобновления

МОЛОДОЕ ВИРГИНИЛЬНОЕ ( $V_1$ ) растение отличается от имматурно-го внешне только по более крупным листьям и более утолщенным стеблем. Нижний лист широко-яйцевидный с коротким заострением, стеблеобъемлющий, средняя длина составляет 8-9,5 см, при ширине 5,5-6,5 см. Верхний чуть более узкий овально-яйцевидный, заостренный, длина 9-10 см, при ширине 4,5-5,5 см. Крупных жилок – 6-7 штук (всего жилок 10-11). Высота побега (стебель до листьев) – 13-15 см. Хорошо выражены крупные пленчатые влагалища у основания стебля. Корневище короткое, толстое, густо покрытое шнуровидными придаточными корнями. В таком состоянии растение пребывает около 2-х лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ВИРГИНИЛЬНОЕ ( $V_2$ ) растение с хорошо развитой вегетативной сферой: длина побега увеличивается, листья крупные почти одинаковой формы, по размерам такие же, как и у генеративных особей. Общая площадь листовой поверхности намного больше, чем у молодых виргинильных, и составляет соответственно:  $V_1$  – 105 см<sup>2</sup> и  $V_2$  – 140 см<sup>2</sup>. Длина листьев – 10-12 см, при ширине 6-8 см. Крупных жилок 8-9 штук. Также хорошо выражены пленчатые влагалища у основания стебля. Высота побега – 18-25 см, были найдены и очень высокие побеги – до 40 см, можно предположить, что это временно нецветущие генеративные особи. В таком состоянии растение пребывает 3-4 года. В возрастной структуре популяции средневозрастные виргинильные особи составляют 30-35%, такой высокий процент связан, по-видимому, с более длительным периодом жизни этого состояния.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются появлением соцветия – узкой рыхлой кисти, длина ее сильно варьирует и зависит от количества образовавшихся цветков. Каждый год в генеративном состоянии корневище дает надземный цветоносный стебель, а подземный рост продолжается за счет боковой почки, которая расположена у основания генеративного побега. Стебель под листьями довольно толстый, у основания с 2-мя пленчатыми влагалищами. Листья, расположенные почти супротивно из-за короткого междоузлия, одинаковой формы и длины. Однако эта форма может быть как широко-яйцевидной, с коротким заострением, так и овально-яйцевидной, заостренной. Длина листьев – 8-11 см, при ширине 6-8 см. Крупных жилок – 7-8 штук. Над листьями происходит вытягивание междоузлия с соцветием, поэтому этот участок стебля более тонкий. Длина кисти составляет 15-25 см, отмечались и более короткие, малоцветковые кисти (4-5 см). Среднее число цветков у молодых генеративных растений 15-20, редко меньше – 5-10 или, напротив, больше – 30 штук. Процент завязывания плодов невысокий – 30-40%. В литературе описаны корневища, имеющие остатки 3-4-

х ссохшихся соцветий, покрытых большим количеством спутанных придаточных корней (50-60 штук), половина из которых не могла проводить воду, а выполняла только функцию запаса крахмала (Summerhayes, 1951). В таком состоянии растение живет 4-6 лет, иногда переходя в нецветущее состояние.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения достигают максимума развития вегетативных и генеративных органов, поэтому имеют наиболее крупные листья, утолщенный стебель и длинную многоцветковую кисть. Почти супротивно расположенные листья широкояйцевидной формы и коротким заострением. Редко отмечались экземпляры с 1-2 мелкими редуцированными зелеными листочками (шиловидной или ланцетно-заостренной формы). Средние показатели общей площади листовой поверхности возрастают и в сравнении с молодыми генеративными растениями соответственно составляют:  $g_1$  – 150 см<sup>2</sup> и  $g_2$  – 250 см<sup>2</sup> и более. Длина листьев – 12-16 см, при ширине 8,5-10,5 см. Крупных жилок – 8-10 штук. Возрастает длина побега в целом и составляет 65-75 см, длина нижнего междоузлия, под листьями – 18-20 см, верхнего – 16-20 см. Длина кисти – 25-35 см, нами отмечались кисти и крупнее, до 40см. Количество цветков на кисти также возрастает и в среднем составляет 30-35 штук, редко 25 или чуть более 40. Такое растение живет довольно долго – 6-10 лет, периодически уходя в состояние временного нецветения. Корневище мощное и толстое, покрытое большим количеством придаточных корней. По литературным источникам известны генеративные экземпляры, где на корневище сохранялось до 24 старых цветоносов (Перебора, 2002). Таким образом, можно предположить, что генеративная стадия ( $g_1$  и  $g_2$ ) имеет продолжительность жизни от 5 до 20 лет и более.

**СЕНИЛЬНЫЕ** растения в исследованных ценопопуляциях встречались крайне редко и составляли в общем возрастном спектре 1,5-3%. Это говорит о том, что многие генеративные растения отмирают, не проходя сенильного состояния. Основным признаком таких особей является резкое снижение всех функций – роста, ассимиляции и запаса питательных веществ. Поэтому размеры побегов, листьев, корневища уменьшаются, почки возобновления не закладываются. Уже в конце июля начинается пожелтение листьев, поэтому сенильные особи легко узнать по слабо-зеленой или даже желтой окраске довольно мелких листьев. Длина таких листьев составляет 6-8 см, при ширине 4-5 см, крупных жилок может быть 8-10 штук. Междоузлие под листьями становится тонким и довольно быстро ссыхается, чешуевидные влагалища короткие, буроватые. Корневище короткое, ломкое, довольно тонкое, однако придаточных корней много. В таком состоянии растение проживает один, редко – 2 года.

Таким образом, онтогенез тайника яйцевидного протекает за 25-30 или чуть более лет.



## КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ-КИСТЕКОРНЕВЫЕ

### 20. Онтогенез лютика едкого (*Ranunculus acris* L.)

Лютик едкий – многолетний, кистекорневой, травянистый поликарпик из сем. *Ranunculaceae*. Он формирует многолетние розеточные вегетативные и полурозеточные полициклические генеративные побеги высотой до 70 см на коротком эпигеогенном корневище. Побеги прямостоячие, ветвистые, обычно прижато-волосистые. Прикорневые и нижние стеблевые листья с округлой пластинкой, длинночерешковые, пальчато-рассеченные с глубоко надрезанными долями. Доли ланцетовидные или продолговато-ромбические, в свою очередь, надрезанные на линейные, цельные или зубчатые дольки. Верхние листья сидячие, трехраздельные на надрезанно-зубчатые доли. Черешки с голыми или опушенными основаниями. Соцветие малоцветковый тирс, включающий частные соцветия – монохазии и дихазии. Цветки золотисто-желтые на длинных цветоносах, диаметром 10-20 см. Генеративные побеги бороздчатые, опушенные. Околоцветник двойной из 5 яйцевидных прижато-волосистых чашелистиков и 5 лепестков. Чашелистики почти перепончатые. Лепестки глянцевиные, обратнойцевидные, с медоносной ямочкой у основания, прикрытой чешуйкой. Андроецей и гинецей многочисленные. Пестики расположены спирально на цветоложе (Брезгин, 1993; Гончарова, 1999). Цветет с мая по август. Плод – шаровидный многоорешек. Орешки косояйцевидные, длиной 2,5 мм, гладкие, сжатые с боков, узкокаймленные, с прямым или загнутым носиком (Гончарова, 1999).

В качестве лекарственного сырья используют надземную часть растения (траву), которую заготавливают в период цветения – в июне-августе (Брезгин, 1993).

Свежая трава содержит гликозид ранункулин, при гидролизе расщепляющийся на глюкозу и протоанемонин, который не стоек и полимеризуется в анемонин, а в листьях – аскорбиновая кислота, каротин; в цветах – каротиноиды, каротин, флавохром, ксантофилл-эпоксид, флавоксантин, тараксантин, хризантемаксантин; в плодах – жирное масло (Подымов, Сулов, 1990; Гончарова, 1999).

В народной медицине траву лютика едкого чаще всего используют в виде отвара при желудочных и головных болях, как тонизирующее и стимулирующее средство при невралгиях, ревматизме и подагре, наружно – для лечения ран, ожогов, фурункулеза, грыжи, туберкулеза кожи. Отвар цветков пьют в небольших дозах при заболеваниях печени, мазью из цветков со свиным жиром натираются при простуде. Свежая

трава применяется в гомеопатии при кожных заболеваниях, невралгиях и подагре. Лютик едкий используют вместо горчичников и нарывного пластыря, а измельченными листьями сводят бородавки (Подымов, Суслов, 1990; Кортиков, Кортиков, 1998).

Лютик едкий – ядовитое растение, в связи с этим требует осторожного применения. Его семена обладают курареподобным действием (Ефремов, 2001).

*Ranunculus acris* растет по всей территории европейской части России, в Предкавказье и Западной Сибири. В средней полосе европейской части – это обычное растение разреженных лиственных лесов, опушек, полей, а также лугов и обочин дорог (Иллюстрированный определитель..., 2003).

На территории Республики Марий Эл лютик едкий – широко распространенный вид, встречающийся повсеместно на заливных и суходольных лугах, окраинах болот и как сорное растение на полях (Абрамов, 1995).

Материал для изучения онтогенеза был собран в Архангельской, Московской, Рязанской, Псковской областях и в Республике Марий Эл на пойменных и материковых лугах.

Онтогенез *Ranunculus acris* представлен на рис. 28.

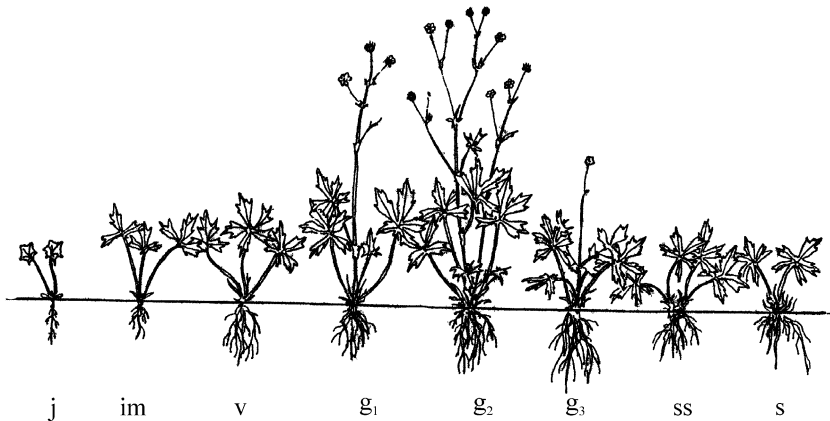


Рис. 28. Онтогенез лютика едкого

**ПРОРОСТКИ** – небольшие розеточные растения (до 1 см) с яйцевидными, овальными семядолями, тупыми на верхушке, клиновидно суженными и сросшимися при основании. Ассимилирующих листьев – 1-2, они черешковые, тройчато-лопастные, опушенные, с 5 жилками. Средняя лопасть 1-го листа крупнее, боковые – мельче, последние – треугольные. Гипокотиль тонкий, эпикотиль не развит. Корневая система представлена главным корнем и несколькими (3-4) придаточными гипокотильными корнями.

Абсолютный возраст составляет 0,5-1 месяц.

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ** растения имеют розеточный побег с 3-4 листьями тройчато- или пальчато-надрезанными или пальчато-раздельными листьями, с острыми надрезами. Каждая доля может быть расчленена на лопасти II порядка. Общая форма листовой пластинки округлая, лист длинночерешковый, опушенный. Хорошо выражен главный корень, число придаточных корней возрастает от 5 до 7.

Абсолютный возраст – от 2-х месяцев до 2-3-х лет.

**ИММАТУРНЫЕ** растения обладают одним розеточным побегом с 3-4 длинночерешковыми листьями. Степень расчлененности у 1-2-х более старых листьев сохраняется такой же, как у ювенильных растений. У молодых 1-2 листьев сохраняются более глубоко расчлененные боковые доли, т.е. образуются доли II-III порядков. Появляются остатки первых отмерших листьев. Главный корень не выделяется среди придаточных корней.

Абсолютный возраст составляет от 3-4-х месяцев до 3-4 лет.

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ** растения имеют главный неразветвленный розеточный побег с 5-7 длинночерешковыми листьями. Очертание листовой пластинки остается округлым, площадь увеличивается; возрастает и степень расчлененности: от пальчато-раздельных до пальчато-рассеченных. У лютика едкого чаще встречаются доли. Доли в свою очередь тройчато-раздельные. Возрастает число отмерших листьев. Формируются многочисленные молодые придаточные корни. Растения становятся кистекорневыми.

Абсолютный возраст – от 1 до 5 лет.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений главный побег становится полурозеточным генеративным; у него 4-5 живых листьев в розеточной и 2-8 – в удлиненной части побега. В пазухе розеткообразующего листа формируется один розеточный побег II порядка с 3-4 пальчато-рассеченными листьями. Каждый лист, в свою очередь, разделен на 2-3 доли II порядка, имеющие небольшие надрезы. Увеличивается общая

площадь листьев. Толщина нижней части побега несколько возрастает и эта часть втягивается в почву контрактивными корнями. Возникает короткое вертикальное корневище. Увеличивается число придаточных корней, общий объем корневой системы и растения в целом.

Абсолютный возраст – 4-6 лет.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения имеют побеговую систему, состоящую из 2-8 дициклических полурозеточных генеративных побегов обычно II порядка. Верхняя (удлиненная) часть главного побега отмирает. Формируются 2-8 розеточных побегов III порядка с 3-4 листьями. Площадь листовой пластинки и ее расчлененность возрастают. Образуются как пальчато-рассеченные, так и пальчато-раздельные листья, доли которых слегка надрезаны. Четко выражено вертикальное, непартикулирующее корневище с большим числом молодых и старых придаточных корней.

Абсолютный возраст составляет 5-10 лет.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений корневище партикулирует и отделяются боковые побеги (как генеративные дициклические полурозеточные, так и двулетние розеточные II-IV порядков). Возникает клон. Листья либо рассеченные, либо раздельные; доли имеют лишь небольшие надрезы II порядка. Уменьшается общий объем растений, в том числе мощность и глубина проникновения корневой системы.

Абсолютный возраст – 8-12 лет.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ** растения представлены партикулами с одним только побегом II-III порядков с 5-4-пальчато-раздельными листьями. Доли также лишь надрезные или раздельные. Сохраняется большое число полуразложившихся черешков отмерших листьев, корневище разрушается; есть отмершие участки и рубцы – места отделения от материнского побега. Придаточных корней мало, они несколько утолщены.

Абсолютный возраст – 13-15 лет.

У **СЕНИЛЬНЫХ** растений всего один розеточный побег с 2-3 тройчато- или пальчато-раздельными листьями. Имеются участки старого полуразрушенного корневища или сохраняется рубец отделения. Придаточные корни единичны.

**ОТМИРАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ** не обнаружены.

Общая продолжительность онтогенеза *Ranunculus acris* 10-20 лет.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 04-04-49152.

## КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ-СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ

### 21. Онтогенез гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng.)

Гвоздика Фишера – многолетнее, корневищное-стержнекорневое, травянистое растение из сем. Гвоздичные (*Caryophyllaceae*). Гвоздика Фишера – гемикриптофит. Главный корень сохраняется на протяжении всей жизни растения, вертикальный, слабо ветвящийся. Под пологом леса растение развивает систему плагиотропных побегов, располагающихся непосредственно под подстилкой или моховым ковром. От побегов отходят немногочисленные слабоветвящиеся придаточные корни. На открытых местообитаниях образуется короткое корневище с большим числом ортотропных наземных побегов и сильно ветвящимися многочисленными придаточными корнями. Побеги высотой 30-50 см, при основании восходящие, ветвистые, в сечении круглые, в верхней части угловатые, голые, олиственные. Листья линейно-ланцетные, заостренные, при основании сливающиеся в короткое влагалище длиной 1-2,5 мм. Цветки одиночные или по два, располагаются на верхушках главного и боковых побегов. При ветвлении соцветие имеет вид малоцветковой рыхлой щитковидной метелки. Чашечка трубчатая, 10-15 мм длины и 5 мм ширины, в верхней части пурпурно окрашенная, с широкими при основании длинно-заостренными зубцами; прицветные чешуи яйцевидные, кожистые, достигающие половины длины трубки чашечки. Отгиб лепестков темно-розовый, широко обратно-клиновидный, по краю неравно-зубчатый, длиной 10-12 мм и шириной 10-12 мм, на верхней стороне с бородкой волосков, при основании с темно-пурпурными крапинками.

Гвоздика Фишера относится к боровой эколого-ценотической группе растений. Обитает в светлых, преимущественно, сосновых лесах, на опушках, полянах и лугах.

Ареал гвоздики Фишера охватывает восточную часть Европы. На территории России вид распространен в Калининской, Смоленской, Московской, Ивановской, Горьковской областях, в Республике Татарстан.

В Республике Коми вид обнаружен в южных и юго-западных районах (окрестности с. Ужга, окрестности ст. Язель). Вид включен в Красную книгу Республики Коми (1998), имеет третью категорию охраны по классификации Международного союза охраны природы, в связи с малой численностью и ограниченной территорией распространения в регионе. Ближайшие местонахождения – в Кировской и Пермской областях (Овеснов, 1997; Баранова 2000), где гвоздика Фишера также считается редким растением.

Материал собирали в местах естественного произрастания в Койгородском и Сыктывдинском районах Республики Коми.

Возрастные состояния гвоздики Фишера представлены на рис. 29.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД имеет общие черты с другими видами рода *Dianthus* и протекает в плодах. Плод – многосемянная, верхняя лизикарпная, двучленная коробочка. Вскрытие коробочки происходит за счет высыхания клеток с одревесневшими неравномерно утолщенными стенками при созревании (Минина, 2001). В отличие от большинства представителей семейства гвоздичные, которые имеют изогнутый зародыш, у гвоздики Фишера зародыш прямой, ярко-белый (Рысина, 1973). В зрелых коробочках семена имеют различную окраску (темно-бурую, темно-каштановую, темно-коричневую и черно-серую), овальную и обратно-яйцевидную форму. Поверхность семенной кожуры радиально-мелко-морщинистая. Семенной рубчик с выступающим стерженьком расположен в центре брюшной стороны. Размеры семян варьируют от 1,6 до 2,1 мм длины и 1,1-1,5 мм ширины.

ПРОРОСТКИ – маленькие растения, имеют главный розеточный побег с двумя семядольными листьями удлинненно-овальной формы длиной до 3,5-4,5 мм и шириной 1,5-2 мм, с коротким черешком, гипокотиль длиной 1-2 мм, толщиной 0,5 мм. Главный корень четко выражен, тонкий, светлый, длиной до 7-8 см, имеет небольшое количество тонких боковых корней. Из почечки зародыша формируется удлинненный ортотропный главный побег. Первые настоящие листья (3-4 пары) ланцетные, сизо-зеленые, голые, лишь по краю с короткими ресничками, длиной 3,0-6,0 мм, шириной 0,5-2 мм, похожи на листья взрослых растений. Продолжительность состояния – 2-3 месяца, часто растения уходят под снег (зимуют) в этом состоянии.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи – однопобеговые, характеризуются отмиранием семядольных листьев. Нижние листья побега постепенно отмирают, а его основание полегает, превращаясь в корневище, в то время как верхушка сохраняет ортотропное положение. Главный корень проникает в почву на 15-20 см, темнеет, утолщается до 1-3 мм; боковые корни тонкие, немногочисленные, ветвятся до II порядка.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют удлинненный главный побег с 4-7 парами листьев, основание побега окружено остатками листьев прежних лет, в пазухах нижних листьев формируются почки, которые дают начало 2-4-м ортотропным побегам, повторяющим цикл развития главного побега. Значительное число почек развивается также близ корневой шейки. Корневая система продолжает развиваться. Со временем у гвоздики Фишера формируется обильная система корневищ, а глубоко ухо-

дящий в почву главный корень функционирует на протяжении всей жизни особи (Голубев, 1957).

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения по внешнему виду напоминают взрослые, но еще не цветут. Для них характерно наличие мощной корневой системы и полностью сформированной надземной части, несущей 2-12 ортотропных побегов, высотой 7-9 см, с 6-8-ю парами листьев длиной 2,5-3,5 см, шириной 0,2-0,4 см. Диаметр базальной части главного корня составляет 3-5 мм. На корневище хорошо заметны пазушные спящие почки, основания побегов окружены остатками прошлогодних листьев.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения образуют в среднем 1-5 репродуктивных побегов, высотой 20-25 см, которые несут по 1-4 цветка (в среднем  $2,9 \pm 0,3$ ), иногда цветки одиночные. На побеге формируется 6-8 пар листьев, длиной 3,1-4,2 см, шириной 0,3-0,4 см. Продолжает развиваться корневая система, диаметр базальной части главного корня увеличивается до 5-6 мм. С возрастом увеличивается число генеративных побегов у особи, число цветков в соцветии.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи максимально развиты. Высота растения достигает 25-30 см, генеративные побеги с 6-8 парами листьев длиной 3,5-5,5 см и шириной 0,3-0,4 см. Число репродуктивных побегов составляет 5-30, число цветков на побеге – от 4 до 20 (в среднем  $6,0 \pm 0,9$ ). Самая крупная, описанная нами особь имела 42 генеративных побега с 250 цветками и бутонами. Начинаются процессы отмирания и разрушения подземной части растения, диаметр главного корня достигает 0,5-1,2 см.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ особей высота генеративных побегов уменьшается до 15-25 см, число репродуктивных побегов снижается до 1-2-х, число цветков в соцветии составляет 1-2 (в среднем  $1,7 \pm 0,3$ ). В течение этого периода возможны перерывы в цветении. В подземной части ускоряются процессы отмирания, базальная часть главного корня, толщина которого может быть 0,7-1,2 см, начинает отмирать и разрушаться. Это состояние может длиться несколько лет.

У СЕНИЛЬНЫХ растений отсутствуют репродуктивные побеги, число вегетативных побегов уменьшается до 1-2-х, высота – до 2-3 см, они несут 4-5 пар более мелких листьев, похожих на ювенильные. Главный корень толстый, одревесневший, разрушается в центре и с поверхности, усиливаются процессы партикуляции.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ–01–04–96435р2001 урал.

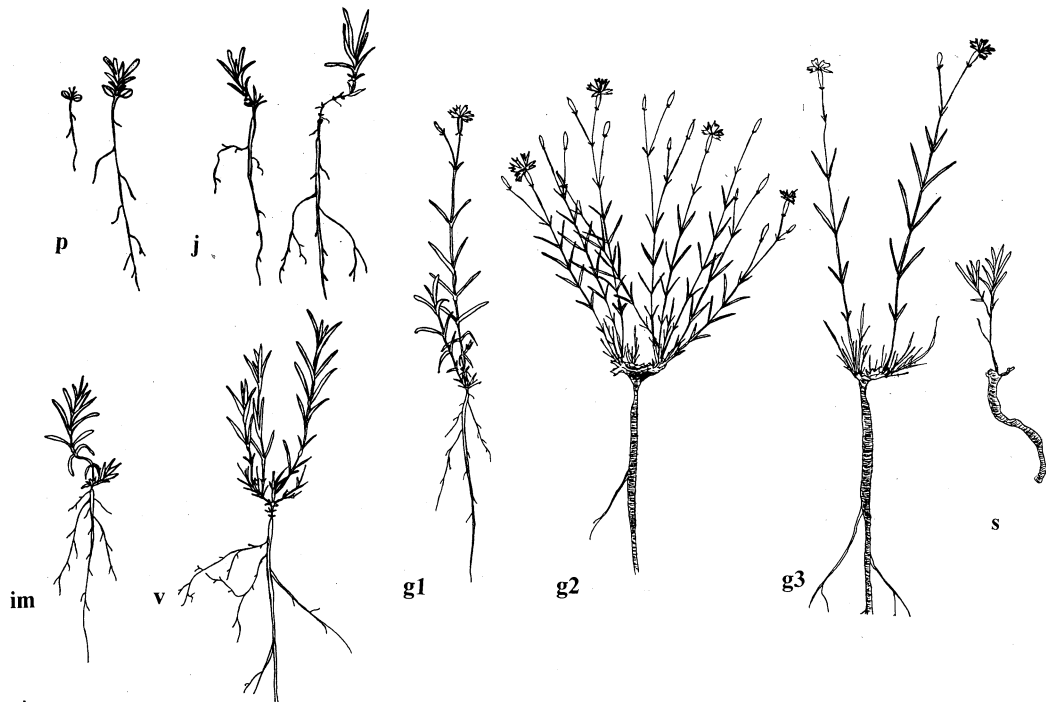


Рис. 29. Онтогенез гвоздики Фишера



## 22. Онтогенез змееголовника поникшего (*Dracocephalum nutans* L.)

Змееголовник поникший – симподиально нарастающий, короткокорневищно-стержнекорневой олигокарпик с полурозеточными дициклическими побегами, образующий слабо ветвящийся куст, высотой 3,5-80 см. Вегетативные побеги – розеточные и верхнерозеточные; генеративные – полурозеточные. Корневище короткое, эпигеогенное, образовано в результате частичного полегания побегов. Корневая система смешанного типа. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. Придаточные корни формируются как в узлах, так и на междоузлиях корневища. Розеточные листья длинночерешковые, широкояйцевидные, почти округлые. Стеблевые листья более крупные, с короткими черешками, пластинки их от яйцевидной до ланцетной формы. Соцветие – фрондозный, открытый, колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных многочленных дихазиев, образующих, так называемые, «мутовки», у крупных растений – расставленные, у мелких – сученные. Плод – четырехкамерный ценобий. Растение летне-зимнезеленое с зимующими листьями на розеточных побегах.

Змееголовник поникший распространен в европейской части страны, в Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Растет на суходольных и пойменных лугах, в степях, в светлохвойных и березовых лесах, на каменисто-щебнистых закустаренных и открытых склонах, на песчаных наносах, галечниках, как на равнинах, так и в горах. В верхнем поясе гор встречается на альпийских лужайках и в горных тундрах (Флора Сибири, 1997).

Содержащиеся в змееголовнике поникшем алкалоиды, сапонины, фенольные соединения (кумарины, флавоноиды) обуславливают применение этого вида в качестве лекарственного растения. В тибетской медицине его надземную часть употребляют при воспалении почек (Варлаков, 1963), в народной медицине – как болеутоляющее и жаропонижающее средство, при сердечной недостаточности, турбекулезе легких, при ревматизме (Сергиевская, 1940; Шретер, 1975). Настои из надземной части растения подавляют рост золотистого стафилококка и энтерококка (Аркадьева, 1966).

Материал собран в бассейне р.Джазатов в Центральном Алтае в каменистой степи и зарослях *Artemisia santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch.

Онтогенез змееголовника поникшего представлен на рис. 30.

СЕМЕНА *D. nutans* прорастают весной или в конце лета. Семена темно-бурые, удлинненно-овальной формы длиной 1,5-2 мм. Прорастание надземное.

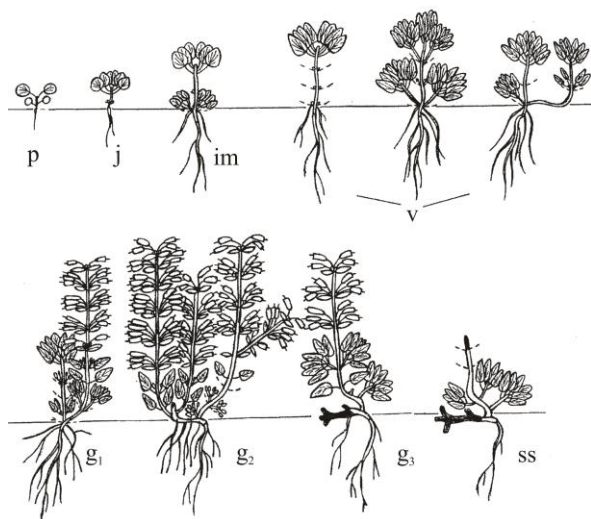


Рис. 30. Онтогенез змееголовника поникшего

ПРОРОСТОК несет две семядоли округло-яйцевидной формы и 1-2 пары супротивных, простых, эллиптических листьев с городчатым краем. Пластинка их длиной 2-6 мм и шириной 3-4 мм. Длительность состояния – несколько недель.

В ЮВЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ особи переходят в этот же год. Ювенильные особи представлены одним розеточным побегом с 2-4 парами листьев на длинных черешках. Форма пластинки округло-яйцевидная или эллиптическая. В пазухах семядольных и настоящих листьев закладываются боковые почки. Длина главного корня не превышает 3-4-х см. Длительность ювенильного онтогенетического состояния составляет несколько месяцев.

ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ непродолжительное (1 год) и характеризуется разворачиванием боковых побегов из почек, расположенных в пазухах семядолей. За счет удлинения эпикотиля главный побег становится верхнерозеточным (термин Е.Л.Нухимовского, 1997) с 3-4 парами листьев, а боковые – розеточные с 2-3 парами листьев. Корневая система смешанная; 1-2 придаточных корня развиваются в узлах семядолей, длина главного достигает 5,5 см.

В ВИРГИНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ растения переходят на третий год. Они представлены первичным побегом или первичным кустом, состоящим из 3-4-х верхнерозеточных побегов с 3-6 парами ланцетовидных листьев. Пластинка их длиной 0,7-1,4 см и шириной 0,4-0,7 см. Боковые

побеги могут полегать, но не укореняются. Корневая система смешанная. Число придаточных корней увеличивается до 5. Длина главного корня изменяется мало. За счет контрактильной деятельности главного корня и полегания, без укоренения, верхнерозеточных побегов верхняя почка оказывается на поверхности почвы.

На третий или четвертый год с момента прорастания семян, главный побег удлиняется и зацветает. После цветения надземная часть побега отмирает, и моноподиальное нарастание особей сменяется на симподиальное. В условиях Алтая массовое цветение происходит в середине июля.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют 1-2 ортотропных полурозеточных дициклических генеративных побега высотой 4,3-17,9 см и 1-8 верхнерозеточных вегетативных побегов. Длина соцветия колеблется от 4,6 до 8,6 см. Число мутовок в соцветии от 4 до 8. Длительность онтогенетического состояния не превышает одного года.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ СОСТОЯНИИ у всех особей формируется куст, состоящий из 2-8 генеративных и 1-8 вегетативных побегов. Для растений змееголовника поникшего в этом онтогенетическом состоянии характерно образование паракладиев в области соцветия. Высота побегов варьируется от 12,3 до 28 см. Длина соцветия изменяется от 8 до 14,3 см, число мутовок 6-18, среднее число цветков в мутовке 10. Базальная часть побегов полегает и укореняется, образуя короткое эпигеогенное корневище, не превышающее 1,5 см, на котором развивается в среднем 13 придаточных корней.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОСОБИ имеют 1-3 полурозеточных, генеративных побега высотой до 20 см и 1-2 вегетативных, верхнерозеточных побега. Уменьшается длина соцветия. Число мутовок в соцветии 3-8. Возможна, партикуляция куста, в результате чего большая часть куста отмирает. Сохраняются только те партикулы, у которых имеется главный корень.

В постгенеративный период переходят не все растения. Большая часть отмирает в старом генеративном состоянии.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ образуют из спящих почек 1-3 верхнерозеточных побега с 2-3 парами ланцетовидных листьев. Высота побегов – 2,5-4,5 см. Корневая система смешанная. Корневище старое, темное, разрушенное.

СЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ в исследуемых ценопопуляциях не обнаружены.

Таким образом, онтогенез змееголовника поникшего короткий и длится в течение 6-7 лет. Онтогенез особей неполный, многие из них отмирают в генеративном состоянии. Размножение происходит только семенным путем.

### 23. Онтогенез женьшеня обыкновенного (*Panax ginseng* С.А.Мей.)

Женьшень обыкновенный, или настоящий – многолетнее, вертикально короткокорневищно-стержнекорневое, травянистое растение, из сем. аралиевых (*Araliaceae*) высотой до 80 см.

Первое систематическое описание рода, куда был отнесен женьшень, сделано в 1753 году К.Линнеем. Он назвал женьшень панаксом (*Panax*). Русский ботаник К.А.Мейер в 1842 году описал два вида рода панакс, присвоив весьма распространенному в Азии виду название *Panax ginseng*. Три вида из рода панакс произрастают в Восточной Азии, два – в Северной Америке. В Восточной Азии дикорастущий женьшень произрастает, главным образом, в пределах нашей страны – в Приморском крае и южных районах Хабаровского края (Мальшев, 1986). Женьшень – реликтовое растение, живой памятник природы, сохранившийся с третичного периода, эндем Дальнего Востока, занесен в Красные книги: (Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988). Значительно реже он встречается в трех провинциях Северо-Восточного Китая и в небольшом горном районе Северной Кореи.

В связи с резким сокращением природных запасов женьшеня и недоступностью дорогостоящих дикорастущих корней для широких слоев населения в Китае, КНДР, а позднее в Японии и Америке было начато его культивирование. В КНДР женьшень разводят свыше 400 лет, в Китае – более 300, Японии – 150, Америке – более 100 лет. В нашей стране искатели женьшеня еще в дореволюционное время закладывали в тайге небольшие тайные плантации. Первые пересадки таежных корней и посев семян женьшеня велись на полуострове Сидэми одним из первопроходцев Дальнего Востока ссыльным поляком М.И.Янковским в начале девяностых годов XIX века. В 1932-1934 годах XX века опыты по выращиванию женьшеня были начаты на Дальнем Востоке в заповедниках «Уссурийский» и «Кедровая падь». На Дальнем Востоке дикорастущий женьшень встречается, главным образом, в кедрово-широколиственных лесах, иногда с примесью пихты цельнолистной и ели сибирской, реже – в дубовых или грабовых с примесью клена, ясеня и липы маньчжурских. В тайге растет на рыхлых богатых перегноем почвах умеренной влажности. В фитоценозах, где встречается женьшень обыкновенный, подлесок обычно состоит из кустарников: элеутерококка колючего, лещины маньчжурской, жасмина тонколистного, аралии маньчжурской, травянистый покров богат папоротниками и лесными осоками (Мальшев, 1986).

Внешний вид надземной части женьшеня обыкновенного достаточно декоративен. Стебель одиночный (редко 2-5), прямой, полый, развива-

ющий на верхушке (на высоте 30-50 см) 4-5 (редко 2-3) длинночерешковых пятипальчато-сложных листьев, мутовчато расположенных, направленных от центра вверх, во все стороны, под углом 30-35 градусов. Из верхушечной почки, обычно с третьего года жизни, развивается генеративный побег длиной до 30 см. Высота растения вместе с ним достигает 60-80 см. На верхушке генеративного побега формируется соцветие – зонтик из мелких бледно-зеленых пятичленных обоеполых цветков, похожих на звездочки. Невзрачные цветки женьшеня обыкновенного приспособлены к самоопылению, однако, в отдельных случаях может происходить и перекрестное опыление. Он цветет в июне-июле, плоды созревают в августе-сентябре. Из цветков завязываются зеленые плоды – одно- и двухгнездные костянки – до 10 мм длины, которые в июле-августе становятся ярко-красными. Они имеют три плодовых оболочки: наружную кожистую пленку (экзокарпий), среднюю мясистую оболочку (мезокарпий) и внутреннюю твердую оболочку – косточку (эндокарпий). Основная масса плода – эндокарпий с заключенным в нем семенем или семенами (чаще их два). Эндокарпий состоит из двух створок, которые во время прорастания разъединяются по шву и освобождают семя. Благодаря многочисленным порам в клетках эндокарпия он способен пропускать сквозь себя влагу. В случае же недостаточной влажности семя может высохнуть и потерять всхожесть. Семенная продуктивность женьшеня достаточно велика: взрослое растение в среднем дает до 30-40 плодов. Характерной особенностью созревающих семян является недоразвитие в них зародыша, в результате чего семена прорастают очень медленно. Высеянные осенью в год сбора, они дают всходы лишь через 18-22 месяца, то есть по прошествии только двух зим. Медленное развитие зародыша объясняется низкой активностью ферментов, деятельность которых направлена на ускорение химических реакций в процессе обмена веществ. Подобное состояние ферментативной системы женьшеня связано с его биологическими особенностями как реликтового растения (Брехман, 1957; Грушвицкий, 1961).

После отмирания стебля с листьями, что обычно происходит в октябре, в почве остается зимовать «стебле-корень». В нем следует различать «шейку», или корневище, на котором осенью после опадания стеблей остаются рубцы (по ним можно определить возраст растения), и непосредственно корень. Корень женьшеня, веретенообразный, разной степени ветвистости, бледно-желтого цвета. От главного корня ответвляется ряд утолщенных боковых корней, которые иногда придают корню вид человеческой фигуры с раскинутыми руками и ногами. От нижней части главного корня отходят тонкие боковые корни, образующие нередко целую «бороду». На этих корнях ранней весной появляются кро-

хотные бугорки, из которых развиваются едва видимые, нежные, белые сезонные корешки, всасывающие влагу и питательные вещества из почвы. Характерно, что корни женьшеня совершенно лишены механических тканей. Поэтому при каком-либо бактериальном или грибном поражении они могут очень быстро сгнить. Прочность и упругость корень получает за счет высокого напряжения клеточного сока – тургора. Однако отсутствие механических тканей в корне дает известное преимущество, позволяя женьшеню приспосабливаться к меняющимся почвенным условиям. Имея контрактильные корни, женьшень обладает способностью периодически, в случае необходимости, втягивать в глубину почвы подземный побег, на котором расположена зимующая почка, что может спасти ее от зимних морозов. Зимой на легких почвах корень часто уходит в глубину, на тяжелых, напротив, выдвигается вверх. Способности корня «передвигаться» в почве, а также погружаться в состояние вторичного покоя, давно отмеченные исследователями женьшеня, и явились одной из причин мистического отношения к женьшеню (Брехман, 1957; Грушвицкий, 1961).

Корень женьшеня даже в естественных условиях редко растет вертикально, обычно, он принимает наклонное или горизонтальное положение, что также имеет приспособительное значение. Всасывающие и скелетные корни при таком положении легче проникают в верхние горизонты почвы, где условия более благоприятны: достаточная влажность, хорошая аэрация, большое количество питательных веществ в почвенном гумусе. Корни, найденные в Уссурийской тайге, достигали в отдельных случаях 100-200 грамм. Самым большим корням – самородкам, редким, как крупные алмазы, – на Востоке принято давать собственные имена. Например, «Великий отшельник», «Император», «Уссурийский старец» и так далее. Считается, что подобные корни, размером с человеческую руку от кисти до локтя, попадаются не чаще, чем один раз в 30-50 лет. Наиболее крупными дикорастущими корнями считались корни весом 400-600 грамм. Возраст таких корней достигает 350 лет и более (Малышев, 1986).

Культивируемый женьшень выращивают до 19-20 лет, после чего корень сильно дряхлеет и обычно загнивает. Столь короткий срок жизни женьшеня на плантациях объясняется резким усилением обмена веществ, ускорением темпов роста вследствие интенсивного ухода (Малышев, 1978).

Химический состав женьшеня начали изучать еще во второй половине XIX века. В корнях, как теперь известно, содержатся тритерпеновые гликозиды даммаранового ряда, пектиновые вещества, крахмал, даукостерин, слизи, смолы, жиры, эфирные масла (панацен), алкалоиды,

а также витамины С, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, ферменты (амилаза, фенолаза и др.), калий, кальций, железо, магний, марганец, медь, цинк, молибден, алюминий, селен, никель, бром, стронций, серебро, иод и другие (Акопов, 1990; Почему растения лечат, 1990).

Носителями основного фармакологического действия женьшеня обыкновенного считаются гликозиды. Предполагается, что они представляют собой сложный комплекс близких по своим свойствам веществ. Исследования показали, что содержание гликозидов в корне довольно высокое: в корнях дикорастущего растения до 21%, культурного – 19,9% и одинаковую их активность (Скляревский, Губанов, 1989; Журба, 1997). В надземных побегах культивируемого женьшеня находятся те же самые тритерпеновые гликозиды (панаксозиды), что и в его корнях, причем содержание этих действующих веществ в листьях значительно выше, чем в стеблях. Фармакологи утверждают, что применение листьев женьшеня в виде настойки (в опытах над животными) давало положительные результаты при лечении диабета, гастрита, язвенной болезни, гепатита, а также заболеваний центральной нервной системы (неврозы и прочее).

На Востоке способы лечения женьшенем держатся в строгом секрете. Утверждение, что женьшень является средством чуть ли не от всех болезней, несомненно, преувеличено. Исследования врачей показали, что женьшень, в самом деле, имеет исключительные целебные свойства, однако, может быть рекомендован для лечения лишь определенных заболеваний. Наиболее важным оказалось тонизирующее влияние женьшеня: при его длительном применении улучшается общее состояние организма, известно также стимулирующее действие, когда лишь при однократном приеме препарата (в двойной-тройной дозе) заметно снижается усталость и резко повышается работоспособность. По исследованиям дальневосточных фармакологов, женьшень как стимулятор оказался более сильным, чем лимонник, пантокрин и фенамин. Стимулирующее действие женьшеня ярче всего проявляется в повышении умственной работоспособности человека. Женьшень можно принимать и во время ночной работы, чтобы преодолеть сон. Но в отличие от фенамина, женьшень не держит организм в возбужденном состоянии длительное время, то есть действие женьшеня отличается большей мягкостью по сравнению с действием других стимулирующих и тонизирующих средств при усталости, переутомлении, неврастении. Широко известно его употребление при гипотонии с целью повышения артериального давления. Женьшень обыкновенный вообще нормализует артериальное давление, хотя при высоком давлении он противопоказан (Губанов, 1993; Журба, 1997).

Поскольку основное влияние женьшень оказывает на центральную нервную систему, то он применяется при ряде заболеваний, вызываемых ее нарушением. Женьшень обыкновенный оказывает положительное действие и как противовоспалительное средство, влияет на углеводный обмен (что важно при сахарном диабете, так как снижает содержание сахара в крови), на сердечно-сосудистую систему, функцию половых желез, улучшает зрение (в частности, в начальных стадиях глаукомы), а также играет важную роль при лечении нервных и психических заболеваний.

В последние годы женьшень обыкновенный рассматривается и как адаптогенное средство, помогающее организму приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды. Настойка из женьшеня вызывает у человека особое физическое состояние не специфически повышенной сопротивляемости к жаре и холоду, инфекции или физической перегрузке. Такое действие может дать дополнительные силы космонавту, водолазу, нефтянику и людям других трудных профессий. При этом он действует как особый стимулятор на здоровых людей. Однако в отличие от допинга (например, фенамина), он (после определенного периода стимуляции) не вызывает неблагоприятной реакции, не истощает естественные резервы организма (Губанов, 1993; Журба, 1997; Преображенский, 2001).

Материал для описания онтогенеза собран в посадках Республики Марий Эл.

Онтогенез женьшеня обыкновенного представлен на рис. 31.

**СЕМЕНА** довольно крупные (4-4,5 мм), овально-сплюснутые, морщинистые, желтовато-белой окраски, имеют хорошо развитый эндосперм. Зародыш семени состоит из двух продолговатых и широких семядолей, зародышевого корешка и развитой почки, в которой имеются трех-раздельный листочек и крохотный зачаток будущей зимующей почки. Под выступом на верхней стороне семени находится небольшое отверстие, через которое к зародышу дополнительно может поступать влага. В природе дозревание семени происходит при наличии благоприятных условий в течение 4-х месяцев, после чего зародыш занимает почти все семя по длине, имеет крупные семядоли, зародышевый корешок и зачаток тройчатого листа. Прорастание семян надземное.

Для **ПРОРОСТКОВ** характерно наличие связи с семенем, развивается зародышевый корешок, формируется главный корень длиной до 3-4-х см с боковыми корнями I порядка. Побег, кроме семядолей, имеет один тройчато-сложный лист. Листья у проростков совершенно иной формы, нежели у взрослых растений. Края листовых пластинки практически ровные, зубчики только начинают появляться. Средняя длина листочка – 1,27 см, а ширина – 0,53 см. Абсолютный возраст – 1 год.



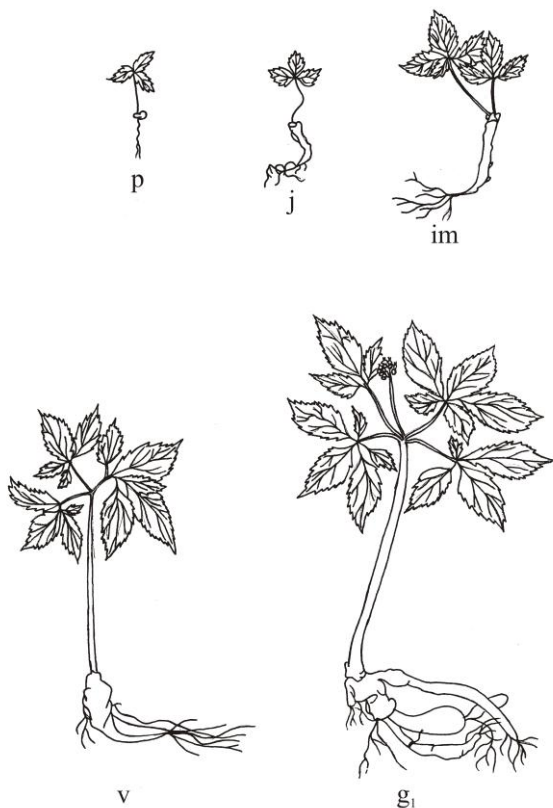


Рис. 31. Онтогенез женьшеня обыкновенного

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ** растения имеют листья, несколько отличающиеся по своей форме от листьев взрослых растений. Они более мелкие, зубчики по краям листовой пластинки выражены слабее. Растения в этом состоянии имеют один тройчато-сложный лист. Средняя длина листочка – 1,53 см, ширина – 1,23 см. Высота побега в среднем составляет 4,1 см, длина корня – 5,8 см. Абсолютный возраст – 1,5-2 года.

**ИММАТУРНЫЕ** растения имеют один розеточный побег высотой 4,6- 5,1 см с 2 тройчато-сложными листьями. В некоторых случаях появляется лист с 4-5 дольками. Надземные и подземные органы у имматурных растений переходного типа, от ювенильного к взрослому типу. Средняя длина листочка – 2,74 см, ширина – 1,74 см. Под землей начи-

нает формироваться корневище. Главный корень растет быстро, длина корня достигает 7,9 см, диаметр – 0,6 см. Абсолютный возраст – 3 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют один розеточный побег высотой в среднем 16,7 см с 3 пяти-сложными листьями. Средняя длина листочка – 3,12 см, средняя ширина – 1,6 см. Удлинение корня по сравнению с предыдущим возрастным состоянием происходит незначительно (9,2 см), но зато он сильно утолщается. Диаметр корня достигает 0,9 см. От главного корня часто отходят боковые утолщенные корни, которые иногда придают корню вид человеческой фигурки с раскинутыми руками и ногами. От боковых корней I порядка отходят боковые корни II-III порядков. Абсолютный возраст – 4 года.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют генеративный побег высотой до 30 см, развивающийся из верхушечной почки. Листорасположение мутовчатое. В мутовке 4-5 пяти-сложных листьев. Средняя длина листочка – 4,02 см, а ширина – 2,02 см. Постепенно происходит дальнейшее утолщение и разветвление главного корня. Длина корня у молодых генеративных растений достигает 12-15 см. Абсолютный возраст – 5-6 лет.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения чаще всего однопобеговые, но могут быть и многостебельными. Число листьев в мутовке обычно 5, но может быть и 6. Высота генеративных побегов колеблется от 35 до 58 см. В этом состоянии женьшень достигает максимального развития. Длина корня – 17,9-21,0 см, диаметр – 1,7-3,1 см. Абсолютный возраст – 6-10 лет. В этом состоянии лучше всего женьшень обыкновенный использовать в лечебных целях.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 04-04-49152.

## КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ-ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫЕ

### 24. Онтогенез схизонепеты многонадрезной (*Schizonepeta multifida* (L.) Brig.)

Схизонепета многонадрезанная – многолетнее травянистое поликарпическое растение из сем. *Lamiaceae*, гемикриптофит. Образует две биоморфы: короткокорневищную (Нухимовский, 2002) и длиннокорневищную. Последняя представлена системой парциальных кустов и побегов, связанных корневищем. Генеративные побеги полурозеточные и удлиненные, моно-, дициклические, 34 см высоты; вегетативные – розеточные, верхнерозеточные (термин Е.Л.Нухимовского, 1997) и удлиненные, ортотропные или косоортотропные, высотой до 15 см. Корневище симподиально нарастающее, эпигеогенное, древеснеющее. Образуется в результате полегания вегетативных побегов и втягивания их в почву. Корневая система смешанная или придаточная.

Стебель четырехгранный, опушен длинными отстоящими волосками. Листья длиной 1,5-6 см и шириной 1-4 см, с обеих сторон волосистые, сверху с редкими, прижатыми, тонкими волосками, снизу, большей частью, по жилкам с длинными и более грубыми волосками. Розеточные и нижние стеблевые листья на черешках, почти равных пластинке, перисто-надрезанные или перисто-рассеченные до отдельных с 3-7 долями, или цельные, яйцевидные, яйцевидно-округлые, крупнотупозубчатые (Флора Сибири, 1997). Соцветие – колосовидный тирс с супротивно расположенными боковыми частными соцветиями – дихазиями, состоящими из монохазиев. Прицветники яйцевидные, приостренные, с мохнатым опушением,верху синеватые. Цветки в соцветии трех типов: мужские, женские и обоеполые. Чашечки с оттопыренными волосками и сидячими янтарными железками; доли чашечки фиолетовые, треугольные, без остей, в 2-3 раза короче трубки. Венчики сине-фиолетовые, снаружи коротко опушенные, вдвое длиннее чашечки; верхняя губа короче нижней, надрезанная; нижняя губа с отодвинутой двуплодной средней долей. Тычинки в мужских цветках выдаются из венчика, в женских и обоеполых цветках скрыты в зеве. Орешки (эремы) бурые, 1,5 мм длиной (Флора Сибири, 1997).

Схизонепета многонадрезанная имеет центрально-азиатский ареал. В широтном направлении распространена от Западной Сибири до Дальнего Востока. Южная граница ареала проходит по Тарбагатаю, Южному Алтаю и горам Монголии, северная – по степным районам Тюменской, Иркутской областей, Красноярского края и Якутии (Флора Сибири, 1997).

Ксерофит. Растет на остепненных и суходольных разнотравных лугах, в луговых степях, на лесных опушках, в горах заходит в лиственничные и сосновые леса.

Растение сильно пахнущее, содержит эфирное масло. Основными его компонентами являются лимонен (27-35%) и пулегон (42-44%). Количественный выход эфирного масла, полученного из свежего сырья, собранного в фазе цветения, колеблется от 0,03 до 0,16%. (Королюк, Ткачев, 2002)

Схизонепету применяют в народной медицине как болеутоляющее при головной боли, при гипертонии, как отхаркивающее, антисептическое и ранозаживляющее, при ранах и опухолях. Иногда применяют при гастроэнтеритах, болезнях крови, женских болезнях (эндометриты, белы), при изгнании глистов, глазных заболеваниях. В тибетской медицине растение использовали как ранозаживляющее, противопаразитное, глистогонное, желудочное и противокклюшное средство. В медицине стран Юго-Восточной Азии схизонепету ценят как потогонное и отхаркивающее средство (Блинова, Асеева, 1991). Схизонепета многонадрезанная – прекрасный медонос. (Минаева, 1991).

Материал был собран в Республике Тыва, на Уюкском хребте в окрестностях пос. Нарын. Ценопопуляция описана в верхней пологой части южного склона, угол наклона которого не превышает 10°, в разнотравно-злаковой луговой степи. В данной ценопопуляции схизонепета многонадрезанная образует только длиннокорневищную жизненную форму.

Онтогенез схизонепеты многонадрезанной представлен на рис. 32.

СЕМЕНА формируются в ценобиях. Ценобии четырехкамерные, удлинённой формы, содержат по одному эрему. Эремы мелкие, длиной 1,5 мм, шириной 0,4-0,5 мм. Их форма удлинённо-овальная, с округлой верхушкой и острым основанием; поверхность мелкобугорчатая, покрыта маслянистым налетом. Эрем имеет три продольно слабовыраженные грани, с боков слегка приплюснут. Окраска буроватая. Масса 1000 семян 0,22-0,24 г. Энергия прорастания, определенная в лабораторных условиях, составляет 35-48%. Лабораторная всхожесть – 52-65%, полевая – 38-49%.

ПРОРОСТКИ – однобоговые растения с 2 семядольными листьями. Семядоли овальной формы, на коротких черешках, сверху зеленые, с нижней стороны с антоциановым оттенком. Край листовой пластинки ровный. Растение опушено белыми железистыми волосками. Гипокотиль хорошо выражен, эпикотиль развит слабо. Главный корень до 3 см длиной. Длительность состояния от 6-7 дней до двух месяцев.

В ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние растения переходят в год прорастания семян. Ювенильные особи имеют один верхнерозеточный побег, несущий 3-4 пары длинночерешковых листа, длина которых достигает

2-3 мм. Пластинка листа широкояйцевидная, со слабо выраженным зубчатым краем, верхушка листа округлая, основание – туповатое, длина ее 0,5-0,6 см. Листья густо опушены с обеих сторон длинными отстоящими железистыми волосками. Главный корень слабо ветвится по всей длине до боковых корней первого порядка. Он обладает слабой контрактильной способностью и втягивает первый годичный прирост в почву. Продолжительность состояния – два года.

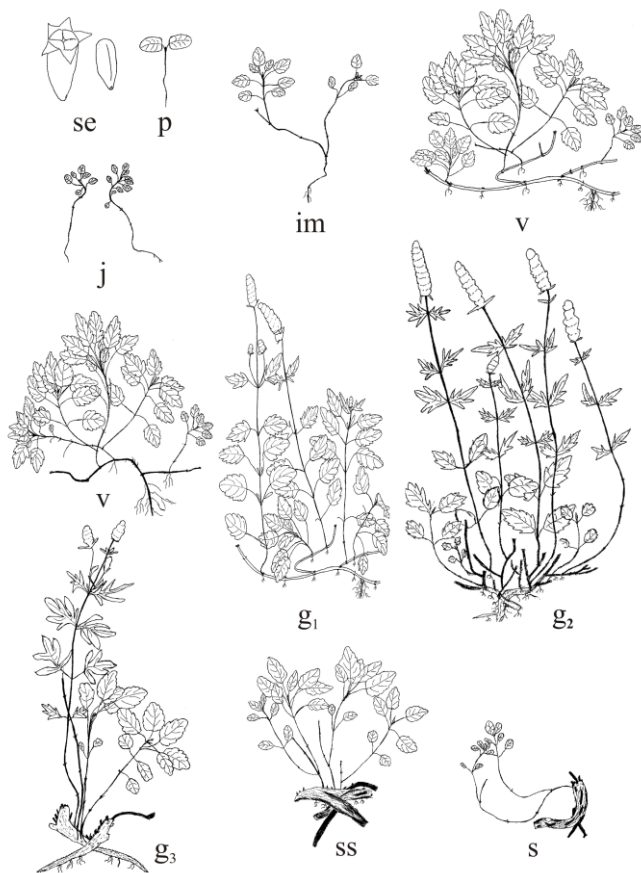


Рис. 32. Онтогенез схизонепеты многонадрезной

В ИММАТУРНОМ состоянии главный побег полегает и слабо укореняется. Его верхушечная почка отмирает, моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Побег возобновления развивается из почки на удлинённой плагиотропной части прошлогоднего побега. Ежегодная смена побегов, их полегание и укоренение приводит к формированию тонкого, расположенного в верхних слоях почвы, эпигеогенного с длинными междуузлиями корневища, связанного с главным корнем. Имматурные особи ветвятся, образуя 1-2 верхнерозеточных побега из почек на корневище. Остальные почки становятся спящими. Формируется небольшая полицентрическая особь. Высота годового вегетативного побега – 4-7 см, на нем разворачиваются 5-9 пар листьев. Пластинка нижних листьев овальная, средних – яйцевидная, верхних – округлая. Длина листовой пластинки – 0,8-1,2 см, край городчатый. Корневая система смешанная, главный корень незначительно утолщается в базальной части, его длина 4-7 см; боковые корни II-III порядков. Придаточные корни образуются на семядольном узле, первых узлах прироста первого года и на корневище на узлах, где формируются вегетативные побеги. Длительность онтогенетического состояния – 2-4 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи могут быть представлены 3 морфологическими образованиями: полицентрическим первичным кустом с главным корнем, парциальным кустом и системой из парциального куста и 1-3 парциальных побегов, связанных друг с другом эпигеогенным симподиальным корневищем, имеющих только придаточную корневую систему. Куст состоит из 5-7 вегетативных верхнерозеточных и розеточных побегов с 9-12 парами длинночерешковых листьев. Листовая пластинка яйцевидная с пильчатым краем, длина ее составляет 1-1,8 см, ширина – 0,7-1,2 см. В этом состоянии особи интенсивно размножаются. После отмирания главного корня, один из придаточных корней утолщается и выполняет функцию главного.

У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений парциальный куст состоит из 4-6 вегетативных годовых верхнерозеточных и 1-2 удлинённых моноциклических, реже полурозеточных (удлинённо-полурозеточных: по Е.Л.Нухимовскому, 2002) дициклических генеративных побегов высотой до 34 см. Иногда вегетативные побеги отсутствуют, и особь имеет один удлинённый побег, развившийся из почки возобновления на корневище. Число пар ассимилирующих листьев генеративного побега – 10-12, вегетативного – 12-16. Верхние листья генеративного побега на коротком черешке, почти сидячие, нижние на черешке длиной 1,2-1,6 см. Пластинки верхних листьев рассечены почти до основания на 5 сегментов. Длина листовой пластинки верхних листьев – 1,5-1,8 см, ниж-

них – 2,5-3 см; ширина – 1,4-1,7 см и 2,3-2,8 см, соответственно; длина листовой пластинки розеточного листа – 2-3,5 см, ширина – 1,5-1,7 см. В соцветии – 8-10 супротивно расположенных цимоидов. Количество цветков в цимоидах, как правило, 10, реже больше. У некоторых особей возможно ветвление соцветия и образование паракладиев с 5-6 парами цимоидов. Корневище темное, длина междоузлий – 2-3 см. Корневая система придаточная, вторично стержнекорневая.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения имеют в парциальном кусте 4-7 генеративных удлинённых побегов, из которых только 2-3 хорошо развиты, и 4-7 вегетативных удлинённых и верхнерозеточных побегов, развивающихся из почек возобновления на корневище. Высота генеративных побегов и характерные признаки листовых пластинок, как и у молодых генеративных особей. Эпигеогенное корневище утолщается до 0,7 см и несет множество придаточных корней.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** особи характеризуются скоплением многочисленных остатков генеративных побегов прошлых лет. Вегетативные и генеративные побеги, как правило, возникают из спящих почек на корневище. Их число уменьшается до 3-4 и 1-2, соответственно. Вегетативные побеги ортотропные, только верхнерозеточные. Корневище мощное, несет небольшое число отмерших придаточных корней. Толщина корневища – 1 см.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ** растения представлены парциальным кустом с 3-4 верхнерозеточными вегетативными побегами, несущими 6-8 пар листьев. Побеги развиваются из спящих почек на корневище. Листовая пластинка приобретает округлую форму, ее длина 0,9-1,2 см, длина черешка 1,5-1,7 см. Корневище старое, полуразрушенное с большим числом отмерших корней и остатков базальных частей ортотропных побегов. Цвет корневища темный.

**СЕНИЛЬНЫЕ** особи имеют почти полностью разрушенное корневище, на нем из спящих почек развиваются 2-3 слабо развитых верхнерозеточных побега с 3-5 листьями ювенильного типа. Длина листовой пластинки – 0,8-1,2 см.

## 25. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.)

Черноголовка обыкновенная – многолетнее, травянистое, кистекорневое растение с ползучим коротким или длинным корневищем из сем. *Labiatae* (*Lamiaceae*).

Укоренившиеся особи имеют короткие корневища (1-2 см) косые и ветвящиеся. От корневища отходят прямостоячие побеги высотой от 8 до 50 см. Стебли – бурые, четырехгранные, почти голые или шероховатые – опушенные. Листья – на черешках, у верхней пары – сидячие, листовые пластинки – яйцевидные или продолговатые, тупые или туповатые, цельнокрайние, а верхние листья слабо зубчато-городчатые, стеблевые листья – отстоящие друг от друга (Флора СССР, 1954). Каждый цветущий побег несет единственное верхушечное соцветие или, иногда, несколько пазушных. Цветки расположены по шести в ложных мутовках, образуя густые колосовидные, яйцевидные или продолговатые соцветия. Прицветники – широко яйцевидные или почти округленные, с сердцевидным основанием, нижние – длинно заостренные, остальные – с коротким остроконечием. Чашечка – сидячая или на короткой ножке, прямая, со спинки сжатая, у основания чаще волосистая, двугубая, с короткими острыми зубчиками. Венчик – ясно двугубый, фиолетовый, в 1,5-2 раза длиннее чашечки, с прямой трубкой. Верхняя губа венчика – шлемовидная, цельная, с боков сжатая. Нижняя губа трехлопастная: боковые лопасти – продолговатые, вниз отогнутые, а средняя лопасть – более широкая, округлая, городчатая, вогнутая (Маевский, 1964; Ворошилов и др., 1966). Цветки обоеполые, но встречаются с недоразвитыми пыльниками (Нейштадт, 1963). Тычинки сближены под верхней губой, нижние – длиннее верхних. Пыльники – реснитчатые, доли их расходящиеся, каждая вскрывается особой трещиной. Плод – дробный, состоящий из четырех орешкообразных плодиков – мерикарпиев. Они яйцевидные или эллиптические, трехгранные и со слабо заостренным основанием.

Черноголовка обыкновенная – чаще мезофит (Рысин, 1948). Обладает широкой экологической амплитудой. Она растет в лесах (на полянах и опушках), в зарослях кустарников, на лугах, залежах, берегах рек, озер, по краям болот, близ жилья. Растет как на бедных, так и богатых почвах (по Э.Ландольту), на кислых и слабокислых почвах (ступень 4 – по Х.Элленбергу; по Э.Ландольту при pH = 4,5-7,5 – ступень 3). По отношению к свету черноголовка – полусветовое растение (ступень 7 – по шкалам Х.Элленберга, ступень 4 – по шкалам Э.Ландольта); часто растет на полном свету, но иногда – при некотором затенении. Черноголовка обыкновенная чувствительна к недостатку почвенной влаги, в условиях лесостепи ведет себя как полуэфемероид.



Черноголовка обыкновенная – бореальный голарктический вид (Флора СССР, 1954; Гроссгейм, 1967). Ареал его охватывает почти все континенты – Европу, Азию, Северную Америку, северную Африку и Австралию. В России черноголовка широко распространена как в европейской части (от Карелии до Верхне-Днепровского и Верхне-Волжского районов), так и в азиатской части (Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток) (Флора СССР, 1954).

Все органы этого растения обладают противогрибковой активностью, алкалоидов не обнаружено. В надземной части черноголовки содержатся дубильные вещества, горечи, смолы, эфирные масла и тритерпеновые сапонины, аглюконом которых является оманоловая кислота. Кроме того, содержатся витамин С, каротин, витамин К, рутин и др. (Телятцева, 1987; Минаева, 1991). Черноголовку издавна применяли в народной медицине в виде отваров при ангине, дифтерии, нарывах в горле, женских болезнях, поносах, кровопотерях, в виде припарок при вывихах, в виде настоя как снижающее кровяное давление, потогонное и успокаивающее средство при эпилепсии (Телятцева, 1987). Надземные побеги черноголовки в виде настоя и отваров используются при лихорадочных и простудных состояниях, как отхаркивающее – при заболеваниях органов дыхания, туберкулезе горла, ангине, дифтерии, гипертиреозе, в качестве вяжущего и желудочного средства, при поносе, гастроэнтерите, дизентерии, отеках, различных кровотечениях, гинекологических заболеваниях, болезнях сердца (Дьюк, 2002).

Черноголовка – трава среднего кормового достоинства (Раменский и др., 1956). Цветки черноголовки – самоопыляющиеся; нектар продуцируется в минимальном количестве (Aluri, Raju, 1990).

Материал собран на территории Кировской области (Санчурский район) и Республики Марий Эл (Медведевский и Моркинский районы).

Онтогенез черноголовки обыкновенной короткокорневищной жизненной формы представлен на рис. 33.

**ПРОРОСТКИ** – небольшие однопобеговые розеточные растения высотой 1,0-2,0-2,5 см. Характеризуются наличием 2-х семядольных листьев округлой формы, длинночерешковые. Хорошо выражен гипокотиль. Корневая система представлена главным корнем, от которого отходят боковые корни I порядка.

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ** растения сохраняют розеточный побег первого порядка высотой 2,0-3,5 см и семядольные листья. Ювенильные листья характеризуются ромбической формой, длинночерешковые, основания листовой пластинки клиновидные; стержневая корневая система с хорошо развитым главным корнем.

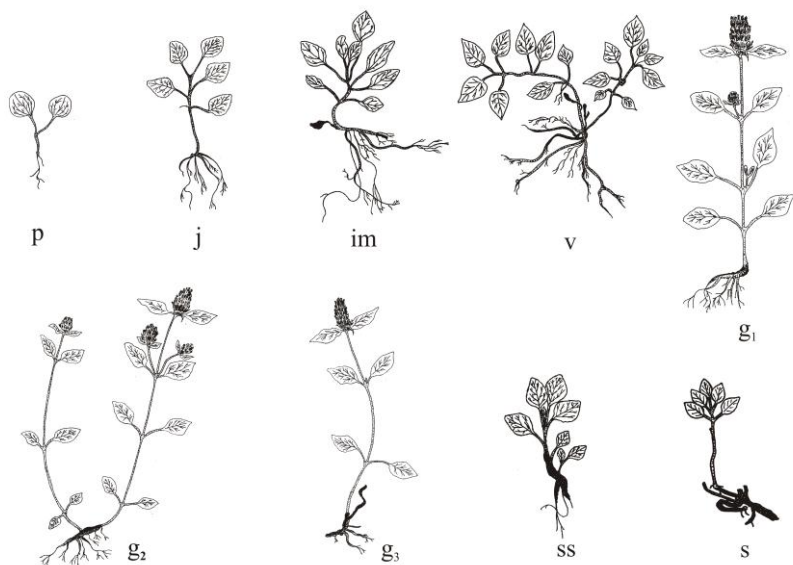


Рис. 33. Онтогенез черноголовки обыкновенной

**ИММАТУРНЫЕ** растения характеризуются наличием розеточного побега I порядка высотой 3,5-4 см. Листья широкояйцевидной формы, длинночерешковые, основание листовой пластинки клиновидное, край листа – волнистый. Хорошо развит главный корень, который сильно ветвится за счет боковых корней I и II порядков. Наблюдается формирование тонкого корневища.

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ** растения имеют удлинненный побег высотой 3,5-13 см. У некоторых растений сохраняется розеточный побег. Листья широколанцетные или узкояйцевидные, длинночерешковые. Основание листовой пластинки – клиновидное, край листа – слегка волнистый. Главный корень отмирает. Корневая система представлена придаточными корнями, ветвящимися до III порядка, которые отходят от узлов длинного корневища. Корневище незначительно утолщается, на нем увеличивается число молодых придаточных корней.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения характеризуются удлинненным, приподнимающимся или прямостоячим генеративным побегом высотой 7,5-40 и более см. Встречаются растения, имеющие один генеративный побег и несколько вегетативных побегов. Листья взрослого типа. Побег

ветвится за счет пазушных почек до II порядка. Стеблевые листья длинночерешковые, а верхняя пара листьев, располагающаяся у основания соцветия, короткочерешковые или сидячие, ланцетные. Корневая система мочковатая, образованная придаточными корнями. Подземный побег представлен длинным или коротким корневищем.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения – прямостоячие высотой 8-38 см. Количество генеративных побегов колеблется от 2 и более. Листовая пластинка существенно не изменяется по сравнению с молодыми генеративными растениями. С основания верхней пары листьев могут отходить 1-2 генеративных побега II порядка небольших размеров. Корневище бурого цвета, от которого отходят придаточные корни II порядка.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения. Побег имеет широколанцетные, коротко – или длинночерешковые листья, высота побега – 6-30 см. Генеративных побегов II порядка не наблюдалось. Возрастает число отмерших вегетативных побегов. Хорошо выражено корневище, которое разрастается в толщину. Корневая система представлена только старыми придаточными корнями.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ** растения характеризуются преобладанием подземной части над надземной. Небольшие растения высотой 5-8 см. Генеративные побеги отсутствуют. Количество листьев сокращается, листья имматурного типа. Корневище толстое, старое, длинное, темного цвета. Придаточных корней мало. Имеются отмершие корни и участки корневищ.

**СЕНИЛЬНЫЕ** растения имеют листья ювенильного типа высотой 2,5-4,5 см. Площадь листовой пластинки сокращается. Корневище темное, полуразрушенное. Число и длина придаточных корней сведены к минимуму.

Отмирающие растения не обнаружены.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 04-04-49152.

## ДЛИННОКОРЕВИЩНЫЕ

### 26. Онтогенез вероники дубравной (*Veronica chamaedrys* L.)

Вероника дубравная (сем. *Scrophulariaceae* – Норичниковые) – летне-зимнезеленый, вегетативно подвижный, длиннокорневищный, явнополицентрический хамегемикриптофит (Савиных, 1979, 1979а, 2000). В.Н.Голубев (1961) относил этот вид к корневищно–ползучим растениям, Л.Е.Гатцук (1970) – к группе полуползучих длиннопобеговых трав.

Корневая система у особой вероники дубравной в генеративном состоянии образована системой стеблеродных придаточных корней, отходящих от узлов подземных органов и лежащих надземных побегов. Они располагаются, главным образом, в подстилке, длиной редко более 10 см, диаметром – 0,2-0,3 мм. Корни II и последующих порядков короче и тоньше: соответственно 5-15 мм при толщине 0,1-0,2 мм, 1-3 мм и 0,1 мм (Рысин, Рысина, 1987). На лугах (Linkola, Tiirikka, 1936) наиболее крупные корни достигают 15 см длины, располагаются в верхних 10 см почвы; имеются многочисленные корни II порядка длиной 0,5-3 см, значительно реже – корни III и особенно IV порядков. В ельнике-черничнике длина корней достигает 3-21 см, в ельнике кислично-черничном – 2-24 см, кислично-майниковом – 5-28 см; глубина корневой системы, соответственно, составляет 0,5-14, 0,5-13, 3,5-13 см. Если прекращается рост главного корня, его место занимает один из боковых корней II порядка, увеличивающийся в длину до 6-16, а иногда и до 25 см (Kivenheimo, 1947).

Взрослые генеративные особи вероники дубравной имеют одновременно три вида побегов: надземные приподнимающиеся монокарпические побеги от 10 до 45 (50) см, лежащие после цветения и способные к моноподиальному нарастанию до конца вегетационного периода; геофильные побеги, которые после развития и отмирания надземной части в будущем году станут частью гипогеегенных корневищ; побеги переходного типа – симподиальные столоны (Kivenheimo, 1947). Ранее мы (Савиных, 1979, 1979а) называли эти побеги корневищными. Они располагаются в подстилке, несут частично редуцированные листья. В их верхушечной почке осенью сформирована вся вегетативная часть будущего побега до зоны соцветия. Такие побеги ветвятся, иногда верхушки их отмирают, так и не образуя надземной части. В этом случае побеги выполняют лишь функцию расселения и вегетативного размножения. Стебли вероники дубравной имеют два ряда рассеянных мягких членистых волосков, чередующихся в различных междоузлиях, в

остальной части – голые. Листовые пластинки округло-яйцевидные (до продолговато-яйцевидных), опушенные, морщинистые, длиной 1,5-3 см, шириной 1-2 см, с тупой верхушкой. По краю пластинки тупозубчатые или городчатые, редко почти рассечены на тупые доли. Основание – округлое или почти сердцевидное. Нижние листья короткочерешковые, остальные – сидячие. Соцветие – интеркалярная фрондозная двойная кисть (Савиных, 1979). Парциальные соцветия – брактеозные открытые кисти в числе от 1-8 (на Кавказе и Балканах – по несколько десятков (Еленевский, 1978), рыхлые длиной 2-20 см. После начала цветения на верхушке побега формируется при моноподиальном нарастании несколько вегетативных метамеров. Это – зона вторичного вегетативного нарастания (Савиных, 1979). Число метамеров в ее составе и размеры различны в зависимости от возрастного состояния и условий обитания растения.

Цветки на цветоножках, зигоморфные, циклические, 4-круговые, 10-15 мм в диаметре. Цветоножки нижних цветков длиннее прицветников и чашечки, при плодах прямые. Чашечка четырехраздельная, более или менее опушенная, по краю реснитчатая, с длинными ланцетными долями, вдвое короче венчика. Венчик ярко-голубой, иногда бело-окаймленный или розовый, с темными жилками, иногда с белой нижней лопастью и зевом, сростнолепестный с короткой трубкой. Отгиб из трех широких почковидных или округлых долей и одной яйцевидно-продолговатой. Андроцей из двух тычинок, которые короче венчика и имеют белые тычиночные нити, сросшиеся основаниями с трубкой венчика. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков. Плод – сплюснутая обратнсердцевидная многосемянная коробочка длиной 2,5-3 мм и шириной 3,5-4 мм, с клиновидным или округло-клиновидным основанием, наверху с неглубокой выемкой. Коробочки, слегка опушенные или волосистые, по краю реснитчатые, раскрываются продольной щелью, но семена не разбрасывают (Рысина, 1973).

В тканях вегетативных органов вероники дубравной содержатся лютеолин, апигенин, кофейная, хлорогеновая, неохлорогеновая, синиловая кислоты, холин, аукубин (ринантадин), элементы: Ni, Al, Cr, Fe, Mn, Mg, Mo, Cu, Si, Ca, Na, P (Гусев, 1976; Растительные ресурсы СССР, 1990). В надземных частях свежесобранных растений обнаружены вещества флавоновой природы и гликозиды, в свежих листьях содержится витамин С – 40-88 мг %, в цветках – 105 мг % (Фролова, Джумырко, 1984). Кроме того, в цветках обнаружены сахара, фруктоза, глюкоза (Käpylä, 1978), антоцианы (Harborne, 1986). Отвары и соки обладают потогонными, возбуждающими аппетит, послабляющими, диуретическими свойствами (Гринцевич, 1933; Шпилена, Иванов, 1983). Отвар используют при респираторных заболеваниях, туберкулезе легких, кро-

вотечениях, болезнях мочевого пузыря (Дикорастущие..., 1971; Землинский, 1958; Никулин, 1933), при малярии (Воронина, 1952). Настой применяют при бронхите, диатезе (Рубцов, 1980; Копысов, 1994), наружно – как ранозаживляющее (Землинский, 1958), как полоскание при заболеваниях зубов (Никулин, 1933). Растертые листья используют при лечении опрелостей у детей (Щербановский, Шубина, 1975). Водные и спиртовые экстракты обладают антибактериальной активностью (Гусев и др., 1975; 1980). Вероника дубравная известна как медоносное (Пельменев, 1985) и кормовое растение (Чопик и др., 1983).

Вероника дубравная встречается по всей Европе (кроме островов Средиземного моря и южной степной Украины), а также в Азии (Турция, Иран, Китай) и Северной Америке (США, Канада). Она распространена по всей европейской части России, за исключением Нижнего Дона, Нижней Волги (южнее Волгограда), некоторых районов северо-востока. За Волгой южная граница проходит по линии: оз. Эльтон – Оренбург – Кустанай – Тара. В Западной Сибири на левобережье Оби почти достигает Полярного круга. Далее к востоку ареал постепенно сужается, смещаясь постепенно к самому югу лесной зоны. В Восточной Сибири представлена в основном изолированными популяциями на Алтае, в Западных Саянах, в окр. оз. Байкал. На территории бывшего СССР встречается в горах Крыма, Кавказа, Джунгарского и Заилийского Алатау (Флора СССР, 1955; Флора Западной Сибири, 1966; Флора Кавказа, 1967; Вульф, 1969; Еленевский, 1978; Флора европ. части СССР, 1981).

Вероника дубравная произрастает в хвойных, смешанных и широколиственных лесах, на лугах, луговых склонах холмов, в негустых березовых лесах, по опушкам, в нижних ярусах травостоя луговых степей, обычна в светлых лесах, на опушках, среди кустарников, на лесных полянах (Еленевский, 1978; Колаковский, 1961; Горчаковский, 1972; Куминова, 1960; Флора Западной Сибири, 1966; Дохман, 1948, 1954; Голубев, 1965); растет на субальпийских лугах, поднимаясь в горы до 2270 м над уровнем моря, в Швейцарских Альпах и на Кавказе – до 2500 м. Этот вид может переносить значительное затенение, произрастая в ельниках при сомкнутости крон 0,7 (Работнов, 1978), и в ельниках с густым подростом ели при ФАР 10-15% (Дылис, Носова, 1977). Растение может цвести даже в густом травяном покрове, т.к. высоко поднимает соцветие над окружающими растениями (Kujala, 1926). В луговых сообществах обитает при числе других видов от 18-22, но при повышении видового разнообразия число особей уменьшается (Grime et al., 1988). Встречается в сосняке лещиновом чернично-разнотравном, сосняке с дубом лещиново-чернично-разнотравном (Рысин, 1969), в микрогруппировках злаков и неморальных трав в березняках (Карпов, 1969). Л.М.Носова

(1973) относит этот вид к лесолуговому, В.Н.Голубев (1965) – лесостепному эколого-фиоценотическим типам. Южная граница распространения может служить границей между лугowymi и ковыльными степями (Алехин, 1915).

J.P. Grime et al. (1988) характеризует жизненную стратегию вероники дубравной как C–S–P и относит ее к стресстолерантным видам. Она активно заселяет нарушенные места. На кострищах в ельнике крупнопapopotниколом в течение года встречаемость растения увеличилась с 10 до 60%, обилие – с гт до sol, проективное покрытие – от менее 1 до 1% (Ермилова, 1981).

Онтогенез вероники дубравной представлен на рис. 34.

Развитие растений значительно зависит от условий произрастания. На свежевспаханных местах, при нарушении растительного покрова в результате жизнедеятельности животных, горях и пожарищах (далее – открытые места) растения ветвящиеся, в затененных густых лесах, на лугах среди травостоя (далее – при затенении) они ветвятся слабо или имеют только по одному побегу.

СЕМЕНА мелкие: размер 1,3×1,0 мм; масса – 0,18 мг; плоские, линзообразные, яйцевидные. Кожура их мелкоморщинистая желто-коричневая. Спинка семян выпуклая, брюшко с крупным центральным рубчиком. В эндосперме заключен бесцветный прямой полностью сформированный зародыш, лежащий вдоль плоскости семени (Рысина, 1973). Прорастание надземное. Семена прорастают в течение 7 дней при температуре 9-28° С (Grime et al., 1988). Лабораторная всхожесть семян высокая, зависит от освещения: 99% – в темноте, 78% – на свету (Рысина, 1973). Семена сохраняют всхожесть до трех лет. В природе они прорастают уже в первую осень или в конце апреля – мае следующего года.

ПРОРОСТКИ. Побег ортотропный. Семядоли мелкие, около 2-х мм в диаметре, округлые, овальные или овально-яйцевидные, темно-зеленые иногда с едва заметной выемкой на верхушке. Первая пара настоящих листьев имеет городчатый край. Верхняя сторона листовой пластинки густо покрыта волосками; на нижней они располагаются по жилкам. Тонкий голый зеленовато-красный гипокотиль переходит в желтоватый сильно ветвящийся главный корень, образуя при этом характерный крючкообразный изгиб. По нему можно легко отличить семенные особи от вегетативно возникших растений. Проростки встречаются везде, где есть плодоносящие растения. Однако на ранних этапах развития из-за густого плотного разрастания материнских растений и наличия мертвого покрова молодые растения погибают (Perttula, 1941).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения обнаруживаются лишь в агроценозах, на горях, на местах с нарушенным травостоем лугов и лесов. Они не имеют

семядолей, первичный побег полегает, приподнимается лишь его верхушка. Главный корень не отмирает, характерный изгиб гипокотилия легко обнаруживается. Это возрастное состояние непродолжительно: в течение нескольких недель. На лугах и в густых лесах это возрастное состояние «выпадает».

ИММАТУРНЫЕ особи также не обнаружены в густо населенных сообществах. Первичный побег с приподнимающейся верхушкой нарастает моноподиально. Из пазушных почек семядольного и первых узлов главного побега образуются боковые ортотропные побеги. На открытых местах в пазухах листьев первых метамеров главного побега образуются сериальные почки, а из них – вегетативные ортотропные силлептические побеги. Главный побег обычно зимует и продолжает моноподиальное нарастание на следующий год. От первых узлов всех побегов отходят придаточные корни. В результате сокращения главного корня, втягивающей роли боковых и особенно придаточных корней, гипокотиль и семядольный узел погружаются в почву.

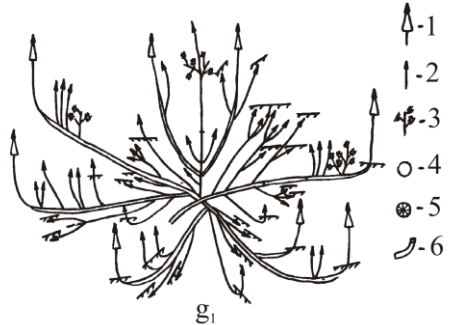
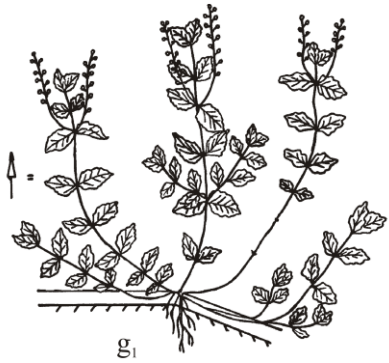
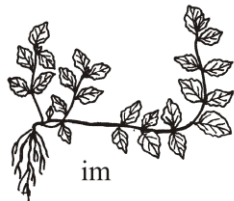
ВИРГИНИЛЬНОЕ возрастное состояние фиксируется по отмиранию главного корня и главного побега, а также – по появлению геофильных побегов и побегов переходного типа II и III порядков. В результате эти особи имеют вид достаточно плотного куста с 15 и более побегами. На лугах и в густых лесах эти растения имеют по 1-2 надземных побега. Отличаются по отмершему главному корню, наличию побегов переходного типа и геофильных. Именно за счет их в будущем году образуются вегетативно-генеративные побеги. На лугах и в тенистых лесах растения этого возрастного состояния имеют 1-2 вегетативных побега.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения на открытых местах имеют вид первичного куста. У них по-прежнему сохраняется живым гипокотиль, отсутствует четко выраженная зона возобновления. Ветвление рассеянное, боковые побеги образуются из многих почек геофильной части будущих резидов симподиальных корневищ и побегов переходного типа. В этом возрастном состоянии еще образуются на открытых местах побеги из сериальных почек.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений формируются первые коммуникационные органы: длинные геофильные участки побегов. У них выделяется нижняя зона торможения, служащая для вегетативного разрастания и расселения особи в результате того, что пазушные почки переходят в разряд спящих, сериальные почки не образуются. Зона возобновления располагается в приземной части побега при переходе его из горизонтального положения в вертикальное. В результате растение из моноцентрического становится явнополицентрическим и приобретает вид куртины. Базальные участки подземных



побегов разрушаются, наступает вегетативное размножение. Морфоло-



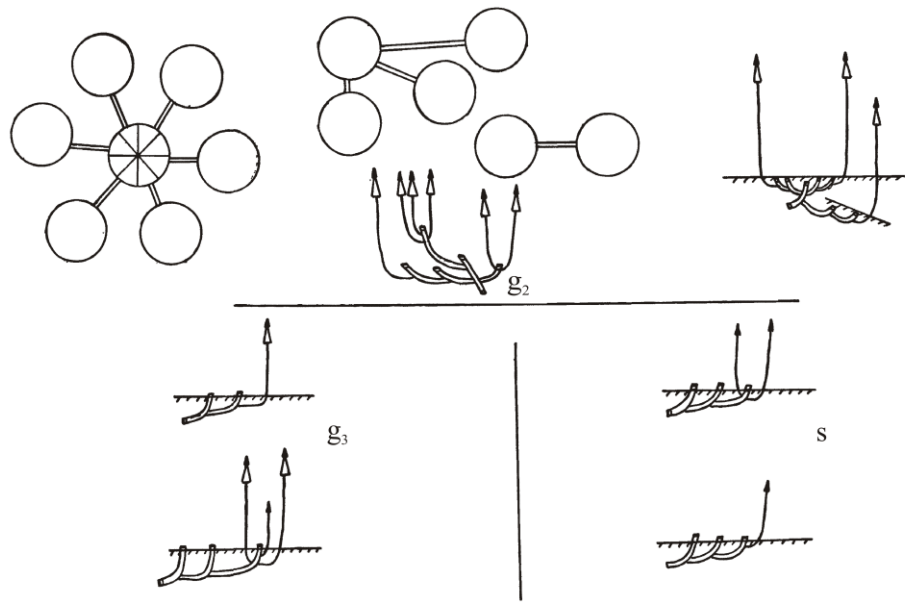


Рис. 34. Онтогенез вероники дубравной (начальные этапы):  
 1 – вегетативно-генеративные побеги; 2 – вегетативные побеги; 3 – плоды; 4 – парциальные кусты;  
 5 – материнский первичный куст; 6 – резиды побегов прошлых лет

гическая дезинтеграция – нормальная, специализированная, полная. В дальнейшем это растение существует на открытых местах в виде куртин вегетативного происхождения, отдельных парциальных кустов, а при затенении – в виде симподиев из резидов и побегов прошлых лет в подземной части, а в надземной части – отдельных вегетативно-генеративных побегов. У последних отчетливо выражена зона возобновления. Парциальные кусты у этих растений отличаются от первичного меньшей компактностью, небольшим числом составляющих их побегов и наличием в основании их (кустов) остатка длинного коммуникационного корневища. У побегов в составе одного парциального куста геофильная часть короткая. На второй-третий год из почек нижней зоны торможения могут возникать новые вегетативно-генеративные побеги. В этом возрастном состоянии высота особей достигает 100 мм, площадь занимаемой территории – от 100 до 250 мм<sup>2</sup> (Grime et al., 1988). В лесах на этом этапе онтогенеза растения могут в течение нескольких лет не цвести и вести себя как типичный пациент в смысле Л.Г.Раменского (1938). На открытых местах у побегов растений этого возрастного состояния зона вторичного вегетативного нарастания представлена несколькими метамерами с короткими междоузлиями. В лесах, при достаточном затенении, побеги способны к укоренению и даже вторичному цветению. Выяснить абсолютный возраст у них невозможно, возраст особей достигает 5 и более лет.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений парциальные кусты не образуются и на открытых местах. Особи представлены системой сменяющих друг друга во времени побегов. Длина геофильной части достигает 10-15 см. В зоне соцветия формируется одна, редко две кисти, в зоне вторичного вегетативного нарастания – несколько метамеров с короткими междоузлиями. Семена у этих растений, как правило, не вызревают, в составе особи есть побеги с неполным циклом развития.

СЕНИЛЬНЫЕ растения встречаются в составе клона. В почве у них может быть 2-3-летняя и даже 7-летняя система из коротких резидов. В надземной части – ортотропные побеги из 5-6 метамеров. Характерной особенностью этих особей является отсутствие живых почек на корневище.

Онтогенез вероники дубравной относится к Г-типу Г<sub>1</sub>-подтипу (по Жуковой, 1995): онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни – средневозрастном генеративном состоянии. Партикулы испытывают слабое омоложение. Средневозрастное генеративное состояние поддерживается в течение длительного времени, а раметы существуют от одной партикуляции до следующей.

## 27. Онтогенез грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.)

Грушанка круглолистная – многолетнее, длиннокорневищное, вечнозеленое, явнополицентрическое, травянистое растение со среднерозеточными побегами с полной, нормальной, специализированной партикуляцией; иногда встречается вариант биоморфы с удлинёнными побегами (Бобров, 2004а). Корневище грушанки длинное, ветвистое, тонкое, от его узлов отходят придаточные корни и надземные побеги (Буш, 1952). В течение первого года развития (редко 2-3 года) у растения главный побег моноподиальный (Хохряков, 1961), но затем переходит к симподиальному нарастанию. Основная масса корней грушанки круглолистной находится на глубине 8-12 см. Ежегодный прирост корневища достигает в среднем 18 см. Придаточные корни не ветвятся, корневые волоски расположены только на самом их конце (Род Грушанка, 1983). Стебель генеративного побега тупоугольный, с 2-3 широкими, почти охватывающими его перепончатыми листьями (Маевский, 1964). Высота растения составляет 15-30 см. Листья на розеточном побеге кожистые, слегка глянцевиые, отчасти перезимовывающие, округлые или овальные, при основании иногда немного сердцевидные, по краям неясно городчатые или почти цельнокрайние, пластинка (2) 3-6 см в длину и (1,5) 2,5-5,5 см в поперечнике, черешки до двух раз длиннее пластинки, реже почти равны ей или немного короче (Буш, 1952). Кисть длиной до 16 см, разносторонняя, 8-15 цветковая. Цветки отклоненные, реже поникающие, душистые. цветоножки почти равны цветкам; кроющие листья перепончатые ланцетные, равны или немного длиннее цветоножек. Чашелистики яйцевидно-ланцетной формы, длиной 3,5-5,5 мм, заостренные, концы их отогнуты книзу. Венчик широко раскрытый, душистый, в поперечнике 16-20 мм, состоит из 5 округло-яйцевидных, тупых, вогнутых, белых лепестков длиной 6,5-10 мм, шириной 4-6 мм, в 2-3 раза длиннее долей чашечки (Род Грушанка, 1983). Венчик и чашечка 5-раздельные. Тычинок 10, лепестков вдвое меньше (Определитель растений ..., 1984). Тычинки с оранжевыми пыльниками, пригнутые к верхней стороне венчика. Завязь с длинным столбиком, при основании отогнутом вниз, столбик по длине равен или несколько больше лепестков. Плод – многосемянная приплюснуто-шаровидная коробочка, длиной 4,5-5 мм, шириной 7-8 мм (Род Грушанка, 1983, Иллюстрированный определитель ..., 2004). Грушанка цветет в июне-июле, семена созревают в августе-сентябре (Подымов, Сулов, 1990).

Грушанка круглолистная – энтомофил, с большой долей автогамии в опылении. Специальными приспособлениями к самоопылению являются апикальные поры на пыльниках, которые ориентированы таким обра-

зом, что через них в поникших цветках пыльца высыпается на рыльце (Род грушанка, 1983).

Как и все представители этого рода, грушанка круглолистная – микотроф. Ряд исследователей (Терехин, 1962; Терехин, Никитичева, 1968; Бобров, 2004б) относят ее к микопаразитарным цветковым растениям. Кроме этого, стебли, листья и плоды грушанок поражаются различными грибами: *Melampsora purolae* Schrol., *Actinonema purolae* Allech., *Septoria purolae* Ell., *S. schelliana* Thum., *Phyllosticta purolae* Ell. Et Ev. (Род Грушанка, 1983) .

Грушанка круглолистная является лекарственным растением.

В листьях грушанки содержатся фенолы и их производные (гидрохинон, арбутин, изогомоарбутин), дубильные вещества, флавоноиды (кемпферол), хиноны (ренифолин, химафилин) (Мазная, Белова, 1986), а также таксин, урсон, кварцетин, эриколин, эфирные масла (Кюсев, 2003). Цветки грушанки содержат флавоноиды.

Надземную часть грушанки круглолистной в виде настоев, отваров и настойки используют в тибетской народной медицине как жаропонижающее, желчегонное и противовоспалительное средство при заболеваниях печени и как успокаивающее средство при костном туберкулезе. В монгольской медицине, а также в народной медицине Западной Европы и России грушанка круглолистная применяется как диуретическое, закрепляющее, гомеостатическое, бактерицидное и ранозаживляющее средство, настой рекомендуют при заболеваниях сердца, почек, печени и желчных путей, острых заболеваниях желудочно-кишечного тракта, при простудных и гинекологических заболеваниях, при головной боли, цистите, простатите, асците, диабете, грыже, кашле, цинге и после родов. Сухой порошок, кашлица из свежих листьев, иногда отвар применяют наружно для лечения фурункулов, гнойных ран и сыпей; ванны – при ревматизме. Сок употребляют при лечении трудно заживающих ран. Настой цветков используют для промывания глаз при их воспалении. Эссенцию из свежих листьев применяют в гомеопатии. (Мазная, Белова, 1986).

Грушанка круглолистная имеет обширный голарктический ареал, который занимает территорию Европы, кроме южных районов, большую часть Азии и Северной Америки, Гренландии. В Европе она произрастает на севере до Исландии, Шотландии, Северной Скандинавии, на юге доходит до Северной Испании, Северной Италии, средней части Балканских гор. На территории России встречается в европейской части, в Предкавказье, Сибири и горах Средней Азии. Встречается во всех областях Средней России, но преимущественно в Нечерноземной зоне (Род Грушанка, 1983, Иллюстрированный определитель ..., 2004).

Грушанка круглолистная – мезофит, произрастает в условиях от сухо- до влажнолугового увлажнения, предпочитает богатые почвы; встречается в различных условиях рельефа: как на равнинах, так и в горах, поднимаясь до 1800 м. Грушанка произрастает обычно в тенистых хвойных лесах, но встречается и в смешанных, преимущественно, мелколиственно-хвойных, значительно реже в широколиственных лесах. Она характерна для ельников-зеленомошников, ельников-марьянниково-зеленомошных, ельниково-сосново-ожиково-пальчатоосоковых, ельниково-березово-вейниково-разнотравных, ельников разнотравных, ельниково-орляково-костянично-разнотравных, сосняков елово-березово-ожиково-зеленомошных, сосняков елово-вейниково-чернично-зеленомошных, березняков, образовавшихся на месте вырубленных ельников, и других лесов (Род Грушанка, 1983).

На территории Республики Марий Эл грушанка круглолистная встречается в сыроватых хвойных, смешанных, изредка в широколиственных лесах (Абрамов, 1995).

Материал для изучения онтогенеза был собран на территории Республики Марий Эл в хвойно-мелколиственном лесу Яльчинского лесничества Национального парка «Марий Чодра».

Онтогенетические состояния грушанки круглолистной изображены на рис. 35.

СЕМЕНА грушанки круглолистной пылевидные, масса одного семени – 0,0007 мг. В одной коробочке в среднем 139 семян (от 110 до 200). Всхожесть семян довольно высока (Род Грушанка, 1983).

ПРОРОСТКИ. Первое время проросток (прокаулом) ведет подземный образ жизни, питаясь исключительно за счет микоризного гриба. Гриб внедряется в ткани, расположенные под морфогенетически активной верхушечной зоной проростка (Терехин, 1977). При прорастании семени происходит развитие проростка из базальной области зародыша. Апикальная область зародыша остается в семени, где и отмирает, выполнив гаусториальную функцию в эндосперме. Проросток-протосома развивается униполярно и ветвится. Каллюсообразного разрастания не происходит, клубеньки не образуются. Вскоре после начала прорастания развитие проростка приостанавливается и в естественных условиях продолжается далее только в случае контакта с подходящим грибным мицелием (Терехин, 1977). При прорастании семени образуется главный корень, длиной до 1 см, затем появляются боковые корни длиной до 1,5 см. Из базальной части корня появляется эндогенно одна или несколько адвентивных придаточных почек, из которых развиваются надземные побеги. Развитие прокаулома в природных условиях длится два года (Род Грушанка, 1983). Возраст – 3-4 года.

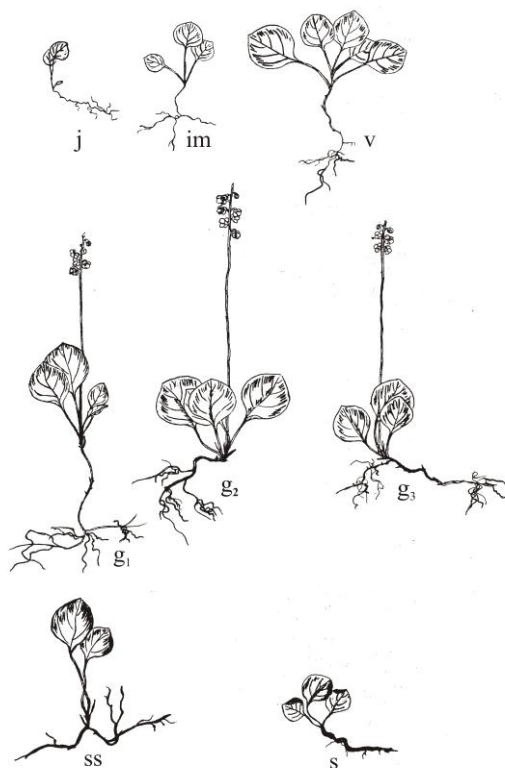


Рис. 35. Онтогенез моноцентрической генеты грушанки круглолистной

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ** – однопочвенные, моноподиально нарастающие. В этом возрастном состоянии высота розеточного ортотропно-го побега составляет  $4,65 \pm 1,19$  см. В основании побега имеется 1-2 округло-эллиптических листа (длина листовой пластинки  $1,83 \pm 0,28$  см, ширина  $1,45 \pm 0,13$  см). Главный корень до 3-х см, есть 1-3 светлых тонких боковых корня, придаточные корни тонкие и светлые. Возраст – 3-5 лет.

**ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ** имеют один моноподиально нарастающий ортотропный побег, высотой  $6,93 \pm 0,86$  см. На верхушке побега формируется розетка, состоящая из 3-4-х округло-эллиптических листьев. Длина листовой пластинки  $3,23 \pm 0,32$  см, ширина листовой пластинки  $2,63 \pm 0,21$  см. Главный корень длиной до 5 см, боковые корни



I-II порядков, длиной до 4 см. Часто уже на следующий год после разветвления первого розеточного побега из почек, расположенных в нижней части стебля, развиваются новые добавочные ортотропные побеги (Хохряков, 1961). На нем формируются придаточные корни длиной до 4-х см. Возраст – 3-6 лет.

Онтогенез полицентрической системы грушанки круглолистной показан на рис. 36.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены побегом I порядка. Мονοподиальное нарастание побега может продолжаться не 1 год и длиться до 6 лет (Хохряков, 1961). В многолетней, сильно укороченной части растения в первый и второй годы жизни, в пазухе различных листовых органов закладываются разнокачественные почки (Шилова, 1960). Различие этих разнокачественных почек выявляется в темпах их развития: почки, формирующиеся в пазухах чешуй, позднее приступают к образованию побегов (через полтора-два года). Наиболее часто у грушанки круглолистной побеги развиваются в средних и нижних двулетних частях растений. Вегетативные почки формируются из почек, находящихся в пазухе почечных чешуй или листьев многолетней, сильно укороченной части побега. Своеобразный характер ветвления объясняется следующими причинами: наличием розетки с образованием сближенных междоузлий, существованием двух типов почек с различными темпами развития, наличием побегов, находящихся в разных фазах развития, приуроченных как к однолетней, так и к двулетней части побега. Из придаточных почек развиваются новые побеги, которые укореняются, причем никаких боковых побегов не образуется. Таким образом, проис-

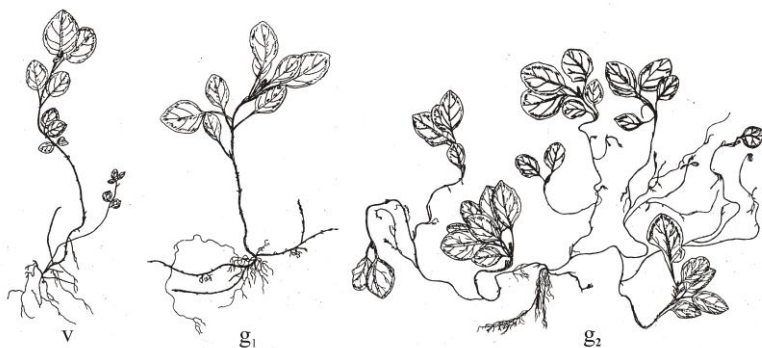


Рис. 36. Онтогенез полицентрической раметы грушанки круглолистной

ходит формирование все более разрастающейся полицентрической системы, состоящей из парциальных побегов, связанных между собой ползучими укореняющимися корневищами. Все корневища одного порядка (т.е. возникшие из одного материнского корневища) появляются, как правило, одновременно. Боковой побег может возникнуть, когда главный еще не перешел к ортотропному росту. В таком случае, оба побега, материнский и дочерний, растут под землей еще некоторое время, а затем почти одновременно выходят на поверхность. Подобные случаи редко наблюдаются у грушанки круглолистной. По выходе подземного stolона на поверхность, междоузлия его значительно сокращаются, а затем образуется первая розетка жестких вечнозеленых листьев. Затем в течение 2-3-х лет у грушанки круглолистной происходит моноподиальный рост, причем каждый год у вершины годичного прироста образуется новая розетка листьев. Годичные приросты незначительные, и последующие розеточные побеги сильно сближены, в отличие от других грушанковых. Развитие главной и боковых скелетных осей побегов у грушанки круглолистной завершается в два-три года, опадение листьев самой старой розетки растянуто на один-полтора вегетационных периода. Листья взрослого типа, плотные, кожистые, разной формы. Иногда сохраняется главный корень, длиной до 10 см, боковые корни I-III порядков – до 8 см. Корневища светло-коричневые, придаточные корни достигают длины 5-7 см, количество отбегов – 2-4. Возраст – 4-10 лет.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения имеют в составе полицентрической системы побеги I-V порядков, включая 1-2 генеративных и 2-4 вегетативных парциальных куста, продолжается формирование полицентрической системы. Листья и подземные органы такие же, как и у виргинильных растений. Цветение и плодоношение незначительное.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения представлены полицентрической системой, состоящей из множества генеративных побегов и большого количества вегетативных парциальных побегов. У грушанок сильно развиты однолетние генеративные побеги; длительность жизненного цикла побега – 2-4 года. В полицентрической системе присутствуют особи 1-7 летнего возраста. Характерно обильное цветение и плодоношение. Придаточные корни многочисленные, светлые, длинные, образуются они и на корневищах новых парциальных побегов.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения представлены полицентрической системой с множеством парциальных побегов. У центральных побегов засыхают верхушки, на основаниях побегов скапливаются остатки сухих листьев прошлых лет. В центральной части характерно преоблада-

ние процессов усыхания. Отмирание побегов выражено в большей степени, чем у ортилии однобокой. Наблюдается незначительное цветение. В системе придаточных корней начинают преобладать темные, почти черные корни.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ** растения характеризуются наличием в полицентрической системе большого количества старых вегетативных побегов с отмершими листьями, присутствием старых темных корневищ и придаточных корней.

**СЕНИЛЬНЫЕ** растения отличаются накоплением старых парциальных побегов, характерно полное отсутствие побегов замещения и отбегов. Прекращается дальнейший рост куртины. Подземные органы представлены многочисленными старыми корневищами и старыми придаточными корнями. Возраст – 5-30 лет.

(Онтогенез рамет грушанки круглолистной см. рис. 36, с. 165).

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАМЕТЫ** однопобеговые, моноподиально нарастающие. В этом возрастном состоянии высота ортотропного побега составляет  $4,65 \pm 1,19$  см. В основании побега имеется 1-2 округло-эллиптических листа (длина листовой пластинки  $1,83 \pm 0,28$  см, ширина  $1,45 \pm 0,13$  см). Формируется корневище, диаметр которого составляет 0,06 см, придаточные корни тонкие и светлые. Возраст – 3-5 лет.

**ИММАТУРНЫЕ РАМЕТЫ** более мощные, чем генеты, имеют моноподиально нарастающий ортотропный побег, высотой  $6,93 \pm 0,86$  см. В нижней части побега формируется прикорневая розетка, состоящая из 3-4-х округло-эллиптических листьев. Длина листовой пластинки –  $3,23 \pm 0,32$  см, ширина листовой пластинки –  $2,63 \pm 0,21$  см. Корневище диаметром до 0,1 см, формируются придаточные корни длиной до 4-х см. Возраст – 3-6 лет.

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАМЕТЫ** однопобеговые, продолжают нарастать моноподиально. Высота надземной части вегетативного побега увеличивается до  $10,56 \pm 0,64$  см. Виргинильные растения формируют 5-8 округло-эллиптических листьев. Длина листовой пластинки –  $4,45 \pm 0,26$  см, ширина листовой пластинки –  $3,65 \pm 0,19$  см. Побег грушанки находится в виргинильном состоянии в течение 2-3-х лет. После моноподиального нарастания в течение указанного выше периода на вершине годичного прироста закладывается терминальное соцветие, и уже на следующий год растение цветет (Хохряков, 1961). Корневище длинное, тонкое, от него отходят придаточные корни длиной до 6 см.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАМЕТЫ.** Высота молодых генеративных растений достигает  $19,65 \pm 1,63$  см, диаметр генеративного побега составляет около 0,15 см. В прикорневой розетке 6-7 округло-эллиптических листьев. Длина листовой пластинки –  $5,08 \pm 0,31$  см, ширина –  $3,78 \pm 0,16$  см. Вопреки мнению большинства авторов, особь после цветения и плодоношения зачастую не отмирает. Одновременно с заложением цветочной почки или на следующий год, после цветения, в пазухах листьев розеток (чаще всего верхней) закладываются вегетативные почки. Жизненный цикл осей, развивающихся из этих почек, короче жизненного цикла главной оси. После их отмирания могут образовываться побеги III порядка. Длительность жизни подобных побегов не превышает одного года (Хохряков, 1961). Подземные органы у растений в этом состоянии, как у виргинильных растений.

**У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАМЕТ** максимально развиты вегетативные и генеративные органы. Растения в данном возрастном состоянии находятся 2-3 (4) года, они самые мощные, имеют длинный генеративный побег высотой  $23,41 \pm 1,55$  см, с диаметром стебля около 0,2 см. В прикорневой розетке 9-10 листьев, они крупные (длина листовой пластинки  $5,76 \pm 0,24$  см, ширина –  $4,47 \pm 0,14$  см). Количество цветков в соцветии составляет 11-12. Наблюдается обильное цветение и плодоношение. От корневища отходят многочисленные светлые и длинные придаточные корни.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАМЕТЫ** менее мощные, чем растения предыдущего возрастного состояния, высотой около  $26,13 \pm 4,84$  см. Количество листьев от 2-х до 5 (длина листовой пластинки –  $3,73 \pm 0,59$  см, ширина –  $3,73 \pm 0,46$  см). Цветение у особей незначительное, в соцветии – 8-9 цветков. В системе придаточных корней преобладают темные, почти черные корни.

**СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАМЕТЫ** утратили способность к цветению и плодоношению. Надземные побеги высотой до  $8,85 \pm 1,15$  см. Размеры зеленых ассимилирующих листьев уменьшаются (длина листовой пластинки – 2,2 см, ширина – 1,7 см). У основания прикорневой розетки скапливаются остатки старых прошлогодних листьев. Корневище темное, старое, толстое, разрушающееся.

**СЕНИЛЬНЫЕ РАМЕТЫ** имеют побеги, высотой от 7 до 7,2 см. Листьев немного (1-3), они небольшого размера. Корневище старое, сильно разрушенное, с немногочисленными старыми придаточными корнями.

Продолжительность онтогенеза – несколько десятков лет.



## 28. Онтогенез дремлика широколистного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz)

Дремлик широколистный – многолетнее, длинокорневищное, травянистое растение, геофит, поликарпик, относится к сем. Орхидные (*Orchidaceae* Juss.).

Летне–зеленая орхидея с периодом зимнего покоя. По гербарным образцам, собранным на территории Татарстана в различных лесных сообществах (условно-коренных хвойно-широколиственных и широколиственных, а также длительно-производных смешанных лесах) морфологическое строение корневища характеризуется как ползучие корневище с длинными междоузлиями. Однако были найдены и экземпляры с довольно короткими и толстыми корневищами, по-видимому, характер развития междоузлия и корневища в целом зависит от структуры, состава и влажности субстрата. Это говорит о достаточно высокой полиморфности вида. Корневище представлено серией двух первых удлиненных междоузлий, сохраняющихся от каждого годичного прироста, на первом междоузлии находится пазушная почка, на втором – почка возобновления (Перебора, 2002). По данным Е.С.Смирновой (1990) все междоузлия плагиотропного побега (корневища) равны по толщине и разновелики по длине; междоузлия, кроме 2-3-х нижних коротких, длинные. Придаточные корни в изобилии развиваются по длине корневища и особенно интенсивно в основании наземных участков побега. Плагиотропный участок побега после поворота к ортотропному росту развивается как обычный побег, не имеющий никаких утолщений. Прямостоячий стебель имеет высоту в среднем от 30 до 60 см. Нами были найдены и более крупные экземпляры в широколиственных (дубово-липовых) лесах Правобережья Волги, высота некоторых особей составляла 80-109 см (Фардеева, 1997). На горизонтальном корневище и участке поворота к ортотропному росту развивается 1-2 низовых чешуевидных листа, выше – 1-3 низовых буроватых влагалищных листа. Выше влагалищных листьев развиваются 5-7 нормальных зеленых листьев с длинными междоузлиями. Листья узко-эллиптической формы с заостренной верхушкой от 5 до 10 см длины и от 2 до 4,5 см ширины, самый верхний лист можно рассматривать как листовидную брактею, меньших размеров и иной формы. Жилкование дуговое, имеются крупные и между ними более мелкие жилки, крупные жилки хорошо выделяются с нижней стороны листа.

Цветки мелкие, около 1-1,5 см, собраны в рыхлую длинную кисть (длина от 5 до 15 см), количество цветков варьирует от 5 до 20. Нами были отмечены и многоцветковые кисти до 50 цветков, при длине кисти 25-30 см. Околоцветник простой венчиковидный. Цветет с середины

июля по сентябрь, опыляется осами, шмелями, наблюдается и самоопыление. Размножение семенное, реже – вегетативное.

В качестве лекарственного растения дремлик широколистный может быть использован, по-видимому, как снотворное средство.

Евразийский вид, часто встречающийся от таежной до субтропической зоны европейской части России, Белоруссии, Украине, Прибалтике, в Крыму и на Кавказе; в азиатской – в Сибири и Средней Азии (Бакин, Рогова и др., 2000). А также отмечен в Западной Европе, Малой Азии, Иране (Вахрамеева и др., 1991). Растет в смешанных хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, реже в мелколиственных, на участках со средней освещенностью, хорошо выдерживает затенение. Чаше на нейтральных почвах, иногда тяготеет к известняковым. Отмечался в антропогенно нарушенных сообществах рекреационной зоны города Казани и даже в крупных парках города. Согласно оценке сопряженности, у дремлика широколистного наблюдается отрицательная сопряженность с мощными вегетативно-подвижными и корневищными видами – снытью обыкновенной, ландышем майским, осокой волосистой, щитовником мужским и орляком обыкновенным; четкой положительной сопряженности с определенными видами не имеется.

Популяции дремлика широколистного, как правило, правосторонне-го типа с преобладанием взрослых вегетативных и генеративных растений, процент ювенильных и иматурных не более 15%, они появляются в результате семенного возобновления и зависят от грибов микоризообразователей (Fuller F., 1964; Татаренко, 1996; Перебора, 2002). Обычно, в исследованных ценопопуляциях, преобладали виргинильные (20-30%) и молодые генеративные (30-40%) особи. Сенильных особей мало, по-видимому, онтогенез часто заканчивается после последнего цветения. Материал для изучения онтогенеза дремлика широколистного собирался с 1988 по 1995 год на территории Республики Татарстан (Фардеева, 1995, 1997). Анализ онтогенетических состояний проводился на основе сравнительной морфологии надземных побегов; данные о строении подземных органов даются по литературным источникам.

Онтогенетические группы дремлика широколистного представлены на рис. 37.

Онтогенез дремлика широколистного мало чем отличается от онтогенеза других наземных корневищных орхидей, описанных Т. Irmisch (1853). От прорастания семени до появления первых листьев проходит 3-4 года, а до появления первых цветков – 12-15 лет. Каждый год корневище дает надземный генеративный побег, а подземный рост продолжается за счет боковой почки, заложеной у его основания.

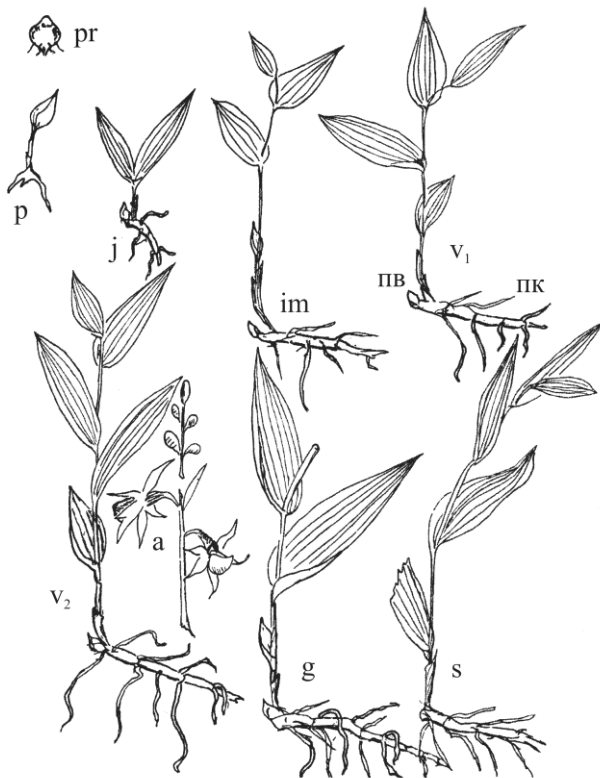


Рис. 37. Онтогенез дремлика широколистного:

а – соцветие; пр – протокорм; пк – придаточные корни; пв – почка возобновления

**ПРОРОСТОК** дремлика или протокорм ведет подземный образ жизни до 3-х лет и тесно связан с грибом микоризообразователем. Базальная часть протокорма представляет собой широкий конус, заканчивающийся апексом, на третий год формируются придаточные корни. Проросток имеет один очень маленький лист, появляющийся на 4-й год (Преребора, 2002). Найти проросток очень трудно, так как он часто прикрыт еще опавшей листвой.

**ЮВЕНИЛЬНОЕ** растение по нашим данным имеет два листа, расположенных почти супротивно, так как междоузлие между ними очень короткое (1-2 мм). Листья имеют узко-эллиптическую форму, заостренные, длиной 4-5 см, редко 6 см, шириной от 1 до 1,3 см. Количество жи-



лок колеблется от 3 до 5 на чуть более крупном листе. Высота побега с вытянутыми листьями 10-13 см. Корневище короткое, почти не выражено, придаточных корней мало – 2-3. В этом состоянии растение пребывает 2, редко – 3 года.

ИММАТУРНОЕ растение представлено побегом, несущим 3 листа с хорошо выраженными междуузлиями, листья располагаются очередно, верхний лист самый мелкий. Листья эллиптической формы, заостренные, длина колеблется от 4 до 6,5 см, ширина листьев небольшая – 1,5-2 см, верхний лист маленький – длина 1-1,5 см, ширина – 0,8-1 см. Количество жилок – 5-6, редко – 7. Побег уже плагиотроного строения, корневище еще довольно короткое, придаточных корней не более 4-х. Высота побега в среднем – 12-15 см. В имматурном состоянии растение прибывает 2-3 года.

ВИРГИНИЛЬНОЕ растение имеет нормальную развитость всей вегетивной сферы, но еще не цветет. Нами выделялись молодые ( $V_1$ ) и средневозрастные ( $V_2$ ) виргинильные особи, однако достоверные отличия по ряду показателей (количество листьев и жилок, средняя площадь листа) отсутствуют, достоверны отличия по ширине, длине листьев, площади общей листовой поверхности и высоте побега, то есть средневозрастные виргинильные растения более крупные. Таким образом, виргинильные особи имеют побег с 4-5 листьями. Форма листьев более овальная, эллиптически-заостренная, междуузлия развиты хорошо. Самые крупные средние листья, их длина составляет 7-9 см при ширине 2-3,5 см. Нижний и верхний листья несколько меньше: длина – 2-5 см, ширина – 0,5-1,3 см. Жилкование листьев в виргинильном состоянии более четкое, количество жилок – 7-10. Резко возрастает общая площадь листовой поверхности до 30-45 см<sup>2</sup>, по сравнению с имматурными. Высота побега составляет 16-20 см, иногда до 25 см. Заключительным этапом развития виргинильных особей является формирование почки возобновления с зачатками репродуктивных органов. В этом состоянии растение пребывает 3-4 года.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения цветут и плодоносят впервые и поэтому имеют небольшое число цветков и короткую кисть. Высота побегов увеличивается и составляет 20-40 см, максимальная высота – 60 см. Листья эллиптические, заостренные, обычно их 5-6 шт., редко 4 шт., междуузлия длинные. Более крупные листья срединной формации имеют длину 7-10 см при ширине 3-5 см. Хорошо выделяются 7-9 крупных жилок. Самый маленький лист – это листовидная брактя длиной около 1 см и шириной не более 0,5 см. Общая площадь листовой поверхности возрастает и в среднем составляет 60-70 см<sup>2</sup>. Количество

цветков в кисти варьирует от 2 до 18, в среднем – 9-10 штук. Кисть односторонняя, малоцветковая, длиной 8-10 см, иногда очень маленькая (2 см) или напротив крупная (18 см). Продолжается нарастание корневой системы, увеличивается количество придаточных корней. Семенная продуктивность не более 50-60%. В молодом генеративном состоянии растение пребывает 3-4 года.

**ВЗРОСЛЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения характеризуются полным развитием генеративной сферы, кисть значительно крупнее, ее длина в среднем составляет 16-18 см. Количество цветков возрастает, в среднем – 16-20 штук. Нами были встречены очень крупные взрослые генеративные растения высотой до 1 м, при этом длина кисти достигала 30 см, количество цветков – 52. Процент завязывания плодов составлял 75%. Средняя длина побегов – 45-60 см, число листьев – 6-7 (учитывая брактею). Листья эллиптические заостренные, длина крупных средних листьев составляет 10-13 см, при ширине 4-6 см (редко больше 8 см). Крупные жилки очень хорошо видны, их число – 9-12 штук. Величина нижнего и верхнего листьев значительно меньше листьев средней формы, длина – 1-3 см, ширина – 0,5-0,8 см. Общая площадь листовой поверхности составляет в среднем 90-100 см<sup>2</sup> (у крупных экземпляров эта площадь составляла 325 см<sup>2</sup>). Генеративная и вегетативная сферы развиты у зрелых генеративных особей максимально; увеличиваются длина корневища и количество придаточных корней. В этом состоянии растение пребывает 5-6 лет.

**СЕНИЛЬНЫЕ** растения имеют незначительную высоту, небольшое число листьев и малые размеры, в исследованных ценопопуляциях отмечались нами крайне редко. Сенильные особи имеют небольшую высоту, около 15-16 см (как иматурные). Число листьев небольшое – 4, редко 3. Ростовые процессы сильно заторможены и ослаблены, поэтому листья довольно мелкие, узко-эллиптические, длина 2,5-4 см, ширина 1,5-2 см. При таких небольших размерах отмечается большое количество крупных жилок 10-11. Площадь листовой поверхности резко снижается по сравнению с виргинильными и генеративными растениями и составляет 16-20 см<sup>2</sup>. В таком состоянии растение пребывает 2-4 года.

Таким образом, общая продолжительность онтогенеза дремлика широколистного – 20-25 лет.

## 29. Онтогенез лапчатки двувильчатой (*Potentilla bifurca* L.)

Лапчатка двувильчатая (сем. *Rosaceae*) – травянистый, длиннокорневищный, симподиально нарастающий многолетник с удлиненными, плагиотропными, одревесневшими корневищами, геофит (Шаfranова, 1965). Побеги двух типов: удлиненный и корневищно-удлиненный (термин, Л.Е.Гатцук, 1974). Удлиненный побег – моноциклический, ортотропный, образуется из почек возобновления в парциальном кусте или из спящих почек на корневище. Корневищно-удлиненный побег – дициклический, разворачивается как из почки на корневище, так и из почек в базальной части годичного побега. В первый вегетационный сезон растет плагиотропно в субстрате, на второй – образует годичный ортотропный удлиненный побег. При увеличении массы надземной части растения годичные побеги полегают. Многолетняя подземная часть взрослого растения представлена горизонтально растущими, ветвящимися гипогеогенными корневищами с чешуевидными листьями и удлиненными междоузлиями и базальными частями ортотропных побегов с почками возобновления. В течение вегетационного сезона корневище способно многократно ветвиться, формируется полицентрическая особь, состоящая из парциальных кустов и парциальных побегов. Корневая система придаточная. Длинные (до 8 см), почти не ветвящиеся, способные к одревеснению корни развиваются в узлах корневища; короткие (1,5-5 см), тонкие корни, ветвящиеся до образования корней третьего порядка и не одревесневающие, способны образовываться как в узлах на корневище, так и в базальной части кустов и побегов. Размножается лапчатка двувильчатая преимущественно вегетативным путем. Вегетативно возникшие особи омолаживаются до виргинильного состояния.

Наземные побеги могут достигать 40 см в длину. Стебли в поперечном сечении округлые, покрыты по всей длине густыми, реже рассеянными, прижатыми волосками. Все листья стеблевые с парой сросшихся одной стороной прилистников. Листья непарноперисто-сложные, с 3-7 парами зеленых или серо-зеленых, раздвоенных в верхней части в виде вилочки листочков. Длина листовой пластинки – 1,5-5 см и более, ширина – 0,4-2 см. Соцветие – многочленный дихазий из монохазиев. Цветки небольшой или средней величины, 8-15 мм в диаметре. Околоцветник двойной. Цветонос и чашечка опушены прижатыми короткими волосками и имеют зеленый или серо-зеленый цвет. Чашелистики ланцетовидные или продолговато-яйцевидные. Лепестки венчика обратнойцевидные, в 1,5 раза длиннее чашелистиков, желтые, в числе 5 (Юзепчук,

1941). Плод апокарпный полимерный односемянный многоорешек (Левина, 1987).

В народной медицине отвар корней этого растения применяют при расстройствах желудочно-кишечного тракта, заболеваниях органов дыхания, водный настой травы – при женских болезнях и как тонизирующее и общеукрепляющее средство. В тибетской медицине входит в состав сборов для лечения туберкулеза легких (Крылов, 1989). Благодаря значительному накоплению флавоноидов (до 4%), высокой антимикробной и тромбопластической активности этот вид интересен как источник лекарственного сырья (Триль, 1975).

Лапчатка двувильчатая распространена на Тибете, в Монголии, Китае, Западной и Восточной Сибири, Северном Казахстане и Поволжье, где произрастает в различных типах сообществ равнинных и горных степей, а также на лугах и в местах с нарушенным растительным покровом (Крылов, 1933; Юзепчук, 1941).

Материал для изучения онтогенеза собран на территории Центрального, Юго-Восточного Алтая и Тувы в луговых, степных и луго-степных ценозах. Исследования показали, что в изученных популяциях лапчатка двувильчатая размножается исключительно вегетативным путем. Особи семенного происхождения не обнаружены, в связи с этим, в природе изучался только онтогенез рамет, начиная с виргинильного онтогенетического состояния.

Онтогенез лапчатки представлен на рис. 38.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения находятся в фазе одноосного побега. Он возникает из почек возобновления в основании годичного побега или из спящих почек на корневище. Если побег возникает из почки возобновления в базальной части годичного побега, к вертикальному росту он переходит только в следующем вегетационном сезоне. То есть такой побег является корневищно-удлиненным. В случае же если побег возникает из почки на корневище, такой побег может быть как корневищно-удлиненным, так и удлиненным побегом. Длина ортотропной части парциального побега составляет от 6 до 25 см. Листья непарноперистые, с 3-7 парами зеленых или серо-зеленых, раздвоенных в верхней части в виде вилочки листочков, их число на побеге варьирует от 4 до 10 и более. Длина листа – от 1,5 до 8 см, его ширина – от 1 до 3 см. Продолжительность нахождения раметы в виргинильном состоянии не превышает трех лет. К осени корневище одревесневает и становится коммуникационным. Для особей этого состояния характерна придаточная корневая система, в основном, в виде тонких, ветвящихся и недревесневших корней.

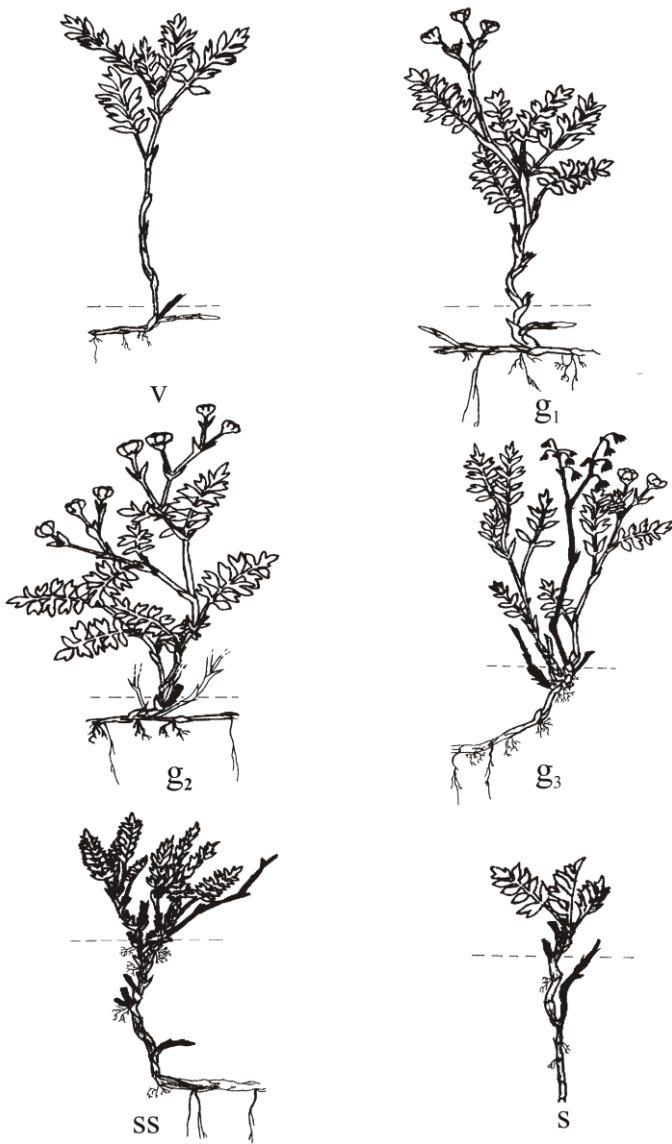


Рис. 38. Онтогенез лапчатки двувильчатой

МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ растение представлено монокарпическим моноциклическим удлинённым побегом и симподиально нарастающим корневищем. На монокарпическом побеге, длина которого достигает 19 см, формируется терминальное соцветие – многочленный дихазий, образованный 1-5 цветками. Число листьев на побеге варьирует от 6 до 17. Подземные части побегов имеют светло-коричневую окраску. Длительность состояния – 2-3 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения – мощно развитые парциальные кусты, состоящие из 2-4 генеративных побегов высотой от 4,5 см до 15 см, и 1-3 вегетативных побегов высотой 2-8 см. Большинство генеративных побегов несет от 5 до 23 цветков в соцветии. Число листьев на побеге – от 11 до 30. На корневище одновременно разворачивается несколько почек, что приводит к интенсивному разрастанию, а в дальнейшем и вегетативному размножению. Корневая система состоит из 1-6 придаточных корней, развивающихся не только в парциальном кусте, но и на корневище. В этом состоянии рамыты пребывают 2-3 года.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи представлены парциальными кустами большого календарного возраста (от 6 лет). Длина главного побега варьирует от 4 до 15 см. Число листьев на побеге – от 5 до 15. Растения теряют способность захватывать новые территории: почти полностью отсутствуют тронувшиеся в рост почки и молодые растущие корневища. В парциальных кустах сохраняются как мертвые остатки оснований побегов, так и целые побеги прошлых лет. Снижается репродуктивная способность: уменьшается число цветков в соцветии (1-6, реже – до 9). Подземные части побегов имеют темно-коричневую окраску.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения – слабо ветвящиеся кусты с небольшим числом вегетативных побегов (1-3, реже – до 6), длина которых изменяется от 4 до 10 см. Число листьев на побеге, как правило, не превышает шести. В базальной части кустов имеются скопления мертвых остатков оснований побегов предыдущих лет. Для корневой системы характерно значительное количество одревесневших, неветвящихся придаточных корней, отходящих от узлов одревесневшего корневища.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют, как правило, один ортотропный побег с 1-3 листьями (длина от 1 до 2,5 см, ширина от 0,5 до 1 см), причем число листочков сокращается до 1-3.

### 30. Онтогенез ортилии однобокой (*Ortilia secunda* (L.) House)

Разные исследователи, изучая ортилию (рамишию) однобокую из сем. *Pyrolaceae* в разных частях ареала и в разных экологических условиях, обнаружили морфологическую поливариантность, представленную разными жизненными формами. В книге «Травянистые растения СССР» (1971) она описана как многолетнее травянистое растение. Шилова Н.В. (1960) относит ее к переходной жизненной форме между розеточными кустарниками и розеточными вечнозелеными многолетними травами. По данным Ю.А.Боброва (2004), ортилия длиннокорневищный вечнозеленый явнополицентрический кустарничек со среднерозеточными побегами. От узлов корневища отходят надземные вегетативные и генеративные побеги. В основании розеточного вегетативного побега имеется несколько чешуек и от 3 до 8 кожистых, светло-зеленых, короткочерешковых, продолговато-яйцевидных или широкояйцевидных остропильчатых листьев.

Генеративный побег с одной или несколькими розетками зеленых листьев, а в нижней части с несколькими чешуевидными листьями. Цветки собраны в густую, многоцветковую однобокую кисть, они актиноморфные, желто-зеленоватые, горизонтально отклоненные, а нижние поникающие; цветоножка короче цветка и широко ланцетных прицветников; доли чашечки широко треугольные. Околоцветник двойной. Чашечка пятираздельная, венчик – из пяти сросшихся лепестков, зеленовато-белый, овальный или почти колокольчатый (Буш, 1952). Андроец многобратственный состоит из 10 тычинок, пыльники без рожковидных придатков, вскрываются на верхушке дырочками. Гинецей синкарпный из 5 сросшихся плодолистиков. Плод – сухая, четырехгнездная, шаровидная коробочка, шириной 4-6 мм, длиной 3-4 мм. Цветет в июне и июле. Семена мелкие, желтоватые или светло-коричневые (Буш, 1952). Подземные органы представлены корневищами с придаточными корнями.

Ортилия однобокая растет почти по всей Европе (исключая степные районы), в Азии встречается от Малой Азии до Сибири включительно, а также в Монголии, на Курильских островах и в Индии. На территории России ортилия распространена по всей зоне европейской части, во всех районах Западной и Восточной Сибири, в горах Кавказа (Буш, 1952; Толмачев, 1954).

В лесных фитоценозах произрастает в хвойных лесах – сосновых и еловых, в смешанных и лиственных, встречается и в широколиственных лесах – дубовых и буковых, и иногда – на верховых болотах, лугах, по берегам рек. Растет в различных условиях рельефа как на равнине, так и в горах (Ортилия (рамишия) однобокая, 1990).

На территории Республики Марий Эл ортилия однобокая встречается в лиственных и смешанных лесах (Абрамов, 1995); произрастает при различной освещенности: от глубокой тени до открытых мест. Потребность в свете колеблется в широких пределах. Часто характеризуется как глубоко тенелюбивый вид еловых лесов. С уменьшением освещенности длина генеративного побега увеличивается, а число цветков в соцветии уменьшается (Шилова, 1960).

Материал для изучения онтогенеза был собран на территории Республики Марий Эл в сосняке зеленомошно-разнотравном, Яльчинского лесничества Национального парка «Марий Чодра».

Ортилия однобокая является лекарственным растением и широко используется в народной медицине. Настои, отвары, настойки из листьев ортилии применяют внутрь как диуретическое средство при циститах и заболеваниях почек, а также как противосудорожное при эпилепсии и как гомеостатическое средство, наружно используют при лечении гнойных ран (Мазная, Белова, 1985).

Разные этапы онтогенеза ортилии однобокой изучались многими учеными. Эмбриология грушанковых подробно изучена Э.С.Терехиным (1962). Начальные стадии послесеменного развития данной группы растений обстоятельно описаны J.Velenovsky (1905, 1907). Особенности прорастания семян представителей грушанковых были выявлены Н.Christoph (1921), W.Rauh (1937). Ю.А.Бобров (2004) подробно описал развитие протосомы и выделил 4 фазы онтоморфогенеза грушанковых. Особенности побегообразования грушанковых приведены в статье Ю.Г.Каверзневой (1955). А.П.Хохряков (1961), изучая процесс формирования парциальной особи, большое внимание уделил подземным органам грушанковых. Рост годичных побегов в таежной зоне подробно исследован А.П.Катоминой (1994). Однако во всех работах нет последовательного описания этапов онтогенеза от прорастания семян до формирования полицентрической системы.

Онтогенетические состояния ортилии однобокой представлены на рис. 39.

СЕМЕНА ортилии однобокой очень мелкие, пылевидные. Семена с крупным эндоспермом и маленьким зародышем, который недифференцирован, в нем хорошо различимы лишь апикальная и корневая зоны. (Терехин, 1962). Точка роста стебля в зародыше семени развита значительно слабее точки роста корня, поэтому при прорастании семени клетки корневого полюса начинают усиленно делиться, образуя зачаток главного корня, а затем и главный корень растения. При прорастании семян происходит заражение проростка (прокаулома) микоризным грибом. Стеблевой (апикальный) полюс остается без изменения и замирает. В последующем на базальной части формирующегося корня эндогенно



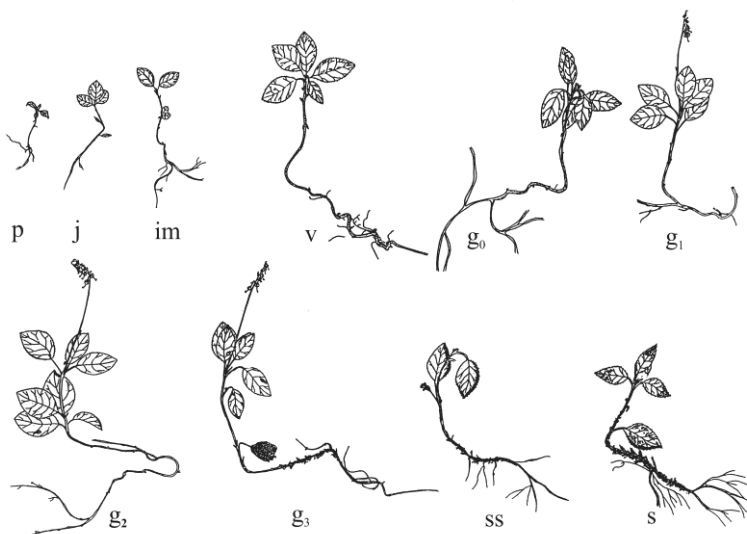


Рис. 39. Онтогенез ортилии однобокой

появляется одна или несколько придаточных почек, вырастающих в надземные побеги. Таким образом, развитие стеблевого полюса или точки роста, прекращается еще в проэмбриональном состоянии, а побеги развиваются как придаточные образования. О таких растениях с редуцированными главными побегами иногда говорят, как о «свободно живущих корнях» (Серебряков, 1952).

**ПРОРОСТКИ.** При прорастании из базального полюса зародыша семени образуется «протосома» (термин предложен Э.С.Терехиным и З.И.Никитичевой (1968) в качестве обобщающего для первоначальных структур паразитных растений сем. *Pyrolaceae*, *Orobanchaceae*, *Orchidaceae* и др.) – структура, служащая в основном для контакта с симбионтным грибом и имеющая недифференцированное вегетативное тело, на котором впоследствии формируются адвентивные побеги. Проростки представляют собой небольшие растения высотой 5-8 мм. В течение первого года главный корень живет в земле, не давая надземный побег. Лишь на второй год, или значительно позже, появляется надземный побег. На гипокотиле весной появляется 1-2 чешуевидных и 2 светло-зеленых широко ланцетных листьев с одной неясной жилкой. Главный корень длиной до 3-х см, имеются боковые корни длиной до 2-х см.

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ** растения однопобеговые, высотой  $5,02 \pm 0,65$  см имеют неразветвленные, удлинненные, ортотропные побеги, нарастающие моноподиально. К концу вегетационного периода на стебле формируется до 10 сидячих продолговато-яйцевидных зеленых листьев. Одна-две пары самых нижних первичных листьев, оказываются плоскими дорзовентральными. Выше начинают формироваться типичные для ортилии револютивные листья с недоразвитой нижней поверхностью. Листья небольшие, длиной до 1,9 см шириной 2,0 см. На верхушке годичного побега образуются более мелкие и скученные листья. Главный корень длиной до 2-х см, имеются боковые корни длиной до 1,5 см. Возраст – 3-4 года.

**ИММАТУРНЫЕ** растения высотой  $7,08 \pm 0,82$  см. На верхушке побега формируется розетка из 2-4 ассимилирующих листьев продолговато – яйцевидной формы длиной 2,8 см, шириной 1,5 см. Кроме крупных ассимилирующих листьев в нижней части на побеге образуются 2 мелких зеленых листа и 3-6 чешуевидных листьев. В течение первых лет жизни особой ортилии однобокой происходит моноподиальное нарастание ортотропной материнской оси, в росте боковых побегов наблюдается определенная дифференциация. Нижние боковые листья каждого годичного побега растут медленнее и через некоторое время прекращают рост и засыхают. Листья крупнее, чем у ювенильных особей. Сохраняется главный корень длиной до 4-5 см, боковые корни ветвятся до II порядка. Возраст – 3-6 лет.

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ** представлены побегом I порядка. Боковые побеги могут развиваться и в пазухе чешуй (очень часто) и в пазухе листьев (реже). Они возникают в числе 3-5 в пазухах чешуйчатых листьев корневищ предыдущего порядка близ их верхушки и лишь тогда, когда она отомрет по каким-либо причинам, или когда такие корневища от горизонтального роста переходят к вертикальному, чтобы дать начало новой парциальной особи. Новые побеги легко укореняются. В течение года может образоваться до 3-х генераций таких побегов; однако, хотя и довольно редко, моноподиальное нарастание корневища может длиться не 1, а 2-3 года, причем никаких боковых побегов не образуется (Хохряков, 1961). У ортилии однобокой годичные приросты достаточно длинные и обуславливают своеобразное листорасположение. Ветвление этих побегов происходит по симподиальному типу. Таким образом, происходит формирование все более разрастающейся полицентрической системы, состоящей из парциальных побегов, связанных между собой ползучими укореняющимися корневищами. В вегетативном состоянии, независимо от темпов развития различных почек и их местоположения около верхушки, все вегетативные побеги развиваются параллельно в течение нескольких лет, пока не начнется зало-

жение элементов их цветочных почек, происходящее одновременно у главного и боковых побегов. В различных экологических условиях часто встречаются случаи ветвления, главного побега. Но в годичном побеге формируется 5 чешуй и 3 листа. В большом количестве побеги появляются ранней весной, в год отмирания чешуй (Шилова, 1960). Развитие побегов из пазушных почек осуществляется чаще всего через несколько лет. Листья взрослого типа, плотные, кожистые. Корневища светло-коричневые, длинные, шнуровидные, столоновидные, покрыты редкими мелкими чешуями. Придаточные корни достигают длины 5-7 см. Количество отбегов – 2-4. Возраст – от 2 до 5 лет.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения. Центральные побеги полицентрических систем ортии однобокой находятся в вегетативном состоянии два-три, иногда четыре года, затем они переходят к формированию генеративных органов. Генеративный побег 8-10 см длины, с одной или несколькими розетками листьев, заканчивается односторонней многоцветковой кистью. В год цветения на нем формируются только цветки с прицветниками. Боковые побеги образуются во все периоды жизни четырехлетнего главного побега и занимают на нем различное положение. Как правило, они зацветают на второй или третий год своего развития, т.е. их развитие по сравнению с главным побегом ускоряется. В составе полицентрической системы имеются побеги I-V порядков, продолжается формирование полицентрической системы, включая 1-2 генеративных и 2-4 вегетативных парциальных куста. Листья такие же, как и у виргинильных растений. Цветение и плодоношение незначительное. Все корневища одного порядка (т.е. возникшие из одного материнского корневища) и появляются, как правило, одновременно, но у ортии однобокой выражен второй максимум их образования, а именно – в момент заложения на главной оси материнской особи цветочной почки. Придаточные корни достигают длины 10 см. Возраст – 4-7 лет.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** растения представлены полицентрической системой, имеющей 3 (и более) генеративных побега и более 4-х вегетативных парциальных побегов. В полицентрической системе присутствуют особи 1-7-летнего возраста. Н.В.Шиловой (1960) рассмотрены различные варианты развития генеративных и вегетативных побегов в зависимости от отмирания почек на центральном побеге. Когда развивающиеся одновременно центральный и боковые побеги оказываются разделенными участком стебля, превышающем длину годичного прироста, осуществляется нормальное развитие этих побегов. Тогда в один год развивается главный генеративный побег и вегетативные боковые побеги, являющиеся в этот период одно- или двулетними. Осенью, в год цветения центрального побега или в следующий вегетационный период, на верхушке боковых вегетативных побегов, в свою

очередь, закладываются цветочные почки. Цветут как центральный, так и боковые побеги растения. После цветения главный побег отмирает, на следующий год или через несколько лет цветут одно- и двулетние побеги. Придаточные корни многочисленные, они образуются и на корневищах новых парциальных побегов. Возраст – 7 и более лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены полицентрической системой с множеством парциальных побегов. У центральных побегов засыхают верхушки побегов, на основании побегов скапливаются остатки сухих листьев прошлых лет. Характерно преобладание процессов усыхания. Цветение незначительное. У ортилии однобокой часто отмирают цветочные почки на главном побеге (Шилова, 1960). В связи с варьированием местоположения пазушных почек в пределах полицентрической системы растения, а следовательно, и различными случаями местоположения боковых побегов, наблюдается разная степень отмирания частей стебля у отдельных экземпляров этого многолетнего растения. В системе придаточных корней начинают преобладать темные, почти черные корни.

Для СУБСЕНИЛЬНЫХ растений свойственно наличие в полицентрической системе большого количества старых вегетативных побегов с отмершими листьями. Постепенно ветшает и корневая система: корневища темнеют, они с многочисленными следами от прежних листьев, уменьшается количество новых придаточных корней, они быстрее старятся.

У СЕНИЛЬНЫХ растений преобладают процессы отмирания, что приводит к сокращению количества ортотропных побегов. Степень отмирания побегов более 80%. На парциальных кустах зелеными остаются только листья последних двух лет. Характерно дальнейшее накопление сухих и слабый прирост живых побегов замещения и отбегов, прекращение дальнейшего роста куртины. Корневая система слабая. Преобладают придаточные корни черного цвета.

Онтогенез рамет ортилии однобокой представлен на рис. 40.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ раметы высотой  $5,02 \pm 0,65$  см. Листья небольшие, длиной до 1,9 см, шириной 2,0 см. Придаточные корни длиной до 1,5 см.

ИММАТУРНЫЕ раметы высотой  $7,08 \pm 0,82$  см. На верхушке побега формируется розетка из 2-4 ассимилирующих листьев продолговатояйцевидной формы длиной 2,8 см, шириной 1,5 см. Кроме крупных ассимилирующих листьев в нижней части на побеге образуется 2 мелких зеленых листа и 3-6 чешуевидных. Листья крупнее, чем у ювенильных особей. Придаточные корни – светлые, тонкие.



Рис. 40. Онтогенез раметы ортилии однобокой

Группа виргинильных растений разделена на 2 подгруппы:

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ I раметы** – однобоговые. Высота надземной части составляет  $8,58 \pm 0,89$  см. Центральные побеги ортилии находятся в вегетативном состоянии 2-3 года. Затем они переходят к формированию генеративных органов. Вегетативные побеги ортилии ветвятся до II порядка. Первичный побег несет несколько почек, из которых сначала развивается один надземный и 3 подземных побега, затем начинается засыхание первичного побега I порядка.

**ВИРГИНИЛЬНЫЕ II раметы** представлены полицентрической системой, состоящей из 2-7 парциальных побегов разного возраста. В парциальном кусте присутствуют побеги 1-6 лет жизни. Начинается усыхание побега I порядка.

**СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ раметы** сходны с виргинильными, но в почках уже закладываются генеративные органы – соцветия.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ раметы** представлены побегами I-III порядков, высотой  $13,41 \pm 1,45$  см. На главной оси годовичного генеративного побега в верхней части появляются немногочисленные первые цветки. В год цветения на нем формируются цветки с прицветниками. С начала цветения у ортилии однобокой наблюдается более сложная дифференциация побегов, развивающихся на разной высоте материнского годовичного побега. В нижней части продолжают формироваться короткочерешковые ассимилирующие листья, длиной 2,96 см, шириной 1,93 см на укороченном побеге. В средней части ветвящихся удлиненных годовичных побегов, на побегах II порядка начинается отмирание листьев. Боковые побеги формируются во все периоды жизни четырехлетнего главного побега и занимают в нем различное положение. Как правило, они зацветают на второй или третий год своего развития, то есть их развитие по сравнению с главным побегом ускоряется.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** рамы представляют собой особи с побегами I порядка высотой до 20 см. Листья плотные утолщенные. Цветки появляются на сильно растущих побегах. Наиболее мощной оказывается вертикально растущая главная ось, на которой, по преимуществу в нижней части оси, располагаются супротивные боковые побеги. Под землей происходит лишь рост главного корня и его боковых корней. На побегах II-III порядков начинают засыхать старые листья. Высота средневозрастных генеративных особей, произрастающих в сосняке черничном, в середине июля варьирует от 14 до 24 см и в среднем составляет  $18,9 \pm 0,7$  см. Высота генеративного побега колеблется в пределах от 4-х до 9,5 см, а в среднем  $6,1 \pm 0,32$  см. Подземные органы представлены придаточными корнями, отходящими от корневища, которые проникают в почву в среднем на  $1,9 \pm 0,19$  см. Корневища горизонтальные, в диаметре до 2 мм, длинные ветвящиеся, с бледными чешуевидными листьями. Главный корень может жить от 2-5 и более лет. В большинстве случаев главный корень исчезает прежде, чем растения зацветают. От узлов корневища отходят надземные вегетативные и генеративные побеги высотой 10-25 см, в основании розеточного побега образуется от 2-х до 8 кожистых короткочерешковых листьев.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ** рамы менее мощные, чем растения предыдущих состояний, высотой около  $11,51 \pm 1,15$  см (длиной  $3,38 \pm 1,4$  см, шириной  $2,21 \pm 0,25$  см), имеют в своем составе побеги I-III порядков. Начинается усыхание побегов. Генеративные побеги сохраняются только на периферии растения. Цветение и плодоношение незначительное. Корневая система состоит из старых, темно-коричневых корней.

**СУБСЕНЕЛЬНЫЕ** рамы полностью утратили способность к цветению и плодоношению. Усыхание листьев начинается в основаниях побегов. Ассимилирующие листья остаются только на половине этих побегов. Корневая система состоит из старых отмерших придаточных корней.

**СЕНИЛЬНЫЕ** рамы. Для растений в этом состоянии характерны накопление сухих побегов и слабый прирост живых побегов, полное отсутствие побегов замещения, прекращение роста, корневая система представлена темно-коричневыми придаточными корнями. Длина листовая пластинки – 4,0 см, ширина – 3,4 см, корневище длиной до 20 см.

Длительность полного онтогенеза составляет несколько десятков лет.

### 31. Онтогенез пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.)

Пыльцеголовник красный – одна из красивейшей орхидей европейской части России, травянистый, многолетний, длиннокорневищный вид, геофит, поликарпик, относится к сем. Орхидные (Ятрышниковые) – *Orchidaceae* Juss.

Растение с длинным, глубоко проникающим в почву корневищем, восходящим, почти вертикальным. По данным Е.С.Смирновой (1990), этот вид характеризуется как корневищное растение с побегами, междоузлия которых разновелики. Высокодекоративное растение, олиственный стебель высотой 50-60 см. Ветвление системы побегов монохазильное; побег – малометамерный с 3-6 листьями. Стебли прямые или слегка наклонные, вверху мелко опушенные. Листья ланцетные, заостренные, слегка стеблеобъемлющие, длиной 10-12 см. Соцветие – малоцветковая, негустая кисть; ось соцветия опушена. Цветков – от 2 до 8, редко больше, прицветники узколанцетные, почти равны завязи. Цветки довольно крупные, до 2,5 см, с нежным тонким запахом, красивого лилово-розового цвета, губа крупная беловатая (Вахрамеева и др., 1991). Листочки наружного круга околоцветника ланцетные, снаружи мелко опушенные, до 2,5 см длины, внутренние листочки до 2 см, яйцевидноланцетные. Губа почти одинаковой длины с наружными листочками, ее передняя часть с несколькими желтоватыми выдающимися полосками. Завязь слегка скрученная, опушенная (Füller F., 1964). Цветки не содержат нектара, поэтому вид вынужден обманывать насекомых-опылителей, подражая видам колокольчиков. Часто пыльцеголовник красный в исследованных популяциях произрастал вместе с колокольчиком рапунцелевидным, нами отмечалась четкая положительная сопряженность этих видов (Фардеева, 1997). Цветет в июне-июле. Размножается семенами и вегетативно – путем образования побегов на корнях. Корни двух типов: толстые, запасующие и тонкие (на них образуются новые побеги). Однако расширение территории происходит только с помощью семенного размножения (Вахрамеева и др., 1991).

Евро-югозападноазиатский вид (Бакин, Рогова и др., 2000). Растет по сухим, разреженным лесам, хвойно-широколиственным, широколиственным, хвойным, по опушкам, среди кустарников, при сильном затенении может переходить в состояние вынужденного покоя. Предпочитает карбонатные почвы. Встречается в лесной зоне большинства районов европейской части России, в Крыму, на Кавказе, Средней Азии, а также в Западной Европе, Турции, Иране (Вахрамеева и др., 1991).

Вид редкий, численность его сокращается, занесен в Красные книги РСФСР, Украины, Белоруссии, Литвы, Латвии и ряда областей и республик России.

О лекарственных свойствах вида данных почти нет, но, возможно, использовался в средние века так же как другие виды дремлика.

Популяции пыльцеголовника красного немногочисленные, иногда вид встречается рассеянно, единичными экземплярами. Очень реагирует на изменение условий местообитания; нами отмечались случаи перехода в состояние временного нецветения и даже подземного покоя на 10 лет (Фардеева, 1997). Популяции правостороннего типа, с преобладанием вегетативных ( $V_1$ ,  $V_2$ ) и генеративных ( $g_1$ ) особей. Количество ювенильных и иматурных особей невелико, в связи только с семенным происхождением, около 10-20%. Онтогенетические группы пыльцеголовника красного выделялись на основе морфометрических показателей надземных побегов. Изучение возрастной структуры можно проводить без подкапывания особей, что сохраняет целостность популяции редкого вида. Исследования проводились на территории Татарстана с 1988 по 2000 годы, в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах. Структура подземных органов дается, в основном, по литературным источникам.

Онтогенез пыльцеголовника красного представлен на рис. 41.

При развитии ПРОРОСТКА выделяют два этапа, имеющих существенное различие в способе питания: этап подземного (бесхлорофильного) развития включает дифференциацию зародышевых структур и образование протокорма; этап формирования проростка, подготовленного к автотрофному питанию. Питание протокорма идет только за счет симбиоза с грибом-микоризообразователем (Füller, 1964). Протокорм не способен к самостоятельному питанию, постепенно устаналивается тесная функциональная и морфологическая связь с грибом и создание органов запаса за счет симбиоза. Формирование проростка длится около 3 лет (Татаренко, 1996, Перебора, 2002).

ЮВИНИЛЬНОЕ растение имеет, по нашим данным, 2 зеленых листа. Внизу на стебле располагаются 1-2 чешуевидных листа. Зеленые листья почти одинаковой формы – узколанцетные. Нижний лист чуть короче и шире верхнего, междоузлие довольно короткое – 2-4 мм. Длина листьев 2-4 см при ширине 0,5-1 см. Количество крупных жилок – 1, редко – 2-3. Высота побега с вытянутыми листьями 5-8 см. Корневище короткое, почти не выражено, появляются придаточные корни. В ювенильном состоянии растение живет 1-2 года.



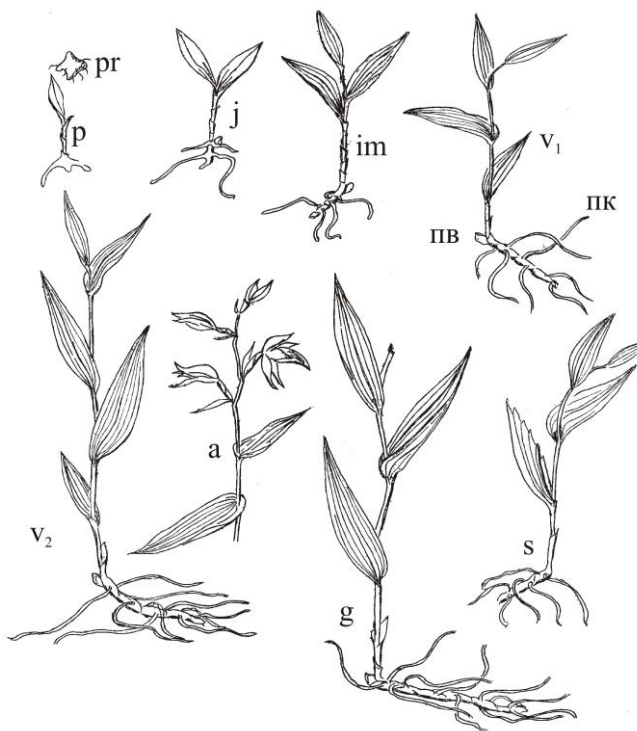


Рис. 41. Онтогенез пыльцеголовника красного:

а – соцветие; пр – протокорм; пк – придаточные корни; пв – почка возобновления

ИММАТУРНОЕ растение имеет 3 листа, междоузлия начинают вытягиваться, побег увеличивается в длину. Внизу на стебле 2-3 чешуевидных влагалища. Листья еще довольно узкие, ланцетные, заостренные. Длина листьев – 4-6 см, два нижних листа длиннее верхнего, более узкого, ширина – 0,7-1,2 см. Крупных жилок 3-4 штуки. Длина побега составляет 10-14 см. Почка возобновления закладывается почти на той же глубине, что и у взрослых особей. Корневище толщиной 1-1,5 см, хорошо выражено, придаточных корней 3-5, длина 16-18 см (Перебора, 2002). Длинные шнуровидные корни дают возможность закрепляться растению в весьма недоступных местах, проникая глубоко в камени-

стый, сухой, известняковый субстрат, почти лишенный почвы из-за сильной эрозии, по оврагам и крутам берегам (Фардеева, 1997). В таком состоянии растение пребывает 2-3 года.

МОЛОДЫЕ ВИРГИНИЛЬНЫЕ ( $V_1$ ) растения с хорошо развитой вегетативной сферой, хотя не очень высокие. Высота побегов в среднем составляет 12-16 см, но их междоузлия продолжают удлиняться; хорошо выявляется симподиальный тип ветвления. Ланцетных листьев на побеге уже 4, по длине и ширине они крупнее, чем у имматурных, с четким дуговидным жилкованием. Крупных жилок – 4-5 штук. Длина листьев – 4-7 см, при ширине 1-1,5 см, верхний лист – узколанцетный и маленький, длиной не более 2 см. Корневище длиной около 2 см с 3-5 придаточными корнями, их длина – 18-20 см (Перебора, 2002). Это возрастное состояние продолжается 2-3 года.

У ВЗРОСЛЫХ ВИРГИНИЛЬНЫХ ( $V_2$ ) растений полностью развита вегетативная сфера, но еще не приступают к цветению. Высота побега, с вытянутыми листьями, составляет 18-22 см, иногда несколько меньше (13-14 см) или больше (23-24 см). Количество листьев – 5, очень редко – 6. Все листья крупные, ланцетной формы с длинным заострением, верхний лист маленький, его длина – 1,8-2 см при ширине 0,5 см. Длина нормальных листьев – 7-9 см при ширине 1,5-2 см. Увеличивается общая площадь листовой поверхности по сравнению с молодыми виргинильными растениями и составляет соответственно:  $V_1$  – 14-20 см<sup>2</sup>,  $V_2$  – 30-50 см<sup>2</sup>. Крупных, хорошо выраженных жилок – 5-7 штук. Повидимому, в эту возрастную группу попадают временно нецветущие вегетативные растения, имеющие обычно 6 листьев, в исследованных популяциях их было очень мало, либо не было совсем. Чаше, при неблагоприятных условиях, пыльцеголовник красный переходит к вынужденному подземному покою. Корневище удлиняется, увеличивается число придаточных корней, их длина, по данным Е.А.Перебора (2002), составляет 20-23 см. В таком состоянии растение может находиться 2-3 года.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения зацветают на 9-11 год, цветут и плодоносят впервые, имеют обычно небольшое число цветков – 1-5. Формирование вегетативной сферы продолжается, удлиняются междоузлия, появляется соцветие – кисть и соответственно увеличивается высота побега в целом. Высота побега – 30-50 см. Длина кисти в среднем – 4-7 см. Процент завязывания плодов довольно низкий – 30-40%. Число ланцетных заостренных листьев – 5 штук, верхний листочек узколанцетный, его длина – 1,8-2 см, при ширине 0,3-0,5 см, расположен почти под кистью. Генеративные побеги с 4 листьями отмечались редко. Дли-

на нормальных листьях составляет 6-10 см, при ширине 1,2-2 см. Крупных жилок – 5-7 штук. По данным Е.А.Перебора (2002), длина корневища 3 см и более, продолжается нарастание корневой системы, придаточных корней 10-12, длиной 18-22 см. Длительность возрастного состояния 4-6 лет, с переходом к нецветению или подземному покою. Количество молодых генеративных особей в возрастной структуре популяции довольно значительно и составляло, по нашим исследованиям, 25-35%.

ВЗРОСЛЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются наибольшим развитием вегетативной и генеративной сфер и полной реализацией всех биологических возможностей вида: увеличивается высота побега, длина кисти, количество цветков. Высота побега составляет 35-50 см, нами были найдены и более высокие особи – 58 см. Длина кисти – 8-12 см и более, до 15 см. Число цветков возрастает до 8-14 штук, они крупные, около 2,5 см. Прицветники узкие, зеленые, такой же длины, как скрученная завязь. Завязывание плодов составляет 40-50%. Число нормальных ланцетных листьев 6-7 штук, верхний листочек, под кистью, узколанцетной формы, его длина 2,5 см, при ширине 0,5 см. Длина и ширина листьев максимальная – длина 7-10, редко 12 см, ширина 2-2,5 см. На средних листьях крупных жилок 6-7 штук. Увеличивается общая площадь листовой поверхности и соответственно составляет:  $g_1 - 40-50 \text{ см}^2$  и  $g_2 - 70-90 \text{ см}^2$ . Корневище удлиняется и увеличивается число придаточных корней (20-25), их длина составляет 20-30 см, что дает возможность очень хорошо закрепляться в субстрате. Продолжительность возрастного состояния 5-9 лет, иногда и более. Количество взрослых генеративных в возрастной структуре исследованных популяций составляло 20-30%.

СЕНИЛЬНЫЙ период или постгенеративный длится короткое время, часто пылцеголовник отмирает без перехода в сенильное состояние. Поэтому процент сенильных особей в возрастном спектре невелик – 1,5-2%. Сенильные особи имеют незначительную высоту до 10-15 см, небольшое число листьев (3-5), уменьшается их длина и ширина, длина – 4-7 см, при ширине 0,8-1,4 см. Крупных жилок – 7-9 штук. Ростовые процессы заторможены и ослаблены, поэтому уже в конце июля листья начинают ссыхаться. Часть корневища отмирает, старые корни отмирают, новых почти не образуется. В случае образования почек возобновления сенильное растение может функционировать 3-4, но чаще 2 года.

Таким образом, общая продолжительность жизни пылцеголовника красного составляет 30-35 лет и более.



### 32. Онтогенез сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.).

Сныть обыкновенная – многолетнее, травянистое, длиннокорневищное, поликарпическое растение. Многолетняя система побегов растения состоит из участков длинных, плагиотропных, гипогегенных корневищ, несущих чешуевидные листья, и участков коротких ортотропных корневищ, терминальная почка которых образует низовые чешуевидные, срединные ассимилирующие листья и генеративный побег (Смирнова, 1974).

У сныти обыкновенной можно выделить три типа побегов: розеточные, длиннокорневищно-розеточные и длиннокорневищно-полурозеточные. Розеточный побег несет от 1 до 3-4-х ассимилирующих листьев. На генеративном побеге нижние листья черешковые, дважды-тройчато-рассеченные, верхние – сидячие. Основание листа образует расширенное влагалище. Влагалищем верхнего из развернувшихся листьев на побеге окружена верхушечная почка, содержащая листовые зачатки и соцветие (рис. 42). Влагалища нижних листьев прикрывают пазушные почки.

В течение вегетационного периода у сныти сменяется несколько генераций листьев (Смирнова, 1974). По длительности жизни побеги полициклические. Соцветие – сложный зонтик. Цветки актиноморфные, чашечка из 5 свободных мелких чашелистиков, венчик – из 5 свободных белых лепестков, андроцей – из 5 тычинок, гинецей – из 2-х плодолистиков, синкарпный, завязь нижняя. Плод – вислоплодник. Семена с эндоспермом.

Сныть обыкновенная – европейско-восточноазиатский бореальный вид. Ареал его охватывает всю Европу (за исключением Крайнего Севера и южной части), Кавказ, Малую Азию, некоторые районы Средней Азии и Сибири (Флора СССР, т. XIV, 1950).

Лекарственное значение имеют листья. Сныть улучшает деятельность желудка и кишечника, обладает мочегонным, противовоспалительным, обезболивающим и ранозаживляющим действием (Подымов, Слов, 1990).

Сбор материала проводился в течение трех лет в березняках липово-снытевых разного возраста Медведевского района Марий Эл.

Онтогенез сныти обыкновенной впервые был описан О.В.Смирновой (1974) в дубравах Воронежской области. Нами приведена характеристика онтогенетических состояний с учетом внутривидовой фазы онтогенеза побега.

Онтогенез сныти обыкновенной представлен на рис. 42.

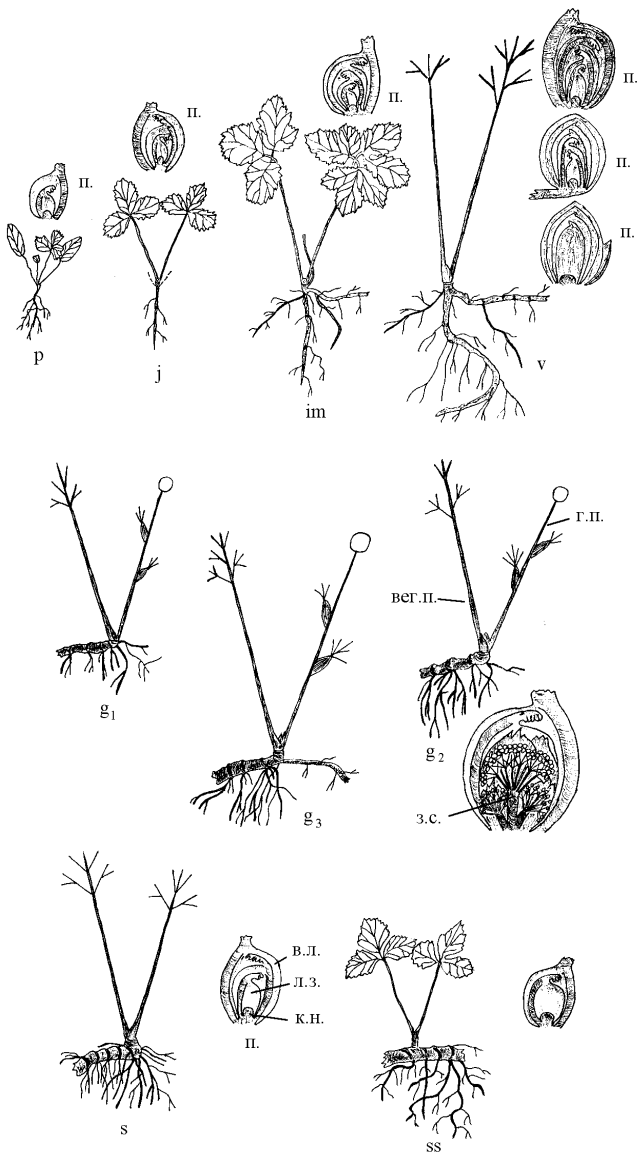


Рис. 42. Онтогенез сныти обыкновенной

г.п. – генеративный побег; вег.п. – вегетативный побег; п – почка (продольный разрез); л.з. – листовый зачаток; в.л. – влагалище листа; з.с. – зачаток соцветия; к.н. – конус нарастания

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД представлен семенами. Семя относится к типу семян двудольных растений с эндоспермом.

ПРОРОСТКИ. Семена сняти обыкновенной прорастают в середине-конце апреля (Уранов и др., 1977). Прорастание надземное. Проросток имеет 2 линейно-ланцетные семядоли длиной до 2 см, шириной 0,2-0,3 см на длинных черешках. Семядольные листья ассимилируют 1-2 месяца и отмирают. Кроме семядольных, имеются 1-2 тройчато-лопастных листа с зубчатым краем. Образуется первичный розеточный побег. Гипокотиль проростка – 1,0-1,5 см, эпикотиль не развит. Проросток сняти обыкновенной имеет одну верхушечную почку с конусом нарастания и зачатком одного ассимилирующего листа. Главный корень в первый год жизни может достигать до 10 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ отличаются от проростков потерей связи с семенем и, как правило, отсутствием семядолей. Особи обычно развивают 2-3 срединных тройчато-лопастных листа на розеточном побеге. Ювенильные растения имеют верхушечную почку с 1-2 зачатками ассимилирующих листьев. Идет синхронное заложение и развертывание листовых зачатков. Утолщается главный корень и гипокотиль, на главном корне появляются боковые, а на гипокотиле – придаточные корни. Часть придаточных корней – втягивающие.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены однопобеговыми растениями, побег розеточного типа. В этом возрастном состоянии у сняти имеются 1-3 пяти-семи отдельных срединных листа с зубчатым краем, появляются зубцы II порядка. Длина листовой пластинки – 2,5-3,0 см, ширина – 3,5-4,0 см. Верхушечная почка розеточного побега имеет 2-3 зачатка ассимилирующих листьев. В подземной части материнского побега, в пазухах чешуевидных листьев, формируются инициальные почки будущих корневищ – идет подготовка к ветвлению. Часть почек развертывается и образуются небольшие отбеги длиной до 10 см. Начинается формирование полицентрической системы. Главный корень образует большое число боковых корней, увеличивается и число придаточных корней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ сняти обыкновенной имеют первичный розеточный побег с 2-3 чешуевидными и 2-4 ассимилирующими листьями. В течение всего вегетационного периода из подземных почек побега формируются гипогейные плагиотропные корневища, верхушечная почка которых содержит 4 зачатка чешуевидных листьев и 2 зачатка ассимилирующих листьев. После окончания плагиотропного роста верхушечные почки корневищ выходят на поверхность почвы и об-

разуют 3-5 парциальных розеточных побегов, на которых развиваются придаточные корни. Формируется полицентрическая система сныти обыкновенной в виде небольшой куртины. Верхушечная почка розеточного побега имеет 3-4 зачатка ассимилирующих листьев. Кроме верхушечной почки розеточного побега виргинильные особи имеют закрытые инициальные почки в пазухах нижних листьев, а также верхушечные и пазушные почки на корневищах. Срединные листья семи-девяти-раздельные, дважды тройчато-раздельные. На освещенных местообитаниях почки нижних ассимилирующих листьев могут формировать небольшие розеточные побеги.

**МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ** сныти обыкновенной характеризуются наличием полурозеточных генеративных побегов. Генеративные побеги сныти обыкновенной полициклические, образуются из верхушечной почки укороченного розеточного побега после нескольких вегетационных периодов. В каждый вегетационный период формируется годичный прирост (элементарный побег), на котором сменяются 3 генерации листьев: весенняя (1-2), летняя (2-3), осенняя (обычно 1 лист).

**СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ** наиболее мощные в ценопопуляциях. Высота генеративных побегов 90-120 см. Значительно увеличиваются размеры листьев и степень их расчлененности, число сегментов листа возрастает до 12-14. Количество активных корневищ – 4-5, их длина максимальная, до 40-45 см. Однако, проявляются и признаки старения – отмирание корневища и придаточных корней.

**СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ.** В эту группу объединены растения, для которых характерно преобладание процессов отмирания над процессами новообразования. Уменьшается количество долей листа до 10-12, высота генеративного побега – 70-90 см. Уменьшается число растущих корневищ до 2-4. Кроме трех групп генеративных растений у сныти обыкновенной довольно часто встречаются одиночные вегетативные и генеративные розеточные побеги (Смирнова, 1974).

У **ГЕНЕРАТИВНЫХ ОСОБЕЙ** сныти обыкновенной имеются следующие типы почек: верхушечная почка вегетативного годичного прироста с максимальной емкостью 3-4 листовых зачатка, генеративная верхушечная почка, верхушечные и пазушные почки корневищ (2-3 чешуйки и конус нарастания), инициальные почки в пазухах чешуевидных листьев материнского побега, 1-2 инициальные почки в пазухах нижних ассимилирующих листьев – (2-3 чешуевидных и 1-2 зачатка ассимилирующих листьев). Соцветие у сныти обыкновенной закладывается



весной (в начале мая). В конце июня – июле растение зацветает, зрелые семена образуются в августе. После плодоношения генеративный побег отмирает до базальной розеточной части с почками возобновления, которая сохраняется в составе особи в течение ряда лет и служит связующим звеном между соседними парциальными побегами.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ представлены обычно одиночными вегетативными побегами с 1-3 листьями, образующимися при разрушении особи. Число сегментов листа – 6-7. Розеточные побеги имеют верхушечную почку емкостью 1-2 листовых зачатка. Кроме того, возможно наличие почек на единичных корневищах (1-2 чешуйки и конус нарастания). Почти полностью отсутствуют отбеги, преобладают старые придаточные корни.

СЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ сняты обыкновенной представлены одиночными розеточными побегами с тройчато-лопастными листьями ювенильного типа. В подземной части преобладают отмершие части, отбеги не образуются. Верхушечная почка розеточного побега содержит 1-2 листовых зачатка. Из пазушных почек могут возникать небольшие розеточные побеги.

## КЛУБНЕОБРАЗУЮЩИЕ

### 33. Онтогенез калипсо луковичной (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes)

*Calypso bulbosa* (L.) Oakes – многолетняя, поликарпическая, корневищная трава, у которой на каждом побеге утолщено одно или несколько междоузлий, некоторые узлы расставлены. Стебель с одним развитым, прикорневым, черешковым, продольно-складчатым, зимне-зеленым листом. В основании стебля формируется псевдобульба – специфический запасующий орган, состоящий из одного или нескольких утолщенных междоузлий. Псевдобульба развивается во мху или под слоем опада из листьев, хвои, шишек; на свету имеет зеленый цвет и кроме запасующей функции, выполняет фотосинтезирующую функцию. Такой орган характерен для большинства эпифитных тропических орхидей (Аверьянов, 2000). Генеративный побег в условиях Прибайкалья высотой 10-20 см имеет 1, очень редко 2 светло-розовых поникающих цветка (Луке, 1965). Цветет в мае.

*C. bulbosa* – циркумполярный вид. Ареал в пределах России состоит из двух частей: западной и восточной (Аверьянов, 1988). На севере европейской части России, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Западной Сибири имеются изолированные местонахождения. Вне России распространен на севере Финноскандии, в Северо-Восточном Китае, в Монголии, Корее, Японии и Северной Америке (Аверьянов, 1988, 2000). *C. bulbosa* – бореально-лесной мезофитный вид. В районе исследования – Южном Прибайкалье, включающим Ангаро-Саянский (Иркутская обл.) и Южно-Байкальский (Республика Бурятия) флористические районы, вид произрастает в тенистых мшистых и влажных хвойных лесах, часто среди поваленных деревьев, иногда на заболоченных участках, изредка на известняковых почвах. На юго-восточном побережье Байкала встречается по долинным темнохвойным и тополевым лесам на песчаных почвах.

Имеются сведения о ранних этапах онтогенеза *C. bulbosa* (Виноградова, Филин, 1993; Виноградова, 1999а; Куликов, 1997; Куликов, Филиппов, 1991). Данные о более поздних этапах развития этого вида очень скудны.

На основании изучения морфологических признаков надземных и подземных органов орхидных, произрастающих на территории Прибайкалья, нами были выделены следующие онтогенетические состояния: *p* – протокорм (проростки), *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g* – генеративные. Поскольку семена орхидных прорастают в верхнем слое почвы и проростки первые 2-3 и более года ведут под-

земный образ жизни, их наблюдение и исследование в природных условиях, и особенно подсчет, представляют значительные трудности. Нами не выделялась также группа сенильных и субсенильных особей, так как определение этих возрастных состояний, главным образом, основано на размерах и морфологии подземной части растений, а массовое выкапывание особей привело бы к уничтожению популяций редкого и исчезающего вида орхидных Прибайкалья – *C. bulbosa*, занесенного в Красные книги РСФСР (1988), Иркутской области (2001) и Республики Бурятия (2002).

В народной медицине применяют наземный клубень растения – псевдобульбу, в высушенном виде известный как «салеп». Салеп в виде слизи используется как обволакивающее средство при желудочно-кишечных заболеваниях (гастритах, энтероколитах, катарах у детей), а также при отравлениях некоторыми ядами (Залесова, Петровская, 1898).

Представление о длительности жизни исследуемого вида получали при наблюдениях за растениями, находящимися в разных онтогенетических состояниях на постоянных пробных площадках.

Онтогенез калипсо луковичной представлен на рис. 43.

СЕМЕНА – мелкие (около 0,01 мм длины) с рыхлой сетчатой оболочкой, лишены эндосперма. Физиологический покой проявляется в полном отсутствии прорастания или пониженной всхожести семян. Зрелые семена прорастают плохо, незрелые – до 80% и выше. Освещение ухудшает прорастание семян. Дифференциация зародыша семени происходит в природе под влиянием симбиотических грибов. Наиболее благоприятным субстратом для прорастания семян этого вида, по нашим наблюдениям, является гниющая древесина или слой хвойно-лиственного опада, который обеспечивает стабильную влажность и более высокую температуру. Гистохимическое изучение семян показало, что на первых этапах эмбриогенеза в клетках развивающегося зародыша начинается аккумулироваться крахмал. У *C. bulbosa* отдельные крахмальные зерна появляются сначала в базальной клетке трехклеточного протэмбрио, а к моменту созревания семени крахмал и жировые капли составляют основной запасной продукт всех клеток зародыша (Андропова, 1997).

ПРОТОКОРМ представляет собой конусовидное беловатое тело без ризоидов длиной около 1 мм с двумя беловатыми чешуями. В базальной части протокорма содержится крахмал и клубочки грибных гифов. На более поздней стадии развития апикальная часть протокорма двухлопастная, на котором располагаются апексы побегов и ризоиды – длиной 1-2 мм, концентрирующиеся у концов лопастей. На этой стадии можно

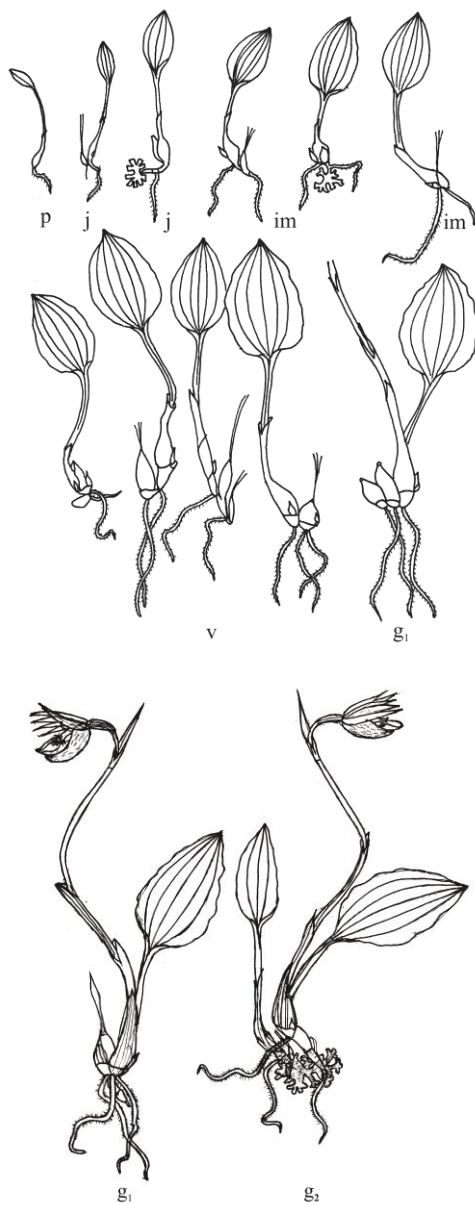


Рис. 43. Онтогенез калипсо луковичной

наблюдать несколько меристематических бугорков прикрытых чешуйками. Следовательно, симподиальное ветвление у калипсо луковичной начинается не после появления первого зеленого листа, как у большинства орхидных, а уже на стадии протокорма. Возникновение большого числа почек на протокорме сближает калипсо с некоторыми тропическими орхидеями, но в отличие от них, партикуляция протокорма калипсо в природе не происходит, и в результате из одного семени возникает одно растение. Проросток представляет собой протокорм без корня, с побегом покрытым влагалищным листом. Подземное развитие происходит около 2-х лет (Виноградова, 1999 а; Виноградова, Филин, 1993).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют один овальный лист с 3 жилками, длина листа – 2,3 см, ширина – 1,1 см. Первые два междоузлия стебля расположенные над корнем утолщены до 0,9 см, имеют длину 1,7 см, покрыты сверху пленчатыми влагалищными листьями, в пазухе каждого листа расположены почки. Корень с густыми короткими волосками обычно отходит от утолщенного основания надземного побега – псевдобульбы, длина корня – 2,3 см, ширина – 0,15. Ветвление побегов монохазальное, направление роста гетеротропное, число спящих почек 2-3, почка возобновления имеет длину 1,3 см, а ширину – 0,1 см. Вегетативного размножения на этой стадии развития не наблюдается. У некоторых ювенильных особей сохранившийся протокорм (рис. 43), имел 6-9 лопастей, достигал 0,7-1 см ширины. В некоторых случаях он может сохраняться в течение 2-3 лет, не разрастаясь, и исчезает обычно на 3-4 год наземного существования растения, что можно считать особенностью вида. На одном из крупных протокормов (до 2 см ширины) обнаружено 3 побега: два генеративных и один вегетативный. На подобные структуры у *C. bulbosa* обращалось внимание неоднократно, причем вопрос о функции этого коралловидного органа до сих пор остается открытым (Луке, 1977; Виноградова, Филин, 1993). Вероятно, что его роль заключается в возможности формирования максимально крупных и жизнеспособных надземных побегов (Виноградова, 1999б). По нашим наблюдениям, образование коралловидного тела у особей *C. bulbosa* чаще обнаруживается в местах, где снижена конкуренция с другими видами (вдоль обочины дорог и лесных тропинок), где почва более плотная (Быченко, 1999).

ИММАТУРНЫЕ растения имеют укороченный побег высотой 3,9 см, с единственным овальным листом с 5 жилками, длиной – 2,8 см, шириной – 1,6 см. Основание побега имеет продолговатую или яйцевидную молодую псевдобульбу, длиной 1,1 см и толщину 0,6 см. От нее отходит

1-2 корня, длиной 3,3 см, шириной 0,5 см; число почек 2-3, расположены в пазухах влагалищных листьев, длина почки возобновления – 0,3 см, ширина – 0,2 см. Иногда на псевдобульбах обнаруживаются «глазки» – резервные почки вегетативного размножения. Ветвление побегов монохазильное, направление роста – гетеротропное, вегетативное размножение не обнаружено.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют один зеленый овальный с волнистыми краями лист, с выделяющимися 5-7 жилками, длина листа – 3,8 см, ширина – 2,7 см. Длина молодой псевдобульбы – 1,4 см, ширина – 0,7 см, а от каждой псевдобульбы отходит 1-2 корня, средняя длина – 4,6 см, ширина – 0,2 см, число почек 2-3, длина почки возобновления – 0,5 см, ширина – 0,2 см. Ветвление монохазильное. Иногда у вегетативных особей сохраняется 2-3 и более старых псевдобульб, расположенных цепочкой ниже молодой и связанных между собой коротким корневищем (рис. 43).

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют высоту побега 10-20 см (рис. 43). Лист одиночный, с широко яйцевидной, заостренной пластинкой, волнистыми краями, сверху темно-зеленый, снизу с фиолетовым оттенком, средняя длина листа – 4,7 см, ширина – 3 см, число жилок 9-15 и более. Основание побега имеет продолговатую или яйцевидную молодую псевдобульбу, длиной – 1,7 см, шириной – 0,9 см, сверху покрытой 2-3 пленочными листовыми влагалищами. Генеративный побег с одиночным цветком, расположенным в пазухе узкого лепестковидного розового прицветника (брактеи). Число псевдобульб у генеративных особей может варьировать от 1 до 4, число корней 2-5, причем от каждой псевдобульбы отходит не более 1-2-х корней, длиной – 4,7 см, толщиной – 0,2 см. Длина почки возобновления – 0,6 см, ширина – 0,2 см, число почек 2-3, расположены в пазухах влагалищных листьев. Ветвление побегов ди-, монохазильное (часто встречаются особи с несколькими молодыми псевдобульбами) и очень редко, когда просыпаются все 3 почки возобновления, наблюдается плейохазильное ветвление. Вегетативное размножение отмечено у 10% генеративных особей. Если учесть, что проросток развивается под землей около двух лет, то от прорастания семени до первого цветения проходит 8-10 лет.

Для *C. bulbosa* характерны перерывы в цветении, особенно после года массового цветения или после засухи в предыдущий год, когда закладываются генеративные почки. Способность к вегетативному размножению отсутствует у ювенильных и иматурных особей, но появляется у взрослых вегетативных и генеративных. Интенсивность вегетативного разрастания выше у *C. bulbosa* по сравнению, например, с

короткочорневищным и вегетативно малоподвижным видом *Cypripedium macranthum* Sw.

Таким образом, онтогенетические состояния растений можно определить, используя только надземные органы (число листьев и их размеры, число жилок, площадь листовой поверхности и т.д.), что немало важно при изучении редких и исчезающих видов растений в их естественных местах произрастания. Применение биометрических показателей позволяет выявить корреляцию между отдельными признаками в ходе онтогенеза растений.

Биометрические показатели на протяжении онтогенеза меняются непрерывно и могут быть описаны одновершинной кривой, максимум которой приходится на диапазоны онтогенетических состояний от виргинильных до старых генеративных особей. Продолжительность отдельных фаз онтогенеза зависит как от жизненной формы растения, так и от эколого-фитоценологических и погодных условий (особенно, в условиях резко континентального климата Южного Прибайкалья). В целом, онтогенетическое состояние взрослых групп (v и g) у *C. bulbosa* длится значительно дольше, чем молодых (j и im), что отражается на демографической структуре ценопопуляций этого вида.

*C. bulbosa* на территории исследования повсеместно резко сокращает численность своих популяций. Этот вид неустойчив к понижению уровня грунтовых вод, вырубке древостоя, выпасу скота, усилению рекреационной нагрузки, беглым низовым и верховым пожарам, сборам на букеты и сборам с целью культивирования (Быченко, 1998). Он может быть сохранен только в естественных местах произрастания на особо охраняемых природных территориях (заповедниках, ботанических заказниках и памятниках природы). Для каждой конкретной ценопопуляции растений следует разрабатывать конкретные охранные мероприятия с учетом их эколого-биологических особенностей.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 04-04-49152.

## ЛУКОВИЧНЫЕ РАСТЕНИЯ

### 34. Онтогенез лука голубого (*Allium caeruleum* Pall.)

Лук голубой – многолетнее, поликарпическое, луковичное, столонообразующее растение из сем. *Alliaceae*, геофит. Генеративные и вегетативные побеги розеточные с длинными влагалищами ассимилирующих листьев. В базальной части побегов формируется шаровидно-яйцевидная луковица, покрытая серыми бумагообразными чешуями – остатками прошлогодних листьев. Луковица одноосная и состоит из 3-7 запасующих чешуй и 3-4 влагалищ ассимилирующих листьев (Василевская, 1939; Филимонова, 1959). Нарастание растений симподиальное. Замещающая луковица закладывается в пазухе верхнего зеленого листа. Лук голубой ветвится как за счет разворачивания почек, сформированных в пазухах зеленых листьев, так и за счет образования луковичек-деток на столонах.

Конус нарастания будущего столона закладывается весной сначала в пазухе запасующей чешуи, (в молодом возрасте – покровной), а в дальнейшем и первого зеленого листа (Черемушкина, 2004). Формообразовательные процессы идут двумя путями:

1. Конус нарастания образует 2-3 очага меристемы, каждый из которых формирует по 1 фитомеру. Далее вытягивается гипоподий, и каждая почка оказывается расположенной на собственном столоне.

2. Сначала вытягивается гипоподий, возникает небольшой стolon (до 2-3 мм), а затем на нем образуются 1-3 почки. Гипоподий каждой почки способен удлиняться. Максимальная длина столона сравнима с высотой чешуевидного листа и составляет 4-5 мм. К осени почки превращаются в луковички-детки, имеющие разное число фитомеров, снаружи они покрыты плотной чешуей. Центральная луковичка имеет такое же число фитомеров, как и материнская, а боковые – как луковички ювенильных особей.

Корневая система состоит из тонких, ежегодно сменяющихся придаточных корней.

Листья дудчатые трехгранные, ребристые. Соцветие – многоцветковый головчатый тирс, шаровидной или полушаровидной формы. Чехол короче соцветия в 1,5-2 раза, заостренный. Цветки на длинных цветоножках, околоцветник простой. Лепестки венчика (6) располагаются в два круга, наружные – продолговато-ланцетные, внутренние – ланцетные, голубые с темной жилкой. Тычинок 6, тычиночные нити равны или немного длиннее околоцветника, книзу расширенные, иногда с зубчиками. Завязь трехгнездная, содержит 6 семязачатков, столбик выдается



из околоцветника (Фризен, 1987). Плод – коробочка, семена черные, трехгранные.

Для особей вида в условиях интродукции характерна вивипария (Устинова, 1949; Байтулин и др., 1986), когда в соцветии, наряду с цветками, закладываются луковички (бульбочки). В природе это явление встречается намного реже.

Ареал вида простирается от юго-востока Европейской части России на западе до Западной Сибири, Джунгарии и Кашгарии на востоке. Южная граница распространения вида проходит по Тянь-Шаню и Памиро-Алаю, северная – по Северному Казахстану (Введенский, 1935).

Лук голубой ксеромезофит. Встречается в широком диапазоне увлажнения – 65 ступеней увлажнения (Цаценкин, 1967). Растет на солонцах и солонцеватых, низинных лугах, в горных степях и кустарниках, доходя в Средней Азии до среднего пояса гор.

Лук голубой в весенний период часто используется местным населением как пищевое растение. В его листьях содержится до 52 мг % аскорбиновой кислоты, витамины В<sub>1</sub> и В<sub>2</sub>, полисахариды (Цицина, 1956; Ходжаева, Кодратенко, 1983; Булах, 1994). Лук содержит значительное количество сапонинов стероидной природы, кумаринов, флавоноидов, макро- и микроэлементов (Булах, 1994). Все это позволяет рассматривать вид как потенциальное лекарственное растение.

Материал собран на пойменном лугу в долине р. Нарын Аягозского района Восточно-Казахстанской области Республики Казахстан.

Онтогенез лука голубого представлен на рис. 44.

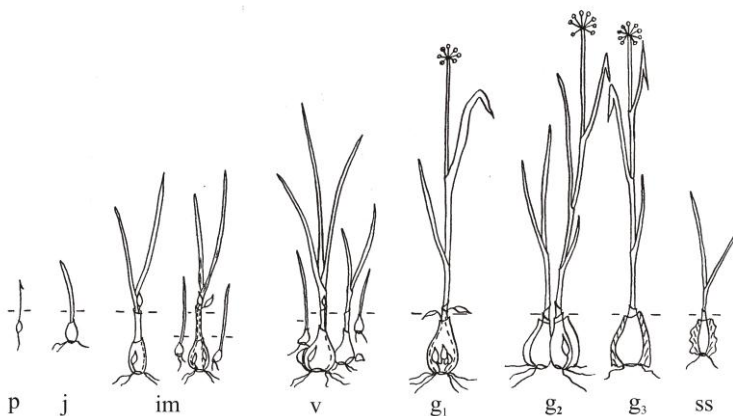


Рис. 44. Онтогенез лука голубого

Прорастание семян надземное, происходит весной или во второй половине августа.

ПРОРОСТОК имеет один семядольный лист округлой формы и главный корень, втягивающий почечку в почву. К осени формируется луковичка, покрытая влагалищем семядоли и состоящая из одного чешуевидного листа, выполняющего запасающую функцию, и одного зачатка ассимилирующего листа. Главный корень отмирает. Длительность состояния от 1,5 до 2 мес.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ особей на годичном побеге формируется один полуцилиндрический, а в последующие годы – трехгранный лист. Размеры растения постепенно увеличиваются, и в конце ювенильного состояния толщина луковицы становится в среднем 3,6 мм, а высота – 4,6 мм, высота побега достигает 17,4 см. Корневая система слабая (2-5 корней), ежегодно сменяется. Осенью луковица состоит из одной покровной чешуи, 1-2 запасающих чешуевидных и одного зачаточного зеленого листа.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены небольшим компактным клоном, состоящим из материнской и дочерних особей. Дочерние особи образуются из луковичек, возникших на конце коротких столонов, развившихся в пазухах покровной чешуи и первого зеленого листа. На годичном побеге материнской особи разворачиваются 2 трехгранных листа длиной 23-35 см. Число корней колеблется от 25 до 37. Луковица вытягивается, ее высота достигает в среднем 8,6 мм, а толщина – 4,9 мм. Осенью покоящаяся материнская луковица содержит одну покровную чешую, 2-3 запасающие чешуи и 2 зачатка зеленых листьев. Снаружи она покрыта влагалищами отмерших листьев этого же года. Дочерние особи находятся как в имматурном, так и ювенильном состояниях.

В ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии на годичном побеге материнской особи разворачивается 3-4 зеленых листа, длина которых колеблется от 30 до 50 см. Корневая система мощная, представлена 45-60 тонкими корнями. Луковички-детки закладываются коллатерально в пазухах 2-3 чешуевидных и 2 зеленых листьев. Общее их число может достигать 12. Длина столона разная: в пазухах чешуевидных листьев столоны от 0,2 до 1,5 см, зеленых – от 5 до 8 см. Несмотря на значительную длину столона, в этом онтогенетическом состоянии формируется также компактный клон, состоящий из материнской и разновозрастных дочерних особей (ювенильных, имматурных). Компактность клона определяется внутривлагалищным ростом столонов в вертикальном направлении. Влагалища листьев, в пазухах которых развиваются столоны, не возвы-

шаются над поверхностью почвы, и луковички оказываются лежащими рядом с материнской особью.

В МОЛОДОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии также продолжается интенсивное образование глубоко омоложенных диаспор, но их развитие сосредоточено в основном в пазухах чешуевидных листьев. В этом состоянии происходит смена нарастания побеговой системы (моноподиальное на симподиальное), увеличиваются размеры растения, луковичи, число корней. На годичном побеге материнской особи развивается до 8-9 фитомеров, из них 3-4 с зелеными листьями, покровная чешуя не формируется.

В СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии специализированное вегетативное размножение слабое, коллатеральные луковички развиваются только в пазухе первой запасующей чешуи и расположены на коротких столонах (1-2 см).

В условиях ценотического угнетения компактные клоны образуются за счет развития боковых силлептических побегов ветвления, которые осенью формируют луковицу, отделяются от материнского растения, но до весны находятся под материнскими сухими чешуями. Вегетативно возникшие особи того же онтогенетического состояния, что и материнская.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии растения не ветвятся и не образуют глубоко омоложенных диаспор. На луковице увеличивается число отмерших остатков, образующих покровы, она становится крупнее, но размеры живой части уменьшаются.

СУБСЕНИЛЬНОЕ растение представлено моноподиально нарастающим одноосным побегом, несущим 1-2 зеленых листа, дряблой луковицей и слабой корневой системой из 6-12 корней.

Так происходит онтогенез семенной особи. Онтогенез раметы сходен с ней и начинается с ювенильного или имматурного состояния. Часто онтогенез раметы идет по сокращенному пути. Особи не доходят до генеративного состояния и отмирают вследствие взаимного угнетения в клонах.

### 35. Онтогенез лука тюльпанолистного (*Allium tulipifolium* Ledeb.)

Лук тюльпанолистный относится к сем. *Alliaceae*, роду *Allium*, подроду *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy 1910, секции *Melanocrommyum* Webb et Berth. 1848 (Омельчук-Мякушко, 1979).

Лук тюльпанолистный – многолетнее, луковичное, поликарпическое растение с моноподиальным нарастанием розеточных моноциклических и монокарпических побегов, геофит, эфемероид (Черемушкина, 1999).

Изучаемый вид имеет луковичную, моноцентрическую, непартикулирующую жизненную форму (Черемушкина, 2004).

Растения формируют гладкий стебель высотой 20-50 см. У основания цветоноса зеленые ассимилирующие листья срединной формации в числе 1-2 (очень редко 3) шириной 5-30 мм образуют розеточный побег. Влагалища линейных или линейно-ланцетных листьев замкнутые. Одноосная луковица (Василевская, 1939) шаровидной, шаровидно-яйцевидной формы 1,5-1,9 см диаметром. Луковица не имеет покровной чешуи и состоит из одной толстой запасающей чешуи, покрытой влагалищами листьев (Филимонова, 1959, 1966).

Соцветие цимозное – зонтиковидный тирс, полушаровидный или почти шаровидный, многоцветковый, рыхловатый. Чехол коротко заостренный в 2-3 раза короче зонтика. Цветоножки в 2-6 раз длиннее околоцветника, при основании без прицветников. Цвет листочков околоцветника варьирует от беловатого с фиолетовой или зеленой жилкой до бледно-розового. Листочки звездчатого околоцветника узко-эллиптические, тупые, при плодах вниз отогнутые. Нити тычинок равны листочкам околоцветника, при основании с околоцветником сросшиеся. Завязь почти сидячая, шероховатая. Плод – яйцевидная коробочка, около 5 мм в диаметре (Введенский, 1935; Филимонова, 1963; Черемушкина, 2004),

Семена лука тюльпанолистного имеют выпуклую, угловатую форму. В гнездах коробочки развивается по несколько семян.

Вегетация лука в степной зоне Республики Башкортостан начинается весной сразу же после схода снега и заканчивается в конце мая – начале июня отмиранием надземного побега. Зеленые ассимилирующие листья отмирают в начале периода цветения. После отмирания побега коробочка еще длительное время остается зеленой, где происходит созревание семян. Семена созревают в конце июня или начале июля. В виде луковицы растение уходит в длительный летний покой.

Лук тюльпанолистный является декоративным и пищевым растением. Его листья издавна широко используются местным населением в пищу.

Ареал лука тюльпанолистного охватывает Западную Сибирь, Казахстан, юго-восток европейской части СССР и Китай, произрастает на степных каменистых склонах, обнажениях, на солонцах, песках, в кустарниках (Введенский, 1935; Омельчук-Мякушко, 1979; Фризен, 1988).

На территории Республики Башкортостан изученный вид обитает на степных, каменистых склонах, солонцеватых глинистых почвах, известняках, среди кустарников (Определитель высших растений Башкирской АССР, 1988).

Для изучения онтогенеза лука тюльпанолистного материал собран в юго-восточной части Республики Башкортостан на территории Баймакского и Хайбуллинского районов, на склонах мелкосопочников хребта Ирендык в степных сообществах.

При определении онтогенетических состояний у особей данного вида использовали методики описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1960; Черемушкина, 1999, 2004).

Онтогенетические состояния лука тюльпанолистного показаны на рис. 45.

Лук тюльпанолистный размножается семенами. Прорастание семян весеннее, в большинстве случаев надземное. Иногда на эродированных почвах семена засыпаются почвой и прорастание, может быть, как надземным, так и подземным.

**ПРОРОСТКИ** – растения высотой 4-10 см, характеризуются наличием округлой семядоли и главного корня. При прорастании из семени семядоля представляет собой коленообразный изгиб в виде петельки. Иногда очень продолжительное время семядоля не теряет связи с оболочкой семени. Заглубление растения происходит за счет влагилицца семядоли. К середине мая появляется вздутие на подземной части растения, которое к концу мая образует маленькую луковицу, покрытую пленчатой чешуей до 3 мм в диаметре. В конце мая семядоли отмирают, и растение уходит в период покоя. При переходе в ювенильное состояние главный корень отмирает.

**ЮВЕНИЛЬНЫЕ** растения однобогевые, с одним зеленым округлым листом, с продольной бороздой длиной до 9 см и округлой луковицей 4 мм в диаметре. Луковица покрыта грязно-белой пленчатой чешуей. Корневая система состоит из 5-10 придаточных корней.

**ИММАТУРНЫЕ** растения также однобогевые, образуют один плоский лист до 12 см длины и 0,7 см ширины. Луковица приобретает округло-яйцевидную форму высотой до 1 см и 0,7 см в диаметре и находится на глубине 3,8-4,7 см. Корневая система имеет до 20 придаточных корней.

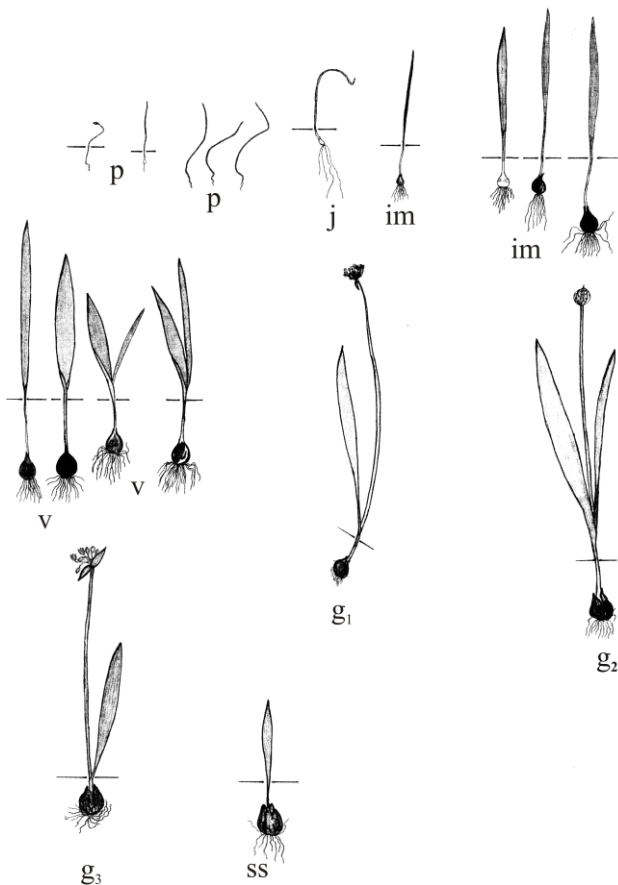


Рис. 45. Онтогенез лука тюльпановидного

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения на побеге имеют 1 или 2 плоских линейных или линейно-ланцетных слегка килеватых листа длиной – 11-31 см, шириной – 0,5-2,7 см. Второй лист всегда уже первого. Луковицы округлояйцевидной формы высотой – 1,2-2,5 см, 0,5-0,7 см в диаметре. Число придаточных корней значительно увеличивается.

Черемушкина В.А. (1999, 2004), описывая онтогенез лука тюльпановидного, произрастающего на северо-восточной границе ареала в Алтайском крае, относит к средневозрастным временно не цветущим генеративным растениям особи с двумя листьями, морфологически сходные

с описываемыми нами как виргинильные. При этом отмечает, что у них закладывается соцветие, но не развивается.

Проведя анализ внутрипочечного развития особей лука тюльпанолистного весной и осенью, нами не были найдены остатки цветоносных побегов предыдущих лет и заложены соцветия. Таким образом, эти растения мы описываем как виргинильные. Возможно, в условиях степного Зауралья, в отличие от Алтайского края, число листьев (1 или 2) в виргинильном состоянии может меняться, что является проявлением поливариантности развития лука тюльпанолистного.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются наличием репродуктивного розеточного побега высотой 30-40 см, с 1-2, редко с 3 зелеными листьями, длиной – 11-19 см и шириной – 0,6-2,8 см, крупной луковичей высотой 1,5-1,9 см и в диаметре 1-1,9 см. Луковица находится на глубине 3,2-4,7 см.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются малым габитусом: высота репродуктивного побега не превышает 18 см, с небольшим числом цветков в соцветии, один зеленый лист побега длиной до 10 см и шириной до 1 см. Луковица трухлявая, состоит из большого числа отмерших влагалищ листьев.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения в естественных местообитаниях схожи с особями имматурного состояния. Они развертывают на побеге один зеленый лист шириной 0,3-0,5 см и имеют небольшую луковичу с многочисленными покрывами из высохших влагалищ листьев

СЕНИЛЬНЫЕ растения нами не обнаружены.

Чермушкина В.А. (2004), указывает на то, что у лука тюльпанолистного особи до сенильного состояния не доживают.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сотрудники кафедры экологии Марийского государственного университета намерены и дальше развивать популяционно-онтогенетическое направление: изучать онтогенезы растений лекарственных, редких и широко распространенных растений, особенно внимательно анализируя экологические аспекты популяционной жизни, составлять экологические характеристики местообитаний популяций и сообществ, пополнять онтогенетический гербарий сборами из разных частей ареала. Мы будем рады сотрудничеству с коллегами, интересующимися теми же вопросами.

Мы предлагаем обмениваться онтогенетическим гербарием, что позволит расширить географический диапазон местообитаний изучаемых видов, даст возможность усовершенствовать экологические шкалы и увеличит число примеров поливариантности развития.

Мы надеемся, что в сотрудничестве с коллегами из разных научных центров сможем продолжить выпуск «Онтогенетического атласа лекарственных растений», привлекая к этой работе специалистов других направлений (физиологов, биохимиков и др.). Для этого от авторов потребуется кооперация в работе, совершенствование морфологической терминологии, улучшение качества текстов и рисунков.

В настоящее время мы создаем сайт кафедры экологии, где в качестве примеров будут помещены наиболее удачные описания и рисунки онтогенетических состояний растений.

Редакционная коллегия выражает особую признательность А.Ю.Асташенкову, Т.М.Быченко, Г.Р.Нозировой, Ю.С.Отмахову, Т.А.Полянской, Д.В.Санданову за любезно предоставленный онтогенетический гербарий изученных ими видов. Эти материалы будут представлены в «Популяционно-онтогенетическом музее» кафедры экологии Марийского государственного университета.

Авторы благодарят сотрудников и аспирантов Т.В.Иванову, В.Н.Лихачева и Е.В.Акшенцева за создание компьютерного варианта атласа.



## СПИСОК ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

<i>Actaea spicata</i> L.	101
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	191
<i>Allium caeruleum</i> Pall.	202
<i>Allium tulipifolium</i> Ledeb.	206
<i>Althaea officinalis</i> L.	64
<i>Atragene speciosa</i> Weinm.	49
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	196
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	37
<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.	186
<i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.	106
<i>Cypripedium macranthon</i> Sw.	95
<i>Dianthus fischeri</i> Spreng.	130
<i>Dracocephalum foetidum</i> Bunge	61
<i>Dracocephalum fruticosum</i> Steph.	57
<i>Dracocephalum grandiflorum</i> L.	111
<i>Dracocephalum nutans</i> L.	134
<i>Dracocephalum peregrinum</i> L.	71
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	169
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	121
<i>Lotus peczoricus</i> Min. et Ulle	75
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	178
<i>Panax ginseng</i> C.A. Mey.	137
<i>Panzerina lanata</i> (L.) Sojak	79
<i>Potentilla bifurca</i> L.	174
<i>Prunella vulgaris</i> L.	149
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	161
<i>Ranunculus acris</i> L.	126
<i>Rhodiola iremelica</i> Boriss.	114
<i>Ribes atropurpureum</i> C.A. Mey.	43
<i>Salvia sclarea</i> L.	83
<i>Schizonepeta multifida</i> (L.) Brig.	144
<i>Sophora flavescens</i> Soland.	88
<i>Sorbus sibirica</i> Hedl.	31
<i>Thymus pallasianus</i> H. Br.	53
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	153

## СПИСОК РУССКИХ НАЗВАНИЙ

Алтей лекарственный	64
Башмачок крупноцветковый	95
Вероника дубравная	153
Воронец колосистый	101
Гвоздика Фишера	130
Гирчовник татарский	106
Грушанка круглолистная	161
Дремлик широколистный	169
Женьшень обыкновенный, или настоящий	137
Змееголовник вонючий	61
Змееголовник иноземный	71
Змееголовник крупноцветковый	111
Змееголовник кустарничковый	57
Змееголовник поникший	134
Калипсо луковичная	196
Карагана древовидная	37
Княжик красивый, или сибирский	49
Лапчатка двувильчатая	174
Лук голубой	202
Лук тюльпанолистный	206
Лютик едкий	126
Лядвенец печорский	75
Ортилия однобокая	178
Панцерица шерстистая	79
Пыльцеголовник красный	186
Родиола ирмельская	114
Рябина сибирская	31
Смородина темно-пурпуровая	43
Сныть обыкновенная	191
Софора желтоватая	88
Схизонепета многонадрезная	144
Тайник яйцевидный	121
Тимьян Палласа	53
Черноголовка обыкновенная	149
Шалфей мускатный	83

**СПИСОК ВИДОВ РАСТЕНИЙ,  
ОНТОГЕНЕЗЫ КОТОРЫХ ОПУБЛИКОВАНЫ В ЧЕТЫРЕХ ТОМАХ  
«ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО АТЛАСА ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ»**

1. Алтай лекарственный (*Althaea officinalis* L.). **Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (4 том)
2. Амарант багряный (*Amaranthus cruentus* L.). **Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Женихова Р.Ф.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
3. Астрagal шерстистоцветковый (*Astragalus dasyanthus* Pall.). **Скользяева Л.Н.**, г. Воронеж (3 том)
4. Башмачок крупноцветковый (*Cypripedium macranthon* Sw.). **Быченко Т.М.**, г. Иркутск (4 том)
5. Башмачок настоящий, или Венерин башмачок (*Cypripedium calceolus* L.). **Фардеева М.Б.**, г. Казань (3 том)
6. Бедренец-камнеломка (*Pimpinella saxifraga* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
7. Белозор болотный (*Parnassia palustris* L.). **Османова О.Г., Шивцова И.В., Иванова Т.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
8. Болиголов крапчатый (*Conium maculatum* L.). **Ведерникова О.П., Серкова Е.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
9. Борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle). **Барыкина Р.П., Луферов А.Н., Чубатова Н.В.**, г. Москва (2 том)
10. Борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
11. Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.). **Прокопьева Л.В., Жукова Л.А., Готов Н.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
12. Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis* L.). **Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В., Минина О.В., Теленкова Е.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябьева Е.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
13. Василек сумской (*Centaurea sumensis* Kalen.). **Головенкина И.А., Файзуллина С.Я., Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
14. Василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.). **Былова А.М.**, г. Москва (1 том)
15. Вербейник монетчатый (*Lysimachia nummularia* L.). **Паленова М.М.**, г. Москва (1 том)
16. Вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.). **Жукова Л.А., Полянская Т.А.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
17. Вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.). **Савиных Н.П.**, г. Киров (4 том)
18. Волoduшка золотистая (*Vupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm.). **Подгаевская Е.Н.**, г. Екатеринбург (3 том)
19. Волчьe лыко обыкновенное (*Daphne mezereum* L.). **Балахонов С.В.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
20. Воронец колосистый (*Actaea spicata* L.). **Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.**, г. Москва (4 том)
21. Гвоздика Фишера (*Dianthus fisheri* Spreng.). **Полетаева И.И.**, г. Сыктывкар (4 том)
22. Гирчовник татарский (*Conioselinum tataricum* Hoffm.). **Волкова Л.В.**, г. Новосибирск (4 том)
23. Горечавка крестовидная (*Gentiana cruciata* L.). **Козырева С.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)

24. Горечавка легочная (*Gentiana pneumonante* L.). **Козырева С.В., Шестакова Э.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
25. Горох полевой (*Pisum sativum* L.). **Князева И.В., Пигулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
26. Грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.). **Полянская Т.А., Романова О.Ю.**, г. Йошкар-Ола (4 том)
27. Девясил британский (*Inula britannica* L.). **Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
28. Девясил высокий (*Inula helenium* L.). **Османова Г.О., Михеева Н.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
29. Дремлик темно-красный (ржавый) (*Eriopactis atrorubens* (Hoffm.ex Bernh.) Bess.). **Фардеева М.Б.**, г. Казань (3 том)
30. Дремлик широколистный (*Eriopactis helleborine* (L.) Crantz). **Фардеева М.Б., Исламова Г.Р.**, г. Казань (4 том)
31. Душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
32. Душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.). **Подгаевская Е.Н.**, г. Екатеринбург (3 том)
33. Жабрица порезниковая (*Seseli libanotis* (L.) Koch.). **Былова А.М.**, г. Москва (1 том)
34. Желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides* L.). **Гонтарь Э.М.**, г. Новосибирск (3 том)
35. Желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides* L.). **Закамская Е.С.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
36. Живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.). **Тетерюк Л.В.**, г. Сыктывкар (2 том)
37. Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.). **Гонтарь Э.М., Годин В.Н.**, г. Новосибирск (3 том)
38. Зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz). **Подгаевская Е.Н.**, г. Екатеринбург (3 том)
39. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.). **Ведерникова О.П., Дубровная С.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
40. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.). Однолисточкового морфотипа **Шивцова И.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
41. Зизифора пахучковидная (*Ziziphora clinopodioides* Lam.). **Черемушкина В.А., Каульнич А.Г., Голубева Д.В.**, г. Новосибирск (3 том)
42. Зимолобка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton). **Ведерникова О.П., Жукова Л.А., Максимова О.В.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
43. Змеевик большой, горец змеинный (*Bistorta major* S.F. Gray, *Poligonum bistorta* L.). **Комаревцева Е.К.**, г. Новосибирск (3 том)
44. Змееголовник вонючий (*Dracocephalum foetidum* Bunge). **Нозирова Г.Р.**, г. Новосибирск (4 том)
45. Змееголовник иноземный (*Dracocephalum peregrinum* L.). **Нозирова Г.Р.**, г. Новосибирск (4 том)
46. Змееголовник крупноцветковый (*Dracocephalum grandiflorum* L.). **Нозирова Г.Р.**, г. Новосибирск (4 том)
47. Змееголовник кустарничковый (*Dracocephalum fruticosum* Steph.). **Нозирова Г.Р.**, г. Новосибирск (4 том)

48. Змееголовник поникший (*Dracocephalum nutans* L.). **Нозирова Г.Р., Черемушкина В.А.**, г. Новосибирск (4 том)
49. Золототысячник обыкновенный (*Centaurium erythraea* Rafn). **Османова Г.О., Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
50. 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)
51. Калипсо луковичная (*Calipso bulbosa* (L.) Oakes). **Быченко Т.М.**, г. Иркутск (4 том)
52. Камнеломка поникающая (*Saxifraga cernua* L.). **Сарапульцев И.Е., Капралов М.В., Сушенцов О.Е.**, г. Екатеринбург (3 том)
53. Карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.). **Тищенко М.П.**, г. Новосибирск (4 том)
54. Княженика (*Rubus arcticus* L.). **Жукова Л.А., Белова С.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
55. Княжик красивый, или сибирский (*Atragene speciosa* Weinm.). **Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.**, г. Москва (4 том)
56. Кокушник комарниковый (*Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.). **Омельчак Н.В., Дьячкова Т.Ю.**, г. Петрозаводск (3 том)
57. Колочник Биберштейна (*Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem.). **Михеева Н.В., Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
58. Коптис трехлистный (*Coptis trifolia* (L.) Salisb.). **Барыкина Р.П., Луферов А.Н.**, г. Москва (2 том)
59. Костяника каменистая (*Rubus saxatilis* L.). **Закамская Е.С., Панова Г.М., Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
60. Кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.). **Паленова М.М.**, г. Москва (2 том)
61. Красоднев желтый (*Heimerocallis lilio-asphodelus* L.). **Вяткин А.И.**, г. Киров (3 том)
62. Кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (1 том)
63. Ксантория настенная (*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.). **Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
64. Купальница европейская (*Trollius europaeus* L.). **Аксиенцев Е.В.**, г. Челябинск (3 том)
65. Лаготис уральский (*Lagotis uralensis* Schischk). **Хохлова М.**, г. Екатеринбург (3 том)
66. Лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
67. Лапчатка двувилчатая (*Potentilla bifurca* L.). **Басаргин Е.А., Годин В.Н.**, г. Новосибирск (4 том)
68. Лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* L.). **Жукова Л.А.**, Йошкар-Ола (2 том)
69. Ластовень обыкновенный, или лекарственный (*Vincetoxicum hirundinaria* Medik.). **Ведерникова О.П., Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
70. Ломонос прямой (*Clematis recta* L.). **Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.**, г. Москва (3 том)
71. Лук алтайский, или каменный (*Allium altaicum* Pall.). **Черемушкина В.А.**, г. Новосибирск (3 том)
72. Лук голубой (*Allium caeruleum* L.). **Черемушкина В.А.**, г. Новосибирск (4 том)
73. Лук тюльпанолистный (*Allium tulipifolium* Ledeb.) **Ишмуратова М.М.**, г. Уфа (4 том)

74. Лютик едкий (*Ranunculus acris* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (4 том)
75. Лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
76. Лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus* L.). **Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.**, г. Москва (3 том)
77. Ляденец печорский (*Lotus peczoricus* Min et Ulle). **Тетерюк Л.В., Барменков Е.В.**, г. Сыктывкар (4 том)
78. Майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.). **Полянская Т.А., Леонтьева И.И., Шестакова Э.В., Файзуллина С.Я.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
79. Макляя мелкоплодная (*Macleaya microcarpa* (Maxim.) Fedde). **Абизов Е.А., Луфферов А.Н.**, г. Москва (3 том)
80. Малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). **Давлетишина Г.Т., Уланова Н.Г.**, г. Москва (1 том)
81. Мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
82. Медуница мягкая (*Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem). **Петрова Т.Г.**, (3 том)
83. Медуница неясная (*Pulmonaria obscura* Dumort.). **Шестакова Э.В., Смоляк О.В., Егорова Н.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
84. Мирикария длиннолистная (*Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb.). **Лях Е.М.**, г. Новосибирск (3 том)
85. Морощка приземистая (*Rubus chamaemorus* L.). **Жукова Л.А., Закамская Е.С., Мюхкюра Е.В., Сушенцов О.Е.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
86. Мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis* L.). **Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
87. Недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.). **Марков М.В.**, г. Тверь (3 том)
88. Незабудка болотная (*Myosotis palustris* (L.) L.). **Илюшечкина Н.В., Савельева Е.Я.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
89. Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
90. Окопник лекарственный (*Symphytum officinale* L.). **Ведерникова О.П., Матвеева З.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
91. Ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench). **Неганов А.Н.**, г. Кострома (3 том)
92. Онтогенез женшеня обыкновенного (*Panax ginseng* С.А. Meу). **Ведерникова О.П., Сумачева Е.**, г. Йошкар-Ола (4 том)
93. Ортилия однобокая (*Orthilia secunda* (L.) House). **Полянская Т.А., Зуева Н.В.**, г. Йошкар-Ола (4 том)
94. Ослиник двулетний (*Oenothera biennis* L.). **Османова Г.О., Королев С.Е.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
95. Панцерина шерстистая (*Panzeria lanata* Sojak (L.) s.str.). **Астаиенков А.Ю., Черемушкина В.А.**, г. Новосибирск (4 том)
96. Пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.). **Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
97. Первоцвет крупночашечный (*Primula macrocalyx* Bunge). **Гонтарь Э.М.**, г. Новосибирск (3 том)
98. Подорожник большой (*Plantago major* L.). **Жукова Л.А., Глотов Н.В., Балахонов С.В., Ившин Н.В., Пигулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (1 том)

99. Подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata* L.). **Жукова Л.А., Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
100. Подорожник средний (*Plantago media* L.). **Жукова Л.А., Князева И.В., Пигулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
101. Подснежник Воронова (*Galanthus woronowii* Los.). **Шорина Н.И.**, г. Москва (1 том)
102. Примула Сибторпа (*Primula sibthorpii* Hoffm.). **Ведерникова О.П., Арнаутова Н.И., Глотов Н.В., Лисицин С.С.**, г. Йошкар-Ола, Махачкала (1 том)
103. Просвирник приземистый (*Malva pusilla* Smith. Rt Sow.). **Ведерникова О.П.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
104. Пыльцеголовник красный (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) **Фардеева М.Б., Исламова Г.Р.**, г.Казань (4 том)
105. Пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). **Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
106. Пятилистник кустарниковатый (*Pentaphylloides fruticosa* L.). **Комаревцева Е.К., Годин В.Н.**, г. Новосибирск (2 том)
107. Репешок обыкновенный (*Agrimonia eupatoria* L.). **Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
108. Родиола ирмельская (*Rhodiola iremelica* Boriss.). **Ишмуратова М.М.**, г. Уфа (4 том)
109. Родиола розовая (*Rhodiola rosea* L.). **Ведерникова О.П., Никандрова Л.М.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
110. Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). **Дорогова Ю.А., Прокотьева Л.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
111. Рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.). **Тищенко М.П.**, г. Новосибирск (4 том)
112. Свербига восточная (*Bunias orientalis* L.). **Петруняк Н.И.**, г. Петрозаводск (3 том)
113. Седмичник европейский (*Trientalis europeae* L.). **Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
114. Синеголовник обыкновенный (*Eryngium planum* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
115. 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)
116. Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.). **Шестакова Э.В., Жукова М.А.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
117. Смолевка поникшая (*Silene nutans* L.). **Тетерюк Л.В.**, г. Сыктывкар (3 том)
118. Смородина темно-пурпуровая (*Ribes atropurpureum* С.А.Меуер). **Тищенко М.П.**, г.Новосибирск (4 том)
119. Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.). **Павлова И.А., Шестакова Э.В.**, г. Йошкар-Ола (4 том)
120. Солодка Коржинского (*Glycyrrhiza korshinskiyi* Grig.). **Васфилова Е.С., Беляев А.Ю.**, г. Екатеринбург (3 том)
121. Софора желтоватая (*Sophora flavescens* Soland.). **Санданов Д.В.**, г.Улан-Удэ. (4 том)
122. Стрелolist стрелolistный (*Sagittaria sagittifolia* L.). **Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л.**, г. Йошкар-Ола (2 том)

123. Схизонепета многонадрезная (*Schizonepeta multifida* (L.) Brig.). **Отмахов Ю.С., Черемушкина В.А.**, г. Новосибирск (4 том)
124. Тайник яйцевидный (*Listera ovata* (L.) R. Br.). **Фардеева М.Б., Исламова Г.Р.**, г. Казань (4 том)
125. Тимьян Палласа (*Thymus pallasianus* Pal.). **Кулакова Ю.Ю.**, г. Волгоград (4 том)
126. Тимьян ползучий (*Thymus serpyllum* L.). **Боголюбова И.А., Файзуллина С.Я.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
127. Тимьян степной (*Thymus steposus* Klock et Scost.). **Головенкина И.А., Файзуллина С.Я.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
128. Тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.). **Ермакова И.М.**, г. Москва (2 том)
129. Туя западная (*Thuja occidentalis* L.). **Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л.**, г. Йошкар-Ола (3 том)
130. 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)
131. Фиалка трехцветная (*Viola tricolor* L.). **Ведерникова О.П., Османова Г.О.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
132. Хохлатка (*Corydalis* L., секция *Pesgallinaceus* Irmisch). **Смирнова О.В., Черемушкина В.А.**, г. Москва (1 том)
133. Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus* L.). **Файзуллина С.Я., Ганич Л.Ю., Мухамадьянова Г.И., Асапова Л.З.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
134. Цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.). **Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
135. Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.). **Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
136. Черда поникшая (*Bidens cernua* L.). **Марков М.В.**, г. Тверь (3 том)
137. Черда трехраздельная (*Bidens tripartita* L.). **Марков М.В.**, г. Тверь (3 том)
138. Черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.). **Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
139. Черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris* L.). **Закамская Е.С., Скочилова Е.А., Николаев А.Н.**, г. Йошкар-Ола (4 том)
140. Чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale* L.). **Ведерникова О.П., Соколова М.В.**, г. Йошкар-Ола (2 том)
141. Чистотел большой (*Chelidonium majus* L.). **Скочилова Е.А., Жукова Л.А., Пигулевская Т.К.**, г. Йошкар-Ола (1 том)
142. Чистяк весенний (*Ficaria verna* Huds.). **Смирнова О.В., Торопова Н.А.**, г. Москва, Тамбов (1 том)
143. Шалфей мускатный (*Salvia sclerea* L.). **Кулакова Ю.Ю.**, г. Волгоград (4 том)
144. Шлемник байкальский (*Scutellaria baicalensis* Georgi.). **Баняева Ю.А.**, (2 том)
145. Шлемник приземистый (*Scutellaria supina* L.). **Недосекина Т.В.**, г. Воронеж (3 том)
146. Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.). **Заугольнова Л.Б., Чистякова А.А.**, г. Москва (1 том)
147. Ятрышник шлемоносный (*Orchis militaris* L.). **Фардеева М.Б.**, г. Казань (3 том)



## ЛИТЕРАТУРА

1. Абдель-баки А.М. Фармакогностическое и фармакологическое изучение софоры желтоватой: Автореф. дис. ... канд. фарм. наук. – Л., 1980. – 17 с.
2. Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. – 192 с.
3. Аверьянов Л.В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // *Turczaninowia*. – 2000. – Т. 3 (1). – С. 30-53.
4. Аверьянов Л.В. Род башмачок – *Cypripedium* (*Orchidaceae*) на территории России // *Turczaninowia*. – 1999. – Т. 2 (2). – С. 5-40.
5. Акопов И.Э. Важнейшие отечественные лекарственные растения и их применение: Справ. – Ташкент: Медицина, 1990. – 444 с.
6. Алехин А.А. Типы русских степей // Изв. Имперского Бот. Сада Петра Великого. – 1915. – Т. 15, вып. 3-4. – С. 60-80.
7. Алябьшева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез стрелолиста стреловидного // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 116-122.
8. Алябьшева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез частухи подорожниковой // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 123-129.
9. Андропова Е.В. Эмбриогенез орхидных // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Е.Батыгина. – СПб., 1997. – Т. 2. – С. 544-556.
10. Андропова Е.В., Евдокимова Е.Е. Завязываемость семян и проблемы размножения видов и гибридных форм представителей рода *Cypripedium* (*C. macranthon* Sw., *C. ventricosum* Sw., *C. calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *C. shanxiense* S.F.Chen) // Материалы Межд. конф. «Охорона і культивування орхідей». – Киев, 1999. – С. 24-25.
11. Проблемы и перспективы семенного размножения *in vitro* орхидных умеренной зоны / Е.В.Андропова, П.В.Куликов, Е.Г.Филиппов и др. // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. – СПб., 2000. – Т. 3. – С. 13-524.
12. Ареалы деревьев и кустарников СССР. – Л., 1980. – Т. 2. – 140 с.
13. Аркадьева Г.Е., Блинова К.Ф. К антибиотической оценке лекарственных растений тибетской медицины // Растит. ресурсы. – 1966. – Т. 1, вып. 2. – С. 218-223.
14. Багдасарова Т.В. Ортилия (рамишия) однобокая // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – Вып. 8. – С. 172-180.
15. Байкова Е.В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. – Новосибирск, 1996. – 118 с.
16. Байтулин И.О., Рахимбаев И.Р., Каменецкая И.И. Интродукция и морфогенез дикорастущих луков Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1986. – 155 с.
17. Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. – 496 с.
18. Барабой В.А. Биологическое действие растительных фенольных соединений. – Киев, 1976. – 260 с.
19. Баранова О.Г. Картограммы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречье. – Ижевск, 2000. – 180 с.

20. Барнаулов О.Д. Влияние полисахаридов из стеблей *Alcea flavovirens* (Boiss. et Buhse) Pjij Экспериментальные поражения желудка // Растит. ресурсы. – 1981. – Т. 17, вып. 1. – С. 123-131.
21. Барыкина Р.П., Гулдяня Т.А. Морфолого–анатомические исследования *Actaea spicata* L. и *A. erythrocarpa* Fisch. в процессе их индивидуального развития // Вестн. Московского ун-та. Сер. биол., почвов. – 1975. – № 1. – С. 52–69.
22. Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1983. – Т. 88, вып. 6. – С. 62-72.
23. Беглянова М.И., Опарин С.В. Некоторые алкалоидоносные растения Красноярского края // Уч. зап. Красноярского пед. ин-та. – 1956. – Т. 5. – С. 79-89.
24. Блинова К.Ф., Вандышева В.В., Комарова М.Н. Целебные растения вокруг нас. – Алма-Ата: Казахстан, 1978. – 144 с.
25. Блинова К.Ф., Куваев В.Б. Лекарственные растения тибетской медицины Забайкалья // Вопросы фармакогнозии. – Л., 1965. – Вып. 3. – С. 163-178.
26. Бобров Ю.А. Биоморфология некоторых видов семейства *Pyrolaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2004 а – 19 с.
27. Бобров Ю.А. О метаморфозе у грушанковых (*Pyrolaceae*) // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.: МПГУ, 2004 б. – С.34-35.
28. Бобров Ю.А. О ранних стадиях развития особей европейских видов семейства *Pyrolaceae* // Бот. журн. – 2004 в. – Т. 89, № 8. – С. 1342-1351.
29. Бобров Ю.А. Эволюция жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Dum // Материалы X Школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений». – Киров, 2004. – С. 147-149.
30. Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. – Л., 1972. – Т. 4. – С. 5-9.
31. Брезгин Н.Н. Лекарственные растения центральной части России. – М.: Академкнига, 1993. – 320 с.
32. Брехман И.И. Женьшень. – Л., 1957 – 180 с.
33. Буданцев А.Л., Шаварда А.Л. Химический состав и полезные свойства видов р. *Dracoscephalum* L. Флоры СССР: Сообщ. 1 // Растит. ресурсы. – 1986. – Т. 22, вып. 4. – С. 550-561.
34. Булах П.Е. Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. – Киев: Наукова думка, 1994. – 124 с.
35. Буш А.Е. Семейство *Pyrolaceae* // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 18. – С.10 – 16.
36. Буш Н.А. Систематика высших растений. – М.: Учпедгиз, 1959. – 536 с.
37. Быченко Т.М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1992. – 20 с.
38. Быченко Т.М. Устойчивость некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья к антропогенным воздействиям // Проблемы сохранения биоразнообразия: Чтения памяти профессора М.М.Кожова. – Новосибирск, 1998. – С. 148-150.

39. Быченко Т.М. Эколого-фитоценотическая характеристика орхидных Южного Прибайкалья // Материалы Междунар. конф. «Охорона і культивування орхідей». – Киев, 1999. – С. 38-40.
40. Быченко Т.М. Методика изучения ценопопуляций редких и исчезающих видов растений Прибайкалья. – Иркутск: Изд-во ИГПУ, 2002. – 91 с.
41. Быченко Т.М. Онтогенетические состояния двух редких видов *Cypripedium macranthos* и *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Бот. журн. – 2003. – Т. 88, № 6. – С. 48-58.
42. Вайчюнене Я.А., Пясецкене А.А., Садаускас К.К. Локализация слизи и содержание полисахаридов в корне *Athaea officinalis* L. // Растит. ресурсы. – 1992. – Т. 28, № 1. – С. 62-65.
43. Варлаков М.Н. Список растений Восточного Забайкалья, применяемых в тибетской медицине // Избр. тр. М.Н.Варлакова. – М., 1963. – С. 122-170.
44. Василевская В.К. Систематические признаки в строении луковичи у видов рода *Allium* L. // Президенту Академии Наук академику В.Л.Комарову. – М.: Наука, 1939. – С. 174-190.
45. Орхидеи нашей страны / М.Г.Вахрамеева, Л.В.Денисова, С.В.Никитин, С.К.Самсонов. – М.: Наука, 1991 – 221с.
46. Введенский А.И. *Allium* L. // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – Т. 4. – С. 112-280.
47. Верещина В.А. Антэкология растений темнохвойной тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Пермь, 1966. – 18 с.
48. Виноградова Т.Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (Orchidaceae) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис... канд. биол. наук. – М., 1999 а. – 22 с.
49. Виноградова Т.Н. Варианты развития первого побега надземных орхидных в естественных условиях // Материалы Междунар. конф. «Охорона і культивування орхідей». – Киев, 1999 б. – С. 41-42.
50. Виноградова Т.Н., Филин В.Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98, вып. 2. – С. 61-73.
51. Волкова Л.В. Плодоношение зонтичных в черневых лесах Салаира // Сибирский биолог. журн. – 1993 а, № 4. – С. 65-69.
52. Волкова Л.В. Онтогенез и особенности биологии гирчовника татарского, 1993 б. – Деп. в ВИНТИ, № 584-В93. – 13 с.
53. Волкова Л.В. Онтогенез и особенности биологии *Conioselinum tataricum* (Apiaceae) // Бот. журн. – 2001. – Т. 86, № 8. – С. 85-93.
54. Воронина К.В. Материалы к изучению народных лекарственных растений Юго-Востока СССР // Уч. зап. Саратовского ун-та. Сер. ботан. – 1952. – Т. 35. – С. 141-152.
55. Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. – 1978, № 4. – С. 555–562.
56. Вриц Д.Л. Размножение видов рода *Cypripedium* L. // Материалы Всесоюз. конф. «Охорона і культивування орхідей». – Киев, 1983. – С. 38-41.

57. Вульф Е.В. Флора Крыма. – Ялта, 1969. – 384 с.
58. Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Яценко-Хмелевский А.А. Лекарственные растения: Растения целители. – М.: Высш. шк., 1983. – 400 с.
59. Гатцук Л.Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1970. – 16 с.
60. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 79, вып. 1. – С. 100-112.
61. Гирс Г.И. Физиологические особенности древесных растений в степных районах Хакасии // Тр. Ин-та биологии. Уральский фил. АН СССР. – 1965. – Вып. 43. – С. 73-76.
62. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 146-149.
63. Глухов М.М. Медоносные растения. – М: Сельхозгиз, 1955. – 304 с.
64. Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. – М.: Наука, 1990. – 208 с.
65. Голубев В.Н. К морфолого-генетической характеристике ползучих растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1961. – Т. 66, вып. 47. – С.53-65.
66. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: Наука, 1965. – 286 с.
67. Гольишенков П.П. Лекарственные растения и их использование. – Саранск: Мордовское кн. изд-во, 1971. – 376 с.
68. Гончарова Т.А. Энциклопедия лекарственных растений (Лечение травами). – М.: Дом МСП, 1999. – Т. 2. – 528 с.
69. Горбунова Т.А. Атлас лекарственных растений. – М.: Аргументы и факты, 1995. – 352 с.
70. Гордеева Т.Н. Роль желтой акации (*Caragana arborescens* Lam.) как подлеска в искусственных сосновых насаждениях лесостепной зоны // Уч. зап. Ленинградского гос. пед. ин-та им. А.И.Герцена. Каф. Ботаники. – 1949. – Т. 82. – С. 25-82.
71. Горовой П.Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. – М.; Л.: Наука, 1966. – 261 с.
72. Горчаковский П.Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. – М.: Наука, 1972. – 146 с.
73. Горяев М.И. Эфирные масла флоры СССР. – Алма-Ата, 1952. – 380 с.
74. Гринцевич О.М. Лекарственные растения Западной области // Материалы к изучению производительных сил Западной области. – Смоленск, 1933. – Вып. 3. – С. 19-127.
75. Гроздова Н.Б., Некрасов В.И., Глоба-Михайленко Д.А. Деревья, кустарники и лианы. – М., 1986. – 350 с.
76. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. *Nymphaeaceae* – *Platanaceae*. – М.; Л.: Наука, 1950. – Т. 4. – 178 с.
77. Грошева Н.П., Алябьева Е.А., Воскресенская О.Л. Физиологические особенности онтогенеза *Calendula officinalis* L. в популяционных локусах разной плотности // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 223-224.

78. *Грошева Н.П., Воскресенская О.Л.* Некоторые физиолого–биохимические характеристики онтогенетических состояний малолетников // Четвертые Вавиловские чтения: Диалог науки и практики в поисках новой парадигмы общественного развития России в новом тысячелетии. – Йошкар–Ола: МарГТУ, 2000. – Ч. 3. – С. 74–76.
79. *Грушевицкий И.В.* Женьшень. Вопросы биологии. – Л., 1961. – 344 с.
80. *Губанов И.А.* Лекарственные растения. – М.: Мысль, 1993. – 272 с.
81. *Гусев Н.В.* Вероники Кунгурско-Красноуфимской лесостепи Предуралья и перспективы их использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Пермь, 1976. – 16 с.
82. *Гусев Н.Ф., Глумов Г.А., Теслов С.В.* Вероники Предуралья и их использование // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. – Свердловск, 1980. – Вып. 4. – С. 18-20.
83. *Дервиз-Соколова Г.Г.* Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlenb. и *S. phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71, вып. 2. – С. 28-38.
84. Дикорастущие полезные растения Крыма / Под ред. Н.И.Рубцова. – Ялта, 1971. – 280 с.
85. *Доброхотов К.В., Писарев А.А.* Растения вокруг нас. – М.: Учебная книга, 1996. – 656 с.
86. *Дохман Г.И.* К экологии видов *Adonis L.* // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1948. – Т. 3, вып. 2-3. – С. 50-60.
87. *Дохман Г.И.* Материалы к изучению экологических типов северных и южных степей // Докл. на совещ. по стационарн. геобот. исслед. (22-25 дек. 1951 г.). – М.; Л., 1954. – С.10-12.
88. *Дудко В.В.* Результаты предварительного исследования некоторых видов рода караган // Растит. ресурсы Южной Сибири, их рациональное использование и охрана. – Томск: Изд-во ТГУ, 1982. – С. 71-73.
89. *Дылис Н.В., Носова Л.М.* Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. – М., 1977. – 143 с.
90. *Дьюк Д.А.* Зеленая аптека. – М.: Ридерз Дайджест, 2002. – 491 с.
91. *Дядык Н.В., Кокколо В.И.* Зеленая аптека. – Калининград, 1976. – 192 с.
92. *Еленевский А.Г.* Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. – М.: Наука, 1978. – 257 с.
93. *Ермакова И.М.* Жизненность ценопопуляций и методы ее определения // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. – М., 1976. – С. 92-105.
94. *Ермилова Л.С.* Динамика травянистого покрова на вырубках в связи с лесовозобновительными процессами. – М., 1981. – 139 с.
95. *Ефремов А.П.* Смертоносные растения и грибы. – М.: ООО «Оверлей», 2001. – 176 с.
96. *Животовский Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3-7.
97. *Жукова Л.А.* Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 9-19.
98. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар–Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.

99. Жукова Л.А. Популяционная морфология растений // V Всерос. популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция». – Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. – Ч. 2. – С. 103-118.
100. Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 1063–1073.
101. Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae L.) // Бот. журн., 1999. – Т. 86, № 12. – С. 80-86.
102. Журба О.В. Травник. – М.: Арнадия, 1997. – 544 с.
103. Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных популяций // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 81-91.
104. Землинский С.Е. Лекарственные растения СССР. – М., 1958. – 609 с.
105. Земскова Е.А., Улле З.Г. Кариологическое изучение трех видов рода *Lotus* (Fabaceae) // Бот. журн. – 1985. – Т. 70, № 5. – С. 672-674.
106. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
107. Золотницкая С.Я., Авакян А.А. Атлас и определитель семян лекарственных растений. – Ереван, 1950. – 112 с.
108. Иванов С. Рецепты природы. – СПб., 1992. – 348 с.
109. Иллюстрированный определитель растений средней России.: Покрытосемянные (двудольные: раздельнолепестные) / И.А.Губанов, К.В.Кисилева, В.С.Новиков, В.Н.Тихомиров. – М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2003. – Т. 2 – 665 с.; 2004. – Т. 3. – 520 с.
110. Имс А. Морфология цветковых растений. – М.: Мир, 1964. – 497 с.
111. Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т. 96, вып. 4. – С. 68-78.
112. Ишмуратова М.М. *Rhodiola iremelica* (Crassulaceae) на Южном Урале // Бот. журн. – 2002. – Т. 87, № 5. – С. 38-50.
113. Ишмуратова М.М., Сацыперова И.Ф. Начальные этапы онтогенеза и некоторые биологические особенности развития *Rhodiola rosea* L. и *Rhodiola iremelica* Boriss., интродуцированных в Башкирию // Растит. ресурсы. – 1998. – Т. 34, вып. 1. – С. 3-11.
114. Каверзнева Ю.Г. О морфогенезе *Ramiscia secunda* Garcke // Бот. журн. – 1955. – № 7. – С. 1014-1017.
115. Каден Н.Н. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР // Бот. журн. – 1965. – Т. 50, № 6. – С. 775-787.
116. Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. – Л., 1969. – 335 с.
117. Катмина А.П. Ритм заложения и рост годичных побегов грушанковых (*Pyrrolaceae*) в таежной зоне // Бот. журн. – 1994. – Т. 79, № 4. – С. 71-80.
118. Кожина И.С. Об изучении биологически активных веществ высших растений // Растит. ресурсы. – 1965. – Т. 1, вып. 1. – С. 31-42.

119. *Колаковский А.А.* Растительный мир Колхиды // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые МОИП. Новая сер. Отд. ботан. – М., 1961. – Вып. 10 (8). – С. 1-460.
120. *Коновало И.Н.* Род Рябина – *Sorbus L.* // Деревья и кустарники СССР. – М.; Л., 1954. – Т. 3. – С. 326.
121. *Копелькиевский Г.В.* Уточнить нормы и методы определения нектаропродуктивности растений // Пчеловодство. – 1954. – № 11 – С. 43-46.
122. *Копысов В.А.* Лекарственные растения Вятки. – Киров: ВГПУ, 1994. – 121 с.
123. *Королюк Е.А., Ткачев А.В.* Эфирное масло из двух видов *Schizonopeta*, произрастающих в Горном Алтае // Химия растительного сырья. – 2002. – № 1. – С. 53-56.
124. *Коропачинский И.Ю.* Древесные растения Сибири. – Новосибирск: Наука СО, 1983. – С. 192.
125. *Коропачинский И.Ю.* Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. – Новосибирск, 1975. – 292 с.
126. Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения / Ред. А.М.Зарубина. – Иркутск, 2000. – 200 с.
127. Красная Книга МНР: *Sophora flavescens* Soland. – Улан-Батор, 1987. – С. 116.
128. Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. – Новосибирск: Наука, 2002. – 340 с.
129. Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – М.: ДИК, 1998. – 528 с.
130. Красная книга РСФСР / Под ред. Л.В.Аверьянова. – М., 1988. – 590 с.
131. Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т.2 / Главная редколлегия: А.М.Бородин, А.Г.Банников, В.Е.Соколов и др. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 480 с.
132. Красная Книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (Растения): *Sophora flavescens* Solander. – Чита: Стиль, 2002. – С. 95.
133. 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.
134. *Крылов Г.В., Козакова Н.Ф., Лагеръ А.А.* Растения здоровья. – Новосибирск, 1989. – 304 с.
135. *Крылов Г.В., Степанов Э.В.* Зеленая аптека Кузбасса. – Кемерово 1975. – 230 с.
136. *Крылов П.Н.* Флора Алтая. – Томск, 1908. – Т. 1. – С. 208.
137. *Крылов П.Н.* Флора Западной Сибири. *Aizoaceae – Berberidaceae*. – Томск: Изд-во Томск. Русск. об-ва, 1931. – Вып. V. – 1227 с.
138. *Крылов П.Н.* Флора Алтая и Томской губернии. – Томск, 1933.
139. *Куликов П.В.* Биологические особенности, воспроизведение и динамика популяций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) на Среднем Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1997. – Т. 102, вып. 5. – С. 61-67.
140. *Куликов П.В., Филиппов Е.Г.* Прорастание семян и развитие проростков *in vitro* у некоторых орхидных умеренной зоны // Экология и интродукция растений на Среднем Урале. – Свердловск, 1991. – С.39-43.

141. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1960. – 449 с.
142. Курбатский В.И. *Caragana* Lam. – Карагана // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука СО, 1994. – Т. 9. – С. 13-20.
143. Курбатский В.И. *Sorbus* L. – Рябина // Флора Сибири. *Rosaceae*. – Новосибирск: Наука СО, 1988. – С. 26.
144. Курбатский В.И. Лядвенец // Флора Сибири. Т. 9: *Fabaceae (Leguminosae)*. – Новосибирск: Наука СО, 1994. – 280 с.
145. Куриленко Т.Н. *Ribes atropurpureum* в Горном Алтае, перспективы ее интродукции // Экология Южной Сибири: Материалы Южно-Сибирской регион. науч. конф. студ. и мол. ученых 27-28 ноября 1997 г. в г. Абакане. – Абакан, 1997. – С. 13.
146. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
147. Кюсов П.А. Полный справочник лекарственных растений. – М.: Эксмо, 2003. – 992 с.
148. Лащинский Н.Н., Ревякина М.П. Онтогенез караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаире // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1986. – Т. 91, вып. 5. – С. 125-136.
149. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука, 1987. – 159 с.
150. Лекарственные растения тибетской медицины / К.Ф. Блинова, Т.А. Асеева и др. – Новосибирск: Наука СО, 1991. – 160 с.
151. Лукс Ю.А. О явлении двухцветности *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Бот. журн. – 1965. – Т. 50, № 2. – С. 1741-1745.
152. Лукс Ю.А. Семейство *Orchidaceae* // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. – Л., 1977.
153. Луферов А.Н. Морфолого–анатомическое исследование видов рода *Thalictrum* L. в онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1984. – 22 с.
154. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. – Л.: Колос, 1964.
155. Мазная Е.А., Белова Н.В. Сем. *Pyrolaceae* Dumort. – Грушанковые // Растит. ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. – Л.: Наука, 1985. – 336 с.
156. Мазная Е.А., Белова Н.В. Семейства *Raeoniaceae –Thymelaeaceae* // Растит. ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. – Л., 1985. – С.159-163.
157. Мазуренко М.Л., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. – М.: Наука, 1977. – 160 с.
158. Майсурия Н.А., Атабекова А.И. Определитель семян и плодов сорных растений. – М.: Колос, 1978. – 288 с.
159. Мальшиев А.А. Женьшень (основы биологии и разведения). – М., 1978. – 152 с.
160. Мальшиев А.А. Женьшень (биология и разведение). – М.: Агропромиздат, 1986. – 141 с.
161. Мальшиев Л.И. Семейство *Grossulariaceae* – Крыжовниковые // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука СО. – Т.7. – С. 208-217.



162. *Марков М.В.* Популяционная биология растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. – 108 с.
163. *Матвеев А.Р.* Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяции тимофеевки луговой и тимофеевки степной. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1975. – 25 с.
164. *Махлаюк В.П.* Лекарственные растения в народной медицине. – М.: Нива Росси. – 1992. – 477 с.
165. *Меликян А.П.* Семейство *Alismataceae* // Сравнительная анатомия семян. – М., 1985. – Т. 1. – С. 36–38.
166. *Минаева В.Г.* Лекарственные растения Сибири. – Новосибирск, 1991. – 432 с.
167. *Минина Н.Н.* Этапы онтогенеза двух декоративных дикорастущих видов *Dianthus* в ботаническом саду Уфы // Бюл. Гл. бот. сада. – М., 2001. – Вып. 181. – С. 28-35.
168. *Миняев Н.А., Улле З.Г.* *Lotus L.* // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Т. 3. – Л.: Наука, 1976. – 296 с.
169. *Миняев Н.А., Улле З.Г.* О видах лядвенца (*Lotus L.*), встречающихся на Северо-Востоке европейской части СССР // Новости систематики высших растений. – Л.: Наука, 1977. – Т. 14. – С.153-161.
170. *Мурохтанов Е.С.* Основы организации комплексного хозяйства в липняках Средней Волги. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. – 304 с.
171. *Нейштадт М.И.* Определитель растений средней полосы Европейской части СССР. – М.: Учпедгиз, 1963. – 640 с.
172. Некоторые вероники Урала и их антибактериальные свойства / Н.Ф.Гусев, Г.А.Глумов, Ю.А.Кожевников, Н.М.Гусева // Науч. тр. Пермского фарм. ин-та, 1975. – Вып. 8. – С. 107-111.
173. *Нестерович Н.Д., Чекалинская Н.И., Сироткин Ю.Д.* Плоды и семена лиственных древесных растений. – Минск, 1967. – 288 с.
174. *Николаева М.Г.* Некоторые итоги изучения покоя семян // Бот. журн. – 1977. – Т. 62, №9. – С. 1350-1368.
175. *Николаева М.Г.* Биология семян. – СПб.: Изд-во РАН, 1999. – 232 с.
176. *Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. – М.: Наука, 1985. – 348 с.
177. *Никулин А.И.* Дикорастущие лекарственные растения Западной области. // Лекарственные растения Западной области. – Смоленск, 1933. – Вып. 3. – С. 3-18.
178. *Носова Н.Л.* Флоро-генетический анализ северной степи европейской части СССР. – М.: Наука, 1973. – 184 с.
179. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений. – М.: Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.
180. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений. – М.: Оверлей, 2002. – Т. 2. – 859 с.
181. Онтогенез валерианы лекарственной / Л.А.Жукова, Н.В.Илюшечкина, О.В.Минина и др. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997 – Т. 1. – С. 115-120.

182. Онтогенез календулы лекарственной / Л.А.Жукова, Э.В.Шестакова, Н.П.Грошева и др. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. - Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – С.69-73.
183. Онтогенез подорожника большого / Л.А.Жукова, Н.В.Глотов, С.В.Балахонов и др. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – С.121-132.
184. Онтогенез синюхи голубой / Н.В.Илошечкина, Т.В.Микляева, Н.П.Грошева, и др. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – С.133-137.
185. Онтогенез укропа пахучего / Э.В.Шестакова, С.А.Токарева, Л.А.Жукова и др. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000 – Т. 2. – С.83-86.
186. *Овеснов С. А.* Конспект флоры Пермской области. – Пермь, 1997. – 251 с.
187. *Овчаров К.Е.* Физиология формирования и прорастания семян. – М.: Колос, 1976. – 256 с.
188. *Омельчук-Мякушко Т.Я.* Сем. *Alliaceae* I.G. Agardh // Флора европейской части СССР. – Л.; 1979. – Т. 5. – С. 261-276.
189. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А.Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – 240 с.
190. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А.Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – 268 с.
191. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А.Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – Т. 3. – 280 с.
192. Определитель высших растений Башкирской АССР / Под ред. Ю.С.Алексеева, Е.Б.Алексеева, К.К.Габбасова и др. – М., 1988. – Т. 1. – 316 с.
193. Определитель растений Среднего Поволжья / В.В.Благовещенский, Ю.А.Пчелкин, Н.С.Раков и др. – Л.: Наука. – 1984. – 392 с.
194. Определитель растений Тувинской АССР. – Новосибирск: Наука, 1984. – 335 с.
195. *Осинов В.Е.* Туя. – М.: Лесная промышленность, 1988. – 72 с.
196. *Пайбердин М.В.* Об использовании рябины обыкновенной и ее таксационных показателей // Лесной журн. – 1970, № 4. – С. 15-18.
197. *Палов М.* Энциклопедия лекарственных растений. – М.: Мир, 1998. – 467 с.
198. *Пельменев В.К.* Медоносные растения. – М., 1985. – 144 с.
199. *Перебора Е.А.* Орхидные северо-западного Кавказа. – М.: Наука, 2002. – 252 с.
200. *Петров В.В., Груздева Л.П.* Почвенный запас семян в лесных фитоценозах (обзор литературы) // Экология и физиология растений. – Калинин, 1974. – Вып. 1. – С. 80-94.
201. *Петров В.В.* О методике изучения почвенного запаса семян в лесных фитоценозах // Вестн. МГУ. Сер.16, Биология. – 1983. – № 2. – С. 68-72.
202. *Петров В.В.* Банк семян в почвах лесных фитоценозов Европейской части СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 197 с.
203. *Пименов М.Г.* Семейство *Ariaceae*, или *Umbelliferae* // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука СО, 1996. – Т. 10. – С. 172-174.

204. *Писарев А.А.* Целебные растений вокруг нас. – Алма-Ата: Казахстан, 1980. – 144 с.
205. *Писковацкова Н.И., Михайловаская И.С.* Лядвенец рогатый // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1998. – Вып. 7. – С. 111-127.
206. *Подымов А.И., Суслов Ю.Д.* Лекарственные растения Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1990. – 192 с.
207. *Полезные растения Хакасии. Ресурсы и интродукция.* – Новосибирск: Наука, СО, 1989. – 271 с.
208. *Полуденный Л.В., Сотник В.Ф., Хлапцев Е.Е.* Эфиромасличные и лекарственные растения. – М.: Колос, 1979. – 286 с.
209. Башмачок крупноцветковый – *Cypripedium macranthon* Sw. / Н.Л.Полынцева, Л.Д.Утемова, В.П.Амельченко и др. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающиеся в охране. – Новосибирск, 1986. – С. 7-17.
210. *Попов А.П.* Лесные целебные растения. – М.: Экология, 1992. – 160 с.
211. *Попов В.И., Шапиро Д.К., Данусевич И.К.* Лекарственные растения: сбор, заготовка, применение. – М.: Польша, 1984. – 240 с.
212. Почему растения лечат / М.Я.Ловкова, А.М.Рабинович, С.М.Пономарева и др. – М.: Наука, 1990. – 256 с.
213. *Пояркова А.И.* Род карагана – *Caragana* Lam. // Флора СССР. – М.; Л.: Наука, 1945. – Т. 11. – С. 327-368.
214. *Преображенский В.* Современная энциклопедия лекарственных растений. – Ростов н/Д: БАРО-ПРЕСС, 2001. – 592 с.
215. *Приступа А.А.* Основные сырьевые растения и их использование. – Л.: Наука, 1973. – 412 с.
216. Проблемы и перспективы семенного размножения in vitro орхидных умеренной зоны / Е.В.Андропова, П.В.Куликов, Е.Г.Филиппов и др. // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – СПб., 2000. – Т. 3. – С.13-524.
217. *Рабинович А.Н.* Лекарственные растения СССР. – М.: Планета, 1988. – 205 с.
218. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л., 1950. – Вып. 6. – С. 7-204.
219. *Работнов Т.А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М.; Л. – 1960. – Т. 2. – С. 20-40.
220. *Работнов Т.А.* Определение видового состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1964. – 524 с.
221. *Работнов Т.А.* Итоги изучения семенного размножения растений на лугах в СССР // Бот. журн. – 1969, № 6. – С. 817-834.
222. *Работнов Т.А.* Луговедение. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 382 с.
223. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М., 1978. – 290 с.
224. *Работнов Т.А.* Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. – М., 1982. – С. 35-39.
225. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.
226. *Работнов Т.А.* Экология луговых трав. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 176 с.

227. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
228. *Работнов Т.А.* Основные вопросы изучения мерофитоценопопуляций // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – Т. 97, вып.3. – С. 109-110.
229. *Работнов Т.А.* История фитоценологии. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.
230. *Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М., 1938. – 620 с.
231. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae – Limoniaceae*. – Л.: Наука, 1984. – 460 с.
232. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Hydrangeaceae – Haloragaceae*. – Л.: Наука, 1987. – 326 с.
233. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Caprifoliaceae – Plantaginaceae*. – Л.: Наука, 1990. – 328 с.
234. Растительный покров Хакасии. – Новосибирск: Наука СО, 1976. – 422 с.
235. *Ревякина М.П.* Нектаро- и медопродуктивность караганы древовидной на Салаире // Вклад молодых биологов в решение вопросов Продовольственной программы и охраны окружающей среды. – Улан-Удэ, 1987. – С. 54-55.
236. Род Грушанка / Т.В.Багдасарова, М.Г.Вахрамеева, С.В.Никитина, Л.В.Денисова // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – Вып. 7. – С. 153-176.
237. *Рубцов В.Г.* Зеленая аптека. – Л., 1980. – 240 с.
238. *Рысин Л.П.* Сложные боры Подмосковья. – М., 1969. – 111 с.
239. *Рысин Л.П., Рысина Г.П.* Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. – М., 1987. – 207 с.
240. *Рысина Г.П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. – М.: Наука, 1973. – 216 с.
241. *Савельев А.Т., Шиманок А.П.* Дикорастущие плодовые, ягодные и орехоплодные растения наших лесов. – М., 1970. – 160 с.
242. *Савиных Н.П.* Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979 а. – Т. 84, вып. 3. – С. 92-105.
243. *Савиных Н.П.* Сравнительное морфогенетическое исследование жизненных форм вероник секции *Veronica*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1979 б. – 16 с.
244. *Савиных Н.П.* Вероники секции *Veronica* // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во «Гриф и К<sup>0</sup>», 2000. – Вып. 14. – С. 160-180.
245. *Самцевич С.А.* Антибиотические свойства слизей выделений корнем растений // Фитонциды. – Минск, 1967. – С. 124.
246. *Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л., Жукова Л.А.* Онтогенез туи западной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – Т. 3. – С. 25-28.
247. Семена и посадочный материал сельскохозяйственных культур. – М.: Изд. стандартов, 1977 – 400 с.
248. *Семенова О.И.* К фармакологии травы змееголовник чужестранный // Сб. науч. трудов Красноярского мед. ин-та, 1958. – № 5. – 121 с.

249. *Сергеевская Л.П.* Материалы к изучению народных лекарственных растений Забайкалья. – М., 1940. – 16 с.
250. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.
251. *Серебряков И.Г.* О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1954. – Т. 59, вып. 1. – С. 53-69.
252. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. – М., 1962. – 378 с.
253. *Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 2. – С. 67-81.
254. *Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – Т. 82, вып. 5. – С. 112-128.
255. *Синадский Ю.В., Синадская В.А.* Целебные травы. – М.: Педагогика, 1991. – 176 с.
256. *Скочилова Е.А., Пызулевская Т.К.* Изменчивость морфо-физиологических признаков в онтогенезе *Chelidonium majus* L. в разных экологических условиях // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 305-307.
257. *Скляревский Л.Я., Губанов И.А.* Лекарственные растения в быту. – М.: Россельхозиздат, 1986. – 272 с.
258. *Смарагдова Н.П.* О нектаро-и сахаропродуктивности медоносных растений // Пчеловодство. – 1954. – № 11. – С. 40-43.
259. *Смирнов А.В., Смирнова М.В.* Динамика рябины в производных лесных формациях Прибайкалья. // Рациональное использование и восстановление лесных ресурсов Ангаро-Енисейского района. – Красноярск, 1980. – С. 28-30.
260. *Смирнов В.И.* О влиянии некоторых древесных и кустарниковых пород на лесорастительные свойства дерново-подзолистых почв // Сб. тр. Поволжского лесотехн. ин-та. – 1961. – № 55. – С. 215-222.
261. *Смирнова Е.С.* Морфология побеговых систем орхидных. – М.: Наука, 1990 – 207 с.
262. *Смирнова О.В.* Сныть обыкновенная // Биологическая флора Московской области. – М., 1974. – Вып. 2. – С. 131-134.
263. *Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И.* Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журнал общей биологии. – 1984. – 1.45, № 2. – С. 216-225.
264. *Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В.* Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. – 1989. – № 11. — С. 48-58.
265. *Соколов С.Я., Замотаев И.П.* Справочник по лекарственным растениям (фитотерапия). – М.: Медицина, 1984. – 461 с.
266. *Соловьева Н.В.* Особенности развития вегетативных органов *Betula pendula* Roth. в разных условиях Марий Эл // Четвертые Вавиловские чтения: Диалог науки и практики в поисках новой парадигмы общественного развития России в новом тысячелетии. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. – Ч. 3. – С. 105-107.

267. Соловьева Н.В., Полянская Т.А., Шестакова Э.В. Влияние экологических факторов на феноритмы *Betula pendula* Roth. и *Vaccinium myrtillus* L. // Проблемы фитоценологии и систематики высших растений: Тез. междуна. конф. – М., 2001. – С. 160-161.
268. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1989. – Т. 4. – 380 с.
269. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1995. – Т.7. – 394 с.
270. Тарбаева В.М. Сравнительная анатомия и морфология семян голосеменных. – Сыктывкар, 1995. – 244 с.
271. Тарчевский В.В., Хамидулина М.В. Опыт облесения промышленных отвалов // Лесное хозяйство. – 1966. – № 12. – С. 28-29.
272. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996 – 206 с.
273. Телятьев В.В. Полезные растения Центральной Сибири. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1985. – 384 с.
274. Терехин Э.С. Эмбриология грушанок и вертляниц в связи с их биологией и систематическим положением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1962. – 20 с.
275. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения // Эволюция онтогенеза и образа жизни. – Л., 1977. – 220 с.
276. Терехин Э.С., Никитичева З.И. Постсеменное развитие паразитных Angiospermae. Метаморфоз // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 1. – С. 39-57.
277. Тимошок Е.Е. Важнейшие ягодники Кузнецкого Алатау и их рациональное использование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 1984. – 18 с.
278. Тищенко М.П. Биоморфология и популяционная структура кустарников черных лесов Салаирского края // Krylovia. Сиб. бот. журн. – Томск, 2001. – Т. 3, № 1. – С. 90-103.
279. Тищенко М.П. Онтогенез и жизненные формы смородины темно-пурпуровой на Салаире // Флора и растительность Алтая: Тр. Юж.-сиб. бот. сада. – Барнаул, 2000. – Т. 5, вып. 1. – С. 59-66.
280. Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. – 600 с.
281. Травянистые растения СССР / Ю.Е.Алексеев, В.Н.Вехов, Г.П.Гапочка и др. – М.: Мысль, 1971. – Т. 2. – 310 с.
282. Триль В.М. Использование лапчаток Юго-Восточного Алтая // Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. – Барнаул, 1975. – С. 259-262.
283. Тройка О.Н. Лекарства на лугу, в лесу, в поле. – М, 1992. – 56 с.
284. Турмухаметова Н.В. Фенологическая и морфометрическая оценка устойчивости популяций *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill. в условиях г. Йошкар-Олы // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. материалов Всеросс. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2004. – С. 180-181.
285. Турнина Е.В., Гуськова И.Н., Вадуцкая А.Г. Зонтичные южной Сибири как материал для интродукции. – Новосибирск, 1976. – С. 121-125.

286. Уланова К.П., Зайцева Н.М. Сравнительное исследование флавоноидов дальневосточных видов *Clematis* L. и *Atragene* L. // Растит. ресурсы. – 1979. – Т. 15, вып. 2. – С. 277-280.
287. Улзийхутаг Н. Бобовые Монгольской народной республики (систематический состав, экология, география, филогенетические связи, хозяйственное значение): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1989. – 42 с.
288. Уранов А.А. Жизненные состояния вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1960. – Т. 67, вып. 3. – С. 77-92.
289. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3-8.
290. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.
291. Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. – М.: Наука, 1977. – С. 8-20.
292. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 119-134.
293. Устинова Е.И. Сравнительно-эмбриологическое исследование нормальных и вивипарных видов лука (*Allium*) // Бот. журн. – 1949. – Т. 34, вып. 4. – С. 348-352.
294. Уткин Л.А. Народные лекарственные растения Сибири // Тр. Науч. хим.-фармац. ин-та. – М., 1931. – Вып. 24. – С. 1-133.
295. Фардеева М.Б. Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: Дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1997. – 260 с.
296. Филимонова З.Н. Морфология луковицы некоторых видов рода *Allium* L. // Узбекский биолог. журн., 1959. – № 4. – С. 20-31.
297. Филимонова З.Н. Некоторые данные о развитии соцветий у видов рода *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент, 1963. – Вып. 2. – С. 47-54.
298. Филимонова З.Н. К вопросу о морфологии луковицы видов рода *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент, 1966. – Вып. 4. – С. 91-99.
299. Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1978. – Т. III. – 259 с.
300. Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1981. – Т. V. – 380 с.
301. Флора Западной Сибири. – Томск, 1966. – 105 с.
302. Флора Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1964. – Т. VII. – С. 331.
303. Флора Сибири. – Новосибирск: Наука СО, 1992. – Т. 8. – 179 с.
304. Флора Сибири. – Новосибирск: Наука СО, 1994. – Т. 9. – С. 10.
305. Флора Сибири. – Новосибирск: Наука СО, 1997. – Т.11. – С. 168.
306. Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т. 7. – 792 с.
307. Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – С. 159.
308. Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – 861 с.
309. Фризен Н.В. Луковые Сибири. – Новосибирск, 1988. – 185 с.

310. Фризен Н.В. Род *Allium* L. // Флора Сибири. *Araceae – Orchidaceae*. – Новосибирск: Наука СО, 1987. – С. 55-96.
311. Фролова В.И., Джумырко С.Ф. Флавоноиды некоторых видов сем. *Scrophulariaceae* // Химия природных соединений. – 1984. – № 5. – С. 653-655.
312. Хайдав Ц., Алтанчимэг Б., Варламова Т.С. Лекарственные растения монгольской медицины. – Улан-Батор, 1985. – 390 с.
313. Хайдав Ц., Дашижаму Д. Термины некоторых лекарственных растений, применяемых в народной медицине Монголии // Бюл. гос. терминолог. комиссии. – Улан-Батор, 1965, № 61. – С. 1-134.
314. Хайдав Ц., Меньшикова Т.А. Лекарственные растения в монгольской медицине. – Улан-Батор, 1978. – 191 с.
315. Хлонов Ю.П. Деревья и кустарники юго-восточной части Западной Сибири. – Новосибирск, 1979. – 125 с.
316. Ходжаева М.А., Кондратенко Е.С. Углеводы *Allium* L. / Полисахариды *Allium coeruleum* // Химия природных соединений. – 1983, № 1. – С. 17-21.
317. Хохряков А.П. Некоторые особенности морфогенеза среднерусских *Pyrolaceae* // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, № 3. – С. 361-363.
318. Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. – Душанбе: Изд-во Дониш, 1967. – 225 с.
319. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. – М.: Наука, 1976. – 215 с.
320. Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии / Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, А.С.Комаров, О.В.Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
321. Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства. – М.: Изд-во АН СССР, 1958. – 286 с.
322. Цицина С.И. Многолетние листовые луки // Тр. Алма-Атинского бот. сада АН КазССР, 1956. – Т. 3. – С. 102-104.
323. Чаплыгина З.А., Кожина И.С., Фокина Н.Е. О возможности использования некоторых полисахаридов растительного происхождения для приготовления кровозамещающих растворов // Растит. ресурсы. – 1968. – Т. 4, вып. 4. – С. 501-506.
324. Черемушкина В.А. *Allium tulipifolium* Ledebour и *Allium pallasii* Murray на северо-восточной границе своих ареалов // Бот. исслед. Сибири и Казахстана. – 1999. – Вып. 5. – С. 33-37.
325. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. – Новосибирск, 2004. – 280 с.
326. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья-95, 1995. – 990 с.
327. Чиков П.С. Лекарственные растения: Справочник. – М.: Агропромиздат, 1989. – 431 с.
328. Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1988. – Т. 93, вып. 6. – С. 93-105.
329. Чопик В.И., Дудченко Л.Г., Краснова А.Н. Дикорастущие полезные растения Украины. – Киев, 1983. – 400 с.



330. Шафранова Л.М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в разных условиях произрастания // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1964. – Т. 69, вып. 4. – С. 101-110.
331. Шилова Н. В. Побегообразование и особенности жизненных форм сем. *Ryrolaceae* Lindl. // Бот. журн. – 1960. – Т. 45, № 6. – С. 910-917.
332. Шпекина Г.А., Маничева О.А. Сравнительная оценка противодиабетических свойств отваров надземных частей растений рода *Saragana* Lam. // Тр. I молодеж. конф. ботаников г. Ленинграда. – Л: БИН АН СССР, 1986. – С. 117-129. – Деп. в ВИНТИ 25 сент. 1986, № 68476 В.
333. Шпиленя С.Е., Иванов С.И. Азбука природы. – М., 1983. – 144 с.
334. Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. – М., 1975. – 328 с.
335. Щербановский Л.Р., Шубина Л.С. Бензо-, нафто- и антрахиноны цветковых растений как антимикробные вещества // Растит. ресурсы, 1975. – Т. 11, вып. 3. – С. 445-454.
336. Эйзенрейх Х. Быстрорастущие древесные породы. – М., 1959. – 508 с.
337. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г.Раменский, И.А.Цаценкин, О.Н.Чижиков и др. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
338. Экология сообществ черневых лесов Салаира. – Новосибирск, 1991. – 72 с.
339. Юзепчук С.В. *Rosoideae* // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – Т. X. – 676 с.
340. Яковлев Г.П. Заметки по систематике и географии рода *Sophora* L. и близких родов // Вопросы фармакогнозии. – Л., 1967. – Т. 21, вып. 4. – С. 42-62.
341. Baskin C.C., Baskin J.M. Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. – San Diego, London, Boston, N.Y., Sidney, Tokyo, Toronto, 1998. – 666 p.
342. Christoph H. Untersuchungen über die mucotropen Verhältnisse der Ericales und die Keimung von *Pirolaceen* // Bein. Bot. Zbl. – 1921. – Bd. 38. – № 1. – S. 115-157.
343. Eichle A.W. Blüthendiagramme. – Leipzig, 1878. – Bd. II. – S. 154-176.
344. Fluck H. Über die Wertbestimmung pflanzlicher Schleimgroden // Bull. Galenica. – 1953. – Bd. 16. – S. 61-69.
345. Füller F., Suhl. *Epipactis* und *Cephalanthera* / Die Orchideen Deutschland.– Württemberg Lutherstadt: A.Ziemsenverlag, 1964. – № 5. – 52 S.
346. Gatsuk L.E. Age stages of plants of various growth form: a review // Ecology. – 1980. – Vol. 60. – № 4. – P. 675–696.
347. Gendej J. Флавоноиды, фенольные кислоты и кумарины из корней *Althaea officinalis* // Биология: РЖ / ВИНТИ, 1992. – 4 В 621.
348. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology. – London, 1988. – 742 p.
349. Grubb P.J. The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed banks and persistence of plant populations // Ann. zool. fenn. – 1988. – Vol. 25. – № 1. – P. 23-26.
350. Harborne J.B. The natural distribution in angiosperms of anthocyanins acylated with aliphatic dicarboxylic acids // Phytochemistry. – 1986. – Vol. 25. – № 8. – P. 1887-1894.
351. Harper J.L. The seed bank. Population biology of plants. – London; N.Y.: Acad. Press, 1977. – 892 p.

352. *Irmisch T.* Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. – Leipzig, 1853. – 82 S.
353. *Jacobson M.* Insecticides from plants // Agr. Handb. U.S. Dep. Agr. – 1958. – № 158. – P. 1-299.
354. *Käpylä M.* Amount and type of nectar sugar in some wild flowers in Finland // Ann. dot. fenn., 1978. – Vol. 15. – № 2. – P. 85-88.
355. *Kivenheimo V.I.* Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodenvegetation der Wälder Finlands // Ann. zool. Fenn, 1947. – Vol. 22. – № 2. – S. 1-180.
356. *Ko W.G., Kang T.H., Kim N.Y., Lee S.J., Kim Y.C., Ko G.I., Lee B.H.* Lavandulyflavonoids: a new class of in vitro apoptogenic agents from *Sophora flavescens* // Toxicol In Vitro. – 2000. – Vol. 14. – № 5. – P. 429-33.
357. *Kujala V.* Untersuchungen über die Wäldvegetation in Süd-und Mittelfinland. – Helsinki, 1926.
358. *Linkola K., Tiirikka A.* Über Wurzelsysteme und Wurzelausbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten // Ann. zool. Fenn, 1936. – Vol. 6. – № 6. – 207 S.
359. *Ninov S.T.* Состав корней *Althaea officinalis* Var «Russalra». Constituents of *Althaea officinalis* Var «Russalra» roots // Fitoterapia, 1992. – Vol. 63. – № 5. – P. 474 // Биология: РЖ / ВИНТИИ. – 1993. – 6 В 631.
360. *Pertulla U.* Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hain-, Wiesen- und Heinfeldvegetation // Ann. Acad. Sci. Fenn., 1941. – Bd. 58.
361. *Rauh W.* Die Bildung von Hypocotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. – 1937. – Bd. 4, № 24. – S. 1-553.
362. *Serov V, Jarvis C.* The typification of the Linnaean name *Atragene alpina* and *A.sibirica* (*Ranunculaceae*) // Taxon, 1988. – Vol. 37. – № 1. – P. 167-169.
363. *Silvertown J.W.* Introduction to plant ecology. – L., N.Y.: Acad. press. – 1982. – 209 p.
364. *Summerhayes V.S.* Wild *Orchis* of Britain. London: Collins, 1951. – 366 p.
365. *Velenovsky J.* Über die Keimpflanzen der Pirolaceen // Bull. Acad. Sci. Boheme. – 1905. – № 7. – S. 17-21.
366. *Velenovsky J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Bd. 2. – Praga, 1907. – S. 279-731.
367. *Yamamoto H.* Increases of secondary metabolite production in various plant cell cultures by co-cultivation with cork / A.Yato, K.Yazaki, H.Hayashi, G.Taguchi, K.Inoue // Biosci. Biotechnol. Biochem. – 2001. – Vol. 65. – № 4. – P. 853-860.
368. *Ziegenspeck H.* *Orchidaceae* – Stuttgart: Ulmer. Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften, 1936 – 740 S.

## СОДЕРЖАНИЕ

К 100-летию со дня рождения Т.А.Работнова. <i>Онипченко В.Г.</i> .....	5
Введение. <i>Жукова Л.А., Ведерникова О.П.</i> .....	14
Морфологические особенности плодов и семян лекарственных растений. <i>Воскресенская О.Л., Половникова М.Г., Сарбаева Е.В.</i> .....	18
<b>ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ</b> .....	<b>31</b>
<b>Деревья</b> .....	<b>31</b>
1. Онтогенез рябины сибирской ( <i>Sorbus sibirica</i> Hedl.). <i>Тищенко М.П.</i> .....	31
<b>Кустарники</b> .....	<b>37</b>
2. Онтогенез караганы древовидной ( <i>Caragana arborescens</i> Lam.). <i>Тищенко М.П.</i> .....	37
3. Онтогенез смородины темно-пурпуровой ( <i>Ribes atropurpureum</i> С.А.Мей). <i>Тищенко М.П.</i> .....	43
<b>Лианы</b> .....	<b>49</b>
4. Онтогенез княжика красивого, или сибирского ( <i>Atragene speciosa</i> Weinm.). <i>Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.</i> .....	49
<b>Кустарнички</b> .....	<b>53</b>
5. Онтогенез тимьяна Палласа ( <i>Thymus pallasianus</i> Н.Вг.). <i>Кулакова Ю.Ю.</i> .....	53
<b>ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ</b> .....	<b>57</b>
<b>Полукустарнички</b> .....	<b>57</b>
6. Онтогенез змееголовника кустарничкового ( <i>Dracocephalum fruticosum</i> Steph.). <i>Нозирова Г.Р.</i> .....	57
<b>ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ</b> .....	<b>61</b>
<b>Однолетники</b> .....	<b>61</b>
7. Онтогенез змееголовника вонючего ( <i>Dracocephalum foetidum</i> Bunge). <i>Нозирова Г.Р.</i> .....	61
<b>Многолетники</b> .....	<b>64</b>
<b>СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ</b>	
8. Онтогенез алтея лекарственного ( <i>Althaea officinalis</i> L.). <i>Османова Г.О.</i> .....	64
9. Онтогенез змееголовника иноземного ( <i>Dracocephalum peregrinum</i> L.). <i>Нозирова Г.Р.</i> .....	71
10. Онтогенез лядвенца печорского ( <i>Lotus peczoricus</i> Min. et Ulle). <i>Тетерюк Л.В., Барменков Е.В.</i> .....	75
11. Онтогенез панцерины шерстистой ( <i>Panzeria lanata</i> (L.) Sojak). <i>Астаиенков А.Ю., Чермушкина В.А.</i> .....	79
12. Онтогенез шалфея мускатного ( <i>Salvia sclarea</i> L.). <i>Кулакова Ю.Ю.</i> .....	83
<b>ДЛИННОКОРНЕВИЩНО-СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ</b>	
13. Онтогенез софоры желтоватой ( <i>Sophora flavescens</i> Soland.). <i>Санданов Д.В.</i> .....	88

#### КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ

14. Онтогенез башмачка крупноцветкового (*Cypripedium macranthon* Sw.).  
**Быченко Т.М.** ..... 95
15. Онтогенез воронца колосистого (*Actaea spicata* L.) **Барыкина Р.П.,  
Чубатова Н.В.** ..... 101
16. Онтогенез гирчовника татарского (*Conioselinum tataricum* Hoffm.).  
**Волкова Л.В.** ..... 106
17. Онтогенез змееголовника крупноцветкового (*Dracocephalum grandiflorum* L.). **Нозирова Г.Р.** ..... 111
18. Онтогенез родиолы ирмельской (*Rhodiola iremelica* Boriss.). **Ишму-  
ратова М.М.** ..... 114
19. Онтогенез тайника яйцевидного (*Listera ovata* (L.) R. Br.). **Фардее-  
ва М.Б., Исламова Г.Р.** ..... 121

#### КИСТЕКОРНЕВЫЕ

20. Онтогенез лютика едкого (*Ranunculus acris* L.). **Жукова Л.А.** ..... 126

#### КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ – СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ

21. Онтогенез гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng.). **Полетае-  
ва И.И.** ..... 130
22. Онтогенез змееголовника поникшего (*Dracocephalum nutans* L.).  
**Нозирова Г.Р., Черемушкина В.А.** ..... 134
23. Онтогенез женьшеня обыкновенного (*Panax ginseng* С.А.Мey.).  
**Ведерникова О.П.** ..... 137

#### КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ – ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫЕ

24. Онтогенез схизонепеты многонадрезной (*Schizonepeta multifida* (L.) Brig.).  
**Отмахов Ю.С., Черемушкина В.А.** ..... 144
25. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.). **Закам-  
ская Е.С., Сकोчилова Е.А., Николаев А.Н.** ..... 149

#### ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫЕ

26. Онтогенез вероники дубравной (*Veronica chamaedrys* L.). **Сави-  
ных Н.П.** ..... 153
27. Онтогенез грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.). **Полян-  
ская Т.А., Романова О.Ю., Ведерникова О.П.** ..... 161
28. Онтогенез дремлика широколистного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz).  
**Фардеева М.Б., Исламова Г.Р.** ..... 169
29. Онтогенез лапчатки двувильчатой (*Potentilla bifurca* L.). **Басар-  
гин Е.А., Годин В.Н.** ..... 174
30. Онтогенез ортилии однобокой (*Orthilia secunda* (L.) House). **Полян-  
ская Т.А., Зуева Н.В., Ведерникова О.П.** ..... 178
31. Онтогенез пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra* (L.)  
Rich.) **Фардеева М.Б., Исламова Г.Р.** ..... 186
32. Онтогенез сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.).  
**Шестакова Э.В., Павлова И.А.** ..... 191

<i>КЛУБНЕОБРАЗУЮЩИЕ</i>	
33. Онтогенез калипсо луковичной ( <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes). <b>Быченко Т.М.</b> .....	196
<i>ЛУКОВИЧНЫЕ РАСТЕНИЯ</i>	
34. Онтогенез лука голубого ( <i>Allium caeruleum</i> Pall.). <b>Чермушкина В.А.</b> .....	202
35. Онтогенез лука тюльпанолистного ( <i>Allium tulipifolium</i> Ledeb.). <b>Ишмуратова М.М.</b> .....	206
<b>Заключение. Жукова Л.А., Османова Г.О.</b> .....	<b>210</b>
<b>Список латинских названий растений</b> .....	<b>211</b>
<b>Список русских названий растений</b> .....	<b>212</b>
<b>Список видов растений, онтогенезы которых опубликованы в четырех томах «Онтогенетического атласа лекарственных растений»</b> .....	<b>213</b>
<b>Литература</b> .....	<b>219</b>

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС  
ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

ТОМ IV

Научное издание

Литературный редактор

***Е.Г.Смоляр***

Компьютерная верстка

***С.Н.Бастраковой***

Лицензия

ИД № 06434 от 10 декабря 2001 г.

Тем. план 2004 г. № 168.

Подписано в печать 15.11.2004 г. Формат 60x84/16.

Усл.-печ.л. 13, 95. Уч.-изд.л. 10,15.

Тираж 300. Заказ № 862.

Оригинал-макет подготовлен к печати на юридическом факультете  
Марийского государственного университета  
424000 г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1.

Отпечатано ООО «Стринг»

424002 г. Йошкар-Ола, ул. Коммунистическая, д. 31, офис 113.