



Е.М. Олейникова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

**СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ
ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ
ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ**



Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный аграрный
университет имени императора Петра I»

Е. М. Олейникова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ
СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ
ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Монография

Воронеж
2014

Печатается по решению научно-технического совета
Воронежского государственного аграрного университета

УДК 581.43+574.3.913

ББК 28.592.72.430.31

О 532

Ответственный редактор

М.В. Марков, академик РАН, д-р биол. наук, профессор
Московского педагогического государственного университета (МПГУ)

Рецензенты:

В.А. Агафонов, д-р биол. наук, зав. кафедрой ботаники и микологии
Воронежского государственного университета (ВГУ);

Д.И. Щедрина, д-р с.-х. наук, профессор кафедры растениеводства,
кормопроизводства и агротехнологий Воронежского государственного
аграрного университета (ВГАУ)

Олейникова Е.М.

О 532 Онторморфогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области: монография / Е.М. Олейникова. – Воронеж: ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2014. – 366 с.

ISBN 978-5-7267-0717-4

В монографии отражены результаты многолетних исследований обширной биоморфологической группы – стержнекорневых травянистых видов, произрастающих на территории Воронежской области. Проведена их комплексная оценка, включающая изучение видового состава, классификацию структурного разнообразия стержнекорневой биоморфы, исследование хода онторморфогенеза модельных видов и поливариантности развития особей. На основе обширного фактического материала изучена структура ценопопуляций стержнекорневых видов и оценена сопряженность биоморфологических и популяционных характеристик.

Монография предназначена для специалистов в области ботаники, популяционной биологии, экологии, она также может быть использована магистрами и аспирантами соответствующих специальностей.

Табл. 36. Ил.47. Библиогр.: 752 назв.

ISBN 978-5-7267-0717-4

© Е.М. Олейникова, 2014

© ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2014

ПРЕДИСЛОВИЕ

Представляемая монография является результатом многолетнего детального погружения автора в растительный мир Воронежской области с одной стороны и биоморфологию, популяционную биологию, изучение индивидуального развития растений – с другой. Главный вывод, который автор хотел бы озвучить по результатам данного погружения, отнюдь не оригинален – природа вообще и растения в частности очень многообразны и никакой исследователь не сможет сказать, что полностью, раз и навсегда, составил представление по тому или иному вопросу. Природа всегда оставляет нам некую загадку, которую мы, ботаники, облачаем в научные термины – поливариантность развития, дуализ жизненной формы, динамика растительности, сукцессии, флуктуации, адвентивные виды, сезонные и разногодичные смены и т.п. Наверное, в этом и состоит прелесть окружающего нас мира и профессии ученого – всегда есть возможность идти вперед, делать новые выводы на основе выявленных закономерностей, не переставать удивляться и делиться своим удивлением с окружающими. Мои многолетние экспедиции по территории области стали настолько важной и привычной частью жизни, самостоятельными сами по себе, что потребовались существенные волевые усилия, чтобы оформить все разрастающиеся материалы в зримый результат – собственно, он-то и представлен вашему вниманию.

Для территории Воронежской области было последовательно составлено три монографические сводки флоры (Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Григорьевская, Прохорова, 2006), причем следует отметить, что за 30 лет, прошедшие к моменту составления последней, список видов существенно расширился (с 1922 до 2187) прежде всего за счет адвентивного компонента. И в настоящее время регулярно публикуются сведения (Агафонов и др., 2011, 2012) о нахождении новых видов на территории области. Очевидно, что к настоящему времени богатая и разнообразная флора Воронежской области хорошо изучена, чего нельзя сказать о биоморфологических и популяционных характеристиках отдельных видов. В последние десятилетия появились сведения о

жизненных формах, особенностях структуры и динамики ценопопуляций некоторых видов на данной территории, но пока еще нет сколько-нибудь заметных принципов, на основе которых можно объединить эти исследования.

Нами предлагается следующий алгоритм действий при проведении ботанических исследований, направленных на расширение представлений об эколого-морфологическом аспекте флоры: постоянный мониторинг флористического состава на региональном уровне → анализ жизненных форм и характеристика основных типов биоморф в составе региональной флоры → оценка структурного разнообразия видов внутри выделенных биоморф → описание онтоморфогенеза отдельных видов → исследование структуры и динамики ценопопуляций модельных видов → анализ адаптивных стратегий видов и основных принципов формирования растительности региона. В качестве пилотного проекта предлагаем данную работу, содержащую биоморфологическую и популяционную характеристику отдельно взятой биоморфы, широко представленной во флоре Воронежской области – стержнекорневых травянистых растений.

Безусловно, как и любая работа в начале пути, она должна быть обсуждена с коллегами. Отдельно хочется обратить внимание на достаточно внушительный список литературы и включение отдельных цитат при обсуждении особо значимых, на взгляд автора данной работы, вопросов. Признаюсь, это было сделано намеренно с простой и очевидной целью: мне хотелось как можно более полно осветить выбранную биоморфологическую группу – как с точки зрения уже существующих работ, так и в плане собственных исследований. Многие из цитированных источников не так-то просто было раздобыть, в последние годы даже сотрудники библиотек охладели к журналам и монографиям первой трети – середины прошлого века, норовя запрятать их в труднодоступные для них самих же хранилища. Поэтому, собрав в библиотеках разных организаций и городов достаточно обширный материал, я не смогла удержаться от соблазна упомянуть или процитировать его. Одновременно считаю актуальным отразить и современное состояние исследований по выбранному направлению, поскольку оно позволяет составить

представление об объемах уже выполненных работ ботаниками России и других стран, подпитывает новыми идеями. Еще один кажущийся мне важным момент – научное предвидение, развитие высказанных ранее идей. Думаю, многим коллегам знакомо это чувство – вдруг обнаружить в статье или книге некий посыл, предположение или утверждение, обращенное как будто лично к вам, поскольку оно касается ваших исследований сегодняшнего дня. Поэтому назначение некоторых цитат заключено в стремлении показать последовательность, связь ботанических работ прошлого и настоящего времени.

С чувством огромной признательности я хотела бы упомянуть всех коллег, которые на разных этапах работы оказывали мне всестороннюю помощь, делились опытом, вселяли уверенность в правильности выбранного направления. Это прежде всего мои учителя – доктора биологических наук, профессора Валерий Григорьевич Артюхов, Анатолий Владимирович Никулин и ныне покойный Константин Филиппович Хмелев, которые еще в конце прошлого века сформировали меня как исследователя, определив задачи на многие годы вперед. Это мои коллеги по кафедре биологии и защиты растений Воронежского государственного аграрного университета им. императора Петра I, а также ботаники и экологи вузов и научно-исследовательских учреждений Воронежа, Твери, Йошкар-Олы, Москвы, Санкт-Петербурга, Екатеринбурга, Владивостока, Новосибирска и других городов. Со многими из них за многолетний период общения мы стали близкими друзьями. Я глубоко признательна за ценные консультации, помощь в определении отдельных видов и моральную поддержку докторам биологических наук, профессорам Владимиру Александровичу Агафонову и Наталии Николаевне Поповой и доктору географических наук, профессору Анне Яковлевне Григорьевской. Отдельное спасибо академику РАЕН, доктору биологических наук, профессору Михаилу Витальевичу Маркову, доктору биологических наук, профессору Гюльнаре Оруджкзы Османовой и Михаилу Викторовичу Ушакову.

Я благодарна своей семье, родным и близким за интерес, который они проявляли к моей научной работе. Их вопросы заставляли меня идти вперед, чтобы иметь видимые результаты,

которые возможно представить в доступной и внятной форме. С искренней любовью и щемящей грустью я обращаюсь к светлой памяти моего отца Михаила Александровича – еще в раннем детстве он сумел привить мне любовь к растениям, которая определила не только мою профессию, но и образ жизни. Я от всей души благодарю свою дорогую мамочку Марию Степановну – ее жизненный опыт, безграничный оптимизм и вера в меня давали новые силы и согревали даже в самые сложные периоды. Меня всегда поддерживал мой брат Сергей. Огромную признательность я выражаю своему любимому мужу Игорю Анатольевичу – за его терпение, помощь и поддержку в течение всех этих лет. Работа со стержнекорневыми растениями порой требовала значительных физических усилий и мой супруг, имея техническое образование, очень скрупулезно и методически верно помогал мне в сборе материала. За моей спиной всегда была моя семья и только благодаря родным мне людям осилен путь длиной в два десятка лет.

ВВЕДЕНИЕ

Освоение земной поверхности высшими растениями сопровождалось непрерывным образованием новых биологических форм, все более высокоорганизованных, приспособленных к постоянно меняющимся условиям жизни. При этом эволюция каждой группы растений шла не только по пути образования все новых **видов**¹, сменяющихся в течение геологической истории, но и определенных биологических или **жизненных** форм растений, несущих в их биологии и внешнем облике неизгладимую печать воздействия господствующих почвенно-климатических и ценологических условий.

И.Г. Серебряков (1955, с. 71)

Последние полвека развития ботанической науки можно с полным правом считать временем рассвета биоморфологии – учения о жизненных формах. За этот период не только были разработаны новые методические приемы и уточнены многие вопросы терминологии, но и сформировалось четкое восприятие растения как модульной системы, состоящей из разнокачественных морфологических единиц – метамеров. Появилось большое количество работ, в которых охарактеризованы основные типы биоморф растений и на обширном фактическом материале показана возможность смены жизненных форм как в процессе онтогенетического развития, так и в зависимости от экологических условий. Полагаем, что тем самым были созданы успешные предпосылки для детального биоморфологического анализа региональных флор.

Актуальность биоморфологических исследований обусловлена не только тем, что они расширяют представления о биоразнообразии растений, но и возможностью установить общие закономерности строения и выявить основные адаптационные механизмы видов. Кроме того, многие признаки жизненных форм имеют таксономическое значение, используются для разработки классификаций различного ранга и выявления основных закономерностей формирования и развития фитоценозов.

Целью настоящей работы была комплексная оценка обширной биоморфологической группы – стержнекорневых расте-

¹ Здесь и ниже выделено автором.

ний, произрастающих на территории Воронежской области. Для достижения означенной цели автором были поставлены и решены как научно-исследовательские, так и методические задачи.

В частности, **основными научно-исследовательскими задачами** были следующие.

1. Выявление и последующая классификация структурного разнообразия видов стержнекорневой биоморфы.

2. Изучение онто- и морфогенеза отдельных модельных видов и анализ поливариантности развития особей с учетом особенностей их структурной организации.

3. Исследование структуры ценопопуляций стержнекорневых видов и оценка сопряженности биоморфологических и популяционных характеристик.

Полагаем, что определенную научную новизну работе придает региональный аспект, поскольку обширная биоморфологическая группа, составляющая более 30% от всей флоры области, рассмотрена через призму конкретных условий – географических, почвенно-климатических и эколого-ценотических. Давно известно, что в различных географических областях экология видов существенно меняется, поскольку она преломляется через конкретные биотические и абиотические факторы. Воронежская область, располагаясь на рубеже двух ботанико-географических зон – лесной и степной, характеризуется значительной площадью, богатым флористическим составом и гетерогенностью ландшафтно-экологических условий.

Среди **методических задач** на первое место выдвигалось составление обзора первичной научной информации, опубликованной в изданиях различного ранга, отражающей степень изученности и дающей представление о современном состоянии вопроса касательно биоморфы стержнекорневых видов. Нам было интересно проследить, каким образом за последнее столетие происходило накопление фактического материала (прежде всего в СССР и России, но и не только), расширялись представления самих исследователей, возникали научные школы, все больше регионов (территорий) и видов оказывались вписанными в ботаническую летопись в плане изучения биоморфологического со-

става флоры вообще и онтогенеза отдельных видов растений в частности.

В рамках одной работы было достаточно проблематично охватить все ботанические и экологические аспекты, касающиеся данной биоморфологической группы, некоторые вопросы пока еще не рассмотрены. В частности, отсутствует эколого-ценотическая характеристика представителей стержнекорневой биоморфы, лишь в общих чертах затронуты механизмы формирования адаптивных стратегий видов. Имеется немало фактического материала по данным и некоторым другим направлениям, работа по его оценке и анализу еще продолжается. Автор с благодарностью готов принять любые конструктивные замечания и обсудить все возникшие вопросы по e-mail-адресу: cichor@agronomy.vsau.ru.

ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

1.1. Географическое положение, геологическое строение и рельеф

Воронежская область расположена на юго-западе европейской части России между $49^{\circ} 34'$ и $52^{\circ} 06'$ северной широты и $38^{\circ} 09''$ и $42^{\circ} 55'$ восточной долготы. Она находится в центральной части Восточно-Европейской (Русской) равнины, на стыке Среднерусской и Калачской возвышенностей и Окско-Донской равнины. Протянувшись с севера на юг на 277,5 км, а с запада на восток на 352 км, область занимает пространство в 52,4 тыс. км² (Атлас Воронежской области, 1994), что составляет около трети площади всего Центрально-Черноземного региона.

Воронежская область включает 32 района (в том числе 1 город-район – Борисоглебск), на территории которых находятся 7 городов областного и 8 городов районного подчинения. Административный центр – Воронеж – город с населением 1 000 000 человек (данные Госкомстата на 17.12.2012 г.). Городской округ город Воронеж, объединяясь с близлежащими территориями – городским округом город Нововоронеж и муниципальными районами Семилукский, Новоусманский, Каширский, Рамонский и Хохольский, образует агломерацию, численность которой существенно превышает 1 500 тыс. человек. В настоящее время, согласно данным Госкомстата России за 2012 год, население области составляет 2 331 тыс. человек, при средней плотности 44,6 человека на 1 км².

Воронежская область на севере и северо-востоке граничит с Липецкой и Тамбовской, на западе – с Белгородской и Курской, на востоке – с Саратовской и Волгоградской, на юго-востоке – с Ростовской и на юго-западе – с Луганской областями. Изучению геологического строения и рельефа Воронежской области, а также отдельных ее частей и районов посвящено большое количество специальных статей и работ обобщающего характера (Мильков, 1950, 1952; 1957, 1961; Ежов, 1952; Лесостепь и степь, 1953; Физико-географическое районирование ..., 1961; Раскатов, 1969; Грищенко, 1963; 1970; Калачская возвышенность, 1972; Михно, 1976, 1985; До-

лина Дона ..., 1982; Курдов, 1984; Мильков и др., 1994). Территория области прошла длительный и сложный путь геологического развития, который находит свое отражение в ее современных ландшафтно-экологических особенностях, в свою очередь, накладывающих отпечаток на растительный покров. Особенности геологического строения территории Воронежской области определяются ее положением на юго-восточных склонах Воронежской антеклизы, представляющей собой поднятие Русской платформы. Фундамент Воронежской антеклизы сложен докембрийскими породами, которые на территории области залегают на глубинах от 10 до 300 м. Они представлены гнейсами, сланцами, гранитоидами и гранитами. На поверхность земли граниты выходят в четырех пунктах по правобережью Дона южнее г. Павловска. Докембрийские породы на всей территории области прикрываются толщей осадочных пород среднего и верхнего девона мощностью свыше 100 м. Часть девонских отложений выходит на поверхность земли – по правому берегу Дона выше села Гремяче, по берегам рек Девица, Ведуга, Воронеж и многочисленным оврагам. Они представлены здесь глинами, известняками, песчаниками и песками. На водоразделе Дон–Воронеж девонские отложения размыты, местами их поверхность опускается ниже уровня рек на 40 – 50 м.

Юрские отложения, сложенные темноцветными глинами и сидеритом, и каменноугольные отложения, представленные известняками с прослойками углей, нигде не выходят на земную поверхность. Следующими по мощности за покровами четвертичных отложений на территории Воронежской области следуют породы меловой системы. В северо-восточной части области меловые породы прикрываются мощной толщей третичных и четвертичных отложений, в северо-западных и особенно южных районах они повсюду выходят на поверхность по склонам речных долин, балок и оврагов. Меловые отложения представлены как нижним, так и верхним мелом. Нижний мел составляют песчаные и песчано-глинистые осадки, относимые к альбу и апту; они распространены почти повсеместно, хотя на поверхность выходят только в северо-западной части области, по Дону и Ведуге. Верхнемеловые отложения представлены морскими осадками трех ярусов (сеноманским, туронским и сенонским) и слагаются

из кварцевых песков, песчаников, мергелей и писчего мела. Выходы их можно наблюдать на обширных территориях правобережья Дона, в северо-западных и юго-западных районах области, так же по левобережью Дона в пределах Калачской возвышенности. Общая мощность отдельных слоев составляет от 15 до 30 м, достигая в отдельных местах 70 и даже 100 м. Наличие на юге области достаточно обширных по площади меловых обнажений объясняется тем, что эта территория не была покрыта ледником.

Третичные отложения представлены, главным образом, нижнетретичными породами, или палеогеном, осадки которых слагаются из разнообразных пестроцветных глин (в том числе зеленых, синеватых и охристых оттенков), песков и песчаников, их максимальная мощность достигает 50 м. Нижнетретичные отложения наибольшей мощности сохранились только на водоразделах, в долинах и балках они сильно размыты. Верхнетретичные породы, или неоген, сложены в основном глинами и песками толщиной до 80-100 м.

История четвертичного периода характеризуется наступлением ледников с севера, которые в период наибольшего оледенения захватили почти всю территорию области, за исключением ее южных и юго-западных районов. Вся поверхность, захваченная ледником, была покрыта слоем морены в виде валунного суглинка. Позднее значительная часть моренного покрова была перемыта водой и образовала самые верхние слои безвалунного, так называемого покровного суглинка, на которых сформировался современный почвенный покров. Во внеледниковой части области с начала неогена шел непрерывный процесс выветривания песчано-глинистых пород, также приведший к образованию подпочвенных суглинков.

В тесной зависимости от геологического строения находится рельеф местности, который на территории Воронежской области крайне неоднороден, так как область разделяется на две неравные части: возвышенную и низменную. К возвышенной части относится все правобережье Дона, представляющее собой восточный край Среднерусской возвышенности, а также Калачская возвышенность, расположенная на юго-востоке области между долинами рек Дона и Хопра. Низменная часть занимает

северо-восточные районы, расположенные к востоку от долины рек Воронежа и Дона. Она представляет собой южную часть Окско-Донской равнины, разделяющей Среднерусскую и Приволжскую возвышенности. Наивысшие точки поверхности в пределах области находятся в окрестностях Нижнедевицка, достигая 268 м над уровнем моря. Наиболее низкие точки, около 60 м абсолютной высоты, соответствующие уровню Дона, находятся на крайнем юго-востоке. Таким образом, колебания высот в пределах области достигает 200 м.

Возвышенное правобережье Дона представляет собой сильно расчлененную долинной и балочной сетью возвышенную волнистую равнину. Относительные высоты здесь достигают 80 – 100 м. Поверхность водоразделов почти всюду находится на высоте от 200 до 220 м над уровнем моря. Речные долины имеют преобладающее направление с запада на восток. Широкое распространение здесь имеют эрозионные формы рельефа: междуречные плато, речные долины, балки, овраги. Реже встречаются формы рельефа неэрозионного происхождения – карстовые воронки, оползни, суффозионные западины, а также антропогенные формы – курганы, карьеры, дорожные выемки и др. Густота овражно-балочной сети составляет 0,6 – 0,8 км на 1 м².

Калачская возвышенность представляет собой также сильно расчлененное долинами и балками плато, высота которого лежит в пределах от 200 до 230 м, достигая в наивысшей точке 238 м над уровнем моря. Ее долины имеют, в отличие от правобережной части области, меридиональное или близкое к нему направление. Основными рельефообразующими породами являются мело-мергельные отложения, перекрытые на водоразделах значительной толщиной неогеновых и четвертичных отложений. Значительное распространение на этой территории получили оползневые процессы, а под воздействием эрозионных процессов образовались не только многочисленные балки и овраги, но и крупные останцы. Густота овражно-балочной сети наибольшая для всей территории области и составляет от 0,5 до 1,2 км на 1 м².

Низменная северо-восточная часть области представляет собой плоскую равнину, расположенную в среднем на высоте 150 м над уровнем моря, ее характерной чертой является мери-

диональное направление речных долин и водоразделов. Междуречья нередко имеют характер плоских поверхностей, на которых широко распространены незначительные по глубине блюдцеобразные понижения – западины; многие из них заболочены. Густота овражно-балочной сети составляет 0,3 – 0,4 км на 1 м².

Минерально-сырьевая база Воронежской области представлена месторождениями нерудного сырья, в основном строительными материалами (пески, глины, мел, граниты, цементное сырье, охра, известняк, песчаник) особенно в западных и южных районах региона. На территории Семилукского, Хохольского и Нижнедевицкого районов имеются запасы фосфоритов, в южных и западных районах сосредоточены значительные запасы мела. В области имеются существенные запасы никеля, меди и платины. Поскольку разработка данных месторождений может вызвать серьезные экологические проблемы, подготовительные работы по освоению месторождений, начавшиеся в 2012 г., вызвали широкий общественный резонанс.

Вся территория области расположена в средней части бассейна реки Дон, которая является главной артерией области и прорезает ее с северо-запада на юго-восток на протяжении более 500 км, образуя бассейн площадью 422 000 км². Все остальные реки области являются притоками Дона, наиболее крупные из них – Воронеж, Битюг, Хопер, Икорец, Осередь, Потудань, Девица, Тихая Сосна, Толучеевка, Ведуга, Черная Калитва. Всего в области 829 водотоков, в том числе 233 реки длиной свыше 10 км. Речные долины имеют ясно выраженную асимметрию склонов: правобережные склоны большей частью умеренно крутые, левобережные – преимущественно пологие. Крутые склоны долин нередко лишены почвенного покрова и на поверхность выходят мощные толщи обнажившейся коренной породы. По своему режиму реки области относятся к типу равнинных. Ресурсы подземных вод Воронежской области составляют 854 000 м³/сутки.

Водораздельные озера встречаются редко. Это преимущественно небольшие водоемы карстового и суффозионного происхождения. В области широко распространены водоемы антропогенного происхождения – пруды, число которых свыше 2000, а также Воронежское водохранилище площадью 70 км² и средней глубиной 2,9 м.

1.2. Климат

Сведения о климатических условиях Воронежской области приводятся по ряду справочных изданий (Агроклиматические ресурсы ..., 1972; Агрометеорологический бюллетень ..., 1993 – 1996; 2004-2008; Атлас Воронежской области, 1994 и др.). Климат умеренно континентальный и характеризуется жарким и сухим летом и умеренно холодной зимой с устойчивым снежным покровом и хорошо выраженными переходными сезонами.

Одним из важных для нормального роста и развития растений, прохождения ими всех фаз являются термические показатели и приход солнечной радиации, которые в целом благоприятны. Так, сумма температур воздуха за период со среднесуточной температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляет в среднем около 2700° . Годовой приход суммарной солнечной радиации составляет 90 ккал/см^2 на северо-западе и 96 ккал/см^2 на юго-востоке; годовое число часов солнечного сияния – от 1740-1780 до 1950 соответственно. Продолжительность вегетационного периода (с температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$) от 180 дней на севере и до 200 дней на юге. Безморозный период составляет 138-148 дней. Средняя годовая температура в пределах области изменяется от $+4,5^{\circ}\text{C}$ в северных районах до $+6,9^{\circ}\text{C}$ в южных. Самый теплый месяц года – июль (средняя температура от $+19,3^{\circ}\text{C}$ на севере до $+22,5^{\circ}\text{C}$ на крайнем юге), самый холодный – январь (средняя температура от $-10,9^{\circ}\text{C}$ на северо-востоке до $-8,2^{\circ}\text{C}$ на юго-востоке). Переход температуры через 0°C к более высоким значениям весной происходит на севере области в конце третьей, а на юге – в начале третьей декады марта, к более низким значениям осенью – на севере в первой, на юге во второй декадах ноября. Летний сезон со среднесуточной температурой $+15^{\circ}\text{C}$ длится на севере области 99 дней (Эртиль), а на юге – 122 дня (Богучар).

Большая часть области относится к зоне недостаточного увлажнения. Среднегодовая сумма осадков уменьшается с северо-запада на юго-восток с 600-650 до 400-450; на крайнем востоке местами снижается до 400 мм. Особенность климата нашей области состоит в неустойчивости увлажнения, в среднем на два года с достаточным увлажнением приходится один засушливый. В целом

повсеместно годовая сумма осадков значительно ниже величины испарения. Устойчивый снежный покров устанавливается обычно не ранее декабря и сохраняется до середины или конца марта, то есть в течение 120-130 дней на севере и 100-110 дней на юге. Его высота в конце зимы на севере достигает 25-30, на юге – 10-15 см.

Наибольшая скорость ветра наблюдается в зимнее время, наименьшая – летом. Осень и зима характеризуются преобладанием южных и западных ветров; весной преобладает южное и восточное направление; для лета характерны северо-западные, западные и юго-западные ветры. В теплое время года, особенно в южной половине области, наблюдаются суховеи.

Таким образом, климат на территории Воронежской области неоднороден и закономерно изменяется с северо-запада и севера на юго-восток и юг в сторону повышения температуры, уменьшения количества осадков, увеличения испаряемости и ухудшения водного режима почв.

1.3. Почвы

Воронежская область, занимая центральную часть черноземной зоны, характеризуется своеобразными природными и хозяйственными условиями, которые и определили современное направление в почвообразовательном процессе и формировании почвенного покрова. Начало изучению почв Воронежской области положили В.В. Докучаев, К.Д. Глинка, Н.М. Сибирцев, исследования которых относятся к концу XIX – середине XX в (Докучаев, 1892; Глинка, 1893, 1921; Сибирцев, 1951, 1953). Современные представления о почвах области базируются на работах П.Г. Адерихина (1952, 1963, 1974), Н.П. Лебедева (1953), Б.П. Ахтырцева (1976, 1982, 1985) и других исследователей (Ахтырцев А.Б. и др., 1981; Ахтырцев Б.П. и др., 1985; Ахтырцев Б.П., Ахтырцев А.Б., 1993).

На территории области преобладающее развитие получили почвы черноземного типа, которые являются зональными и чередуются с севера на юг в следующем порядке: выщелоченные, типичные, обыкновенные и южные черноземы. Среди них, в силу неоднородности местных условий почвообразования и раз-

личного их сочетания, довольно широко распространены в виде небольших полос и пятен интразональные почвы: солонцовые, серые лесные, дерново-подзолистые, перегнойно-карбонатные, аллювиальные, болотно-луговые и многие другие, создающие существенную пестроту почвенного покрова.

Зональные выщелоченные черноземы получили господствующее распространение на сравнительно небольшой территории области в Семилукском и Хохольском районах. Здесь же пятнами разной величины и формы залегают типичные мощные и среднемощные черноземы. На легких материнских породах под лесом залегают дерново-подзолистые почвы; на тяжелых материнских породах в пониженных элементах рельефа располагаются оподзоленные черноземы, темно-серые и серые лесные, лугово-болотные, лугово-черноземные, пойменные и песчаные почвы.

Типичные черноземы являются главным фоновым компонентом структуры почвенного покрова северной лесостепной части и занимают около половины площади области. Они отличаются наибольшей распаханностью, достигающей 96% всей их площади на сельскохозяйственных угодьях. Типичные черноземы занимают наиболее выровненные места (водораздельные плато и слабо выраженные склоны водоразделов), а по отрицательным элементам рельефа залегают выщелоченные черноземы, которые вместе с типичными черноземами создают ясно выраженную комплексность. Кроме выщелоченных черноземов интразонально залегают оподзоленные черноземы, приуроченные к лесным массивам, серые лесные почвы – в понижениях на легких материнских породах, оподзоленные супеси – в хвойных лесах. В блюдцах и микрозападинах располагаются солонцы, солончаки и солоди. Также встречаются лугово-черноземные, аллювиальные и другие почвы.

Обыкновенные черноземы, занимающие примерно 40% всей территории области, обособлены в виде самостоятельной подзоны, которая широкой полосой тянется с юго-запада на северо-восток южнее линии Борисоглебск – Новохоперск – Таловая – Лиски – Острогожск. Интразонально, в виде больших и малых пятен, здесь встречаются выщелоченные, типичные, южные, карбонатные, солонцеватые, оподзоленные черноземы, лу-

гово-черноземные почвы, луговые, болотно-луговые, серые лесные, дерново-подзолистые, солонцовые, аллювиальные, эродированные, песчаные и другие почвы. Однако следует отметить, что сопутствующие почвы занимают лишь десятые доли и единицы процентов, абсолютно преобладающими на территории всей подзоны являются обыкновенные черноземы.

На крайнем юге и юго-востоке области размещается подзона южных черноземов, которые в комплексе с маломощными обыкновенными черноземами занимают пространство в пределах Богучарского и Калачеевского районов. При этом на незасоленных материнских породах южные черноземы занимают ровные и слегка повышенные участки, а обыкновенные черноземы – микропонижения. В подзоне наряду с зональными почвами в блюдцах залегают солонцы и солончаки; на надлуговых террасах – песчаные и супесчаные почвы различной степени гумусированности; в пределах древнеаллювиальных долин рек – лугово-черноземные, черноземно-луговые и лугово-болотные почвы; на легких суглинках – выщелоченные черноземы.

Такое разнообразие почв на территории области обусловлено изменением местных условий почвообразования и их различным сочетанием в пространстве и во времени. В этом сыграли большую роль растительность, материнские породы, рельеф, грунтовые и поверхностные воды.

1.4. Растительный покров

Исследованию растительного покрова Воронежской области посвящены труды таких крупных ученых, как Б.А. Келлер, В.В. Алехин, В.Р. Вильямс, Г.Ф. Морозов, Б.М. Козо-Полянский, но наиболее полно растительный покров исследуемой территории охарактеризован Н.С. Камышевым (1948, 1952, 1953, 1961, 1963, 1965, 1978) и Н.С. Камышевым и К.Ф. Хмелевым (1976). В последние десятилетия появились работы, как уточняющие сводки современной флоры области, ее отдельных регионов или компонентов (Хмелев, 1985; Тихомиров, 1987; Хлызова, 1997, 1999; Григорьевская, 2000; Хлызова, Агафонов, 2001, 2003; Хмелев, Хлызова, 2002; Григорьевская и др, 2004; Григорьевская, Прохорова, 2006; Агафонов и др., 2012), так и характеризующие расти-

тельный покров определенных территорий, представляющих большой интерес в силу своей специфичности (Кунаева, 1985; Чернобылова, 1997; Хмелев, Кунаева, 1999; Агафонов, 2000, 2002, 2003, 2004, 2006; Паршутина, 2012 и др.).

Согласно схеме ботанико-географического районирования европейской части бывшего СССР (Исаченко, Лавренко, 1980), исследуемая территории входит в Голарктический доминион, Евразийскую степную область, Восточноевропейскую лесостепную провинцию, Среднерусскую (Верхнедонскую) подпровинцию. В свою очередь, ботанико-географическое подразделение самой области (Камышев, Хмелев, 1976) позволило выделить три провинции: 1) наименее обширную Среднерусскую дубово-сосновую, включающую один округ и два района – Усманский район зеленомошных сосновых и осоковых дубовых лесов и Бобровский район лишайниковых сосновых и осоковых дубовых лесов; 2) Среднерусскую лесостепную, включающую два округа по одному району в каждом – Хохольский район пролесковых дубрав и перистоковыльно-типчакowo-разнотравных степей и Аннинский район снытеевых дубрав, лесостепного комплекса и перистоковыльно-типчакowo-разнотравных степей; 3) Южнорусскую степную с одним округом и двумя районами – Россошанский район тырсовых и типчакowych степей и Богучарский район лессинговоковыльных и типчакowych степей.

Северная часть области расположена в лесостепной зоне, а южная – в степной. Граница между ними проходит с запада на восток по реке Тихая Сосна и далее в направлении Лиски – Каменная степь – Новохоперск – Поворино. Характерный ландшафт лесостепи в северной части области образован чередованием дубрав и степей; водоразделы южной части области в прошлом были заняты степью. В настоящее время естественная растительность на значительных пространствах уступила место сельскохозяйственным культурам. Распаханность территории области составляет порядка 80 %.

Водораздельные дубравы и степи имеют зональные типы растительности, связанные соответственно с серыми лесными суглинками и черноземными почвами. На других элементах рельефа и почвах размещены экстразональные и интразональные сообщества.

Леса, занимавшие в прошлом большую территорию, в настоящее время покрывают только 10 % территории области. Среди них преобладают (54,2% от всей покрытой лесом площади) дубравы – нагорные, байрачные, водораздельные и пойменные. Наибольшее распространение получили нагорные и байрачные дубравы, которые фрагментарно встречаются по правобережьям рек и склонам балок. Среди них Теллермановский лес (36,5 тыс. га), Шипов лес (более 32 тыс. га), Воронежская нагорная дубрава (3 тыс. га). Флора дубрав насчитывает не менее 20 видов деревьев, около 50 видов кустарников и свыше 300 видов травянистых растений. Сосновые леса занимают около 25 % от всей покрытой лесом площади области. Они представлены двумя остепненными борами – Усманским (около 60 тыс. га) и Хреновским (31 тыс. га). Кроме того, в Острогожском, Подгоренском и Россошанском районах сохранились остатки меловых боров, составляющих в прошлом ландшафтную особенность среднерусской лесостепи. На территории Усманского и Хреновского боров, а также на песчаных террасах левобережья Дона и его притоков широко распространены искусственные сосновые посадки.

Среди мелколиственных лесов выделяются березняки и осинники, имеющие в основном вторичное происхождение. К первичным березовым лесам относятся нагорные березняки, приуроченные к меловым склонам правобережья Дона, Черной Калитвы, Девицы и Потудани. Первичные осинники встречаются в лесостепной части области на водораздельных понижениях. Они тесно соседствуют с луговыми, лугово-степными сообществами и их галофитными вариантами. Такие растительные комплексы получили название лесостепных (Камышев, 1965). На небольших участках пойм и водоразделов встречаются тополевые, вязовые, ольховые, ясеневые и ивовые леса. Кустарниковые сообщества (терновники, бобовники, раkitники, вишарники, дерезняки и др.) встречаются на всех элементах рельефа: в поймах, на водоразделах, склонах речных долин и балок. Также повсеместно вдоль автомобильных дорог и земель сельскохозяйственного назначения, для укрепления оврагов искусственно создана сеть лесозащитных полос. Лесонасаждение было впервые применено именно на территории Воронежской области известным исследователем русского чернозема В.В. Докучаевым.

Травяные сообщества Воронежской области представлены степями, посевами культурных растений, лугами, растительностью водоемов и болот. Степи подразделяются на разнотравные, осоковые и злаковые, однако в настоящее время они сохранились лишь на склонах балок, неудобьях, надлуговых террасах крупных рек и на плакорных участках в виде небольших охраняемых урочищ (Каменная степь, Хреновская степь, Хрипунская степь). Луга области, занимающие 2-3% от общей площади, представлены двумя типами – пойменными и суходольными, их которых хозяйственное значение имеют лишь первые в силу большей распространенности. Кроме лугов, азональная растительность отмечается на болотах и водоемах области.

На месте распаханых степей, лугов и частично сведенных лесов возделываются культурные растения, спутниками которых являются различные сорняки, по большей части приуроченные к определенным почвенно-климатическим условиям и сельскохозяйственным культурам.

Оценивая в целом природные условия и растительность области, следует прежде всего выделить их неоднородность, обусловленную геологической древностью территории, географическим положением и пролегающей границей между лесостепью и степью. С сожалением приходится констатировать, что к началу XXI века динамика флоры на территории области во многом определяется двумя взаимообусловленными негативными тенденциями (Агафонов и др., 2012) – сокращением численности представителей антропофобной аборигенной фракции флоры и неуклонным обогащением ее адвентивной компоненты. Однако нельзя не отметить, что одновременно в последние годы наблюдается явная тенденция восстановления довольно обширных участков лесостепной и степной растительности, что связано как с изменением режима хозяйственного использования травяного покрова (Паршутина, 2012) – прежде всего за счет снижения интенсивности выпаса, так и с более благоприятными гидротермическими условиями, сложившимися на территории Центрально-Черноземного региона и всей европейской России за последние двадцать лет (Казанцева и др., 2008; Золотокрылин, Титкова, 2010).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты исследования

Объектами настоящей работы являются стержнекорневые травянистые растения, произрастающие на территории Воронежской области. На рис. 2.1. указаны основные пункты сбора материала, при этом следует учитывать, что приуроченность места сбора к населенному пункту условная и определялась в зависимости от того, какой населенный пункт был максимально приближен к участкам исследований. Материалом для исследований послужили сборы автора за 1993-2013 гг. на территории Воронежской области, а так же гербарные образцы кафедры ботаники и микологии (VOR) и кафедры геоэкологии и мониторинга окружающей среды (VORG) Воронежского государственного университета и заповедника «Галичья гора» (VU).

В зависимости от целей и задач конкретных разделов работы среди объектов исследования были выбраны модельные виды, биоморфология, экология и популяционные параметры которых изучались наиболее подробно. Всего различными исследованиями было охвачено 307 видов стержнекорневых травянистых растений: *Aethusa cynapium* L., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Alyssum calycinum* L., *A. gmelinii* Jord., *A. gymnopodium* P. Smirn., *A. hirsutum* M.B., *Alissum sarvanicum* Andrzej., *Amaranthus albus* L., *A. blitoides* S.Wats., *A. retroflexus* L., *Amoria montana*(L.) Soják, *Anchusa ochroleuca* Bieb., *A. officinalis* L., *Androsace elongata* L., *Androsace maxima* L., *A. septentrionalis* L., *Angelica archangelica* L., *A. sylvestris* L., *Anthemis ruthenica* M.B., *Anthyllis macrocephala* Wend., *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Arabis gerardii* (Bess) Koch, *A. pendula* L., *A. sagittata* (Bertol.) DC., *Arctium lappa* L., *A. tomentosum* Mill., *Arenaria serpyllifolia* L., *Asperula cynanchica* L., *Astragalus asper* Jacq., *A. austriacus* L., *A. dasyanthus* Pall., *A. onobrychis* L., *A. sulcatus* L., *Atriplex oblondifolia* Waldst. et Kit., *A. patens* (Litv.) Iljin, *A. patula* L., *A. pedunculata* L., *A. prostrata* Boucher ex DC., *A. sagittata* Borkh., *A. tatarica* L., *Barbarea vulgaris* R.Br., *Berteroa incana* (L.) DC., *Bidens cernua* L., *B. tripartita* L., *Bunias orientalis* L., *Bupleurum falcatum* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic., *Carduus acanthoides* L., *C. crispus* L., *C. hamulosus* Ehrh., *C. nutans* L., *C. un-*

cinatus M.B., *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem., *Caucalis platycarpos* L., *Centaurea adpressa* Ldb., *C. majorovii* Dumb., *C. orientalis* L., *C. ruthenica* Lam., *C. scabiosa* L., *Centaureum erythraea* Rafn, *C. pulchellum* (Swartz) Druce, *Cephalaria litwinowii* Bobr., *C. uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult., *Ceratocarpus arenarius* L., *Cerinthe minor* L., *Chaenorhinum minus* (L.) Lange, *Chenopodium acerifolium* Andrz., *Chenopodium botrys* L.,

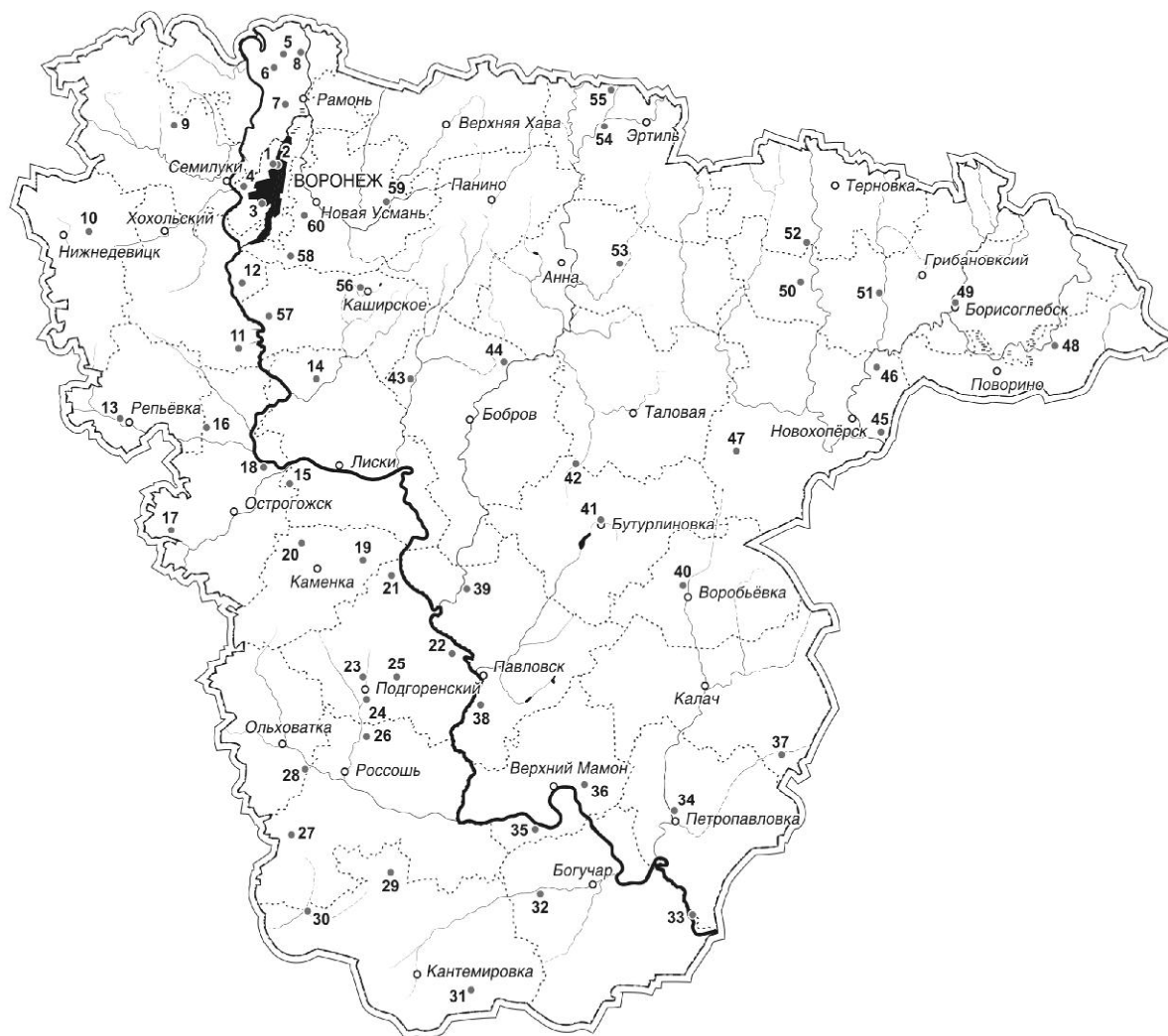


Рис. 2.1. Карта-схема основных пунктов сбора материала (стационарные пункты подчеркнуты). 1.- г. Воронеж, Опытная станция ВГАУ. Участки, прилегающие к Воронежской нагорной дубраве. 2.- г. Воронеж, набережная водохранилища в районе санатория им. М. Горького, урочище «Лысяя гора». 3.- г. Воронеж, лесопарковая зона Советского района. 4. - г. Воронеж, п. Придонской. 5 - Рамонский район, п. Комсомольский. 6. - Рамонский район, с. Солнце-Дубрава. 7. - Рамонский район, 484 километр федеральной трассы М-4 «Дон». 8 - Рамонский район, с. Карачун. 9. - Семилукский район, с. Богоявленовка. 10. - Нижнедевицкий район, с. Вязноватовка. 11. - Хохольский район, с. Оськино. 12. - Хохольский район, с. Костенки. 13. - Репьевский

район, с. Бутырки. 14. - Лискинский район, с. Давыдовка. 15. - Лискинский район, х. Дивногорье. 16. - Острогожский район, с. Солдатское. 17. - Острогожский район, с. Хохол-Тростянка. 18. - Острогожский район, с. Коротояк. 19. - Каменский район, с. Верхние Марки. 20. - Каменский район, п. Евдаково. 21. - Подгоренский район, с. Костомарово. 22. - Подгоренский район, с. Белогорье. 23. - Подгоренский район, с. Подгорное. 24. - Подгоренский район, х. Голубин. 25. - Подгоренский район, с. Сергеевка. 26. - Россошанский район, с. Поповка. 27. - Россошанский район, с. Шекаловка. 28. - Ольховатский район, с. Шапошниковка. 29. - Кантемировский район, с. Митрофановка. 30. - Кантемировский район, с. Волоконовка. 31. - Кантемировский район, с. Гатмашевка. 32. - Богучарский район, с. Луговое. 33. - Богучарский район, с. Монастырщина. 34. - Петропавловский район, с. Петропавловка. 35. - Верхнемамонский район, с. Дерезовка. 36. - Верхнемамонский район, с. Нижний Мамон. 37. - Калачеевский район, с. Новая Криуша. 38. - Павловский район, с. Русская Буйловка. 39. - Павловский район, с. Лосево. 40. - Воробьевский район, с. Воробьевка. 41. - Бутурлиновский район, г. Бутурлиновка. 42. - Бутурлиновский район, с. Озерки. 43. - Бобровский район, с. Верхний Икорец. 44. - Бобровский район, с. Шишовка. 45. - Новохоперский район, с. Половцево. 46. - Новохоперский район, с. Васильевка. 47. - Новохоперский район, Краснянские степи. 48. - Поворинский район, с. Пески. 49. - Борисоглебский район, г. Борисоглебск. 50. - Борисоглебский район, с. Листопадовка. 51. - Грибановский район, с. Верхний Карачан. 52. - Терновский район, с. Костино-Отделец. 53. - Аннинский район, с. Хлебородное. 54. - Эртильский район, с. Ячейка. 55. - Эртильский р-н, с. Большой Самовец. 56. - Каширский район, с. Каширское. 57. - Каширский район, с. Олень-Колодезь. 58. - Новоусманский район, п. Масловский. 59. - Новоусманский район, с. Рождественская Хава. 60. - Новоусманский район, с. Никольское.

Ch. glaucum L., *Ch. hybridum* L., *Ch. polyspermum* L., *Ch. rubrum* L., *Ch. strictum* Roth, *Ch. urbicum* L., *Chondrilla graminea* M.B., *Ch. juncea* L., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Chrysaspis aurea* (Poll.) Greene, *Ch. campestris* (Schreb.) Desv., *Ch. spadicea* (L.) Greene, *Cichorium intybus* L., *Cirsium polonicum* (Petrač) Iljin, *C. serrulatum* M.B., *C. vulgare* (Savi) Ten., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., *Conium maculatum* L., *Consolida regalis* S.F. Gray, *Corispermum declinatum* Steph., *C. hyssopifolium* L., *C. marschalii* Stev., *C. nitidum* Kit., *C. orientale* Lam., *Crepis pannonica* (Jacq.) C. Koch., *C. tectorum* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Cynoglossum officinale* L., *Draba nemorosa* L., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl., *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz., *D. arenarius* L., *D. borbasii* Vand., *D. leptopetalus* Willd., *D. polymorphus* Bieb., *Diplotaxis cretaea* Kotov., *D. muralis* (L.) DC, *Dracocephalum nutans* L., *D. ruyschi-*

ana L., *D. thymiflorum* L., *Echinops ruthenicus* Bieb., *E. sphaerocephalus* L., *Echium russicum* J.F.Gmel., *E. vulgare* L., *Elsholzia ciliata* (Thunb.) Hyl., , *Erigeron acris* L., *Erodium cicutarium* (L.) L'Herit., *Erophila verna* (L.) Bess., *Erucastrum armoracioides* (Czen. ex Turcz.) Cruchet, *E. cretaceum* Kotov, *E. gallicum* (Willd.) O.E. Schulz, *Eryngium campestre* L., *E. planum* L., *Erysimum canescens* Roth, *E. cretaceum* (Rupr.)Schmalh., *E. cheiranthoides* L., *Erysimum hieracifolium* L., *Euclidium syriacum* (L.) R. Br., *Euphorbia seguieriana* Neck., *E. semivillosa* Prokh., *E. stepposa* Zoz ex Prokh., *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli., *E. parviflora* Schag., *E. pectinata* Ten., *E. stricta* D.Wolff ex J.F. Lehm., *Fagopyrum esculentum* Moench, *F. tataricum* (L.) Gaertn., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Filago arvensis* L., *Fumaria officinalis* L., *F. schleicheri* Soy.-Will., *Galeopsis bifida* Boenner, *G. ladanum* L., *G. tetrahit* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Gentianella amarella* (L.) Boern , *G. lingulata* (Agardh) Pritchard, *Geranium divaricatum* Ehrh., *G. pusillum* L., *G. robertianum* L., *G. rotundifolium* L., *Glaucium corniculatum* (L.) Rudolph, *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Gypsophila altissima* L., *G. litwinowii* K.-Pol., *G. paniculata* L., *Helichrysum arenarium* (L.)Moench., *Heracleum sibiricum* L., *Hesperis tristis* L., *Isatis tinctoria* L., *Jurinea arachnoidea* Bge., *J. cyanoides* (L.) Reichb., *Jurinea ledebourii* Bunge., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Kochia laniflora* (S.G. Gmel.) Borb., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumont., *Lapsana communis* L., *Lavatera thuringiaca* L., *Lepidium ruderale* L. *Limonium bungei* (Claus) Gamajun., *L. platyphyllum* Lincz., *L. sareptanum* (Besker) Gams, *L. tomentellum* (Boiss.) Kuntze, *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng., *Linum austriacum* L., *L. flavum* L., *L. nervosum* Waldst. et Kit., *L. perenne* L., *Lithospermum officinale* L., *Lotus corniculatus* L., *L. praetermissus* Kuprian., *L. ucrainicus* Klok., *Lycopsis arvensis* L., *L. orientalis* L., *Marrubium praecox* Janka., *M. vulgare* L., *Matricaria recutita* L., *Matthiola fragrans* Bge., *Medicago lupulina* L., *M. romanica* Prod., *Melampyrum argyrocomum* Fisch., *M. arvense* L., *M. cristatum* L., *M. nemorosum* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Melilotus albus* (L.) Medik. , *M. dentatus* (Waldst. et Kit.) Pers., *M. officinalis* (L.) Pall., *M. wolgicus* Poir., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm., *M. ramosissima* Rochel ex Schult., *Nepeta cataria* L., *N. pannonica* L., *N. parviflora* Bieb., *Nonea rossica* Stev., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Odontites vulgaris* Moench, *Oeno-*

thera biennis L., *O. rubricaulis* Klebahn., *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *Ononis arvensis* L., *Onopordum acanthium* L., *Onosma polychroma* Klok. ex M. Pop., *O. tinctoria* Bieb., *Orthanthella lutea* (L.) Rauscher, *Oxytropis pilosa*(L.) DC., *Papaver somniferum* L., *Pastinaca sylvestris* Mill., *Phlomis pungens* Willd., *Pimpinella saxifraga* L., *P. tragium* Vill., *Plantago arenaria* Waldst. et Kit., *P. cornutii* Gouan, *P. lanceolata* L., *P. maxima* Juss., *P. media* L., *P. minuta* Pall., *P. salsa* Pall., *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., *P. urvillei* Opiz, *Polycnemon arvense* L., *Polygala cretacea* Kotov, *P. comosa* Schkuhr, *P. podolica* DC., *P. sibirica* L., *Polygonum arenastrum* Boreau, *P. neglectum* Besser, *Potentilla argentea* L., *P. humifusa* Willd. ex Schlecht., *Poterium sanguisopba* L., *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *P. patens* (L.) Mill., *Radiola linoides* Roth, *Raphanus raphanistrum* L., *Reseda lutea* L., *Rhinanthus minor* L., *Rh. vernalis* (N. Zing.) Schischk. Et Serg., *Rh. vernalis*, *Rumex confertus* Willd., *R. crispus* L., *R. obtusifolius* L., *R. pseudonatronatus* (Borb.)Borb. Ex Murb., *R. stenophyllus* Lebed., *R. thyrsiflorus* Fingerh., *Salsola australis* R.Br., *Salvia nutans* L., *S. pratensis* L., *S. stepposa* Shost., *S. tesquicola* Klok.et Pobed., *S. verticillata* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Seseli annuum* L., *S. libanotis* (L.) Koch, *Sideritis montana* L., *Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell., *Silene artemisetorum* (Klok.) Czer., *S. chlorantha* (Willd.) Ehrh., *S. multiflora* (Ehrh.) Pers., *S. sibirica* (L.) Pers., *Stachys annua* (L.) L., *S. recta* L., *Sisymbrium altissimum* L., *S. loeselii* L., *S. officinale* (L.) Scop., *Suaeda prostrate* Pall., *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neilr., *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.)Hand.-Mazz., *T. erythrospermum* Andrz., *T. officinale* Wigg., *T. serotinum* (Waldsp. et Kit.) Poir., *Thesium arvense* Horvat, *Thlaspi arvense* L., *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ., *Tragopogon dubius* Scop., *T. major* (Jarq.) Volm., *T. orientalis* L., *T. podolicus* Bess., *T. pratensis* L., *T. ruthenicus* Bess. ex Krasch. et S. Nikit., *T. ucrainicus* Artemcz., *Trifolium arvense* L., *T. pratense* L., *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz, *Trommsdorffia maculata* (L.)Bernh., *Turritis glabra* L., *Verbascum blattaria* L., *V. densiflorum* Bertol., *V. lychnitis* L., *V. nigrum* L., *V. orientale* Bieb. non All., *V. phoeniceum* L., , *V. thapsus* L., *Xanthium spinosum* L., *X. strumarium* L., *Xanthoselinum alsaticum* Pall., *Xeranthemum annuum* L.

2.2. Методы исследования

Изучение биоморфологических и эколого-ценотических особенностей различных видов, а так же современного состояния их ценопопуляций требует применения разнообразных подходов и методов. При выполнении данной работы исследования проводились на различных уровнях организации растительных систем: органном, организменном, популяционном и ценотическом с применением методов современной биоморфологии, популяционной биологии, фитоценологии и статистики.

Органный уровень. Для изучения подземных органов растений в экспедиционных и полустационарных условиях были использованы: метод сухой раскопки по ходу корней, траншейный метод Уивера, метод горизонтальной раскопки, метод проб (Шалыт, 1949, 1960; Тарановская, 1957; Weaver, 1958; Kutschera, 1960; Slavonovsky, 1968; Taerum, Gwynne, 1969; Schuurman, Goedewaagen, 1971; Колесников, 1972; Vöhm, 1979; Красильников, 1983). Следует отметить большую трудоемкость данных методов, однако именно они позволяют получить наиболее достоверную картину строения подземных органов травянистых растений.

Организменный уровень. Главным методом в изучении жизненных форм являлся анализ становления биоморфы в онтогенезе, сущность которого сводится к описанию жизненных форм взрослых растений, фаз морфогенеза и изучению моделей побегообразования (Шорина, 1994). Жизненную форму растений характеризовали по концепции Варминга – Серебрякова – Курченко (Серебряков, 1954, 1964; Курченко, 2006а) по особям зрелого генеративного онтогенетического состояния. Для характеристики жизненных форм, онтогенеза, сезонного развития особей в работе использовали общепринятые методики биоморфологии (Серебряков, 1952, 1962, 1964; Юрцев, 1976; Серебрякова, 1980; Шафранова, 1980, 2001; Хохряков, 1981, 1994; Мазуренко, 1986; Гатцук, 1994, Шафранова, Гатцук, 1994; Савиных, 2000; Шафранова и др., 2009). Исходя из задач исследования, нами была разработана оригинальная классификационная схема основных типов моделей структурной организации для стержнекорневых травянистых растений Воронежской области (Олейни-

кова, 2010а). Уточним, что травами в сезонном климате вслед за Т.И. Серебряковой (1973, 1977) и Л.Е. Гатцук (1976) мы считаем такие растения, у которых не бывает многолетних ортотропных надземных осей, все многолетние части побегов располагаются подземно или приземно, в подстилке или дернине, так, что почки возобновления не возвышаются над уровнем субстрата.

Онтогенетические состояния видов описывали согласно концепции дискретного онтогенеза Т.А. Работнова (1950а), А.А. Уранова (1967, 1975) и их последователей (Ценопопуляции растений..., 1976, 1977, 1988; Диагнозы и ключи ..., 1983; Динамика ценопопуляций ..., 1985; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Онтогенетический атлас, 1997, 2000, 2002, 2004, 2007). Морфологические описания растений выполнены на основе собственных исследований особей в природных ценопопуляциях с учетом морфометрических показателей, которые определялись в зависимости от особенностей строения особей конкретных видов. На основании морфологических изменений в онтогенезе особей выделены возрастные периоды и охарактеризованы онтогенетические состояния, которые обозначены символами (Уранов, 1973; Уранов, Григорьева, 1975; Ценопопуляции растений ..., 1976): *sm* – покоящиеся семена, *pl* (*plantulae*) – проростки, *j* (*plantae juveniles*) – ювенильные, *im* (*plantae immaturae*) – имматурные, *v* (*plantae virginiles*) – виргинильные, *g₁* – молодые генеративные, *g₂* – средневозрастные генеративные, *g₃* – старые генеративные (*plantae generativae*), *s* (*plantae seniles*) – сенильные особи. Фазы морфогенеза предложены в соответствии с представлениями И.Г. Серебрякова (1962) и А.П. Хохрякова (1981), также использованы подходы Т.И. Серебряковой (1972) и Л.Е. Гатцук (1974), примененные ранее для растений других типов биоморф.

Таксономический анализ стержнекорневых растений проведен на основе качественно-количественного метода, предложенного М.А. Бухало (1989) для оценки флоры и дальнейшего районирования Центрально-Черноземного региона.

Популяционный уровень. В качестве методической основы был выбран метод детального анализа ценопопуляций (ЦП) по образующим их элементам и онтогенетическим состояниям (Уранов, 1973, 1975; Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Хмелев,

Скользнева, 1997). Основной счетной единицей выступала особь семенного происхождения, которую принимали как физически обособленное, морфологически целостное и физиологически независимое образование. Моноцентрические особи крайне удобны для популяционных исследований: компактная структура расположения корневой и побеговой систем позволяет легко идентифицировать особи в естественных условиях; каждое онтогенетическое состояние обычно имеет хорошо выраженные диагностические признаки, поэтому не вызывает затруднений составление последовательного ряда элементарных единиц семенного происхождения; имея подобную последовательность, легко выделить вариации прохождения особями отдельных этапов онтоморфогенеза и поливариантность онтогенеза вида в целом.

Онтогенетическую структуру ЦП изучали по общепринятым в популяционной биологии методам (Работнов, 1950а; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Изучение структуры..., 1986; Подходы к изучению.... 1987). При анализе структуры ценопопуляций вычисляли индекс возобновления (I_B) (Жукова, 1987) и индекс старения (I_C) (Глотов, 1998). Тип ценопопуляции определяли, используя классификации Т.А. Работнова (1950а), Л.А. Жуковой (1967а), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). При исследовании пространственной структуры ЦП стержнекорневых растений был использован метод, основанный на составлении подробных карт в пределах трансект, пересекающих участки с различной плотностью особей (Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971; Заугольнова, 1974а, 1976а, 1982а,б; Григорьева и др, 1977). Данный метод позволяет наглядно представить тип размещения особей в конкретном растительном сообществе и дать количественную характеристику скоплений в пределах ЦП. Оценка жизненности ЦП осуществлялась в широком диапазоне эколого-фитоценологических условий на трансектах общей площадью 50 м² (5 трансект размером 1x10 м, которые затем разбивались на площадки по 0,25 м²). Предварительно было проведено определение жизненности особей по методу многобалльной оценки (Ермакова, 1976, 1987).

Ценотический уровень. Для характеристики сообществ с участием стержнекорневых травянистых растений были сделаны геоботанические описания на площадках по 100 м² с применением классических методов описания фитоценозов (Алехин, 1938; Полевая геоботаника, 1964; Рысин, Казанцева, 1975; Ипатов, Кирикова, 1997). Для стационарных площадок составлен полный флористический список. Ценотическая значимость каждого вида оценена в баллах по шкале обилия – покрытия Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995).

Статистические методы. Полученные в процессе работы морфометрические данные обрабатывались статистически: определялось среднее арифметическое, его ошибка, минимальные и максимальные значения признака, дисперсия, коэффициент вариации (Лакин, 1990). Статистические характеристики получены при помощи пакета программ «EXCEL».

ГЛАВА 3. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Один из фундаментальных выводов, к которому независимо друг от друга приходят разные морфологи, состоит в том, что в развитии органов и их систем обнаруживается некоторое ограниченное число моделей той или иной структуры или процесса, повторяющихся на разных уровнях и в разных неродственных таксонах.

Т.И. Серебрякова (1977, с. 112).

3.1. Оценка структурного разнообразия травянистых растений

В течение XX в. отечественными ботаниками было предпринято много попыток создания классификаций и систем жизненных форм растений. Вопросы систематизации жизненных форм растений решались разными авторами с различных позиций в зависимости от стоящих перед ними задач. Постепенно (Хохряков, 1979) учение о жизненных формах растений выделяется в совершенно самостоятельную отрасль ботаники со своим специфическим объектом исследования, своими методами и целями. Одной из таких наиболее важных целей является классификация жизненных форм по возможности на филогенетической основе (Культиасов, 1950; Серебряков, 1952, 1954, 1955, 1962, 1964; Зозулин, 1959, 1961, 1968; Борисова, 1960, 1961; Голубев, 1960, 1972; Серебряков, Серебрякова, 1967, 1972; Хохряков, 1979).

Поскольку предлагаемая нами в главе 3.2. классификационная схема стержнекорневых травянистых растений базируется на понятиях и терминах, складывающихся на протяжении как минимум последнего столетия, приведем по возможности краткий ретроспективный обзор существующих в настоящее время систем жизненных форм растений.

Начало развития биолого-морфологического направления в изучении жизненных форм растений в отечественной ботанике положил Г.Н. Высоцкий (1915, цит. по: Зозулин, 1959), разработавший систему экологических групп для растений юго-

восточных задонских степей (Ергеня). Основными критериями для выделения отделов и групп жизненных форм были взяты такие особенности биологии растений, как длительность жизни, типы корневых систем, способность к вегетативному размножению и расселению. Его классификация имела следующий вид:

I. Отдел осевых, не обладающих способностью вегетативного размножения: 1) Группа стержнекорневых.

2) Группа кистекорневых.

II. Отдел, переходный к предыдущему:

3) Группа дерновых.

III. Отдел ползучих:

4) Группа корневищных:

А) подгруппа с укореняющимися надземными побегами.

5) Группа корнеотпрысковых.

IV. Отдел луковичных и клубнелуковичных.

По мнению И.В. Борисовой (1961), классификация Высоцкого оказала не меньшее влияние на последующий ход развития учения о жизненных формах, особенно среди русских ботаников, чем система Раункиера. В дальнейшем она была положена в основу работ многих авторов, на системах которых мы остановимся ниже.

Так, логическим продолжением принципиальных положений классификации Высоцкого были исследования степных растений Поволжья Л.И. Казакевичем (1922, 1926, 1928), в частности, выявление закономерностей распределения жизненных форм в разных экологических условиях. Взяв за основу классификацию травянистых многолетников Высоцкого, Казакевич выделяет в растительном покрове (юго-востока России, Саратовской губернии) 5 групп растений: 1) стержнекорневые – вегетативное размножение отсутствует; 2) дерновые – вегетативное размножение слабо выражено; 3) луковичные и клубнелуковичные – вегетативное размножение слабо выражено; 4) корневищные (включая стелющиеся и укореняющиеся) – с сильно выраженным вегетативным размножением; 5) корнеотпрысковые – вегетативное размножение интенсивное.

Как и Высоцкий, Казакевич отмечает переходные формы в природе; их количество увеличивается под влиянием внешних условий, воздействующих на общий габитус растения и способность к вегетативному размножению. Однако, как замечает в своем кри-

тическом обзоре С.Н. Зиман (1976), обеим классификационным схемам присущ общий недостаток – роль вегетативного размножения преувеличена, а признаки вегетативной надземной сферы не приняты во внимание.

Изучение биологических типов растений послужило основой для создания новых систем жизненных форм растений. Дальнейшей разработкой биолого-морфологического подхода к жизненным формам явилась классификацию ризотипов нижнеднепровских псаммофитов Е.М. Лавренко (1935), в которой он выделяет:

А. Однолетники. 1) Стержнекорневые. 2) Кистекокорневые.

Б. Двулетники. 1) Стержнекорневые. 2) Кистекокорневые.

В. Травянистые и полукустарниковые многолетники.

1). Стержнекорневые: а) короткостержнекорневые, б) длинностержнекорневые; 2). Кистекокорневые; 3) Дернинные: а) рыхлодернинные, б) плотнодернинные; 4) Луковичные; 5) Корневищные: а) короткостержнекорневые, б) длинностержнекорневые, в) надземностержнекорневые; 6) Корнеотпрысковые.

Г. Древесно-кустарниковые многолетники. 1) Вынужденно-корневищные. 2) Корнеотпрысковые.

Как отмечают И.Г. и Т.И. Серебряковы (1967), особый интерес среди выделенных Е.М. Лавренко типов представляют вынужденно-корневищные и короткостержнекорневые, экологически лабильные растения, промежуточные между другими типами.

А.В. Прозоровский (1936, 1940) предложил оригинальную систему жизненных форм для растений полупустынь и пустынь Средней Азии, положив в основу классификации форму накопления растением живого вещества. Среди цветковых растений автор выделяет 5 основных типов жизненных форм: древесные, полудревесные, полутравянистые, травянистые многолетние, эфемерные однолетние растения.

М.В. Сенянинова-Корчагина с целью поиска признаков для разграничения жизненных форм древесных и травянистых растений предлагает использовать (1949) наряду с морфологическими и анатомическими признаками, в частности, степень редукции пробки и степень накопления древесины. На основании анатомического исследования 52 видов растений, относящихся к так называемым «полудревесным формам», автор выделяет следующие жизненные формы: деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, полукустарнички, травы, причем последние, наряду с собственно травами включают группу «полутрав» – многолетние (от 3 до десят-

ков лет) виды растений, у которых перидермой покрыты только подземные части стеблей, тогда как надземные остаются только травянистыми. Для устранения стихийности в выборе признаков автор предлагает обратить внимание на генетические взаимоотношения между жизненными формами и, соответственно, на генетический принцип при выборе признаков.

Очень содержательна и многопланова работа М.С. Шалыта (1955), в которой он использует для классификации жизненных форм признаки как подземных, так и надземных (продолжительность и ритмы вегетации, количество плодоношений, формы роста и др.) побегов. Цветковые растения в этой системе делятся на многолетники и однолетники. Среди первых различаются поликарпики и малочисленная группа монокарпиков. Поликарпики разделяются на кустарники и кустарнички, полукустарники и полукустарнички, полутравы и травы. Интересующая нас группа трав разделяется на длительновегетирующие и короткотирующие. Первые затем делятся на осевые (с жизненными формами: стержнекорневые, кистекарневые и клубнекарневые), дернистые (дерновинные с рыхлодерновинными и плотнодерновинными и переходные к ползучим), ползучие (с надземными побегами-плетями, корневищные с короткокорневищными и длиннокорневищными и корнеотпрысковые) и луковичные и клубнелуковичные. Сходные жизненные формы повторяются и во всех остальных группах.

На большом фактическом материале (были изучены структурные особенности 170 видов двудольных многолетних растений, произрастающих на территории Северного Казахстана) составлена классификационная схема жизненных форм травянистых растений степных фитоценозов И.В. Борисовой (1960, 1961). Указывая на многообразие форм и признаков у выбранной группы растений, автор задается вопросом: каким же биолого-морфологическим признакам следует отдать предпочтение, а какие следует считать менее важными? Далее И.В. Борисова замечает, что «... этот вопрос один из наиболее трудных вопросов, стоящих перед каждым, кто занимается изучением и классификацией жизненных форм» (1960, с.21).

Вслед за И.Г. Серебряковым (1955) И.В. Борисова считает, что важными биолого-морфологическими признаками являются тип

корневой системы, характер монокарпических побегов и способ их связи, количество одновременно развивающихся побегов, а так же направление роста побегов, определяющее габитус растений.

Что касается остальных особенностей – анатомических, физиологических и других, то они так же проявляются во внешнем облике растения, но отдельно сами по себе не могут быть применены для выделения жизненных форм – «.. в противном случае система жизненных форм рискует стать искусственной, не отражающей их действительного отношения к природе.» (Серебряков, 1954, с. 73). Справедливости ради следует заметить, что большинство существующих ныне систем жизненных форм в той или иной степени несут черты искусственности, как в силу наличия многообразных переходных форм, так и в силу того, что каждый исследователь, в зависимости от стоящих перед ним целей и задач, выбирает лишь несколько критериев для выделения жизненных форм. Классификационная схема И.В. Борисовой выглядит следующим образом.

Поликарпические травы

I. Вертикальнокорневищные (ортотропнокорневищные)

- | | | |
|----------------|---------------------------|--|
| А. Многоглавые | 1. Длинностержнекорневые | а. безрозеточные
б. полурозеточные
в. розеточные |
| | 2. Короткостержнекорневые | а. безрозеточные
б. полурозеточные
в. розеточные |
| | 3. Кистекокорневые | а. безрозеточные
б. полурозеточные
в. розеточные |
| Б. Одноглавые | 4. Длинностержнекорневы | а. полурозеточные |
- ##### **II. Горизонтальнокорневищные (плагиотропнокорневищные)**
- | | | |
|--|-----------------------|--|
| | 5. Длиннокорневищные | а. безрозеточные
б. полурозеточные |
| | 6. Короткокорневищные | а. безрозеточные
б. полурозеточные
в. розеточные |
| | 7. Дерновинные | а. безрозеточные |

Монокарпические травы

Многолетние растения

8. Длинностержнекорневые
9. Короткостержнекорневые

К несомненным достоинствам данной классификации, на наш взгляд, следует отнести ее лаконичную структуру, информативность и упорядоченность, однако вызывает недоумение разделение растений на группы в зависимости от направления роста корневищ – вертикальнокорневищные (ортотропнокорневищные) и горизонтальнокорневищные (плагиотропнокорневищные) с последующим подразделением первых на длинно- и короткостержнекорневые, тогда как само понятие «корневище» предполагает, что растение имеет подземный побег, часто структурно не совместимый со стержневым корнем. (Более подробно на вопросах терминологического соответствия понятий «корневище» и «каудекс» мы остановимся ниже).

До настоящего времени наиболее актуальными и востребованными остаются работы И.Г. Серебрякова (1952, 1954, 1955, 1962, 1964 и др.). В результате многолетних исследований автор создал систему жизненных форм покрытосеменных и хвойных растений, являющуюся эволюционно-экологической; в дальнейшем она неоднократно видоизменялась и дорабатывалась (Жмылев и др., 2005) многими ботаниками в связи с конкретной задачей их исследования.

Для разграничения основных групп жизненных форм И.Г. Серебряков выбрал ведущий структурно-биологический признак – длительность жизненного цикла главной и заменяющих ее скелетных надземных осей растения, ибо этот признак определяет как габитус особи, так и основное направление эволюции жизненных форм. Автор построил основной эволюционный ряд жизненных форм: деревья – кустарники – кустарнички – многолетние травы – однолетние травы и высказал предположение, что в различных систематических группах от разных исходных форм возникали разные травянистые формы. То есть (Серебряков, 1964) параллельные основному эволюционному ряду более специализированные формы – корнеотпрысковые, лиановидные, стелющиеся, суккулентные и другие возникают как параллельные ряды эволюции жизненных форм. Исходя из объектов исследования, нам наиболее интересна часть схемы, касающаяся многолетних и однолетних трав, которую мы воспроизводим подробно.

Отдел В. Наземные травянистые растения.

Тип V. Травянистые поликарпики.

1 класс. Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа (многолетние травы «обычного» типа).

1 подкласс. Стержнекорневые травянистые поликарпики.

Группа А. Одноглавые стержнекорневые многолетники.

Группа Б. Многоглавые стержнекорневые многолетники.

Подгруппа а – длинностержнекорневые многоглавые многолетники

Подгруппа б – короткостержнекорневые многоглавые многолетники.

Группа В. Стержнекорневые травянистые многолетники, образующие форму «перекати-поле».

Группа Г. Подушковидные травянистые поликарпики.

...

Тип VI. Монокарпические травы.

1 класс. Монокарпические травы с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, не нуждающиеся в опоре («обычные» монокарпические травы).

1 подкласс. Многолетние и двулетние монокарпики.

2 подкласс. Однолетние монокарпики.

Группа А. Озимые и яровые.

Группа Б. Эфемеры.

И.Г. Серебряковым было предложено, как принято считать в настоящее время, основополагающее определение жизненной формы растения как «... своеобразие тех или иных групп растений, выраженное в специфике их сезонного и общего развития, в способах ежегодного нарастания и возобновления, во внутренней и внешней структуре их органов («включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы» – *добавлено в более поздних редакциях* [Серебряков, 1962, 1964] – О.Е.) и, в конечном итоге, как следствие, во внешнем облике или габитусе растения, исторически возникшем в определенных почвенно-климатических и ценологических условиях и отражающем приспособленность растений к этим условиям.» (1955, с.71).

Иное определение жизненной формы было дано ранее М.В. Культиасовым, согласно которому жизненная форма – это «... совокупность растений, сходных по их исторически сложившимся приспособлениям к условиям существования, с помощью которых эти растений утверждаются в жизни и, размножаясь, прогрессируют» (1950, с. 258). Следуя этому определению, Г.М. Зозулин (1959, 1961) приводит свою историко-генетическую систему жизненных форм, которая основана на различии растений по удержанию площади обитания и по спо-

способности особи к восстановлению после уничтожения по какой-либо причине (в том числе и по условиям климата) ее надземной части. Следует подчеркнуть, что система жизненных форм Г.М. Зозулина (1961) имеет 66 позиций (в публикации 1959 года – 51 позицию) и то, что автор ставит в качестве недостатка в системах других авторов – отсутствие значительной детализации – на наш взгляд, в полной мере присутствует здесь, существенно утяжеляя общую конструкцию. Так, в интересующих нас разделах классификация имеет следующий вид.

Б. Тип – рестаивные формы:

I. Подтип – постоянные вечнозеленые.

II. Подтип – постоянные листопадные:

а. Группа – деревенеющие стержневолоковые.

б. Группа – деревенеющие многоосевые.

в. Группа – полудеревенеющие.

III. Подтип – периодические:

а. Группа – удерживающиеся:

1. Глубокостержнекорневые простые.

2. Глубокостержнекорневые ветвистые.

3. Мелкостержнекорневые простые.

4. Мелкостержнекорневые ветвистые.

5. Мелкостержнекорневые широкопростертые.

6. Стержнекорневые с приповерхностным кругом.

7. Пучковатокорневые простые.

8. Пучковатокорневые широкопростертые.

9. Клубненоносные и луковичные.

б. Группа – продвигающиеся:

Г. Тип – вагативные формы:

I. Подтип – периодические.

а. Группа – прикрепляющиеся.

1. Озимые.

2. Односезонные.

3. Эфемеры.

б. Группа – плавающие.

Под рестаивными автор понимает многолетние виды, возобновляющиеся в случаях уничтожения надземной части порослью от спящих почек или почек возобновления. Вагативные виды – однолетники и двулетники, размножающиеся только семенами и не удерживающие за собой площади. Дальнейший анализ видов, относящийся к каждой из обозначенных групп (Зозулин, 1959), отличается большой тщательностью. Пожалуй, это одна из наиболее подробных работ данного направления.

Важнейшим этапом не только в учении о жизненных формах, но и во всей отечественной экологической биоморфологии стало появление работ В.Н. Голубева (1957а,б, 1959, 1960, 1962, 1965, 1968а, 1972, 1981а). Сопоставляя данные, полученные в природных сообществах и в условиях питомника, автор показывает возможные изменения жизненной формы растений в их онтогенезе, от проростков до взрослого состояния, а так же выделяет основные биоморфологические структуры подземных органов. Изучение онтогенеза более чем 400 видов растений позволило В.Н. Голубеву разработать сложнейшие вопросы эволюционных отношений разных типов жизненных форм травянистых растений. Так, в части травянистых поликарпических видов система биоморфологических типов растений В.Н. Голубева выглядит следующим образом.

Б. Поликарпические травы

I. Растения стержнекорневого ряда

а). Короткокорневищные

1. Стержнекорневые простые
2. Стержнекорневые многоосевые простые
3. Стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в нижней части
4. Стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в средней части
5. Стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в верхней части
6. Стержнекорневые многоосевые ветвистые
7. Стержнекорневые корнеотпрысковые

б). Длиннокорневищные

1. Стержнекорневые простые
3. Стержнекорневые с максимальным разветвлением стержневых корней в нижней части.
5. Стержнекорневые с максимальным разветвлением стержневых корней в верхней части.
6. Стержнекорневые многоосевые ветвистые.

II. Стержне-кистекарпические растения

а) Пучковатокорневые.

б) Горизонтальнопростертые.

в) Универсальные.

Позднее (1972, 1977, 1981а) В.Н. Голубев уделил много внимания более четкому выделению признаков жизненных форм и унификации их терминологии. Автор выступал против иерар-

хических принципов построения классификаций, разработав линейную систему таксономии жизненных форм с применением кодирования признаков и матричной их записи (Зиман, 1976). В.Н. Голубев так же разделил (1973) понятие жизненной формы как системы морфофизиологических признаков (один вид – одна жизненная форма) и как конвергирующие эколого-фитоцено- тические единицы приспособительного значения. Ссылаясь на основополагающую классификацию Раункиера (Raunkiaer, 1907, 1934, цит. по: Голубев, 1977), он утверждал, что классификация жизненных форм по одному интегральному признаку принципи- ально универсальна. Дальнейшие исследования ряда авторов по- зволяют выделять те основные признаки, которые необходимы для характеристики жизненных форм как типов адаптации и дальнейшей их классификации. Так, для оценки водного режима растений уже предложен (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990) ин- тегральный признак, включающий интенсивность транспирации, реальный водный дефицит, содержание воды в листьях и осмо- тическое давление клеточного сока.

По мере накопления фактического материала о жизненных формах растений отдельных географических и эколого-ландша- фтных образований появились классификации, которые можно рассматривать как региональные (Нечаева и др., 1973; Зиман, 1976; Крылов, 1984; Безделев, Безделева, 2006). В частности, в работе С.Н. Зиман дана иерархическая классификационная схема жизнен- ных форм для степных растений Донбасса. Таксономические еди- ницы данной схемы (автор указывает, что они близки к единицам системы И.Г. Серебрякова) прописаны очень подробно – тип, класс, подкласс, группа, секция. Заключительная структурная еди- ница схемы – форма – носит название вида, который она представ- ляет (форма «чистец трансильванский» форма «качим метельча- тый» и т.п.). К каждой форме относится от 1 до 8 видов. Классифи- кация полная и наглядная за счет большого количества рисунков. Однако наши наблюдения показывают, что корневые системы ука- занных автором видов в условиях наших исследований на террито- рии Воронежской области могут иметь существенные отличия в биоморфологии подземных органов, в том числе и для одного и то- го же вида. Впрочем, на это обстоятельство указывает и целый ряд

авторов (Сенянинова-Корчагина, 1949; Культиасов, 1950; Шалыт, 1955; Голубев, 1957а,б, 1960в, 1962; Серебряков, 1952, 1964; Ниценко, 1969; Мусина, 1976; Чистякова, 1978; Покровская, 1986; Жукова, 1995; Нухимовский, 1997, 2002; Османова, 1999, 2007; Таршис, 2005; Шафранова и др., 2009; Калинкина, 2010 и др.). Так, В.Н. Голубев пишет (1962, с.193): «Иные формы отличаются высокой специализацией отдельных деталей строения. ... существование же некоторых форм обусловлено строго определенными условиями внешней среды. При изменении условий или при развитии растений в другой обстановке изменяется и тип структуры подземных органов». Кроме того, В.Н. Голубев подчеркивал (1962), что вопрос о структурных типах корневых систем все еще остается дискуссионным, поскольку многочисленными ризолого-экологическими исследованиями установлены факты высокой экологической пластичности корневых систем. Однако следует уточнить (Байтулин, 1987), что основные признаки и свойства корневых систем генетически детерминированы. Более поздние исследования (Жукова, Глотов, 2001; Османова, 2007) рассматривают смену жизненной формы, появление в одной или разных популяциях различных биоморф одного и того же вида как крайние проявления морфологической поливариантности онтогенеза.

Как следствие, в настоящее время существует немало исследований, в которых один и тот же вид может быть отнесен к разным типам жизненных форм. Полагаем, что многие проблемы, возникающие при составлении современных систем жизненных форм растений для той или иной территории, связаны с тем, что невозможно быстро определить, с чем мы имеем дело при знакомстве с уже существующими работами – с проявлением как раз поливариантности развития у конкретного вида, с авторской трактовкой биоморфологических категорий или с ошибками, неизбежными при обработке существенных объемов материала?

Приведем конкретный пример. В работе А.Б. и Т.А. Безделевых (2006) для семенных растений Дальнего Востока указана 471 вариация жизненных форм. В частности, *Cichorium intybus* определен как «одно-двулетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом» (с.71), тогда как наши исследова-

ния биоморфологии и популяционной жизни данного вида на территории Центрально-Черноземного региона однозначно показывают, что особи этого стержнекорневого поликарпического вида с симподиальным типом нарастания побегов могут иметь продолжительность жизни до 10 лет и более (Олейникова, 1999; Хмелев и др, 2002, 2003). Даже если предположить, что на Дальнем Востоке жизненная форма цикория модифицируется под влиянием географических и климатических факторов, то как объяснить, что в монографии А.Я. Григорьевской и Д.С. Зелепукина (2013) для той же Воронежской области, в которой проведены и наши исследования, *Cichorium intybus* определен как «многолетник травянистый длиннокорневищный» (с. 146)?

Однако автор данной работы твердо убеждена, что подобные противоречия лишь подогревают интерес исследователей и стимулируют проведение дополнительных наблюдений, что в конечном итоге и будет способствовать установлению истины. В нашей работе мы еще неоднократно будем возвращаться к затронутым в настоящей главе вопросам.

Неоднократно привлекая внимание отечественных ботаников (Марков, 1976а,б, 1986, 1987, 1990) к изучению биологии малолетних видов, М.В. Марков предложил (1989, 1990, 1992) оригинальную классификацию монокарпических малолетних и многолетних растений, основанную на выявлении типов роста, посредством которого создается определенная пространственная конструкция растения. В частности, у малолетних монокарпиков им выделены однолетники незимующие и зимующие, соответственно, с различной продолжительностью жизни и типом роста; двулетники, развивающиеся по моно-, ди- и трициклическому варианту, а так же многолетние монокарпики, подразделяющиеся на моно- и поливариантные. Данная классификация служит основой для последующего ранжирования типов архитектурных моделей малолетних растений. В конечном итоге автор сводит (Марков, 1989) все многообразие малолетних растений Татарики к 13 архитектурным моделям.

Интересны, и, на наш взгляд, очень перспективны исследования, по результатам которых приводятся классификации жизненных форм отдельных семейств, подсемейств или родов

(Шулькина, 1977, 1983; Байкова, 1998, 2006; Цуцупа, 2003; Гончарова, 2006; Курченко, 2006а,б), поскольку накопленный фактический материал позволяет разрабатывать проблему эволюции жизненных форм цветковых растений не только в общей форме, но и на таксономических группах разного ранга.

Достаточно детально выписана классификация жизненных форм злаков (на примере рода *Agrostis* L.) Е.И. Курченко (2006а,б). В качестве диагностических маркеров автором взяты не только признаки вегетативных органов, но и структура соцветий. Полагаем, что данные работы являются удачной попыткой задействовать при классификации особенности генеративных структур, которые так же отражаются на габитусе растения. Е.И. Курченко отмечает, что усиление самостоятельного значения морфологии растений в последнее десятилетие позволяет по-новому оценить значимость признаков жизненных форм и наметить пути их использования при ревизии отдельных родов. Нам представляется, что данные и подобные им работы закладывают новые тенденции возникновения прикладных классификаций, будь то классификация отдельного рода или региональные классификации отдельных типов биоморф.

Интересный подход к проблеме классификации в биоморфологии мы находим в работах Е.Л. Нухимовского (1980, 1986, 1987, 1988, 1997, 2002). Характеризуя методы классификации в познании организации биоморф семенных растений, автор рассматривает основные принципы и подходы, которые исторически сложились за несколько веков зарождения и существования биоморфологии как науки. Обширный фактический материал (изучение онтоморфогенеза свыше 400 видов растений, отнесенных к простым и сложным биоморфам) позволил автору разработать весьма оригинальный понятийный аппарат, позволяющий не только охватить все стадии возникновения и развития биоморф растений, но и, через их призму, проблему сохранения Жизни (заглавная буква автора – *Е.О.*). Во многом упрощая понимание отдельных процессов и явлений, десятки новых терминов все же не позволяют в полной мере упорядочить высказанные автором идеи. Оставляя за автором право терминологического творчества, хочется процитировать его же слова (Нухимовский, 2002,

с.813): «Однако есть коренные термины, "выстраданные" развитием всей классической ботаники; они проверены временем ... Конечно же, их можно и даже нужно уточнять, но нельзя совсем отказаться от них, заменяя их чем-то другим, внешне вроде бы современным, но на поверку ничего нового в ботаническую науку не привносящем». В целом считаем, что высказанные автором идеи требуют глубокого осмысления и развития; они дадут пищу для размышлений не одному поколению ботаников вообще и биоморфологов, систематиков и других, более узких специалистов, в частности. Отдельно хочется отметить прекрасные авторские иллюстрации, которые в полной мере выполняют возложенные на них функции и во многом способствуют более полному восприятию предложенных оригинальных концепций.

Поскольку наша работа посвящена изучению травянистых стержнекорневых растений, произрастающих на территории Воронежской области, главной и важнейшей задачей явилась идентификация данных видов и их последующая классификация в зависимости от биоморфологических особенностей. Как большинство научно-практических исследований, связанных с изучением живых организмов в естественных условиях их обитания, данная работа оказалась достаточно длительной и трудоемкой; потребовалось проведение маршрутных и стационарных экспедиций на протяжении двух десятков лет по всей территории Воронежской области.

Не всегда жизненную форму стержнекорневого вида удавалось определить с первого раза, поскольку ранее уже отмечалось, что большое количество видов растений при изменении экологических условий может приобретать черты иной биоморфы. Кроме того, ряд видов в процессе онтогенеза проходит последовательные этапы, каждому из которых соответствует своя особая структурная форма (Голубев, 1962; Серебряков, 1964; Нухимовский, 1973; Ценопопуляции ..., 1976; Хохряков, 1978, 1981; Серебрякова, 1980; Жукова, 1995; Османова, 2007, 2009; Шафранова и др., 2009). Поскольку подобные смены действительно существуют, вслед за рядом авторов (Юрцев, 1976; Ценопопуляции ..., 1976; Борисова, 1991) мы считаем, что возможна классификация и типов онтогенеза, на чем остановимся в соответствующей главе.

Выявленная поливариантность развития отдельных особей и видов в целом вызвала определенные трудности в распределении растений в рамках таксономических единиц предлагаемой схемы. Но мы обращаем внимание, что позиционируем данную систему жизненных форм травянистых стержнекорневых растений как рабочую классификацию, в которую всегда могут быть внесены дополнения по результатам обработки нового фактического материала. Так, представляя свою систему биоморфологических типов растений, В.Н. Голубев (1962) особо подчеркивал, что природное разнообразие форм подземных органов растений всегда богаче, чем это определяется любой искусственной системой. Кроме того, в естественных условиях отмечаются (Серебряков, 1955; Борисова, 1960) многочисленные взаимные переходы среди травянистых растений, поэтому любая схема единого морфогенетического ряда травянистых жизненных форм будет носить определенные черты условности. Принимая во внимание динамический характер многих экобиоморфологических признаков, В.Н. Голубев (1977) взял на себя смелость предположить, что жизненные формы можно устанавливать путем произвольного задания определенных пределов варьирования комплекса признаков, выявляемых экспериментально. Автор полагал (1977, с. 289), что «... мы подходим к проблеме *моделирования* (курсив автора – О.Е.) жизненных форм растений, которая в условиях повышенного спроса в оптимизации естественных и культурных биогеоценозов, повсеместного создания культур-фитоценозов займет подобающее место в экосистемных исследованиях». Ему вторит Т.И. Серебрякова (1977, с.113): «Именно моделирование структур и процессов становится в биологии одним из самых плодотворных путей познания и прогнозирования».

Мы так же разделяем сожаление И.О. Байтулина (1987), что в силу недостаточности фактических данных о видовой специфичности корней разработка универсальной естественной классификации корневой системы все еще весьма проблематична.

На наш взгляд, оправданность появления подобных классификационных схем должна определяться задачами, которые стоят перед конкретным исследователем. В частности, предложенная ниже систематизация жизненных форм решила ряд на-

учно-практических задач, так как позволила нам в дальнейшем использовать ее в полевых условиях для геоботанических и популяционных исследований. Неоднократно подчеркивая общеизвестный факт, что в различных географических областях экология видов существенно меняется, полагаем, что пришло время разработки различных классификаций, шкал и т.п., в которых были бы отражены региональные аспекты развития видов. Именно в этом случае данные сводки могут служить справочным материалом для дальнейших исследований и одновременно характеризовать биоразнообразие конкретной территории.

Общеизвестно, что для жизни растений и слагающихся из них фитоценозов подземная часть имеет не меньшее значение, чем надземная. Корневая система укрепляет растение в почве, является главным органом снабжения их водой и минеральными соединениями, служит для целей вегетативного размножения, а так же (Зозулин, 1959) во многом определяет конкурентные отношения данного вида в фитоценозе. Подземные части растений и растительных сообществ играют большую роль в накоплении и распределении органического вещества в почве, в динамике почвенной влаги, в миграции солей в почве, в создании почвенной структуры, в сохранении почвы, особенно ее верхних слоев, от смыва и выдувания. В корнях происходят процессы образования сложных органических веществ из минеральных соединений азота, фосфора и ряд других химических превращений (Сабинин, 1949, 1955; Курсанов, 1954, 1957, 1976; Данилова, 1974; Earnshaw, 1981; Брей, 1986; Marschner, 1995; Körner, 2003; Loveys et al., 2003; Tjoelker et al., 2005). Изменение или угнетение функциональной активности корней вызывает нарушение физиологического взаимодействия между корневой и побеговыми системами растений, приводящее к окислительному стрессу листьев, снижению биохимической активности ферментов и, как следствие, к подавлению фотосинтеза, дыхания и транспирации у надземных органов (Crawford, 1992; Titarenko, 2000; Йорданова и др., 2003). Корни выделяют в окружающую среду сахар, органические кислоты, соли фосфора, калия и других элементов. Эти вещества, с одной стороны, используются микроорганизмами, с которыми корневые системы вступают в раз-

личные физиологические взаимоотношения, а с другой – способствуют растворению и лучшему поглощению растениями минеральных веществ почвы (Якушкина, Бахтенко, 2005). Таким образом, в современном представлении корневая система не пассивный орган, всасывающий элементы питания и влагу, а весьма активный, играющий большую роль в процессах обмена веществ в растении, орган, осуществляющий синтез ряда органических продуктов, особенно азотсодержащих. Помимо того, подземные части обеспечивают вегетативное размножение и являются вместилищами для запасных питательных веществ, необходимых для нормального развития растений.

Корневая система травянистых многолетников часто имеет сложную морфологическую структуру, состоит из весьма разнородных по времени и месту образования корней, различающихся не только по мощности и характеру распространения, но и по физиологической деятельности. Знание подземных частей растений оказывается совершенно необходимым и для разрешения многих вопросов растениеводства, лесоводства, почвоведения, экологии, географии и систематики растений, фитоценологии, геоморфологии, геологии и других смежных наук. Характер распределения растений в фитоценозе, природном и культурном, нередко обусловлен биологическими особенностями растений, в частности их способностью к вегетативному размножению подземными органами. Таким образом, углубленное познание структуры и динамики растительных группировок оказывается невозможным без изучения подземной части последних (Cannon, 1911, 1949; Шалыт, 1950, 1952, 1960; Красильников, 1957, 1983; Carlquist, 1961; Bierhorsr, 1971; Титов, 1978; Байтулин, 1979; Kudoke, 1983; Мухитдинов, Кармангалиев, 1984).

Сведения о корневых системах дикорастущих растений имеют большое общебиологическое значение, поскольку их изучение не только расширяет представление об органном и организменном уровнях организации живых систем, но и играет большую роль при исследовании растительных фитоценозов. Н.А. Димо и Б.А. Келлер (1907) одними из первых среди отечественных ученых обратили внимание на сочетание в фитоценозах растений с различной глубиной проникновения корневой системы. Вслед за ними

Л.И. Казакевич (1922, 1925) отметил важность исследования подземных органов, так как именно они являются главными и действительно многолетними частями травянистых растений. Анализируя ярусный характер сложения надземной сферы растительности Стрелецкой степи, В.В. Алехин (1925) высказал предположение о возможном ярусном сложении и ее подземной части. Эта точка зрения со временем находила все больше сторонников. Так, ряд авторов (Лавренко, 1952, 1959; Ипатов, 1967; Миркин, 1970 и др.) утверждали, что конкретным, визуальным признаком, по которому можно разграничить фитоценоз и растительную группировку [«несформировавшуюся растительную группировку» (Норин, 1979)], является сомкнутость корневых систем. И даже если (Келлер, 1934; Раменский, 1934, 1938) корни различных особей растений не смыкаются друг с другом, это еще не исключает возможности их взаимного влияния. Обобщая имеющиеся данные, Б.А. Быков (1962, 1970) показал, что надземный и подземный ярусы доминантов растительного сообщества в совокупности образуют слой, который и определяет структуру фитоценоза. Он справедливо акцентировал внимание на необходимость изучения структуры сообществ с охватом подземных органов составляющих их растений, поскольку познать законы формирования растительных сообществ, пути их становления, взаимосвязей со средой обитания, изменений и смен растительных группировок возможно только при глубоком знании подземных частей растений. Ему вторит Ю.В. Титов (1978), подчеркивая, что изучение процессов, протекающих в ризосфере растений, позволяет лучше разобраться во взаимоотношениях растений в сообществах, поскольку почва является не только источником воды и питательных веществ, но и каналом информации между растениями. Возможно, ведущая роль корней во взаимоотношениях растений связана именно с более высокой лабильностью структурно-функциональной организации корневой системы по сравнению с надземными органами (Scott, Martin, 1962; Borchert, 1973, 1975; Титов, 1975, 1976).

Кроме того (Зозулин, 1959), более глубокое изучение корневых систем растений требуется и для разработки основных положений эволюционной морфологии растений, путей выработки жизненных типов и форм, изучения взаимодействия растительных ор-

ганизмов со средой обитания и многих других, практически важных общебиологических вопросов. Более полувека назад П.К. Красильников констатировал (1957, с. 249): «Уже ни у кого не вызывает сомнения, что любое изучение биологии и экологии дикорастущих растений в естественных условиях должно сопровождаться детальным изучением их подземных органов, начиная от всходов до предельного возраста, с параллельным изучением развития надземной части. Только после таких исследований возможна разработка наиболее рациональных мер ухода в естественных зарослях и выбор наиболее эффективных агротехнических приемов культур». Сведения о распространении корней в почве, предельных данных по глубине проникновения и ширине простирания, интенсивности и характера ветвления во многом раскрывает особенности экологии и биологии растений и очень важно для экобиоморфной оценки видов. Структурно-функциональные изменения в корневой системе, вызванные различными причинами, в свою очередь обуславливают соответствующие перестройки в надземных побегах растений (Greathouse et al., 1971; Borchert, 1973, 1975).

Не следует забывать, что вопрос о географической и экологической изменчивости подземных органов растений является лишь частным вопросом общей проблемы морфологической поливариантности (Жукова, Шестакова, 1995; Калинкина, 2010). Следовательно, морфологическое описание корневых и побеговых систем растений и их классификация крайне важны для изучения процессов микроэволюции и выяснения характера адаптации растений к условиям экотопа.

Изучение большого количества специальной отечественной литературы позволило выявить довольно осязаемое противоречие, которое сохраняется до настоящего времени. Ряд авторов (Юрцев, 1951; Федоров и др., 1962; Воронин, 1964; Смирнова, 1966; Михайловская, 1976; Таршис Г.И., 1980; Красильников, 1983; Байтулин, 1987; Таршис Л.Г., 2003, 2005, 2007; Tarshis et al, 1996a, 1996b; Tarshis, 2001; Османова, 2007) считает, что в связи со сложностью и трудоемкостью работы подземные органы растений изучены недостаточно как в эколого-морфологическом, так и в сравнительно-анатомическом аспектах. Мы можем с полной уверенностью присоединиться к этому мнению,

так как подробный анализ и научно-популярной, и специальной ботанической литературы (Флора СССР; Маевский, 1964, 2006; Губанов и др., 2002, 2003, 2004, Брем, 2004; Новиков, Губанов, 2004), по своему определению содержащей морфологические описания растений и долженствующей, как бы предполагалось, давать полное представление об их внешнем облике, не позволяет выяснить достаточной информации о строении подземных органов растений. То есть до настоящего времени вследствие недооценки и крайне незначительных знаний о структурных особенностях корней и других подземных органов высших растений развитие представлений о строении их тела основывалось главным образом (Таршис, 2007) на изучении структурных элементов побега. В лучшем случае для отдельных, наиболее известных видов, приводится только общий тип строения корневой системы, но детализации, подобно подробнейшим описаниям надземных частей, ни в одной флористической сводке мы не находим. Кажущееся слегка преувеличенным суждение Л.Г. Таршис (2005), что среди современных ботаников все еще широко распространено мнение об однообразии внешнего и внутреннего строения подземных органов у особей одного вида мы можем подтвердить личным опытом, поскольку достаточно часто у гербарных образцов, встреченных нами в гербариях различных учреждений, присутствовала лишь надземная часть.

Однако следует отметить, что, начиная с 30-х годов XX в., кроме обобщающих работ с созданием систем жизненных форм, появляются работы с весьма ценными данными по эколого-морфологической характеристике отдельных групп растений, в том числе их корневых систем. В частности, исследовалась биоморфология растений Средней Азии, Казахстана и Памира (Закржевский и Коровин, 1935; Свешникова, 1952, 1962; Лавренко, 1950; Запрягаева, 1952, 1954, 1964; Беспалова, 1959; Василевская, 1965; Стешенко, 1965, 1969; Аметов, 1973; Байтулин, Аметов, 1973; Нечаева и др., 1973; Желтикова, Фимкин, 1974; Байтулин, 1976, 1979; Исаева, 1984), Арктики и Субарктики (Дадыкин, 1950; Тихомиров, 1962, 1963, Tikhomirov, 1963, 1964; Дервиз-Соколова, 1966), Поволжья, Средней полосы России (Прозоровский Н.А., 1940; Голомедова, 1959), Сибири и Забайкалья

(Горшкова, 1966; Дохунаев, 1988), Крыма (Голубев, 1968б, 1969) и других регионов (Семенова-тян-Шанская, 1948; Шалыт, 1950, 1952; Скрипка, 1953; Зиман, 1976)

То есть в настоящее время существуют ризологические работы с подробнейшим описанием типа, структуры и морфологических особенностей корневых систем отдельных видов, но сведения эти практически не используются в сводных изданиях.

Позитивные изменения в данном вопросе наметились в последней четверти XX в. и сохраняются до настоящего времени благодаря развитию популяционно-онтогенетического направления в отечественной биологии и экологии растений. Исследования Т.А. Работнова, А.А. Уранова, а затем и большого количества их учеников и последователей существенно расширили и дополнили представления о строении корневой и побеговой систем отдельных видов, родов, эколого-ценотических групп растений (Работнов, 1949, 1950а; Игнатъева, 1965; Уранов, 1967, 1973; Былова, 1968, 1974; Гатцук, 1967; Ермакова, 1972; Воронцова, 1971; Воронцова, Жукова, 1976; Покровская, 1976; Курченко, 1979, 1991; Егорова, 1982; Лебедев, 1984; Гуреева и др, 1992; Обидов, 1993; Скользнева, 1996; Олейникова, 1997, 1999; Кирик, 1999; Денисова, 2006; Османова, 2007; Пичугина, 2007; Асташенков, 2008).

Как справедливо замечает Л.Г. Таршис (2007, с. 6), «синтез популяционно-морфологического подхода и онтогенетических исследований оказался плодотворным для познания разнообразия подземных органов дикорастущих видов растений.». Одним из ощутимых результатов, на наш взгляд, можно считать появление продолжающихся изданий с данными по биоморфологии, онтогенетическому развитию и экологии видов различных жизненных форм (Биологическая флора ..., 1974-2003; Онтогенетический атлас ..., 1997-2013).

Полагаем, что современное состояние биоморфологии и популяционной биологии позволяет приступить к созданию на уровне отдельных регионов России полной и наглядной классификации типов (подтипов) жизненных форм растений в зависимости от строения подземных органов. И как нельзя более кстати, нам кажется, будет вспомнить здесь прозорливые рекомендации М.С. Шалыта, который написал более полувека назад

(1955, с.47): «Для определения принадлежности растения к той или иной жизненной форме используются в первую очередь признаки, устанавливаемые в результате *внимательных* (курсив наш – *Е.О.*) наблюдений в полевых условиях». Причем изучение подземных органов отдельных видов растений в полной мере сохраняет совою актуальность и в XXI в. При этом очень важно (Рысин, Рысина, 1987), чтобы эти исследования велись с учетом, с одной стороны, специфических особенностей различных местообитаний, а с другой – возрастного состояния растений.

Используя для построения системы жизненных форм стержнекорневых травянистых растений Воронежской области основные положения и иерархические единицы, предложенные И.Г.Серебряковым (1952, 1954), И.В. Борисовой (1960, 1961), В.Н. Голубевым (1960, 1962, 1965, 1972), мы хотели бы уточнить один принципиальный момент.

К сожалению, отдельные вопросы биоморфологической терминологии окончательно не решены до настоящего времени. В частности, термины «корневище» и «каудекс» все еще могут использоваться в отдельных морфологических описаниях на правах синонимов (Голубев, 1957аб; Пошкурлат, 1974; Ермакова, 2000а,б), тогда как другие авторы (Du-Rietz, 1931; Зиман, 1976; Нухимовский, 1968, 1969а, 1969б, 1997; Сандина, 1977) предлагают четко разграничивать эти понятия. Присоединяясь к мнению последних, считаем, что термин «каудекс» следует использовать для обозначения многолетнего структурного образования стеблевой природы, которое занимает промежуточное положение между корнем и однолетними надземными стеблями, обычно формируется из многолетних оснований монокарпических побегов, остающихся после отмирания верхних частей этих побегов (рис.3.1). Каудекс выполняет функции вегетативного возобновления и запаса питательных веществ; он расположен непосредственно над гипокотилем и отмирает в конце жизни многолетних растений вместе с главным корнем (Нухимовский, 1997). То есть в течение всей жизни многолетнего поликарпического растения сохраняется связь многолетней стеблевой части со стержневым главным корнем.

Исходя из вышеизложенного, подчеркнем: в приведенной ниже схеме травянистые стержнекорневые растения представлены в объеме видов, у которых имеется либо четко выраженный стержневой корень, переходящий в надземной части в стебель, либо стержневой корень и каудекс как переходная структура между многолетней подземной корневой и однолетней надземной стеблевой частями. Виды иной морфоструктуры, с корневищами любых типов, сохраняющие в течение некоторого времени или на протяжении всей жизни стержневой корень, в данной схеме не рассматриваются.

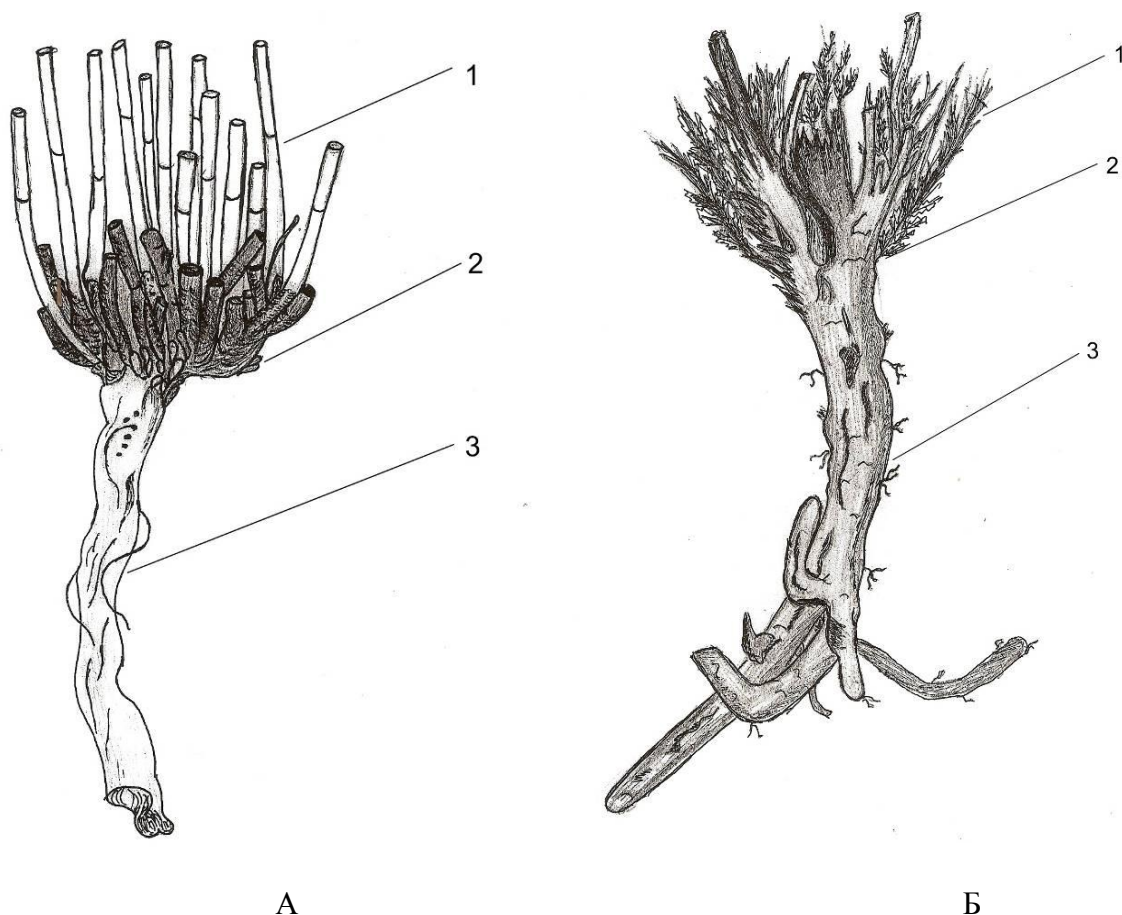


Рис. 3.1. Корневая и побеговая системы многолетних стержнекорневых растений (А – *Euphorbia stepposa*, Б – *Echinops ruthenicus*). 1 – однолетние надземные побеги; 2 – многолетние основания монокарпических побегов; 3 – стержневой корень.

Поскольку в дальнейшие задачи нашей работы входило изучение онтогенеза и структуры популяций отдельных стержнекорневых видов с целью выявления наиболее общих закономерностей их развития, мы так же исключили облигатно корне-

отпрысковые растения, поскольку вряд ли корректно, например, сравнивать пространственную структуру популяций подобных видов или их погодичную динамику с аналогичными характеристиками у стержнекорневых растений, не способных к вегетативному размножению. То есть, говоря языком популяционных терминов, мы рассматриваем особи только моноцентрического и неявнополицентрического (Ценопопуляции 1976; Смирнова и др., 2002), типов биоморф. Факультативно корнеотпрысковые виды в данную классификацию включены, мы рассматриваем указанное свойство вида как проявление его крайней морфологической поливариантности.

Полагаем, что данная работа представляет определенный интерес и в свете изучения эволюционных связей между отдельными биоморфами травянистых растений, поскольку давно известно (Высоцкий, 1915; Зозулин, 1961, 1968; Серебрякова, 1971б, Хохряков, 1975), что эволюция трав шла в следующем направлении: стержнекорневые – кистекокорневые и дерновинные – рыхлокустовые – длиннокорневищные. В частности, эволюционные связи между стержнекорневыми и кистекокорневыми растениями показаны на примере отдельных видов клеверов (Игнатьева, 1965; Донскова, 1968; Качура, 1971), у которых кистекокорневая, дерновинная форма является лишь конечной стадией развития стержнекокорневой и образуется в результате партикуляции. Более того, в онтогенезе типичных представителей длиннокорневищных растений, например, осоки волосистой и сныти обыкновенной (Смирнова, 1967б), существующих в природных условиях в виде клона, в самом начале онтогенеза прослеживается стержнекокорневая стадия и стадия первичного куста.

3.2. Классификационная схема и характеристика основных типов биоморф

С середины XX в. в ботанической науке оформилось новое направление – экологическая морфология (биоморфология) растений, главным объектом изучения которого являются жизненные формы, или биоморфы растений. Само понятие «жизненная форма» было предложено, как известно, датским ботаником Е.

Вармингом (Warming, 1884, цит по: Шафранова и др, 2009), но еще в начале XIX в. немецкий естествоиспытатель А. Гумбольдт (Humboldt, 1806, цит по: Алеев, 1986; Гумбольдт, 1936) впервые выделяет разнообразные основные формы растений (в нашем понимании – жизненные формы) и доказывает их связь с климатом. Всего было выделено 19 групп основных форм, причем автором было показано также значение физиономичности (внешнего облика) при ландшафтной характеристике растительного покрова. Уже в те времена Гумбольдт четко представлял, что в одну физиономическую группу входят систематически разные растения. Сам Варминг определял жизненную форму растения как форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни. О непосредственном влиянии среды на формирование внешнего облика растения указывал и знаменитый французский ботаник Огюст Пирам Декандоль (De Candolle, 1827, 1874; цит. по: Стещенко, 1956; Микулинский и др., 1973), которого еще при жизни признавали классиком ботанической науки. Термин «биоморфа» впервые употребил Б.М. Козо-Полянский (1945). Позднее Ф.Н. Правдин, проецируя развитие учения о жизненных формах на зоологические объекты, уточнял (1986, с. 4): «.. при характеристике жизненной формы прежде всего необходимо обращать внимание на специфичность внешнего облика (габитуса) животного или растения с сочетанием с его основными биологическими адаптациями ... и особенностями индивидуального развития. Всегда надо иметь в виду, что жизненная форма отражает не только внешние условия, в которых она обитает в настоящее время, но и минувшие условия, в которых происходило ее формирование.»

Согласно современным представлениям, жизненную форму растений рассматривают как один из узловых объектов ботаники (Шалыт, 1955; Юрцев, 1976; Серебрякова, 1983, 1985; Серебрякова, Богомолова, 1984; Богомолова, 1985; Шафранова и др., 2009), имеющих важное значение для разных ее разделов: морфологии, систематики, экологии, фитоценологии, а также для ботанического ресурсоведения, физиологии и интродукции растений.

Поскольку жизненные формы представляют собой совокупность большого числа признаков: морфологических, биологических и других, определяющих габитус растения (Серебрякова, Полынцева, 1974; Серебрякова, 1980; Борисова, 1991), к настоящему времени создано много различных определений биоморф. Некоторые из них мы уже приводили ранее, в настоящем разделе остановимся на более поздних трактовках. Учитывая специфику данной работы, особо следует подчеркнуть, что в сложении жизненной формы одинаково важны особенности строения как надземных, так и подземных органов растения.

Так, Б.А. Быков (1962) ввел понятие «экобиоморфы», определение которого уточнялось по мере анализа фактического материала. В более поздней редакции (1988, с. 230) он определяет экобиоморфы как «... совокупности видов (иногда и внутривидовых таксонов), имеющих сходные формы роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные (медиопативные), особенности, полученные в процессе естественного отбора в определенных условиях внешней и биоценотической среды». Далее приводится классификация экобиоморф основных таксонов — лишайников, мхов, папоротникообразных, голосеменных, покрытосеменных, причем последние подразделяются на однодольные авто- и гетеротрофные и двудольные авто- и гетеротрофные. В частности, экобиоморфы двудольных автотрофных растений в том числе включают: травы гидрофильные, гигрофильные, мезофильные, галомезофильные, ксерофильные, ксеромезофильные, ксеромезофильные эфемероидные и др.

Е.М. Лавренко, в развитие идей Б.А. Быкова, приводит свое определение (1964, с. 35): «Под последними (экобиоморфами) следует понимать структурные типы растений, приспособленные к условиям среды и характеризующиеся как морфологическими, так и физиологическими признаками ... Жизненные формы требуют всестороннего изучения как в части морфологии, так и физиологии ..., с охватом основных фаз их онтогенеза». Позднее автор уточняет термин «экобиоморфа» и как синоним термина «жизненная форма» вводит понятие «биоморфа»: «Жизненными формами, или биоморфами, обычно называют основные струк-

турные типы растений» ... тогда как «экобиоморфы – типы растений, которые устанавливаются не только на основе их структурных особенностей, но также их эколого-физиологических свойств, показывающих их отношение к ведущим факторам среды» (Лавренко, Свешникова, 1968, с. 11).

Поскольку сами авторы сначала отождествляли эти понятия, в литературе довольно часто указанные термины употребляются как синонимы (Зозулин, 1976а; Акульшина. Елманова, 1977; Голубев, 1981б; Крылов, 1984; Мазуренко, 1986). И.В. Борисова сочла необходимым (1991) обособить три понятия – «архитектурная модель», «биоморфа» и «экобиоморфа». Под архитектурными моделями автор, вслед за французскими ботаниками (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, 1975), понимает «стратегии роста», которые не связаны ни с размером растений, ни с жизненными формами и не зависят от экологических условий, то есть не изменяются у одного вида в разных местообитаниях. К сходным выводам пришла Т.И. Серебрякова (1977, 1979, 1981, 1987), изучая «модели побегообразования» (так, согласно ряду авторов [Марков, 1989, 1992; Борисова, 1991], она называла архитектурные модели). Т.И. Серебрякова показала, что одна и та же модель побегообразования может быть основой для многих жизненных форм, и, наоборот, сходные жизненные формы могут образоваться на базе разных моделей. По мнению И.В. Борисовой, которое мы разделяем, соотношение этих понятий таково: архитектурная модель является структурной основой жизненных форм (биоморф), а последние – структурной основой экобиоморф. Нам так же кажется очень удачным алгоритм популяционно-ботанического анализа, предложенный М.В. Марковым (1987, 1989, 1992) для малолетних растений: архитектурная модель → жизненная форма → стратегия жизни – таким образом автор акцентирует внимание на связь архитектурной модели с популяционной биологией растений. В.Н. Голубев (1957б, 1959, 1977) называет архитектурные модели травянистых растений биоморфотипами и на их основе выявляет закономерности нарастания и отмирания побеговых и корневых органов и формирования многолетней побеговой основы трав сезонного климата. А. Бэлл и П. Томлинсон (Bell, Tomlinson, 1980), применившие

концепцию архитектурных моделей к вегетативно подвижным травам, предпочитают говорить об адаптивной архитектуре, что вполне понятно, учитывая пространственную конструкцию данных особей.

В духе, как он сам замечает, школы динамической морфологии И.Г. Серебрякова, дает свое определение жизненной формы Б.А. Юрцев (1976) как тип побегово-корневой системы, которое растение развивает в ходе онтогенеза в тесной связи с условиями произрастания. Поэтому, замечает автор, один вид в разных экологических условиях может иметь соответственно и разные жизненные формы; в свою очередь одна и та же жизненная форма может наблюдаться у многих видов из разных систематических групп вследствие конвергентной эволюции. Побеговая и корневая системы рассматриваются под углом зрения их последовательного формирования из зародышевой почки и зародышевого корешка на основе взаимодействия процессов новообразования и роста, с одной стороны, и процессов отмирания с другой. Б.А. Юрцев особо подчеркивает, что последнее обстоятельство часто не оговаривается в определении жизненной формы. А значит, резюмирует автор, изучая морфогенез жизненной формы как последовательно развивающейся системы побегов и корней, мы по существу переходим от статической трактовки жизненной формы («тип габитуса») к динамической («тип онтогенеза»), последний описывается как закономерно изменяющийся баланс процессов новообразования и отмирания побегов и оставляющих их метамеров, а также корней. Продолжая эти рассуждения, А.П. Хохряков констатирует (1978), что если в процессе онтогенеза меняется внешняя морфология организма, система его адаптаций (экология и образ жизни), то, следовательно, меняется и его жизненная форма. Жизненная форма – понятие чисто индивидуальное, ибо ей обладает каждый индивид (в отличие, например, от «вида», понятия популяционного). Поэтому вполне очевидно, что каждый индивид в процессе онтогенеза может сменить несколько жизненных форм. Опираясь на идеи М.Г. Попова (1948) и Э. Корнера (Corner, 1949), А.П. Хохряков заключает (1981, с. 157): «Все более ясным становится то, что

эволюция жизненных форм – это, собственно, и есть основное содержание эволюции растений вообще». Существуют и иные авторские трактовки понятия «жизненная форма» (Шалыт, 1955; Тихомиров, 1963; Зозулин, 1968, 1976б; Дервиз-Соколова, 1981), на которых мы не будем подробно останавливаться, так как имеется большое количество обзоров на эту тему (Серебряков, 1955, 1962, 1964; Стешенко, 1956; Szujko-Lacza, Fekete, 1969; Fekete, Szujko-Lacza, 1970, Серебрякова, 1972, 1980; Зозулин, 1976а; Голубев, 1977; Дервиз-Соколова, 1981; Алеев, 1986; Борисова, 1991; Шафранова и др., 2009).

Приведем лишь одно из последних (в хронологическом порядке) определений (Курченко, 2006а, с.57), которое мы полностью разделяем: «Жизненная форма (биоморфа) в современном понимании – это внешний облик (габитус) растения, наследственно закрепленный в результате эволюционного развития, который определяется структурой его вегетативных и генеративных органов и формируется в результате роста и развития под воздействием эколого-фитоценологических условий среды». Согласно цитате, на наш взгляд, жизненная форма – не только морфологическая и экологическая категория, что наиболее часто подчеркивают исследователи, но и генетическая, физиологическая, филогенетическая и т.п., то есть общебиологическая в самом широком смысле слова – а подобный подход открывает новые возможности для работы в этом направлении.

Хотелось бы думать, что утверждение В.Н. Голубева (1977) о бурном развитии учения о жизненных формах можно с полной уверенностью проецировать и на начало XXI в. Наша уверенность подкрепляется фактическим материалом, поскольку появляются работы прикладного характера (Егорова, 2004; Ермакова, Сугоркина, 2006, 2007, 2011), содержащие подробный анализ динамики спектров жизненных форм травянистых растений в ходе многолетнего мониторинга. В них также констатируется уже упомянутый нами факт, что у одних и тех же видов растений разные авторы указывают разный тип жизненной формы, что может быть связано как с поливариантностью развития растений, так и с особенностью взглядов исследователей. В связи с этим (Ермакова, Сугоркина, 2011) жизненные формы растений

нуждаются в дальнейшем исследовании, выработке критериев их определения и классификации.

Резюмируя вышеизложенное, подчеркнем, что жизненную форму можно рассматривать не только как единицу биоморфологической, но и как единицу экологической классификации растений, под которой подразумевается группа растений со сходными приспособительными структурами. Это сходство не обязательно связано с родством и часто бывает конвергентным.

Изучение жизненных форм растений тесно сопряжено с выделением в их теле соподчиненных структурно-биологических единиц, взаимосвязанных между собой и имеющих определенную временную последовательность возникновения (Серебряков, 1959, 1962; Голубев, 1960, 1965; Серебрякова, 1971б, 1977; Нухимовский, 1970, 1971, 1997, 2002; Коллегова, Черемушкина, 2012; Марков, 2012). Развивая эти идеи, многие авторы в дальнейшем рассматривали растение как пространственно-временную метамерную структуру, сформированную в результате роста и формообразования. Так, Л.Е. Гатцук (1974, 1994) кладет в основу своей классификации признаки, которые можно выделить у метамеров побега (многолетние или однолетние, длинные или короткие, с зелеными ассимилирующими или с чешуевидными листьями и т.п.). Н.П. Савиных (2000, 2002, 2006, 2013; Савиных и др., 2013) рассматривает метамеры побегов как однотипные элементы, которые в конечном итоге и образуют целый модуль – тело растения. Представление о растении как модульном организме отражает и морфологические особенности его строения, и ритмологические закономерности формирования систем побегов. Данная концепция позволила выделить в структуре особей цветковых растений 3 категории модулей (Савиных и др., 2013): элементарный (мельчайший неделимый метамер, состоит из нижележащего междоузлия, узла, листа и почки или ее производных); универсальный (одноосный побег, возникает также ритмично, регулярно и циклически, как и элементарный модуль); основной (формируется на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяется в строении зрелых генеративных особей).

Именно основной модуль определяет сущность биоморфы особи и формирует ее пространственно-временную структуру. Типы модулей и последовательность их формирования в онтоморфогенезе заложены генетически, поэтому, характеризуя жизненную форму растений, следует прежде всего оценивать их побегообразование (Савиных, 2002, 2013; Савиных, Мальцева, 2008; Савиных и др., 2013). М.В. Марков считает (2012), что на уровне отдельных метамеров можно также рассматривать проявление популяционных закономерностей.

Поскольку у вегетативно подвижных растений в качестве метамерных единиц выделяются побеги с собственной корневой системой – ризокормы или ризокормусы (Нухимовский, 1970, 1971; Заугольнова и др., 1989), представляется наиболее логичным в качестве базового модуля особей стержнекорневой биоморфы выделить структуру, состоящую из стержневого корня и надземного побега определенного типа. Корнепобеговая функциональная связь рассматривается как главнейшая из всех существующих коррелятивных связей (Казарян, 1969; Михайловская, 1981; Байтулин, 1987; Марков, 1989), поскольку она обуславливает целостность автотрофного растения.

На основании обширного фактического материала нами предлагается классификационная схема, подразделяющая на отдельные группы травянистые стержнекорневые растения Воронежской области (табл. 3.1). По своему смысловому и морфобиологическому значению данные группы являются подтипами общей жизненной формы травянистых стержнекорневых растений, поэтому мы так же предлагаем термин «модели структурной организации» (Олейникова, 2010а) для обозначения основных низших таксономических единиц данной классификационной схемы. Понятие «модель структурной организации» (МСО) мы используем как инструмент для инвентаризации разнообразия типов строения подземных органов стержнекорневых травянистых растений и рассматриваем в узком значении – как уровень сложности строения, выделенный у растений различных видов.

Таблица 3.1. Классификационная схема стержнекорневых травянистых растений

Тип	Класс	МСО
I. Поликарпические стержнекорневые травы	1. Длинностержнекорневые	а) безрозеточная – ПДБ
		б) полурозеточная – ПДП
		в) розеточная – ПДР
	2. Короткостержнекорневые	а) безрозеточная – ПКБ
		б) полурозеточная – ПКП
		в) розеточная – ПКР
II. Монокарпические стержнекорневые травы	1. Длинностержнекорневые	а) безрозеточная – МДБ
		б) полурозеточная – МДП
		в) розеточная – МДР
	2. Короткостержнекорневые	а) безрозеточная – МКБ
		б) полурозеточная – МКП
		в) розеточная – МКР

Это такие модели строения корневых и побеговых систем, в рамки которых нам удалось вместить все разнообразие травянистых поли- и монокарпических растений Воронежской области. То есть мы сознательно идем на некоторое упрощение богатейшего фактического материала, представляя основные типы травянистых стержнекорневых растений в виде унифицированной системы. Повторимся, что подобное разделение позволило нам в полевых условиях по возможности более быстро и четко выделять интересующие нас виды для дальнейших геоботанических и популяционных исследований. Считаем, что выделение отдельных МСО поможет глубже понять особенности поведения видов в различных условиях обитания. Если использовать матричный тип представления нашей классификации, то она будет иметь следующий вид (рис. 3.2) – один из вариантов пока остается незаполненным.

На основании изучения морфогенеза и биологических особенностей представителей стержнекорневых травянистых растений Воронежской области приводим краткую характеристику их основных жизненных форм (МСО). В каждом из перечисленных типов структур растения располагаются по фитоценолотическому принципу: вначале идут степные и луговые виды, затем – виды меловых обнажений, лесных полян и лесов, днищ оврагов и балок, прибрежно-водные и замыкают список рудеральные и сегетальные растения. Если род представлен несколькими видами,

то расположение последних также подчинено фитоценоотическому принципу.

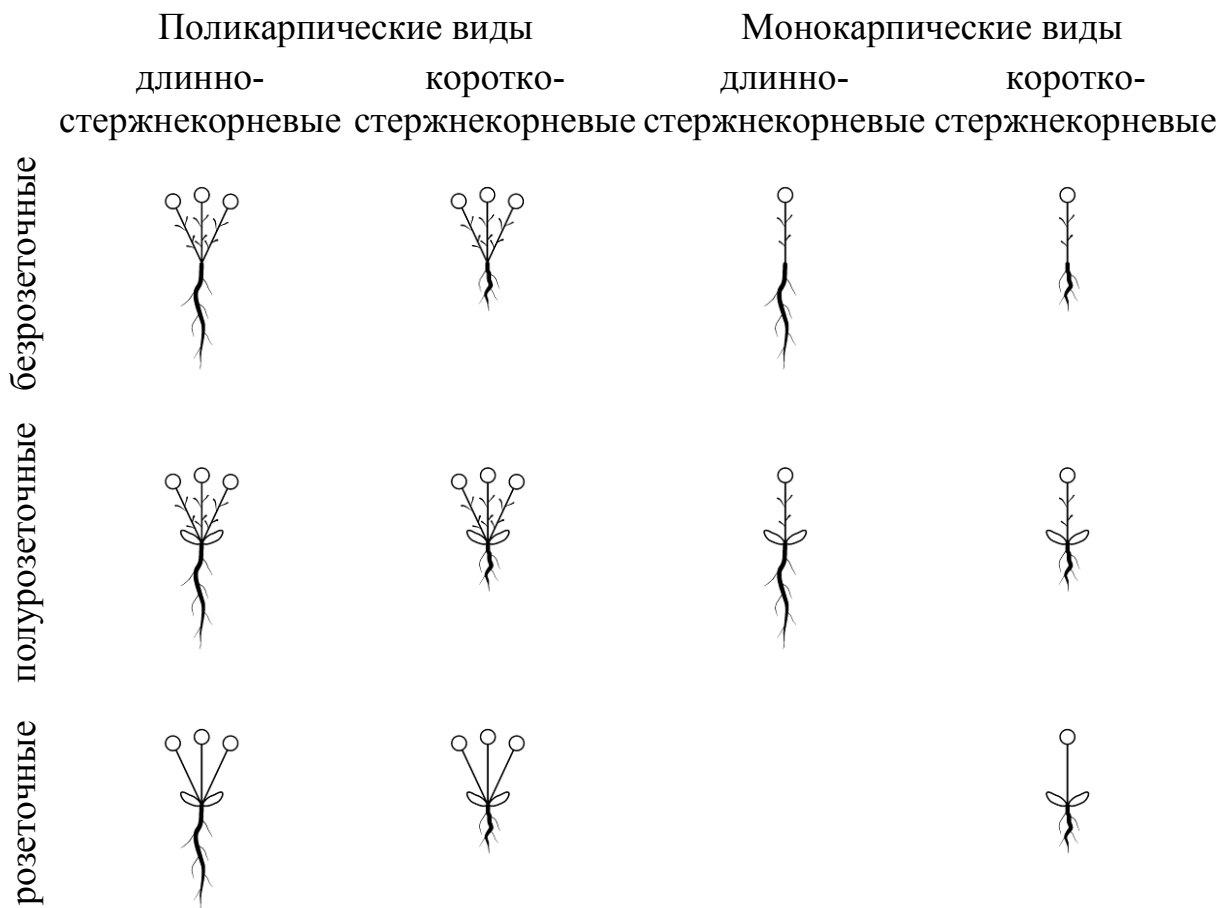


Рис. 3.2. Модели структурной организации травянистых стержнекорневых растений Воронежской области

Тип I. Поликарпические стержнекорневые травы

Многолетние растения, плодоносящие на протяжении жизни много раз. Основной структурной единицей особи является (Серебряков, 1959; Зиман, 1976) монокарпический побег, одно- и многолетний, после плодоношения отмирающий. Отличительной особенностью служит наличие первичного главного корня, который развивается из зародышевого корешка и сохраняется на протяжении всей жизни растения.

Класс 1. Длинностержнекорневые

Хорошо развита система главного корня, обычно имеется достаточное количество боковых корней нескольких порядков. Длина главного корня превышает 1 м, нередко достигая 2 и

более м. Однако следует иметь в виду (Котт, 1961), что, помимо видовых особенностей, длина и толщина корней зависят от типа почвы и глубины залегания грунтовых вод. Наши наблюдения показывают, что в целом длина корня является консервативным, генетически детерминированным признаком (в пределах нормы реакции), что позволяет нам использовать данную характеристику для типизации МСО внутри стержнекорневой биоморфы.

В конце первого года генерации цветоносный побег постепенно отмирает, а ось ограниченной базальной части побега с заложившимися почками (зона возобновления) втягивается в почву. Именно на этом этапе онтогенетического развития из коротких оснований отмирающих ортотропных цветоносных побегов формируется каудекс, служащий вегетативной основой для возобновления надземных побегов в предстоящем году. Каудекс молодых генеративных особей одноглавый, по мере старения растения он обычно становится многоглавым и наряду с побегами несет почки возобновления. Каудекс разрастается за счет работы камбия, постепенно переходя внизу в долгоживущий и утолщенный многолетний корень. Граница между этими органами обычно четко не выражена (Васильев и др., 1988). Е.Л. Нухимовский предлагает (1997, с. 297) нижнюю границу каудекса проводить по верхней границе гипокотилия (семядольному узлу, включая этот узел в каудекс), которая хорошо различима в структуре растений, а нижнюю границу корня – по нижней границе гипокотилия, то есть по корневой шейке (однако положение самой шейки в реальных условиях определить порой очень трудно).

Безрозеточная МСО. Вслед за И.В. Борисовой (1960) безрозеточными мы называем такие растения, у которых все побеги удлиненные – и вегетативные, и генеративные. По определению В.Н. Голубева (1957а), побеги этих растений имеют двухфазный цикл развития: почка – ортотропный олиственный побег. Так как фаза розетки выпадает, монокарпические побеги генеративных особей являются моноциклическими (рис. 3.3).



А

Б

В

Рис. 3.3. Безрозеточная (А – *Gypsophila altissima*), полурозеточная (Б – *Eryngium campestre*) и розеточная (В – *Taraxacum serotinum*) МСО стержнекорневой биоморфы

Подобную МСО особей мы наблюдали у *Gypsophila altissima*, *G. paniculata*, *Phlomis pungens*, *Nepeta pannonica*, *N. parviflora*, *Euphorbia stepposa*, *E. seguieriana*, *E. semivillosa*, *Medicago romanica*, *Lotus ucrainicus*, *L. corniculatus*, *Astragalus austriacus*, *A. asper*, *A. sulcatus*, *Oxytropis pilosa*, *Stachys recta*, *Marrubium praecox*, *M. vulgare*, *Ononis arvensis*. Всего во флоре Воронежской области отмечено 39 видов с данной МСО (прилож. 1).

Полурозеточная МСО. Из почечки зародыша формируется укороченный главный побег с более или менее многочисленными листьями, образующими розетку. Нарастая моноподиально, побег может пребывать в этой фазе несколько лет. Размеры розетки, площадь ее листовой поверхности в значительной степени определяют выживаемость особей, возможность перехода к цветению и величину репродуктивного вклада (Harper, 1977; Gross, 1981; Maddox, Antonovics, 1983; Farris, Lechowics, 1990; Марков, 1990, 2001; Holderegger, 2000; Трубина, 2005). М.В. Марков (2012) рассматривает розетку как элементарный побег и одновременно способ быстрого наращивания ассимиляционной поверхности благодаря экономии на росте междоузлий, а В.Н. Голубев особо подчеркивал (1965), что розеточный рост, розеточная и полурозеточная структура побегов являются важной приспособительной особенностью растений к переживанию холодного зимнего сезона. Являясь в большинстве гемикриптофитами, эти растения отвечают климатическим условиям умеренно холодных и альпийских областей. В свою очередь, температурный

фактор можно считать одним из определяющих при выработке полурозеточной и розеточной структуры побегов у травянистых растений (Котт, 1944; Келлер, 1948; Нечаева, 1958; Голубев, 1965; Нечаева и др., 1973).

Переход полурозеточных растений в генеративный период знаменуется образованием удлиненного ортотропного листовенного побега, которые развиваются по ди- или полициклическому типу в зависимости от условий (рис. 3.3.). По признакам морфогенеза такие растения имеют (Голубев, 1957а) трехфазный цикл развития: почка – розеточный побег – ортотропный листовенный побег. Им также свойственно образование каудекса, причем порой еще более мощного, чем у растений первой модели структурной организации. Согласно нашим наблюдениям, это *Onobrychis arenaria*, *Cephalaria uralensis*, *C. litwinowii*, *Erysimum cretaceum*, *Knautia arvensis*, *Bunias orientalis*, *Amoria montana*, *Pimpinella saxifraga*, *P. tragium*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Salvia pratensis*, *S. stepposa*, *Echinops ruthenicus*, *E. sphaerocephalus*, *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Centaurea ruthenica*, *C. adpressa*, *C. orientalis*, *Crepis pannonica*, *Oberna behen*, *Trifolium pretense*, *Silaum silaus*, *Falcaria vulgaris*, *Rumex crispus*, *R. pseudonatronatus*, *R. stenophyllus*, *R. obtusifolius*, *Cichorium intybus* (всего 72 вида, прилож.1).

Розеточная МСО. Из главной почечки зародыша развивается укороченный вегетативный розеточный побег, который выполняет основную ассимилирующую функцию; ортотропные генеративные побеги высокоспециализированные, почти или вовсе не имеют листьев, их верхушка может быть представлена как соцветием, так и одиночными цветками. Поскольку даже при их наличии (иногда в виде чешуй) роль стеблевых листьев в образовании органического вещества и физиологической активности растения минимальна, мы считаем возможным объединение растений с подобным строением в особую группу поликарпических длинностержнекорневых розеточных видов. Указанная МСО отмечена нами у *Pulsatilla pratensis*, *Goniolimon tataricum*, *Limonium bungei*, *L. sareptanum*, *L. platyphyllum*, *L. tomentellum*, *Verbascum phoeniceum*, *Salvia nutans*, *Plantago urvillei*, *P. salsa*, *P. cornutii*, *P. maxima*, *Trommsdorffia*

maculata, *Taraxacum serotinum*, *T. bessarabicum*, *T. erythrospermum*, *T. officinale* (всего 28 видов, прилож.1).

Класс 2. Короткостержнекорневые

Подобно длинностержнекорневым, имеют хорошо выраженный главный корень, но его длина не превышает 1 м даже у особей с высокой жизненностью. Принцип образования каудекса аналогичен описанному выше.

Безрозеточная МСО. Сходна с аналогичной длинностержнекорневой МСО у многолетних видов с общей поправкой на глубину проникновения главного корня. Особи развиваются по двухфазному циклу: почка – олиственный генеративный побег. Среди стержнекорневых травянистых видов Воронежской области это *Alissum sarvanicum*, *A. gmelinii*, *A. gymnopodium*, *Polygala comosa*, *P. sibirica*, *P. podolica*, *P. cretacea*, *Linum nervosum*, *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. flavum*, *Linaria cretacea*, *Lithospermum officinale*, *Dracocephalum ruyschiana* (всего 23 вида, прилож. 1).

Полурозеточная МСО. Трехфазный цикл развития особей с длиной корня менее 1 м отмечен нами у *Vupleurum falcatum*, *Dracocephalum nutans*, *Silene artemisetorum*, *Dianthus polymorphus*, *D. borbasii*, *D. leptopetalus*, *Clausia aprica*, *Matthiola fragrans*, *Potentilla argentea*, *P. humifusa*, *Helichrysum arenarium*, *Anchusa ochroleuca*, *A. officinalis*, *Chondrilla juncea*, *Ch. graminea* (всего 43 вида, прилож.1).

Розеточная МСО. Вся листовая поверхность собрана в розетку одного или нескольких побегов с укороченными междоузлиями; цветоносные побеги безлистные. Данную МСО мы наблюдали у *Jurinea ledebourii*, *J. arachnoidea*, *Plantago media*, *P. lanceolata* и еще трех видов флоры области (прилож. 1). У некоторых видов, в частности, наголоватки паутиистой, на цветоносных стеблях иногда может наблюдаться небольшое количество редуцированных листьев, однако их вклад в продуцирование органических веществ крайне незначителен.

Тип II. Монокарпические стержнекорневые травы

Малолетние и однолетние растения, цветущие и плодоносящие только один раз в жизни, после чего сразу отмирают. В морфо-

генезе стержнекорневых малолетников и однолетников нами отмечены те же типы МСО, что и у многолетних растений с безусловной поправкой на менее мощное развитие особей вследствие более короткой продолжительности онтогенеза. Однако следует уточнить, что любое сравнение относительно и в данном случае мы наблюдали большое количество видов и отдельных особей, наследственные задатки или условия произрастания которых способствовали образованию крупных особей с хорошо развитой корневой системой. Существенные различия в глубине проникновения главного корня позволили нам и в данном случае выделить классы длинно-стержнекорневых и короткостержнекорневых растений.

Класс 1. Длинностержнекорневые

Растения имеют довольно мощную стержневую корневую систему с хорошо выраженным главным корнем, который уходит вглубь более, чем на 1 м. Следует заметить, что у особей низкой жизненности различных видов мы наблюдали корни и короче, однако относили растения к конкретному типу структурной организации, исходя из потенциальных возможностей мощности в пределах нормы реакции вида.

Безрозеточная МСО. Все побеги удлиненные, олиственные. Растения развивается по двухфазному циклу: почка – олиственный цветоносный побег. Подобная модель структурной организации отмечена нами у *Melilotus wolgicus*, *M. officinalis*, *M. albus*, *M. dentatus*, *Atriplex sagittata*, *A. prostrata*, *A. tatarica*, *Chenopodium strictum*, *Amaranthus retroflexus*, *Cyclachaena xanthifolia* (всего 35 видов, прилож.1).

Полурозеточная МСО. В жизненном цикле большинства розеточных и полурозеточных малолетних растений розеточный рост выступает как вполне обособленная фаза роста и развития особей, в процессе которой формируется практически вся вегетативная ассимилирующая сфера растения (Марков, 1990; Трубина, 2005). Развитие таких растений происходит по трехфазному циклу: почка – розеточный побег – олиственные цветоносный побег, однако в зависимости от общей продолжительности онтогенеза мы выделяем собственно однолетние и двулетние растения.

У однолетних все перечисленные фазы могут протекать за один вегетационный сезон, при этом прорастание семян может

быть как осенним (озимые формы), так и весенним (яровые формы) – *Reseda lutea*, *Lapsana communis*, *Papaver somniferum*, *Aethusa cynapium*.

У двулетних в первый год жизни из почечки зародыша формируется прикорневая розетка листьев, с которой особь зимует. На втором году жизни наступает генеративный период – из терминальной почки розетки возникает ортотропный олиственный цветоносный побег (Кружилин, Шведская, 1966; Марков, 1991). После цветения и плодоношения растение полностью засыхает, завершая свой онтогенез по укороченному циклу, минуя сенильный период. Полурозеточная длинностержнекорневая моноподиальная МСО свойственная довольно большому количеству видов. В частности, для Воронежской области это *Onosma tinctorium*, *O. polychromum*, *Hesperis tristis*, *Oenothera biennis*, *Isatis tinctoria*, *Erucastrum armoracioides*, *E. cretaceum*, *E. gallicum*, *Verbascum thapsus*, *V. densiflorum*, *V. lichnitis*, *V. nigrum*, *V. orientale*, *V. blattaria*, *Tragopogon dubius*, *T. major*, *T. ruthenicus*, *T. podolicus*, *T. orientalis*, *T. pratensis*, *Conium maculatum*, *Heracleum sibiricum*, *Echium rubrum*, *E. vulgare*, *Cirsium serrulatum*, *C. polonicum*, *C. vulgare*, *Seseli libanotis*, *Pastinaca sylvestris*, *Cynoglossum officinale*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Carduus crispus*, *C. acanthoides*, *C. hamulosus*, *C. nutans*, *C. uncinatus*, *Onopordum acanthium*. Отдельные представители данной МСО (в частности, *Seseli libanotis*, *Verbascum nigrum* и *V. orientale*) могут при благоприятных условиях пролонгировать развитие и плодоношение еще 1-2 года, то есть являются факультативными поликарпиками.

Такую же МСО имеют особи, относящиеся к двум крупнейшим травянистым видам флоры Европейской России – *Angelica sylvestris* и *A. archangelica*. Это многолетние монокарпические виды, цветение которых наступает на второй-четвертый год жизни, после чего растение полностью отмирает. Для монокарпиков, которые цветут лишь один раз, но живут более двух лет, J. Silverton (1984) ввел понятие «один раз плодоносящие многолетники». Он показал, что большинство особей данных видов должны достигнуть до плодоношения определенной величины, что и определяет продолжительность их жизни до размножения. Замедленное развитие «один раз плодоносящих многолетников», по сравнению с двулетниками, искупается бóльшим накоп-

лением питательных ресурсов в течение задержки цветения и, как следствие, большим образованием семян. Всего для флоры Воронежской области нами отмечен 71 вид данной МСО (прилож. 1).

Розеточная МСО. Во флоре Воронежской области в настоящее время не обнаружено видов подобной морфоструктуры.

Класс 2. Короткостержнекорневые

Главный корень сохраняется на протяжении всей жизни растения, однако его длина не превышает 1 м; у особей мелких видов корни расположены в 15-20-сантиметровом приповерхностном слое почвы.

Безрозеточная МСО. Сходна с аналогичной длинностержнекорневой МСО у однолетних видов с общей поправкой на глубину проникновения главного корня. Среди стержнекорневых монокарпических видов Воронежской области это: *Trifolium arvense*, *Chrysopsis spadicea*, *Ch. campestris*, *Ch. aurea*, *Xeranthemum annuum*, *Alysum calycinum*, *A. hirsutum*, *Dracocephalum thymiflorum*, *Orthanthella lutea*, *Thymelaea passerina*, *Euclidium syriacum*, *Ceratocarpus arenarius*, *Kochia laniflora*, *Salsola australis*, *Sideritis montana*, *Meniocus linifolius*, *Melampyrum argyrocomum*, *M. cristatum*, *M. arvense*, *M. nemorosum*, *M. pretense*, *Centaureum pulchellum*, *Erysimum cheiranthoides*, *Euphrasia pectinata*, *E. brevipila*, *E. parviflora*, *E. stricta*, *Odontites vulgaris*, *Rhinanthus minor*, *Rh. vernalis*, *Lotus praetermissus*, *Medicago lupulina*, *Polycnemum arvense*, *Radiola linoides*, *Atriplex patens*, *A. patula*, *A. oblondifolia*, *A. pedunculata*, *Suaeda prostrata*, *Chaenorhinum minus*, *Plantago arenaria*, *Bidens cernua*, *B. tripartita*, *Polygonum arenastrum*, *P. neglectum*, *Chenopodium botrys*, *Ch. rubrum*, *Ch. polyspermum*, *Ch. hybridum*, *Ch. urbicum*, *Ch. glaucum*, *Ch. acerifolium*, *Corispermum orientale*, *C. hyssopifolium*, *C. marschalii*, *C. nitidum*, *C. declinatum*, *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Anthemis ruthenica*, *Consolida regalis*, *Galeopsis ladanum*, *G. tetrahit*, *G. bifida*, *Stachys annua*, *Elsholzia ciliata*, *Fumaria officinalis*, *F. schleicheri*, *Fagopyrum esculentum*, *F. tataricum*, *Galinsoga parviflora*, *Psammophiliella muralis*, *Descurainia sophia*, *Matricaria recutita*, *Xanthium spinosum*, *X. strumarium* (всего 188 видов, прилож. 1).

Полурозеточная МСО. Так же, как и в случае монокарпических длинностержнекорневых, короткостержнекорневые развиваются по трехфазному циклу и подразделяются нами на собственно однолетние и двулетние.

К первым относятся: *Lycopsis arvensis*, *L. orientalis*, *Myosotis ramosissima*, *M. micrantha*, *M. arvensis*, *Caucalis platycarpos*, *Filago arvensis*, *Draba nemorosa*, *Geranium rotundifolium*, *G. divaricatum*, *G. pusillum*, *Glaucium corniculatum*, *Crepis tectorum*, *Arabidopsis thaliana*, *Raphanus raphanistrum*, *Tripleurospermum perforatum*, *Chorispora tenella*, *Erodium cicutarium*, *Sisymbrium officinale*, *S. loeselii*, *Thlaspi arvense*, *Lepidium ruderales*.

Ко вторым – *Centaurea majorovii* *Cerithe minor*, *Geranium robertianum*, *Centaureum erythraea*, *Gentianella lingulata*, *G. amarella*, *Diplotaxis cretacea*, *D. muralis*, *Seseli annuum*, *Erysimum hieracifolium*, *E. canescens*, *Syrenia cana*, *Artemisia scoparia*, *Arabis pendula*, *A. gerardii*, *A. sagittata*, *Lappula squarrosa*, *Turritis glabra*, *Poterium sanguisorba*, *Berteroa incana*, *Sisymbrium altissimum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Alliaria petiolata*, *Erigeron acris*, *Barbarea vulgaris*. Всего выявлено 148 видов подобной биоморфологической структуры (прилож. 1).

Розеточная МСО. Весьма немногочисленная группа мелких растений эфемероидного типа – *Androsace septentrionalis*, *A. maxima*, *A. elongata*, *Plantago tenuiflora*, *P. minuta*, *Erophila verna*.

Резюмируя вышеизложенное, отмечаем, что во флоре Воронежской области нами выделено 660 видов (примерно 30% от общего количества) травянистых стержнекорневых поли- и монокарпических растений, которые можно распределить среди 11 типов моделей структурной организации их корневой и побеговой систем. Это весьма многочисленная группа степных, луговых, рудеральных и сегетальных видов, играющих большую роль в формировании растительного покрова нашей области. Структурное разнообразие стержнекорневых растений достигается наличием трех типов побегов: безрозеточных (удлиненных), розеточных (укороченных) и полурозеточных. Сообразно представлениям И.Г. Серебрякова (1952, 1959, 1962), мы рассматриваем их как элементарные метамеры, которые наряду со стержневым корнем формируют особи данной биоморфы.

3.3. Аннотированный список стержнекорневых видов Воронежской области

Список оставлен на основе материалов многолетних полевых исследований автора. В него включены виды, наличие которых подтверждено личными наблюдениями и гербарными сборами автора, гербарными материалами (VOR, VORG, VU), а также литературными данными, которые не вызывают у автора сомнений (Камышев, Хмелев, 1976; Хмелев, Кунаева, 1999; Агафонов, 2006; Григорьевская, Прохорова, 2006; Маевский, 2006). Учитывая современный этап интродукции и натурализации растений на территории области, в список включены адвентивные виды в официально зафиксированном на настоящий момент объеме (Григорьевская и др, 2004). В конспекте после латинского и русского названия вида следуют его местообитания, характер встречаемости и модель структурной организации. Латинские названия родов и видов приведены согласно номенклатурной сводке С.К. Черепанова (1995), для отдельных видов дана краткая синонимия, что связано с различным цитированием в основных использованных литературных источниках (Флора СССР, 1936-1964; Маевский, 1964, 2006). Расположение семейств, родов и видов в списке приведено по системе Энглера.

Согласно приводимой выше классификации (глава 3.2), нами выделено 12 типов моделей структурной организации травянистых стержнекорневых растений, из которых 11 отмечены среди видов Воронежской области.

Условные сокращения типов МСО:

ПДБ – поликарпическая длинностерднекорневая безрозеточная

ПДП – поликарпическая длинностерднекорневая полурозеточная

ПДР – поликарпическая длинностерднекорневая розеточная

ПКБ – поликарпическая короткостержнекорневая безрозеточная

ПКП – поликарпическая короткостержнекорневая полурозеточная

ПКР – поликарпическая короткостержнекорневая розеточная

МДБ – монокарпическая длинностержнекорневая безрозеточная

МДП – монокарпическая длинностержнекорневая полурозеточная

МКБ – монокарпическая короткостержнекорневая безрозеточная

МКП – монокарпическая короткостержнекорневая полурозеточная

МКР – монокарпическая короткостержнекорневая розеточная

В тексте так же приняты следующие сокращения:

адвент. – адвентивный вид

Аннинск. – Аннинский район

б.ч. – большей частью

берез. – березовые (березовым, березовых)²
Бобровск. – Бобровский район
Богучарск. – Богучарский район
Борисоглебск. – Борисоглебский район
Бутурлин. – Бутурлиновский район
влажн. – влажные (влажной, влажным)
водоем. – водоемов
встреч. – встречается, встречаются
вторичн. – вторичные (вторичным, вторичных)
галечн. – галечные (галечным, галечных)
глинист. – глинистые (глинистым, глинистых)
гл. обр. – главным образом
декорат. – декоративное
др. – другим, другие
дубов. – дубовые (дубовым, дубовых)
ж.д. – железная дорога (железной дороги)
ж/д – железнодорожные (железнодорожным, железнодорожных)
заболоч. – заболоченные (заболоченным, заболоченных)
заливн. – заливные (заливным, заливных)
засол. – засоленные (засоленным, засоленных)
злаков. – злаковые (злаковым, злаковых)
известн. – известняки (известнякам, известняках)
известняк. – известняковые (известняковым, известняковых)
каменист. – каменистые (каменистым, каменистых)
Каменск. – Каменский район
Кантемировск. – Кантемировский район
кол-ве – количестве
культивир. – культивируется
кустарн. – кустарники (кустарникам, кустарниках)³
лесн. – лесные (лесным, лесных)
лесостепн. – лесостепной
листв. – лиственные (лиственным, лиственных)
луг. – луговые (луговым, луговых)
медонос. – медоносное
мел. – меловые (меловым, меловых)
местооб. – местообитания (местообитаниям, местообитаниях)
м-м – местам
м-та – места
мусорн. – мусорные (мусорным, мусорных)
м-х – местах
наруш. – нарушенные (нарушенными, нарушенным)
населен. – населенные (населенным, населенных)
Новохоперск. – Новохоперский район

² Падеж прилагательного определяется по падежу существительного, которое следует далее.

³ Падеж существительного определяется по стоящему до него предлогу.

обнаж. – обнажения (обнажениям, обнажениях)
окрестн. – окрестностях
ост. – остальные (остальным, остальных)
остепн. – остепненные (остепненным, остепненных)
Острогож. – Острогожский район
откр. – открытые (открытым, открытых)
отсутств. – отсутствует
оч. – очень
Павловск. – Павловский район
песчан. – песчаные (песчаным, песчаных)
Петропавл. – Петропавловский район
Поворинск. – Поворинский район
Подгоренск. – Подгоренский район
повыш. – повышенные (повышенным, повышенных)
пойм. – пойменные (пойменным, пойменных)
преимущ. – преимущественно
прибрежн. – прибрежные (прибрежным, прибрежных)
равнин. – равнинные (равнинным, равнинных)
разнообр. – разнообразные (разнообразным, разнообразных)
разнотравн. – разнотравные (разнотравным, разнотравных)
разреж. – разреженные (разреженным, разреженных)
Рамонск. – Рамонский район
раст. – растение
Репьевск. – Репьевский район
речн. – речные (речным, речных)
Россош. – Россошанский район
рудеральн. – рудеральные (рудеральным, рудеральных)
светл. – светлые (светлым, светлых)
скл. – склоны (склонам, склонах)
смеш. – смешанные (смешанным, смешанных)
солонч. – солончаки (солончакам, солончаках)
солонцев. – солонцеватые (солонцеватым, солонцеватых)
сорн. – сорные (сорным, сорных)
сосн. – сосновые (сосновым, сосновых)
степн. – степные (степным, степных)
супесчан. – супесчаные (супесчаным, супесчаных)
сух. – сухие (сухим, сухих)
суходольн. – суходольные (суходольным, суходольных)
сыроват. – сыроватые (сыроватым, сыроватых)
Таловск. – Таловский район
тенист. – тенистые (тенистым, тенистых)
террит. – территории
травян. – травянистые (травянистым, травянистых)
хлебн. – хлебных
черноз. – черноземные (черноземным, черноземных)
широколиств. – широколиственные (широколиственным, широколиственных)

щербнист. – щербнистые (щербнистым, щербнистых)

Эртильск. – Эртильский район

эфиромасл. – эфиромасличное.

Буквы С, Ю, З, В, СЗ, СВ, ЮЗ, ЮВ обозначают соответственно части Воронежской области (север, северо-запад и т.п.), в которых отмечены конкретные виды.

Знак !! указывает на наличие данного вида в списке Красной книги Воронежской области (Постановление администрации Воронежской области № 561 от 01.07.2008 г., Красная книга..., 2011); знак ! – в списке потенциально уязвимых видов растений области, нуждающихся в постоянном контроле и наблюдении (Красная книга ..., 2011)

Urticaceae Juss. – Крапивные

Urtica urens L. – Крапива жгучая. – По огородам, полям, пустырям, около жилья и дорог. – Часто. – МКБ.

Cannabaceae Endl. – Коноплевые

Cannabis sativa L. – Конопля посевная. – По рудеральн. м-м, у дорог. – Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.

C. ruderalis Janisch. – К. сорная. – В посевах, у дорог. – Сорный. Рудеральный. – Редко. – Адвент. – МДБ.

Santalaceae R. Br. – Санталовые

!*Thesium procumbens* С.А. May. – Ленец простертый. – На мелах, сух. степн. лугах, щербнистых скл. – Редко на Ю. – ПКБ.

T. arvense Horvat (*T. ramosum* Hayne) – Л. полевой (Л. ветвистый). – По известняк. и сух. степн. скл., на песчан. почвах и по степн. лугам. – Часто. – ПКБ.

!*T. moesiicum* Velen. – Л. мезийский. – На степн. скл. – Редко. – ПКБ.

Polygonaceae Juss. – Гречишные (Спорышевые)

Rumex thyrsiflorus Fingerh. – Щавель пирамидальный. – На заливных лугах, по скл., обрывам, на песчан. и известняк. почвах, по опушкам. – Не везде. – ПДП.

R. crispus L. – Щ. курчавый. – По лугам, полянам, у дорог, на сорных местах. – Часто. – ПДП.

R. pseudonatronatus Borb. – Щ. ложносолончаковый. – По лугам, опушкам, вдоль дорог, по берегам, рудеральн. м-м. – Не везде. – ПДП.

R. confertus Willd. – Щ. конский. – На заливн. лугах, по скл., светл. лесам, на лесн. полянах, по берегам рек и озер. – Часто. – ПДП.

R. aquaticus L. – Щ. водный. – На болотистых лугах, по берегам рек и озер. – Редко на С. – ПДП.

- R. stenophyllus* Ldb. Ledeb. – Щ. узколистный. – По сыроват. степн. и солончаковым м-м. – Не везде на Ю. – ПДП.
- R. obtusifolius* L. – Щ. туполистный. – По сыроват. лесам, на полянах, в оврагах, вдоль лесн. дорог, в садах и огородах. – Редко. – ПДП.
- !*R. marschallianus* Reichb. – Щ. Маршалла. – По берегам рек, солончаковым и сыроват. степн. м-м. – Оч. редко на В. – МКБ.
- R. ucranicus* Fisch. – Щ. украинский. – По прибрежн. пескам, берегам рек, заливн. лугам, по дорогам, на солонцах. – Редко. – МКБ.
- R. rossicus* Murb. – Щ. русский. – По берегам рек, озер, на болотах. – Редко. – МКБ.
- R. maritimus* L. – Щ. морской. – По болотистым лугам, берегам рек, озер, в ивняках. – Не везде. – МКБ.
- Polygonum aviculare* L. (*P. heterophyllum* Lindm., *P. monspeliense* Pers.) – Горец птичий. – По улицам, дорогам, сорн. м-м, полям, берегам рек, выгонам, на отмелях. – Повесеместно. – Адвент. – МКБ.
- P. calcatum* Lindm. – Г. топотун. – В сосн. лесах, на сух. песчан. почвах, по скл., вдоль дорог, по сорн. м-м. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.
- P. neglectum* Besser (*P. procumbens* Gilib.) – Г. незамеченный (Г. лежащий). – На песчан. пашнях и выгонах, в посевах, по канавам и сорн. м-м. – Часто. – МКБ.
- P. patulum* M.B. – Г. отклоненный. – Степн. луга, ковыльные степи, солонцы, пески, вдоль дорог и в посевах. – Не везде. – МКБ.
- P. novoascanicum* Клок. – Г. новоасканийский. – На солонцах, песках, степн. скл. – Не везде. – МКБ.
- P. bordzilowskii* Клок. (*P. gracilius* (Ldb.) Клок.) – Г. Бордзиловского (Г. изящный). – По солонцев. и степным м-м, по пескам. – Нередко на ЮВ. – МКБ.
- P. arenarium* Waldst. et Kit. – Г. песчаный. – По пескам, степн. низким м-м и солончакам. – Не везде. – МКБ.
- P. arenastrum* Voreau (*P. aequale* Lindm.) – Г. простертый. – На песчан. и глинист. почвах, сбитых лугово-степн. скл., в разнообр. наруш. местооб. – Часто. – МКБ.
- Persicaria orientalis* (L.) Spach (*Polygonum orientale* L.) – Персикария восточная (Горец восточный). – На пустырях, в парках и садах, около жилья. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.
- P. scabra* (Moench) Mold. (*Polygonum scabrum* Moench.) – П. шероховатая (Г. шероховатый). – На сорн. м-х, пашнях, залежах, песках, сырых лугах. – Часто. – МКБ.
- P. lapathifolia* (L.) S.F. Gray (*Polygonum lapathifolium* L.) – П. щавелелистная (Г. щавелелистный). – По берегам водоем., в канавах, влажн. пашнях, в садах и у дорог. – Не везде. – МКБ.
- P. minor* (Hads.) Opiz (*Polygonum minus* Huds.) – П. малая (Г. малый). – По сырым лесн. тропам и дорогам, по канавам, берегам рек, сыроват. лугам., у жилья. – Не везде. – МКБ.

Fallopia convolvulus (L.) A. Löve (*Polygonum convolvulus* L.) – Повитель вьюнковая (Г. вьюнковый). – На полях и сорн. м-х, по обрывам, кустарн., песчан. скл. – Оч. редко. – МКП.

F. dumetorum (L.) Holub (*Polygonum dumetorum* L.) – Повитель кустарниковая (Г. кустарниковый). – По кустарн., песчан. берегам рек, у заборов, по сорн. м-м. – Часто. – МДП.

Fagopyrum sagittatum Gilib. (*F. esculentum* Moench) – Гречиха посевная (Г. съедобная). – Повсеместно культивир. и встреч. как одичалое около дорог, по берегам рек и прудов. – Редко. – Адвент. – МКБ.

F. tataricum (L.) Gaertn. (*Polygonum tataricum* Gaertn.) – Г. татарская. (Горец татарский). – На полях, среди посевов, вдоль дорог. – Не везде. – Адвент. – МКБ.

***Chenopodiaceae* S.F. Gray – Маревые**

Polysnemum arvense L. – Хрущевник полевой. – На известн. скл., в борах, на обрывах, залежах, наруш. м-х, преимущ. на песчан. почве, в незамкнутых степных ценозах. – Часто. – МКБ.

P. majus A.Br. – Х. большой. – Каменист., известняк. и мел. скл., песчан. места, паровые поля. – Не везде. – МКБ.

Chenopodium ambrosioides L. (*Ambrina ambrosioides* (L.) Spach) – Марь амброзиевидная. – По сорн. м-м. – Редко. – МКБ.

Ch. botrys L. (*Ambrina botrys* (L.) Moq.) – М. душистая. – По песчан. почвам, каменист. м-м, мелям, сух. руслам рек, в посевах и на мусорн. м-х. – Редко. – МКБ.

Ch. foliosum (Moench) Aschers. (*Blitum virgatum* L.) – М. многолистная, Жминда. – По каменист. скл., известнякам, мелям, рудеральн. м-м. – Не везде. – МКБ.

Ch. glaucum L. – М. сизая. – Солончаки, берега рек и озер, по огородам и мусорн. м-м. – Часто. – МКБ.

Ch. rubrum L. (*Blitum polymorphum* C.A. May.) – М. красная. – По солонцовым и мусорн. м-м, огородам, берегам водоем. – Не везде. – МКБ.

Ch. polyspermum L. – М. многосеменная. – По бегам водоем., рудеральн. м-м, полям, огородам, садам. – Часто. – МКБ.

Ch. hybridum L. – М. гибридная. – По сорн. и сыроват. м-м около рек, ручьев, лесов и по полянам. – Часто. – МКБ.

Ch. urbicum L. – М. городская. – По сорн. м-м, у дорог и жилья, на засолен. почве. – Часто. – МКБ.

Ch. album L. – М. белая. – В большом кол-ве по полям, посевам, дорогам, берегам рек, около жилья. – Повсеместно. – МДБ.

Ch. strictum Roth – М. прямая. – В долинах рек по песчан. почве, на сорн. м-х. – Редко. – Адвент. – МДБ.

Ch. acerifolium Andrz. (*Ch. klinggraeffii* (Abrom.) Aell.) – М. кленолистная. – По берегам рек на песках и галечниках, по рудеральн. м-м. – Не везде. – МКБ.

Ch. acuminatum Willd. – М. остроконечная. – По пескам, рудеральн. местооб. – Редко. – Адвент. – МКБ.

Ch. ficifolium Smith (*Ch. serotinum* auct., non L.) – М. смоковницелистная. – По берегам рек, полям, огородам, рудеральн. местооб. – Редко. – МДБ.

Ch. opulifolium Schrad. – М. калинолистная. – По берегам рек, полям, огородам, рудеральн. местооб. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.

Spinacia oleracea L. – Шпинат огородный. – Культив. и иногда дичает. – Оч. редко. – МКП.

Atriplex sagittata Borkh. (*A. nitens* Schkuhr) – Лебеда стрелолистная (Л. лоснящаяся). – По глинист. и солонцеват. берегам рек и озер, оврагам, пустырям, сорн. м-м. – Часто. – МДБ.

A. hortensis L. – Л. садовая. – Вторичн. местооб. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.

A. littoralis L. – Л. прибрежная. – По песчан., солончаковым и сорн. м-м. – Часто на Ю. – МКБ.

A. patens (Litv.) Pjlin – Л. отклоненная. – По солончакам. – Не везде на Ю и В. – МКБ.

A. patula L. – Л. раскидистая. – По дорогам, пустырям, берегам рек, на всех сорн. м-х. – Часто. – МКБ.

A. oblongifolia Waldst. et Kit. – Л. продолговатолистная. – По берегам рек, обрывам, скл., солонцев. степям и лугам, сорн. м-м. – Не везде на Ю. и В. – МКБ.

A. prostrata Boucher ex DC. (*A. hastata* L., *A. calotheca* (Rafn) Fries) – Л. простертая (Л. копьелистная). – Солонч., солонцев. луга, сорн. и рудеральн. места. – Не везде. – Адвент. – МДБ.

A. rosea L. – Л. розовая. – По улицам, пустырям, сорн. м-м, около полей, на засолен. почве. – Редко. – Адвент. – МКБ.

A. tatarica L. – Л. татарская. – По солонцеват. и сорн. м-м, выгонам, около дорог. – Часто. – Адвент. – МДБ.

A. micrantha С.А. Mey. (*A. heterosperma* Bunge) – Л. мелкоцветковая. – На сорн. м-х, солонцах. – Редко. – МДБ.

!!*A. pedunculata* L. (*Obione pedunculata* Moq., *Halimione pedunculata* (L.) Aell.) – Л. стебельчатая. – Мокрые солонч., солончаковые луга. – Редко на Ю. – МКБ.

Ceratocarpus arenarius L. – Рогач песчаный. – По песчан. и мел. степям, солонч., выгонам, около дорог, на рудеральн. м-х. – Не везде на Ю. – МКБ.

Axyris amaranthoides L. – Аксирис щирицевый. – В посевах, на залежах, мусорн. м-х, каменист. скл, по обрывам рек. – Редко. – Адвент. – МКБ.

!!*Camphorosma songorica* Bunge – Камфоросма джунгарская. – По солонцеват. глинист. участкам и солончакам. – Оч. редко. – МКБ.

Bassia setoides (Pall.) Aschers. (*Echinopsilon setoides* (Pall.) Moq.) – Бассия очитковая. – По сух. солонцам, пескам, берегам водоем., мел. обнаж. – Не везде на Ю. – МКБ.

Kochia laniflora (S.G. Gmel.) Borb. (*K. arenaria* Roth.) – Прутняк шерстистоцветковый. – Пески, песчан. степи, берега рек, боры, насыпи. – Нередко. – МКБ.

K. densiflora (Moq.) Aell. (*K. sieversiana* auct.) – П. густоцветковый. – Вдоль ж.д., на мусорн. м-х. – Редко. – Адвент. – МДБ.

K. scoparia (L.) Schrad. – П. веничный. – Сады, огороды, насыпи ж.д., сорн. м-та около населен. пунктов. – Адвент. – МДБ.

Corispermum marschallii Stev. – Верблюдка Маршалла. – По аллювиальным пескам и отмелям рек, вторичн. местооб. – Не везде. – МКБ.

C. nitidum Kit. – В. лоснящаяся. – Приречные пески, сорное в посевах. – Редко на Ю. – Адвент. – МКБ.

C. declinatum Steph. – В. повислая. – По песчан. степям и скл., в посевах хлебн. злаков, на залежах. – Редко на В. – Адвент. – МКБ.

C. hyssopifolium L. – В. иссополистная. – Песчаные местооб. – Не везде. – Адвент. – МКБ.

C. orientale Lam. – В. восточная. – На степн. и боровых песках, в посевах на песчан. почве. – Редко. – Адвент. – МКБ.

! *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq. (*A. arenarium* Vieb. ex C.A. May.) – Кумарник растопыренный (К. песчаный). – Пески, б.ч. подвижные, особенно бугристые. – Редко. – МКБ.

!! *Salicornia europea* L. (*S. prostrata* Pall.) – Солерос европейский (С. простертый). – Мокрые солонч., наруш. м-та. – Часто на Ю и В. – МКБ.

!! *Suaeda confusa* Iljin (*S. acuminata* (C.A. May) Moq.) – Сведа запутанная (С. остроконечная). – На солонч. – Оч. редко на Ю. – МКБ.

!! *S. prostrata* Pall. – С. стелющаяся. – По корковым солонцам, солонцев. лугам и солонч. – Не везде на Ю и В. – МКБ.

Salsola australis R.Br. (*S. ruthenica* Iljin, *S. tragus* L.) – Солянка южная (С. русская, С. сорная, Курай). – Пески, береговые обрывы, обочины дорог, рудеральн. м-та. – Редко. – Адвент. – МКБ.

S. collina Pall. – С. холмовая, Катун. – Степн. ценозы и пески, как сорн. в посевах и по залежам. – Редко. – Адвент. – МДБ.

!! *S. tamariscina* Pall. – С. тамарисковидная. – По глинист., мел. и солончаковым м-м. – Не везде на ЮВ. – МДБ.

!! *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk. – Петросимония трехтычинковая. – Солонцы, солонч. – Оч. редко. – МКБ.

***Amaranthaceae* Juss. – Амарантовые**

Amaranthus caudatus L. – Щирица хвостатая. – Мусорн. м-та, вторичн. местооб. – Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.

A. cruentus L. (*A. paniculatus* L.) – Щ. окровавленная (Щ. метельчатая). – В огородах, садах, на сорн. м-х, в полях, вдоль ж.д. Культивиру. как декорат., может дичать и возобновляться самостоятельно. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.

A. retroflexus L. – Щ. запрокинутая. – В огородах, садах, по сорн. и наруш. м-м, на окраинах полей и дорог. – Часто. – Адвент.– МДБ.

A. blitoides S. Wats. – Щ. жминдовидная. – По сорн. м-м и в полях. – Редко. – Адвент. – МКБ.

A. albus L. – Щ. белая. – В полях, по сорн. м-м и у дорог. – Не везде, чаще на ЮВ. – Адвент. – МКБ.

A. blitum L. (*A. lividus* L.)– Щ. жминда (Щ. синеватая). – На полях, сорн. м-х и у дорог. – Редко. – Адвент.– МКБ.

***Molluginaceae* Hutch. (Aizoaceae A. Br.) – Моллюговые (Аидзовые)**

Mollugo cerviana (L.) Ser. – Моллюго маленькое. – На песчан. и песчано-галечниковой почве. – Не везде. – МКП.

***Portulacaceae* Juss. – Портулаковые**

Portulaca oleracea L. – Портулак огородный. – По пескам, полям, рудеральным м-м, садам и огородам. – Не везде, местами обильно. – Адвент. – МКБ.

***Caryophyllaceae* Juss. – Гвоздичные**

Stellaria media (L.) Vill. – Звездчатка средняя, Мокрица. – По огородам, сорн. м-м, около жилищ, по сырым лесн. опушкам. – Часто, на ЮВ не везде. – МКП.

Cerastium nemorale M.B. – Ясколка дубравная. – По лесн. опушкам, кустарн., изредка в садах, огородах и около дорог. – Редко на Ю. – МКП.

C. semidecandrum L. – Я. пятитычинковая. – На песчан. м-х, сух. скл., на опушках и в сосн. лесах. – Редко. – МКП.

Holosteum umbellatum L. – Костенец зонтичный. – На песчан. м-х, солонцах, скл., изредка в посевах. – Редко на ЮВ. – МКП.

! *Minuartia thyraica* Klok. (*M. setacea* (Thuill.) Hayek, *M. leiosperma* Klok.) – Минуарция щетинковая (*M. гладкосемянная*). – На известняк. и каменист. скл., галечниках, лесн. опушках. – Не везде на ЮЗ. – ПКП.

Arenaria serpyllifolia L. – Песчанка тимьянолистная. – На полях, холмах, лугах, на песчан., известняк. и глинист. почвах. – Часто. – МКБ.

Moehringia trinervia (L.) Clairv. – Мерингия трехжилковая. – В тенист. и разрежен. лесах, кустарн., по берегам рек, изредка в огородах и садах. – Часто. – МКБ.

Spergula arvensis L. (*S. sativa* Voenn.) – Торица полевая (*T. посевная*). – По залежам, полям, вырубкам, сух. лугам, берегам водоем. – Редко. – Адвент. – МКП.

Spergularia rubra (L.) J. et C. Presl. (*S. campestris* (L.) Aschers.). – Торичник красный (*T. полевой*). – Песчан. м-та у дорог, паровые поля, поляны, на засолен. почве. – Не везде. – МКП.

S. salina J. et Presl (*S. marina* (L.) Bess). – *T. солончаковый* (*T. морской*). – По солонцам, засоленным лугам, вдоль ж.д. и дорог. – Редко. – МКП.

- Herniaria glabra* L. – Грыжник голый. – По песчан. открытым м-м, полям, около дорог, по обрывам и берегам рек. – Часто на С, не везде на Ю. – МКБ.
- H. besserii* Fisch. ex Hornem. (*H. incana* Lam.) – Г. Бессера. (Г. седой). – По степн., каменист., глинист. скл., на мел. обнаж. – Редко на ЮВ. – ПКБ.
- H. polygama* J.Gay – Г. многобрачный. – На степн. песчан. скл., в сух. сосн. борах, на паровых полях. – Часто. – МКБ.
- Scleranthus annuus* L. – Дивала однолетняя. – На полях, залежах, откр. скл, по обочинам дорог. – Часто. – МКП.
- Agrostemma githago* L. – Куколь обыкновенный. – Сорное в посевах, гл. обр. в яровых. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- Melandrium album* (Mill.) Garcke – Дрема белая. – По лугам, полянам, светл. лесам, на залежах и у дорог. – Часто. – ПДП.
- Coccydanthus flos-cuculi* (L.) Fourr. (*Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br.) – Кукушкин цвет обыкновенный (Горицвет кукушкин). – По сыроват. лугам, сырým светл. лесам, среди кустарн. – Часто. – ПКП.
- Silene noctiflora* L. (*Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr.) – Смолевка ночецветная (Элизанта ночецветная). – По сбитым степным скл., на мелкозем, по полям, ж/д насыпям. – Часто. – МКБ.
- S. viscosa* (L.) Pers. (*E. viscosa* (L.) Rupr.) – Смолевка клейкая (Э. клейкая). – По травян. склонам, степям, известнякам. – Часто. – МКП.
- S. dichotoma* Ehrh. – С. вильчатая. – Среди посевов и по окраинам пашен. – Не везде. – Адвент. – МКП.
- S. chlorantha* (Willd.) Ehrh. – С. зеленоцветковая. – В степях, разреж. борах, по опушкам, на песчан., каменист., известняк. скл., на залежах. – Часто. – ПДП.
- S. multiflora* (Ehrh.) Pers. – С. многоцветковая. – На степн. и заливн. лугах, в разреж. лесах, скл. с выходами мела – Не везде. – ПДП.
- S. nutans* L. – С. поникающая. – На скл., в светл. лесах, на полянах. – Часто. – ПДП.
- S. sibirica* (L.) Pers. – С. сибирская. – По травян. известняк. скл., на степн. лугах. – Не везде. – ПДП.
- S. wolgensis* (Hornem.) Bess. – С. волжская. – На степн. лугах, в разреж. лесах и на песчан. м-х. – Не везде на Ю и В. – МКП.
- S. borysthénica* (Grun.) Walters (*S. parviflora* (Ehrh.) Pers.) – С. днепровская (С. мелкоцветковая). – По приречным пескам, опушкам сосн. боров, на каменист. скл. и песчан. лугах. – Не везде. – МКП.
- S. artemisitorum* (Klok.) Czer. (*S. chersonensis* (Zapal.) Kleop.) – С. полыньниковая (С. херсонская). – На черноз. склонах и злаково-разнотравн. лугах. – Часто, на В не отмечено. – ПКП.
- Oberna behen* (L.) Ikonn. (*Silene cucubalis* Wib., *S. latifolia* (Mill.) Rendle et Brit.) – Оберна хлопושка (Смолевка обыкновенная). – На лугах, в разреж. лесах, кустарн., на паровых полях, в посевах и на огородах. – Часто. – ПДП.

- O. cserei* (Baumg.) Ikonn. (*Silene cserei* Baumg.) – Оберна Сцера (С. Сцера). – На каменист. скл., опушках, изредка у дорог и в посевах. – Редко на ЮВ. – ПКП.
- Gypsophila paniculata* L. – Качим метельчатый, Перекати-поле. – На луг. степях, по опушкам сосн. боров, на песках, глинист. и известняк. скл. – Часто. – ПДБ.
- G. altissima* L. – К. высочайший. – На мел. обнаж. и известняк. скл., на луг. степях, по черноз. лугам. – Часто, не отмечено на СВ. – ПДБ.
- !*G. litwinowii* K.-Pol. – К. Литвинова. – На степн. и мел. скл. – Не везде на Ю. – ПДБ.
- G. perfoliata* L. (*G. trichotoma* Wend.) – К. пронзеннолистный (К. трижды-вильчатый). – На солонцев. и песчан. лугах, солончаках, в паровых полях. – Оч. редко на Ю и В. – Адвент. – ПДБ.
- Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. (*Gypsophila muralis* L.) – Песколюбка постенная (Качим постенный). – На полях, у дорог, жилья, на песчан. м-х, по берегам рек и сыроват. лугам. – Часто. – МКБ.
- Vassaria hispanica* (Mill.) Rauschert (*V. pyramidata* Med.) – Тысячеголов испанский (Т. пирамидальный). – Пашни, паровые поля, вдоль ж.д. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- !!*Dianthus pseudarmeria* M.B. – Гвоздика ложноармериевидная. – На травян. и каменист. сух. скл. – Редко на Ю. – МКП.
- D. arenarius* L. – Г. песчаная. – По борам, откр. песчан. м-м. – Редко на Ю. – ПКП.
- D. andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz. – Г. Андржеевского. – В степях, на травян. и каменист. скл. – Нередко. – ПДП.
- !!*D. membranaceus* Borb. – Г. перепончатая. – На мел. обнаж. и глинист. скл. – Не везде. – ПДП.
- D. polymorphus* M.B. – Г. изменчивая. – На сух. степях и песках. – Не везде. – ПКП.
- D. borbasii* Vand. – Г. Борбаша. – По песчан. берегам рек, каменист. скл., степям, в сосн. борах. – Нередко. – ПКП.
- !*D. versicolor* Fisch. – Г. разноцветная. – В соснов. борах, на степн. лугах, степях, на каменист. скл. – Редко на ЮВ. – ПКБ.
- D. leptopetalus* Willd. – Г. узколепестная. – В степях, на скл., задернованных мелах. – Редко. – ПКП.
- !!*D. pallens* Sith. et Smith (*D. lanceolatus* Stev. ex Reichenb.) – Г. бледноватая. – На остепнен. полянах, в степях. – Редко на Ю и В. – ПДП.
- !!*D. squarrosus* Vieb. – Г. растопыренная. – На песках. – Оч. редко на ЮВ. – ПКП.

***Ranunculaceae* Juss. – Лютиковые**

- Aquilegia vulgaris* L. – Водосбор обыкновенный. – В садах, парках, на огородах, около дорог. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – ПКП.

Nigella damascena L. – Чернушка дамасская. – По степн. скл., на сорных м-х; иногда разводится в садах и дичает. – МКБ.

Consolida regalis S.F. Gray (*Delphinium consolida* L.) – Консолида обыкновенная (Живокость полевая). – Поля, у дорог и жилья, по нарушен. м-м, по краям лесных опушек, суход. лугам. – Часто. – МКБ.

C. paniculata (Host) Schur (*Delphinium paniculatum* (Host) Schur) – Консолида метельчатая (Ж. метельчатая). – В степи, по суходольн. лугам, скл. балок и оврагов, пустырям, вдоль дорог, на полях. – Оч. редко на Ю. – МДБ.

C. ajacis (L.) Schur (*Delphinium ajacis* L.) – Консолида Аякса (Ж. Аякса). – По пустырям, полям, огородам, садам, газонам в насел. пунктах. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.

C. orientalis (J. Gray) Schrödinger (*Delphinium orientale* J. Gray) – Консолида восточная (Ж. восточная). – Посевы, степн. скл. – Оч. редко на Ю. – Адвент. – МКБ.

!!*Delphinium cuneatum* Stev. ex DC (*D. litwinowii* Sambuk, *D. rossicum* Litv., non Rouy) – Живокость клиновидная (Ж. Литвинова). – Остепнен. лесн. опушки, степн. скл., выходы мела и известняка, среди кустарн. – Редко. – ПДБ.

!!*D. dumbergii* Huth – Ж. Думберга. – На лесн. опушках, полянах, суходольн. лугах, остепн. скл., на известняках. – Оч. редко на В. – ПДБ.

!!*D. sergii* Wissjul – Ж. Сергия. – Заросли кустарн., остепн. леса. – Оч. редко на Ю и В. – ПДБ.

!!*Pulsatilla patens* (L.) Mill. – Прострел раскрытый, Сон-трава. – В сосняках, на суходольн. лугах, опушках, песках и известняк. – Редко. – ПДР.

!!*P. ucrainica* (Ugr.) Wissjul (*P. bohémica* (Scalisky) Tzvel., *P. nigricans* Stoerck). – П. украинский (П. богемский). – В сосняках, на остепн. скл., песчан. и мел. обнаж. – Редко. – ПКР.

!!*P. pratensis* (L.) Mill. – П. луговой. – На опушках и полянах в борах, песчан. обнаж., степн. скл. – Редко. – ПДР.

***Papaveraceae* Juss. – Маковые**

Chelidonium majus L. – Чистотел большой. – В светл. лесах, на опушках, вырубках, в садах и огородах, на мусорн. м-х. – Часто. – МДП.

Glaucium corniculatum (L.) Rudolph – Мачок рогатый. – По полям, на сорн. каменист. м-х, на скл., особенно мел., у дорог. – Не везде на Ю. – Адвент. – МКП.

Papaver orientale L. – Мак восточный. – В садах, огородах, но сорн. м-м. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – ПДП.

P. rhoeas L. – М. самосейка. – В посевах, на полях, у дорог, на клумбах и по мусорн. м-м. – Редко. – Адвент. – МКП.

P. somniferum L. – М. снотворный. – На клумбах и мусорн. м-х. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МДП.

Fumariaceae DC. – Дымянковые

Fumaria officinalis L. – Дымянка лекарственная. – На полях, огородах, залежах, сорн. и наруш. м-х. – Не везде. – МКБ.

F. schleicheri Soy.-Will. – Д. Шлейхера. – На полях, залежах, сорн. м-х. – Часто. – МКБ.

F. vaillantii Loisel. – Д. Вайана. – По оврагам, на мелкозем, у подножия скл., дорог, на пастбищах. – Не везде. – МКБ.

Cruciferae Juss. (**Brassicaceae** Burnett) – Крестоцветные (Капустные)

Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande – Чесночница черешковая. – В лесах, среди кустарн., в оврагах, в садах и огородах. – Часто. – МКП.

Sisymbrium strictissimum L. – Гулявник прямой. – В лиственных лесах, среди кустарников, на берегах рек. – Не везде. – ПДП.

S. loeselii L. – Г. Лёзеля. – У жилья и дорог, на наруш. м-х, на полях. – Часто. – Адвент. – МКП.

S. polymorphum (Murr.) Roth – Г. изменчивый. – Глинист. степи, каменист. скл., луга, на полях и залежах. – Часто. – ПДП.

S. altissimum L. – Г. высокий. – В полях, на залежах, у дорог. – Часто. – Адвент. – МКП.

S. officinale (L.) Scop. – Г. лекарственный. – На полях, у изгородей, дорог, в огородах, на полянах. – Часто. – Адвент. – МКП.

Descurainia sophia (L.) Webb et Berth. – Дескурайния Софии. – На сорн. и солонцеват. м-х, у жилья, по дорогам, полям, лугам и скл. – Часто. – МКБ.

Erysimum hieracifolium L. (*E. marschallianum* Andr.) – Желтушник ястребинколистый (Ж. Маршалла). – Среди кустарн., на опушках, известняк. скл., на песчан. и солонцев. м-х. – Часто. – МКП.

E. cheiranthoides L. – Ж. левкойный (Ж. лакфиолнвый). – По травян. скл., долинам рек, оврагам, опушкам, на полях. – Часто. – МКБ.

!!*E. cretaceum* (Rupr.) Schmalh. (*E. ucrainicum* auct. non J. Gray). – Ж. меловой (Ж. украинский). – На щебнист. обнаж. мела. – Редко на Ю и ЮЗ. – ПДП.

E. repandum L. – Ж. выемчато-зубчатый. – Степи, сухие обнаж., поля, дороги, сорн. м-та. – Редко на Ю. – МКП.

E. leucanthemum (Steph.) B. Fedtsch. (*E. versicolor* (Bieb.) Andr.) – Ж. белоцветный (Ж. разноцветный). – Степи, сух. обнаж., мел. скл., на песчан. и солонцев. м-х. – Редко. – МКП.

E. canescens Roth (*E. diffusum* Ehrh.) – Ж. седоватый. – В степях, на мел. и каменист. скл., реже в сосн. борах и среди кустарн. – Часто на Ю и З. – МКП.

Syrenia cana (Pill. et Mitt.) Neir. (*S. angustifolia* (Ehrh.) Rchb.) – Сирения седая (С. узколистная). – На песках, песчанист. и каменист. м-х. – Не везде. – МКП.

S. montana (Pall.) Klok. (*S. sessiliflora* Lebed.) – С. горная (С. сидячецветковая). – По песчан. и каменист. м-м по долинам рек. – Редко. – МКП.

Rorippa silvestris (L.) Bess. – Жерушник лесной. – Сырые и болотистые места, пойм. луга, берега рек, вдоль дорог. – Часто. – ПКП.

R. palustris (Leyss.) Bess. (*R. islandica* (Oeder) Borb.). – Ж. болотный (Ж. исландский). – На сыр. м-х по лугам, полям, берегам рек, канавам, около прудов и жилья. – Часто. – МКП.

R. brachycarpa (C.A. May.) Woron. – Ж. короткоплодный. – По заливн. лугам, окраинам болот, берегам водоем. и сырым травян. м-м. – Часто. – МКП.

R. austriaca (Crantz) Bess. – Ж. австрийский. – На влажных м-х, заливн. лугах, по берегам рек, канавам, около болот. – Часто. – ПДП.

Barbarea stricta Andrz. – Сурепка прямая. – На сырых лугах, болотистых м-х, по берегам водоем., в долинах рек. – Не везде. – МКП.

B. vulgaris R.Br. (*B. arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.) – С. обыкновенная (С. дуговидная). – На лугах, у дорог, в полях, огородах и около жилья. – Нередко. – МКП.

Turritis glabra L. – Вяжечка гладкая. – Сух. и сорн. м-та: залежи, вырубки, по окраинам полей, в кустарн., на скл. и холмах. – Часто. – МКП.

Arabis pendula L. – Резуха повислая. – На тенист., лесистых холмах, пойм. лугах, лесн. опушках, в березняках, кустарн., по берегам рек. – Не везде. – МКП.

A. gerardii Bess. Koch – Р. Жерарда. – По влажн. лесистым лугам и сырым кустарн. – Редко. – МКП.

A. sagittata (Bertol.) DC. (*A. hirsuda* Scop.) – Р. стреловидная (Р. шершавая). – По сух. откр. м-м, на песках и на известняк. почве. – Редко. – МКП.

! *A. recta* Vill. (*A. auriculata* Lam.) – Р. прямая (Р. ушастая). – В степях, на сух. скл. и холмах, каменист. м-х. – Оч. редко. – МКП.

Isatis tinctoria L. – Вайда красильная. – В степях, на сух. холмах и скл., в долинах рек. – Редко. – Адвент. – МДП.

Bunias orientalis L. – Свербига восточная. – На лугах, полях, пустырях, у дорог и в степи. – Часто. – Адвент. – ПДП.

Hesperis matronalis L. – Вечерница ночная фиалка. – На травян. скл., в кустарн., на лесн. полянах и мусорн. м-х. Разводится как декорат. раст. и иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МДП.

H. sibirica L. (*H. silvestris* Crantz) – В. сибирская (В. лесная). – На лесн. полянах и лугах, в кустарн., на степн. скл. – Редко. – МДП.

! *H. tristis* L. – В. печальная. – В степях, кустарн., на травян. скл., обнаж. мела и известняка – Не везде на Ю и В. – МДП.

H. pycnotricha Borb. et Degen – В. густоволосистая. – На остепн. скл., опушках, в кустарн. – Редко. – Адвент. – МДП.

!! *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr. – Клаусия солнцелюбивая. – Степи, песчан. м-та, сух. долины, мел. и известняк. обнаж. – Не везде на З и Ю. – ПКП.

!! *Matthiola fragrans* Vge. – Левкой душистый. – Мел. обнаж. и скл. – Не везде на Ю. – ПДП.

M. annua (L.) Sweet (*M. incana* (L.) R. Br.) – Л. однолетний, Маттиола (Л. седой). – В садах, парках, огородах. Культивир. как декорат., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

M. bicornis (Sibth. et Smith) – Л. двурогий. – В садах, парках, у жилья и на мусорн. м-х. Издавна культивир., иногда дичает. – Адвент. – МКП.

Chorispora tenella (Pall.) DC. – Хориспора нежная. – В глинист. и солонцев. степях, по берегам рек, на выгонах, в полях, у дорог и жилищ. – Часто. – МКП.

Euclidium syriacum (L.) R. Br. – Крепкоплодник сирийский. – По степям, каменист. м-м, мел. обнаж., полям, у дорог и жилищ. – Не везде. – МКБ.

Berteroa incana (L.) DC. – Икотник серо-зеленый. – В степях, на холмах и сух. скл., у дорог, на полях, залежах, около жилищ. – Часто. – МКП.

Alyssum gymnopodium P. Smirn. (*A. tortuosum* W. et K.) – Бурачок голоногий (Б. извилистый). – На мел. и известняк скл. – Не везде на ЮВ и ЮЗ. – ПКБ.

A. turkestanicum Regel et Schmalh. (*A. desertorum* Stapf.) – Б. туркестанский (Б. пустынный). – В степях, на сух. известняк. скл. и солонцев. м-х, в полях, у дорог, на выгонах. – Часто. – МКБ.

A. hirsutum M.B. – Б. шершавый. – В степях, на сух. холмах и скл. – Редко. – МКБ.

A. calycinum L. (*A. campestre* L.) – Б. чашечный (Б. полевой). – На сух. щебнисто-каменист. скл., у дорог, на полях. – Не везде. – МКБ.

!!*A. gmelinii* Jord. – Б. Гмелина. – На каменист., мел., песчан. остепнен. скл. – Редко. – ПКБ.

!!*A. lenense* Adams – Б. ленский. – На обнаж. мела, степн. скл. – Не везде на ЮЗ. – ПКБ.

!*A. savranicum* Andrzej. – Б. савранский. – На обнаж. мела. – Оч. редко на Ю. – ПКБ.

Meniocus linifolius (Steph.) DC. – Плоскоплодник льнолистный. – На каменист., известняк. и мел. скл., в полях. – Часто, не отмечен на СВ. – МКБ.

Draba nemorosa L. – Крупка дубравная. – По откр. скл., холмам, сух. лугам, степям. – Часто. – МКП.

D. muralis L. – Крупка стенная. – На открыт. песчан, мел. и каменист. м-х. – Редко. – МКП.

Erophila verna (L.) Bess. – Веснянка весенняя. – В степях, на полях, скл., песчан. м-х, на полях и у дорог. – Часто. – МКР.

Diplotaxis muralis (L.) DC. – Двурядник пристенный. – На каменист. и щебнист. скл. у жилья, изгородей, дорог. – Редко на ЮЗ. – Адвент. – МКП.

!*D. cretacea* Kotov. – Д. меловой. – На мел. скл., вдоль ж.д. и троп, на мел. обнаж. – Часто на ЮЗ. – МКП.

Erucastrum armoracioides (Czen. ex Turcz.) Cruchet – Рогачка хреновидная. – В степях., на мел. холмах и залежах, у дорог. – Не везде. – МДП.

!!*E. cretaceum* Kotov – Р. меловая. – На мел. обнаж. – Редко. – МДП.

E. gallicum (Willd.) O.E. Schulz – Р. галльская. – На степн. скл., мел. обнаж, вдоль дорог и троп. – Часто на Ю и ЮЗ. – МДП.

Brassica campestris L. – Капуста полевая, Сурепица. – В полях, огородах, у дорог. – Часто. – МКП.

B. napus L. var. *oleifera* DC. – Рапс. – Культивир. как масличная, кормовая и техническая культура, иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

B. juncea (L.) Czern. – К. сарептская, Горчица сарептская. – На огородах, мусорн. м-х. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

B. nigra (L.) Koch. – К. черная, Горчица черная. – В огородах, сырых наруш. м-х, долинах рек. – Не везде. – МДП.

Sinapis arvensis L. – Горчица полевая. – Вдоль дорог, в посевах, в садах и огородах. – Часто. – МКП.

S. alba L. – Г. белая. – В яровых посевах, у дорог и близ жилья. – Редко. – Адвент. – МКП.

S. dissecta Lag. – Г. рассеченная. – Сорное в посевах. – Редко. – Адвент. – МКП.

Rapistrum perenne (L.) All. – Репник многолетний. – На полях и около дорог. – Редко. – Адвент. – МКП.

R. rugosum (L.) All. – Р. морщинистый. – На полях и около дорог. – Редко. – Адвент. – МКП.

!!*Crambe tatarica* Sebeok. – Катран татарский. – По степям, мел. и известняк. скл. – Не везде. – ПДП.

Raphanus sativus L. – Редька огородная. – У жилищ, огородов, на мусорн. м-х. Культив., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

R. raphanistrum L. – Р. дикая. – В посевах, на пустырях и залежах. – Не везде на Ю и В. – МКП.

R. candidus Worosch. – Р. белая. – Около жилья, на огородах, мусорн. м-х. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКП.

Conringia orientalis (L.) Andrz. – Конрингия восточная. – По песчан. м-м, полям, залежам, у дорог. – Не везде на Ю. – МКБ.

Lepidium perfoliatum L. – Клоповник пронзеннолистный. – В полях, у дорог, на солонцев. м-х, вдоль ж.д. – Не везде. – МКП.

L. campestre (L.) R. Br. – К. полевой. – По опушкам, на полях, выгонах, у дорог. – Не везде на Ю. – МКП.

L. sativum L. – К. посевной, Кресс-салат. – В огородах, полях, у дорог и на сорных м-х. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

L. densiflorum Schrad. (*L. apetalum* Willd.) – К. густоцветный (К. безлепестный). – По степям, солонцев. м-м, около дорог. – Редко. – Адвент. – МКП.

L. ruderale L. – К. мусорный. – По степям, солонцев. м-м, известняк. скл., пустырям, у дорог, около жилья. – Часто. – МКП.

L. latifolium L. – К. широколистный. – На солонцев. м-х, по берегам рек и озер, в огородах и полях. – Не везде. – ПДП.

Thlaspi arvense L. – Ярутка полевая. – На солонцах, суходолах, пустырях и сорн. м-х. – Часто. – Адвент. – МКП.

Thlaspi perfoliatum L. – Я. пронзеннолистная. – В степях, на каменист. и щебнист. скл, в кустарн., иногда как сорное. – Не везде на Ю. – МКП.

Camelina sylvestris Wallr. – Рыжик лесной. – На полях, залежах, степн. скл. с выходами мела. – Не везде. – МКП.

C. microcarpa Andr. – Р. мелкоплодный. – Степи, скл., берега водоем., в полях. – Не везде. – МКП.

C. pilosa (DC) Zing. – Р. волосистый. – Засоряет озимые посева, м-ми культивировался ради семян, богатых маслом. – Не везде, на ЮВ редко. – Адвент. – МКП.

C. sativa (L.) Crantz (*C. grabrata* (DC) Zing.) – Р. посевной (Р. яровой). – Культивировался как масличная культура, иногда встреч. в одичавшем состоянии. – Оч. редко. – Адвент. – МКП.

Neslia paniculata (L.) Desv. – Неслия метельчатая. – В посевах, у дорог и на скл. – Не везде. – МКП.

Capsella bursa-pastoris (L.) Medic. – Сумочник пастуший, Пастушья сумка. – Близ жилья, у дорог, на огородах и полях. – Часто. – МКП.

C. orientalis Клок. – Сумочник восточный. – Близ жилья, у дорог, на огородах и полях. – Оч. редко на Ю. – МКП.

Cardaminopsis arenosa L. (*Arabidopsis arenosa* (L.) Lawaltee). – Кардаминопсис многолистный (Резуховидка песчаная). – На песчан. и мел. скл. – Редко. – МКП.

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. – Резуховидка Таля. – На степн. скл., песчан. м-х, опушках. – Не везде. – МКП.

A. toxophylla (M.B.) N. Busch – Р. стрелолистная. – На влажн. солончаковых м-х, в поймах. – Оч. редко. – МКП.

Resedaceae S.F. Gray – Резедовые

Reseda lutea L. – Резеда желтая. – По скл., сух. холмам, степям, на песчан., глинист. и каменист. почвах, по сорн. м-м и в посевах, на известняк. и мел. обнаж. – Редко. – МКП.

Rosaceae Juss. – Розоцветные

Potentilla argentea L. – Лапчатка серебристая. – Суходольн. и лесн. луга, пастбища, разреж. сосн. и смешан. леса, поля, залежи. – Не везде, на В не отмечена. – ПКП.

P. leucopotitana P.J. Muell (*P. collina* Wibel.) – Л. вейссенбургская (Л. холмовая). – По сух. лугам, боровым пескам, песчан. степям, выходам мела, суходольн. лугам. – Не везде. – ПКП.

P. supina L. – Л. низкая. – Берега рек, травян. скл., пастбища, по сыров. м-м, у дорог и жилья. – Не везде. – МКП.

P. norvegica L. – Л. норвежская. – По берегам водоем., вырубкам, у дорог, на торфянистой или сырой песчан. почве. – Редко. – МКП.

P. intermedia L. – Л. средняя. – На полях, около дорог, по лугам и берегам рек. – Редко на С. – МКП.

P. heidenreichii Zimm. – Л. Гейденрейха. – Паровые поля и сух. луга. – Редко. – МКП.

P. heptaphylla L. – Л. семилисточковая. – В степях, на травян. скл., полянах, оврагах, опушках сосн. лесов. – Редко. – ПКП.

!!*P. pimpinelloides* L. (*P. tanaitica* V.Zing.) – Л. бедренцеволистная. – По степям, каменист. и известняк скл. – Оч. редко в Бобровск. и Таловск. – ПКП.

P. humifusa Willd. ex Schlecht. – Л. распростертая. – В степях, на каменист. и песч. скл., в сух. борах. – Часто. – ПКП.

P. longipes Lebed. – Л. длинноногая. – В степях, по лугово-степн. скл., на опушках. – Не везде. – ПКП.

P. canescens Bess. – Л. седоватая. – По сбитым степн. и луг. скл., у дорог. – Оч. редко. – МКП.

P. impolita Wahlenb. – Л. неблестящая. – По сух. лугам, борovým пескам, полянам, вырубкам, у дорог. – Часто. – ПКП.

P. patula Walds. et Kit. – Л. понижающая. – На опушках и степн. скл., в сух. борах. – Часто. – ПКП.

Poterium sanguisorba L. (*Sanguisorba minor* Scop.) – Черноголовник кровохлебковый (Кровохлебка малая). – По степн. скл, на полях, залежах, у дорог, на газонах и пустырях. Культивир. и иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

Fabaceae Lindl. (*Leguminosae* Juss.) – Бобовые (Мотыльковые)

Glycine max (L.) Merr. (*G. hispida* (Moench) Maxim.) – Соя культурная. – На мусорн. м-х, вдоль ж.д. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Phaseolus vulgaris L. – Фасоль обыкновенная. – В окрест. дачных поселков, по обочинам и мусорн. м-м. Культивир, иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Pisum arvense L. – Горох полевой. – В полях как сорн., на обочинах дорог, вдоль ж.д. Культивир, иногда дичает. – Не везде. – Адвент. – МКБ.

P. sativum L. – Г. посевной. – У дорог, в населен. пунктах, около дорог. Культивир., иногда дичает. – Часто. – Адвент. – МКБ.

Lupinus polyphyllus L. – Люпин многолистный. – По залежам, сосн. лесам, мусорн. м-м парков, садов, обочинам ж.д., у дорог. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – ПДП.

L. angustifolius L. – Л. узколистный. – По сорн. м-м в парках, садах, обочинам ж.д. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МДП.

L. luteus L. – Л. желтый. – По мусорн. м-м. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МДП.

Trigonella caerulea (L.) Ser. – Пажитник голубой. – По солонцев. лугам. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

- Medicago lupulina* L. – Люцерна хмелевидная. – По разнообр. вторичн. местооб., на лугах, травян. скл, иногда на мел. или известняк. обнаж. – Часто. – МКБ.
- M. romanica* Prod. – Л. румынская. – По черноз. степям, песчан. м-м, сух. травян. скл., на опушках, в кустарн. – Часто на ЮВ, не везде на С. – ПДБ.
- M. sativa* L. – Л. посевная. – На разнообразн. вторичн. местоб. Культивируется, дичает. – Нередко. – Адвент. – ПДБ.
- M. minima* (L.) Grudb. – Л. маленькая. – На разнообразн. вторичн. местоб. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- M. falcata* L. – Л. серповидная. – По степн., лугово-степн. и известн. скл. и вторичн. местоб. Часто. – ПДБ.
- Melilotus dentatus* (W. et K.) Pers. – Донник зубчатый. – По засоленным, нередко поймен. лугам. – Не везде. – МДБ.
- M. officinalis* (L.) Pall. – Д. лекарственный. – На лугах, лугово-степн. скл., среди посевов, по залежам, около дорог и др. вторичн. местооб. – Часто. – МДБ.
- M. albus* (L.) Medik. – Д. белый. – По речн. поймам, сырым лугам, залежам, мел. скл, солонцеват. и наруш. местооб. – Часто. – МДБ.
- M. wolgicus* Poig. – Д. волжский. – По ж/д насыпям, реже и в др. вторичн. местооб. – Редко. – МДБ.
- Amoria montana* (L.) Soják (*Trifolium montanum* L.). – Амория горная (Клевер горный). – По лугам, разнотравн. степям, опушкам, в кустарниках. – Часто. – ПДП.
- Chrysaspis spadicea* (L.) Greene (*Trifolium spadiceum* L.). – Златошитник каштановый (К. каштановый). По сырым лугам, лесн. полянам, светл. лесам. – Редко на С. – МКБ.
- Ch. aurea* (Poll.) Greene (*Trifolium aureum* Poll., *T. strepens* Crantz). – З. золотистый (К. золотистый, К. шуршащий). – На сух. лугах, скл., лесн. опушках, песчан. берегах рек, полях. – Не везде, на С чаще. – МКБ.
- Ch. campestris* (Schreb.) Desv. (*Trifolium campestre* Schreb.) – З. полевой (К. полевой). – На сух. лугах, на легких почвах, песке, по речным долинам и сорн. м-м. – Редко. – МКБ.
- Trifolium pratense* L. – Клевер луговой. – По лугам, опушкам, светл. лесам, залежам, на полях и у дорог. – Часто. – ПДП.
- T. arvense* L. – К. пашенный. – На сух. лугах, пашнях, вдоль дорог, преимущ. на легких песч. почвах. – Часто. – МКБ.
- Anthyllis macrocephala* Wend. (*A. polyphylla* (DC.) Kit.) – Язвенник крупногочватый (Я. многолистный). – По луг. и степн. скл., сух. сбитым лугам, полянам, светл. лесам, речным аллювиям, залежам, у дорог. – Редко, на СЗ несколько чаще. – ПДП.
- Lotus corniculatus* L. – Лядвенец рогатый. – По пойм. и суход. лугам, остепнен. м-м, сосн. лесам, берегам рек, выходам мела и известняка, наруш. м-м. – Часто. – ПДБ.

L. tenuis Waldst. et Kit. ex Willd. – Л. тонкий. – На влажн. солонцеват. лугах и песках. – Часто на ЮВ. – ПДБ.

!!*L. praetermissus* Kupr. (*L. angustissimus* L.) – Л. просмотренный. – По сырым, низинам, слабозасоленным лугам, на песчан. почвах, опушках лесов, на полях и по ж/д насыпям. – Редко на ЮВ. – МКБ.

L. ucrainicus Klok. – Л. украинский. – На солонцеват. остепнен. лугах, мел. обнаж., по оврагам, балкам, залежам, в кустарн. – Не везде. – ПДБ.

!!*Astragalus dasyanthus* Pall. – Астрагал шерстистоцветковый. – По степям, каменист. и мел. скл. – Не везде. – ПДР.

!!*A. pubiflorus* (Pall.) DC. – А. опушенноцветковый. – По степям на черноземах, на мел. и известняк. обнаж. – Редко на ЮВ. – ПДР.

!!*A. falcatus* Lam. – А. серпоплодный. – В светл. дубравах, на опушках, степн. скл. – Редко. – ПДБ.

!!*A. asper* Jacq. – А. шершавый. – По степям, на обнаж. карбонатных пород. – Редко в Бобровск. и Таловск. – ПДБ.

A. austriacus L. – А. австрийский. – В степях, на мелах, в сосн. борах. – Часто. – ПДБ.

!!*A. sulcatus* L. – А. бороздчатый. – По солонцев. лугам, днищам балок, в разнотр. степи. – Редко. – ПДБ.

A. onobrychis L. – А. эспарцетный. – По луг. степям, каменист. скл., рыхлым мел. обнаж. – Часто, на ЮВ встреч. не везде. – ПДБ.

!!*A. rupifragus* Pall. – А. камнеломковый. – По степям, каменист. скл., рыхлым обнаж. мела и мергеля. – Редко на ЮВ. – ПДР.

!!*A. testiculatus* Pall. – А. яйцеплодный. – По степям, каменист. скл. – Редко на Ю. – ПДР.

!!*A. dolichophyllus* Pall. – А. длиннолистный. – По степям, на песках. – Оч. редко. – ПДР.

!!*A. macropus* Bunge. – А. длинноножковый. – В степях, на каменист. и мел. скл. – Редко в Богучарск., Кантемировск., Новохоперск., Павловск. – ПДР.

Oxytropis pilosa (L.) DC. – Остролодочник волосистый. – По луг. и разнотравн. степям, остепн. лугам. – Часто. – ПДБ.

Ononis arvensis L. – Стальник полевой. – По лугам, среди кустарн., на краю солонцов, на пастбищах, у дорог. – Не везде. – ПДБ.

O. intermedia С.А. Меу. ex Rouy – С. промежуточный. – На засол. лугах, лугово-степн. скл. – Редко. – ПДБ.

!!*Hedysarum cretaceum* Fisch. – Копеечник меловой. – По мел. обнаж. – Редко на Ю и ЮВ. – ПДП.

!!*H. ucrainicum* Kaschm. – К. украинский. – По мел. скл. – Редко на Ю. – ПДП.

!!*H. grandiflorum* Pall. – К. крупноцветковый. – По мел. обнаж., каменист. степям. – Редко на ЮЗ. – ПДР.

- Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. – Эспарцет песчаный. – По степн. и лугов. откp. скл., выходам карбонатных пород, в кустарн. и у дорог. – Нередко. – ПДП.
- O. viciifolia* Scop. – Э. горошковидный, посевной. – На полях, откp. возвышенных м-х, у дорог. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – ПДП.
- Arachis hypogaea* L. – Арахис подземный, Земляной орех. – В окрестн. дачных участков, на мусорн. м-х. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.
- Cicer arietinum* L. – Нут бараний. – На полях, у дорог и троп. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МДБ.
- Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. – Горошек четырехсемянный. – По сбитым лугам, залежам, полям, у дорог, на полях. – Не везде. – МКБ.
- V. faba* L. (*Faba bona* Medik.) – Русские бобы конские. – В окрестн. дачных участков, на мусорн. м-х. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- V. villosa* Roht – Г. мохнатый. – По сбитым степн. и луг. скл., залежам, у дорог, на полях среди овса и озимых. – Редко. – Адвент. – МДБ.
- V. biennis* L. (*V. picta* Fish. et Mey.) – Г. двулетний (Г. пестрый). – По долинам рек, в дубовых лесах, кустарн., на глинист. скл. – Не везде, на ЮВ не отмечен. – МДБ.
- V. sativa* L. – Г. посевной, Вика посевная. – По сорным местам, на полях, у дорог. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МДБ.
- V. angustifolia* L. – Г. узколистный. – По сорн. м-м, залежам, иногда берегам рек, среди посевов. – Не везде. – МКБ.
- Lens culinaris* Medic. – Чечевица пищевая. – На мусорн. м-х, в окрестн. дачных участков. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.
- Lathyrus sativus* L. – Чина посевная. – На полях, залежах, сорн. м-х, у дорог. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- L. odoratus* L. – Ч. душистая, Душистый горошек. – На клумбах, мусорн. м-х. Культивир., иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- Geraniaceae** Juss. – Гераниевые
- Geranium robertianum* L. – Герань Роберта. – В тенист. лесах, влажн. оврагах, иногда в парках и у жилья. – Не везде – МКП.
- G. pusillum* L. – Г. мелкая. – По окраинам полей и дорогам, сорн. м-м, в садах, среди кустарн. – Не везде. – МКП.
- G. rotundifolium* L. — Г. округлолистная. – В кустарн., садах, по скл. и сорн. м-м. – Не везде. – Адвент. – МКП.
- G. divaricatum* Ehrh. – Г. раскидистая. – По кустран., опушкам, на скл., в тенист. м-х, часто как сорн. – Не везде. – МКП.
- G. sibiricum* L. – Г. сибирская. – По опушкам, иногда на известн., часто как сорн. – Редко. – Адвент. – МКП.

G. bohenicum L. – Г. богемская. – На лесн. пожарищах, вырубках, кострищах, лесн. дорогах, со временем исчезает. – Редко. – МКП.

Erodium cicutarium (L.) L' Herit – Аистник цикутный. – Сорняк, преимущественно на огородах. – Часто. – МКП.

***Linaceae* DC. ex S.F. Gray – Льновые**

Radiola linoides Roth. – Радиола льновидная. – Сырые песчаные места, поля, пастбища, канавы, дороги. – Оч. редко в Новохоперск. – МКБ.

!!*Linum nervosum* Waldst. et Kit. – Лен жилковатый. – По травян. скл., преимущ. на известняк. почве, на сух. лугах, степях, в редких сосн. и на опушках дубов. лесов. – Не везде. – ПКБ.

L. usitatissimum L. – Л. обыкновенный. – Возделывается на полях в качестве яровой культуры, иногда встреч. как примесь в др. посевах, также по сорн. м-м, по лугам и скл. – Не везде. – Адвент. – МКБ.

L. perenne L. – Л. многолетний. – По известняк. и мел. горам, по остепн. скл. – Часто, на Ю и В не везде. – ПКБ.

!!*L. austriacum* L. – Л. австрийский. – Степи, сух. скл., мел. обнаж. – Не везде на Ю. – ПКБ.

L. catharticum L. – Л. слабительный. – Как по суховатым, так и по влажн. лугам, кустарникам и полянам, в поймах и на полях. – Не везде, на Ю и ЮВ редко. – МКБ.

!!*L. flavum* L. – Л. желтый. – Луг. степи, поляны, лесн. опушки и кустарн., мел. обнаж. – Редко на СВ. – ПКБ.

!!*L. hirsutum* L. – Л. жестковолосистый. – Степи, луга, кустарники, выходы мела. – Часто на ЮЗ и З. – ПКБ.

***Polygalaceae* R.Br. – Истодовые**

!!*Polygala sibirica* L. – Истод сибирский. – На известн., мелах, по каменист. скл., сух. лугам, на песчан. и глинист. почве. – НЕ везде, кроме ЮВ. – ПКБ.

P. comosa Schkuhr (*P. hybrida* DC.). – И. хохлатый (И. гибридный). – Суходольн. луга, луг. степи, кустарн., опушки, поляны, мел. и каменист. скл. – Часто. – ПКБ.

P. podolica DC. – И. подольский. – По степям, суходольн. лугам, каменист. скл. – Не везде – ПКБ.

!!*P. cretacea* Koton – И. меловой. – На мел. скл. в бассейне Дона. – Не везде на Ю. – ПКБ.

***Euphorbiaceae* Juss. – Молочайные**

Euphorbia semivillosa Prokh. – Молочай полумохнатый. – В степях по оврагам, на глинист., известняк. и каменист. скл., берегах рек, лесн. опушкам, кустарн., иногда на заливн. лугах и солонцах. – Часто. – ПДБ.

E. seguieriana Neck. – М. Сегье. – На песках, каменист. скл., известняк. почвах и на мелу, в ковыльно-разнотравн. и кустарниковых степях. – Часто, не отмечен на СВ. – ПДБ.

E. stepposa Zoz ex Prokh. – М. степной. – В степях, по известняк. скл. и на мелу. – Часто на Ю. – ПДБ.

E. pepplus L. – М. бутерлаковый (огородный). – Сорняк на огородах, в полях, садах, иногда на сух. скл. – Не везде. – Адвент. – МКБ.

E. falcata L. – М. серповидный. – На полях, степн. скл., в посевах, у дорог. – Не везде на Ю. – МКБ.

Malvaceae Juss. – Мальвовые

Malva sylvestris L. (*M. mauritiana* L.) – Просвирник лесной (П. мавританский). – Заросли кустарн., светлые леса, парки, пустыри, огороды, поля, обочины ж.д. – Редко. – Адвент. – МКБ.

M. erecta C. Presl. – Просвирник прямостоячий. – Близ жилья, на опушках, вдоль дорог. Культивир. вид, иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.

M. neglecta Wallr. – П. прибрежный. – По огородам, дорогам, полям, у жилья, на сорн. м-х. – Не везде. – Адвент. – МКБ.

M. pusilla Sm. – П. приземистый. – По огородам, садам, около полей и дорог, по наруш. м-м. – Часто. – Адвент. – МКБ.

M. verticillata L. (*M. crispa* L.) – П. мутовчатый (П. курчавый). – Близ жилья, на опушках, вдоль дорог. Культивир. вид, иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.

Lavatera thuringiaca L. – Хатма тюрингенская. – По холмам, скл., в луг. степях, суходольн. лугах, светл. лесах. – Часто. – ПДБ.

! *Althaea officinalis* L. – Алтей лекарственный. – По сырым лугам, берегам водоем. – Не везде. – ПДБ.

Abutilon theophrasti Med. – Канатник Теофраста. – Сорн. места, сады, огороды, долины рек и понижения, обочины дорог. – Редко на ЮВ – МКБ.

Hibiscus trionum L. – Гибискус тройчатый. – На степн. скл., в долинах рек, по берегам озер, на песчан. и галечн. отмелях, по рудеральн м-м. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Hypericaceae Juss. – Зверобоевые

Hypericum elegans Stephan ex Willd. – Зверобой изящный. – По остепн. борам, степям, на известн., мелах, песках, иногда вдоль дорог и ж/д насыпей. – Часто. – ПКБ.

Violaceae Batsch – Фиалковые

Viola tricolor L. – Фиалка трехцветная, или Анютины глазки. – На лугах, в лесах и кустарн., на сорн. и наруш. м-х. – Не везде. – МКП.

V. arvensis Murray – Ф. полевая. – Сорняк по отквр. м-м, у дорог, на полях и огородах. – Часто. – МКП.

V. ambigua Waldst. et Kit. – Ф. сомнительная. – По степям, мел. и известняк. скл. – Не везде, на СВ не отмечено. – ПКП.

V. montana L. (*V. elatior* Fries). – Ф. горная (Ф. высокая). – По пойм. лесам, лугам и кустарн. – Не везде. – ПКП.

V. lavrenkoana Klok. (*V. hymettia* Boiss. Et Heldr.) – Ф. Лавренко (Ф. гиметтская). – По борам, опушкам, песчаным полянам. – Не везде. – МКП.

Thymelaeaceae Juss. – Волчниковые

Thymelaea passerina (L.) Coss. et Germ. – Тимелея воробьиная. – На каменист. известн., мел. и глинист. склонах, на песчан. и солонцев. м-х, на лугах и в посевах. – Часто на Ю. – МКБ.

Onagraceae Juss. – Кипрейные

Epilobium montanum L. – Кипрей горный. – По тенист. широколиств. лесам, на вырубках, иногда в садах и парках. – На ЮВ не везде, на ост. террит. часто. – ПКП.

E. parviflorum Schreb. – К. мелкоцветковый. – По сырым лугам и лесам. – Редко на Ю и В. – ПКП.

Oenothera biennis L. – Ослиник двулетний. – На откр. песках, по берегам рек, насыпям ж.д., по краям дорог, полям, изредка как сорное. Иногда массами. – Не везде. – Адвент. – МДП.

O. rubricaulis Klebahn. – О. красностебельный – на песках в долинах рек, сосн. борах. – Редко. – Адвент. – МДП.

O. renneri H. Scholz (*O. villosa* Thunb.) – О. Реннера (О. прижатоволосистый). – В сух. степях, лугах, на опушках, песках, у дорог. – Редко в Новохоперск., Поворинск. – Адвент. – МДП.

Apiaceae Lindl. (*Umbelliferae* Juss.) – Сельдерейные (Зонтичные)

Eryngium campestre L. – Синеголовник равнинный. – В степях и по долинам рек, скл. балок, иногда по мел. обнаж. – Нередко. – ПДП.

E. planum L. – С. плосколистный. – По скл., лугам и кустарн., на суходолах и песках. – Часто. – ПДП.

Chaerophyllum temulum L. – Бутень опьяняющий. – В светл. лесах и рощах, кустарн., у дорог. – Редко. – МКП.

Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. – Купырь лесной. – На пойм. лугах, в светл. лесах, садах, парках, по берегам рек, иногда на рудеральн. местооб. – Часто. – МДП.

A. cerefolium (L.) Hoffm. (*A. longirostris* Bertol.) – Купырь бутенелистный, Кервель. – Как заносное вдоль ж.д., в парках и около жилья. – Редко в Павловск. – Адвент.– МДП.

Torilis japonica (Houtt.) DC. – Торилис японский. – В рощах, кустарн., сосн. борах, у дорог, на лесн. вырубках. – Не везде, на ЮВ редко. – МКБ.

T. leptophylla (L.) Reichb. – Т. тонколиственный. – На сух. скл. и сорн. м-х. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Caucalis platycarpos L. (*C. lappula* (Web.)Grande) – Прицепник плоскоплодный (липучковый). – На скл. среди кустарн., в полях, посевах хлебн. злаков, бахчах, около дорог и по ж/д насыпям. – Редко. – Адвент. – МКП.

Turgenia latifolia (L.) Hoffm. – Тургенция широколистная. – На полях, в посевах, около жилья. – Оч. редко. – Адвент. – МКП.

Coriandrum sativum L. – Кориандр посевной. – Культивир. как эфиромасл. пряное раст. Дичает и встреч. как сорн. по огородам, садам, рудеральн. м-м. – Редко. – Адвент. – МКП.

!!*Physospermum cornubiense* (L.) DC. (*Danaea nudicaulis* (M.B.) Grossh. – Вздутосемянник корнубийский (Даная многостебельная). – В сосн. и дубов. лесах, кустарн., на известняк. скл. – Оч. редко. – МКП.

Conium maculatum L. – Болиголов крапчатый. – На лесн. опушках, заливн. лугах, известн. скл., по сорн. и наруш. м-м, полотну ж.д. – Часто. – МДП.

Vupleurum rotundifolium L. – Володушка круглолистная. – На полях, залежах, сорн. м-х. – Оч. редко в Репьевск. – МКП.

V. falcatum L. – В. серповидная. – По скл., особенно известняк., кустарн., редким лесам. – Часто. – ПКП.

!!*Trinia kitaibelii* M.B. (*T. ucrainica* Schischk.) – Триния Китайбеля (Триния украинская). – В равнинных степях, на лугах и степн. скл., у лесн. опушек. – Редко на Ю. – МКП.

!*T. multicaulis* (Poir.) Schischk. – Т. многостебельная. – В степях, на известняк. и каменист. скл., в кустарн., на залежах и по полотну ж.д. – Нередко на Ю. – МКП.

Arium graveolens L. – Сельдерея пахучий. – На свалках, вдоль ж.д., по рудеральн. м-м парков, садов. Культивир., дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

Petroselinum crispum (Mill.) Nym. – Петрушка кудрявая, или огородная. – По сорн. и рудеральн. м-м. Культивир., дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

Falcaria vulgaris Bernh. – Резак обыкновенный. – В степях, среди кустарн., на лесн. опушках, по окраинам дорог, по лугам, как сорн. в посевах. – Часто. – ПДП.

Carum carvi L. – Тмин обыкновенный. – На лугах, иногда солонцев., в разреж. хвойных и смешан. лесах, по опушкам, около жилья и дорог, как сорн. на полях, на огородах как пряность. – Часто. – МКП.

Pimpinella saxifraga L. – Бедренец камнеломковый. – По сух. лугам, скл., полям, кустарн. и лесам. – Часто. – ПДП.

P. tragium Vill. (*P. titanophila* Woronow.) – Б. скальный (Б. известколлюбивый). – По мел. и известняк. скл. – Часто на Ю и З. – ПДП.

P. nigra Mill. – Б. чернеющий. – На опушках, полянах, степн. скл. – Не везде. – ПДП.

Seseli libanotis (L.) Koch (*Libanotis intermedia* Rupr.) – Жабрица порезникова (Порезник промежуточный). – На злаков. и разнотравн. лугах, берегах рек, по известн., в разреж. лесах, по скл. и кустарн. – Часто. – МДП.

S. annuum L. – Ж. однолетняя. – По опушкам лесов, песчан. скл., в светл. сосн. и дубов. лесах, на луг. злаково-разнотравн. степях, в кустарн. – Часто. – МКП.

S. peucedanoides (Bieb.) K.-Pol. (*S. elegans* Schischk.) – Ж. горичниковидная (Ж. изящная). – На сух. скл., среди кустарн. – Оч. редко в Аннинск. – МКП.

- S. tortuosum* L. (*S. campestre* Bess.). – Ж. извилистая (Ж. равнинная). – В степях, на сух. скл., мел. обнаж., изредка как сорн. – Часто на Ю и В. – МКП.
- Aethusa cynapium* L. – Кокорыш обыкновенный, Собачья петрушка. – По огородам, садам, около жилищ, на сорн. м-х, в пойм. лесах и среди кустарн.- Редко. – МКП.
- Foeniculum vulgare* Mill. – Фенхель обыкновенный. – По сорн.м-м, около жилья. Культивир., дичает. – Редко. – МДП.
- Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell. (*S. besseri* DC.). – Морковник обыкновенный (М. Бессера). – По степям, солонцев. лугам, солонч., берегам водоем., в сыроват. лесах. – Часто на Ю и В. – ПДП.
- Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin (*C. fischeri* (Spreng.) Koch). – Пусторобрышник обнаженный (П. Фишера). – По песчан. берегам рек, заливн. лугам, по солонцеват. м-м. – Редко. – ПДП.
- Conioselinum tataricum* Hoff. (*C. vaginatum* (Spreng.) Tell.) – Гирчовник татарский (Г. влагалищный). – По сыроват. тенист. лесам., среди кустарн., в сырых лугах. – Не везде на крайнем С, на ост. террит. редко. – ПКП.
- Angelica sylvestris* L. – Дудник лесной. – По сырым лесам, полянам, лугам, по берегам водоем. и на травян. болотах. – Не везде. – МДП.
- A. archangelica* L. (*Archangelica officinalis* (Moench) Hoffm.) – Дудник лекарственный, Дягиль. – В заболоч. еловых, сосн.-берез. лесах, в кустарн., около канав, по окраинам болот, на заливн. лугах. – На В часто, на остальной террит. – не везде. – МДП.
- !!*Ferula caspica* M.B. – Ферула каспийская. – На глинист. и солонцев. скл. – Не везде на крайнем ЮВ. – ПДП.
- !!*F. tatarica* Fisch. ex Spreng. – Ф. татарская. – На солонцеват. степн. скл., мел. обнаж., среди кустарн. – Оч. редко на крайнем ЮВ. – ПДП.
- Eriosynaphe longifolia* (Fisch.) DC. – Пушистоспайник длиннолистный. – В степях, на каменист. и мел. скл. – Оч. редко в Новохоперск. – ПКП.
- !!*Ferulago galbanifera* (Mill.) Koch (*F. campestris* (Bess.) Grecescu – Ферульник смолоносный (Ф. равнинный). – В разреж. лесах, кустарн. и степях, изредка на каменист. скл. – Не везде на крайнем ЮВ. – ПДП.
- !!*Laser trilobum* (L.) Borkh. – Лазурник трехлопастный. – В светл. лесах, по лесн. опушкам, в кустарн., преимущ. на известняк. почве. – Редко на Ю. – ПДП.
- Peucedanum ruthenicum* M.B. – Горичник русский. – В степи и лесостепи, на песчан. и известняк. склонах. – Часто на Ю, не отмечен на СЗ. – ПДП.
- P. oreoselinum* (L.) Moench. (*Oreoselinum nigrum* Delarbre) – Г. горный. – В дубов. и сосн. лесах, борах, на песчан. м-х и в кустарн. – Часто. – ПДП.
- !!*Macroselinum latifolium* (Bieb.) Schur (*Peucedanum makrophyllum* Schischk., *P. latifolium* (Bieb.) DC.). – Макрозелинум широколистный (Г. крупнолистный). – По солончак., понижениям в степях, на лесн. опушках. – Не везде на СВ. – МДП.

Xanthoselinum alsaticum (L.) Schur (*Peucedanum alsaticum* (L.) (*P. lubimenkoanum* Kot., – Златогоричник эльзасский (Г. эльзасский, Г. Любименко). – В дубов. и сосн. лесах, по опушкам, кустарн., на солонцев. лугах и по степям. – Часто. – ПДП.

!!*Taeniopetalum arenarium* (Waldst. et Kit.) V. Tichomirov (*Peucedanum borysthenticum* Klok., *P. arenarium* Waldst. et Kit.). – Лентолепестник песчаный (Горичник днепровский, Г. песчаный). – На незадернованных песках, изредка вдоль дорог на песчаной почве. – Редко. – МДП.

Anethum graveolens L. – Укроп пахучий, огородный. – На сорн. м-х, обочинах дорог, длиз жилья. Широко культивир. и иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

Pastinaca sylvestris Garsault – Пастернак лесной. – По опушкам, полянам, рудеральн. м-м. – На ЮВ – не везде, на остальной террит. – Часто. – МДП.

P. sativa L. – П. посевной. – По обочинам дорог, сорн. и пойм. лугам, коло жилья, на мусорн. м-х. Культивир. и иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

!!*P. clausii* (Ledeb.) M. Pimen. (*Malabaila graveolens* (M.B.) Hoffm.). – П. Клауса (Малабайла пахучая). – На скл., нередко на глинисто-солончаковой почве, иногда на полях. – Редко в Богучарск. – МКП.

Heracleum sibiricum L. – Борщевик сибирский. – В лесах, кустарн., по сырым лугам, полям, берегам рек. – Часто. – МДП.

H. Sosnowskyi Manden. – Б. Сосновского. – На опушках, пустырях, в парках, около дорог. – Редко. – Адвент. – МДП.

!*Laserpitium hispidum* M.B. – Гладыш волосистый. – На мел. и известняк. скл., прибрежн. галечниках. – Редко в Павловск. – МДП.

L. prutenicum L. – Г. прусский. – В дубов. и сосн. лесах, на порубках, в кустарн. – Не везде на СВ. – МКП.

Daucus carota L. – Морковь дикая. – На полянах, скл., лугах, полях, в кустарн., огородах, рудеральн. м-х. – Часто. – МКП.

D. sativus (Hoffm.)Roehl. – М. посевная. – По сорн. м-м, свалкам. Широко культивир. и иногда дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.

Primulaceae Vent. – Первоцветные

Androsace maxima L. (*A. turczaninowii* Freyn) – Проломник большой. – По степн. скл., выгонам, у дорог, на залежах. – Не везде. – МКР.

A. elongata L. – П. удлинённый. – Поля, сух. луга и скл., песчан. м-та. – Часто. – МКР.

A. septentrionalis L. – П. северный. – На сухих лугах, песчан. скл., в кустарн., на полях. – Часто. – МКР.

Centunculus minimus L. – Низмянка малая. – По окраинам болот, канавам, сыроват. пескам, у дорог. – Не везде на Ю и В. – МКБ.

Limoniaceae Lincz. (*Plumbaginaceae* Lindl.) – Кермековые (Свинчатковые)

!!*Goniolimon tataricum* (L.) Boiss. – Гониолимон татарский. В степях, на мел. и каменист. скл., нередко на засоленных почвах. – Не везде на Ю и В. – ПДР.

Limonium tomentellum (Boiss.) Kuntze – Кермек опушенный. – На солонцев. лугах и мокрых солонч., в засоленных понижениях и речных долинах. – Не везде на Ю и В. – ПДР.

!!*L. platyphyllum* Lincz. (*L. latifolium* (Sm.) Kuntze – К. широколистный. – В степн. фитоценозах. – Не везде на Ю и В. – ПДР.

!!*L. sareptanum* (Besker) Gams – К. сарептский. – В пустынно-степн. фитоценозах на солонцев. почвах. – Оч. редко в Богучарск. и Поворинск. – ПДР.

!!*L. bungei* (Claus) Gamajun. – К. Бунге. – На сух. скл. и мел. обнаж. – Оч. редко в Богучарск. и Новохоперск. – ПДР.

!!*L. donetzicum* Klok. – К. донецкий. – На луг. солонцах. – Оч. редко в Таловск. – ПДР.

Gentianaceae Juss. – Горечавковые

Centaureum pulchellum (Sw.) Druce – Золототысячник красивый. – На солонцеват. лугах, по берегам рек и водоем., на сырых залежах. – Редко. – МКБ.

!*C. erythraea* Rafn (*C. umbellatum* Gilib.). – З. обыкновенный (З. зонтичный). – На сух. песчан. м-х, по кустарн. и полянам. – Редко. – МКП.

Gentianella lingulata (Agardh) Pritchard (*Gentiana lingulata* Agardh). – Горечавочка летняя (Горечавка язычковая). – Низкотравные луга, опушки, склоны. – Редко. – МКП.

!!*G. amarella* (L.) Boern. (*Gentiana axillaries* (F.M. Schmidt) Reichb.) – Горечавочка осенняя (Г. пазушная). – Низкотравные луга, опушки, склоны. – Редко на С. – МКП.

Hydrophyllaceae R. Br. – Воднолистниковые

Phacelia tanacetifolia Benth. – Фацелия пижмолистная. – Культивир. как медонос, дичает и как сорн. встреч. в огородах, садах, на полях, пустырях, около пасек. – Редко. – Адвент. – МКП.

Boraginaceae Juss. – Бурачниковые

Buglossoides arvensis (L.) Johnst. (*Lithospermum arvense* L.) – Воробейник полевой. – По сух. скл., опушкам и в посевах. – Часто. – МКБ.

B. czernjaevii (Klok.) Czer. (*L. czernjaevii* Klok.) – В. Черняева. – На песках, степн. скл. – Редко на ЮВ. – МКБ.

Lithospermum officinale L. – В. лекарственный. – По сух. скл., опушкам, в кустарн. и посевах. – Часто. – ПКБ.

Arnebia decumbens (Vent) Coss. et Kral. – Арнебия простертая. – В сух. степях. – Оч. редко в Новохоперск. – МКБ.

!!*Onosma tinctorium* M.B. – Оносма красильная. – По степн. скл., степям и солонч. – Не везде на Ю. – МДП.

!!*O. polychroma* Klok. – О. многоцветная. – По степн. скл., на выгонах и у дорог, на лессовой почве, реже на известняк. – Не везде на Ю. – МДП.

Cerintho minor L. – Воскоцветник малый. – На каменист. м-х, по степн. скл., полям, среди кустарн., у дорог. – Не везде на Ю. – Адвент. – МКП.

!*Echium russicum* J.F.Gmel. (*E. rubrum* Jacq., *E. maculatum* L.) – Синяк русский, Румынка. – По известняк. скл. и степн. м-м. – Часто. – МДП.

E. vulgare L. – С. обыкновенный. – На остепн. лугах, степн. скл., как сорн. в полях и у дорог. – Часто. – МДП.

Borago officinalis L. – Бурачник лекарственный, или Огуречная трава. – По сорн. м-м у жилищ или на огородах, иногда культив. как пряность. – Оч. редко. – Адвент. – МКП.

!!*Anchusa ochroleuca* M.B. – Воловик светло-желтый. – На песчан. и известняк. почвах в степях и как сорное. – Редко на крайнем ЮВ. – ПКП.

A. officinalis L. – В. лекарственный. – Сорн. раст., встреч. спорадически. – Редко. – Адвент. – ПКП.

A. azurea Mill. (*A. italica* Retz.) – В итальянский. – По полям, пустырям, у дорог. – Оч. редко. – Адвент. – ПКП.

Lycopsis arvensis L. – Кривоцвет полевой. – По сух. скл., полям, посевам, в огородах и у дорог. – Не везде. – Адвент. – МКП.

L. orientalis L. – К. восточный. – По сух. степям, полям, огородам, пустырям, вдоль дорог. – Редко. – МКП.

Nonea lutea Desr. – Нонейя желтая. – По каменист., глинист., песчан. м-м., откосам ж.д. – Оч. редко. – Адвент. – МКП.

N. rossica Stev. (*N. pulla* (L.) DC.) – Н. русская (Н. темно-бурая). – На степных скл., лугах, пустырях, у дорог. – Часто. – ПДП.

Myosotis sparsiflora Mikan. (*Strophostoma sparsiflorum* (Mikan ex Pohl) Turcz.) – Незабудка редкоцветковая. – По тенистым сыроват. м-м., в лесах, кустарн., около жилищ. – Часто. – МКБ.

M. arvensis (L.) Hill – Н. полевая. – По полям, скл., сух. лугам, песчан. и сорн. м-м. – Часто. – МКП.

M. ramosissima Rochel ex Schult. (*M. collina* Hoffm.) – Н. ветвистая (Н. холмовая.) – По каменист. сух. скл, в сухих лесах, на полях. – Оч. редко. – МКП.

M. micrantha Pall. ex Lehm. (*M. stricta* Link ex Roem. et Schult.) – Н. мелкоцветковая (Н. прямостоячая). – По полям, посевам, сух. луговинам, песчан. м-м. – Часто. – МКП.

Lappula heteracantha (Ldb.) Borb. – Липучка разношиповая. – По песчан. и каменист. м-м. – Оч. редко в Бутурлин., Острогож., Каменск. – МКП.

L. patula (Lehm.) Aschers. – Л. поникшая. – По сорн. м-м, полям, залежам и сух. склонам. – Редко на Ю. – Адвент. – МКП.

L. squarrosa (Retz.) Dumont. (*L. myosotis* Moench) – Л. растопыренная (Л. обыкновенная). – По сух. скл., обрывам, дорогам, полям, пустырям. – Часто. – МКП.

Hackelia deflexa (Wahlenb.) Opiz – Гакелия повислоплодная. – На тенист. скл. и обрывах, каменист., извест., реже мергелистых и глинист. – Оч. редко в Россош. – МКП.

Asperugo procumbens L. – Острица простертая. – По сорн. м-м, полям, огородам, сух. скл. и опушкам. – Не везде. – МКБ.

!*Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky – Рохелия загнутая. – В сух. степях, на каменист. и песчан. м-х. – Оч. редко в Богучарск. – МКП.

Omphalodes scorpioides (Haenke) Schrank – Пупочник ползучий. – По засолен. влажн. лесам, на сыроват. тенист. м-х. – Редко. – МКБ.

Cynoglossum officinale L. – Чернокорень лекарственный. – Вдоль дорог, по полям, оврагам, пустырям, на обрывах рек, ж/д насыпях. – Часто. – МДП.

Lamiaceae Lindl. (*Labiatae* Juss.) – Яснотковые (Губоцветные)

Ajuga chia Schreb. (*A. pseudochia* Shost.) – Живучка хиосская (Ж. ложнохиосская). – На полях, по скл. и степям преимуществ. на мелах. – Часто на Ю и З. – ПКП.

Marrubium vulgare L. – Шандра обыкновенная. – На сорн. м-х, обочинах дорог, по мел. обнаж. Редко. – ПДБ.

M. praecox Janka. – Ш. ранняя. – По степн. скл. с выходами мела, мел. обнаж. – Часто на Ю. – ПДБ.

!*M. peregrinum* L. – Ш. чужеземная. – По степн. скл. с выходами мела, мел. обнаж. – Оч. редко в Россош. и Подгоренск. – ПДБ.

Sideritis montana L. – Железница горная. – На холмах, каменист. м-х, известняк. и мел. скл. и как сорное. – Не везде на Ю. – МКБ.

Nepeta cataria L. – Котовник кошачий. – На опушках, по скл., кустарн., пастбищам, сорн. м-м. – Не везде. – Адвент. – ПДБ.

N. pannonica L. (*N. nuda* auct. fl. Ross. non L.) – К. венгерский. – По кустарн., скл., опушкам. – Нередко. – ПДБ.

N. parviflora M.B. – К. мелкоцветковый. – На степн. скл. с выходами мела. – Не везде на Ю. – ПДБ.

!!*N. ucranica* L. – К. украинский. – В степях, на мел. обнаж. – Редко на Ю и ЮВ. – ПДБ.

Dracocephalum nutans L. – Змееголовник поникающий. – На полях, обочинах, опушках, в кустарн. – Не везде. – Адвент – ПКП.

D. thymiflorum L. – З. тимьяноцветный. – На опушках, степн. скл., вторичн. местооб. – Часто. – МКБ.

D. moldavica L. – З. молдавский. – Культив. как эфиромасл. и медонос., иногда дичает как сорняк. – Редко. – Адвент. – МКБ.

!!*D. ruysctiana* L. – З. Рюйша. – На опушках, степн. скл. с выходами мела, в дубравах. – Редко. – ПКБ.

Phlomis pungens Willd. – Зопник колючий. – По скл. и степям, на мел. и известняк. почвах, среди кустарн. – Часто на Ю. – ПДБ.

Galeopsis ladanum L. – Пикульник ладанниковый, Жабрей. – В посевах, по паровым м-м, свалкам, реже на лугах и скл. – Часто. – МКБ.

G. spesiosa Mill. – П. красивый, Зябра. – По полям, огородам, сорн. м-м, вырубкам, лесн. опушкам и кустарн. – Не везде, на Ю и В редко. – МКБ.

G. tetrahit L. – П. обыкновенный. – По сыроват. и сорн. м-м, полям, огородам, в лесах и кустарн. – Оч. редко на С. – МКБ.

G. bifida Boenn. – П. двунадрезанный. – В огородах, садах, на полях, мусорн. м-х. – Не везде. – МКБ.

Stachys annua (L.) L. (*S. neglecta* Клок. ex Kossko) – Чистец однолетний (Ч. забытый). – Сорное на полях, залежах, огородах, иногда по скл. – Часто. – Адвент – МКБ.

S. recta L. – Ч. прямой. – На степн. и каменист. скл., рыхлых обнаж. мела и известняка. – Часто. – ПДБ.

Salvia glutinosa L. – Шалфей клейкий. – В тенист. лесах, на влажн., богатой гумусом почве. – Оч. редко. – ПДБ.

!!*S. aethiopsis* L. – Ш. эфиопский. – В степях, по луг. скл., в сух. каменист. и глинист. м-х, на мел. и известк. обнаж. – Редко на Ю. – ПДП.

S. verticillata L. – Ш. мутовчатый. – В степях, на опушках, мел. и каменист. обнаж. – Часто. – ПДП.

S. pratensis L. – Ш. луговой. – На сух. лугах, лесн. полянах, в сосн. лесах, на повышениях в поймах рек. – Не везде, на Ю редко. – ПДП.

S. stepposa Shost. – Ш. степной. – По сух. степям, степн. лугам, скл., полям. – Часто. – ПДП.

S. tesquicola Klok.et Pobed. – Ш. сухостепной. – В песках, в сух. руслах рек, на степн. м-х и скл., у дорог. – Часто на Ю и В. – ПДП.

S. nutans L. – Ш. поникающий. – В луг. степях, на суходольн. лугах, по лесн. опушкам, мел. и каменист. скл. – Часто. – ПДР.

Acinos arvensis (Lam.) Dandy (*A. thymoides* Moench.) – Щебрушка полевая (Щ. тимьянная). – На сух. скл., песках, мелах и известн., в сосн. лесах, полях. – Часто. – МКБ.

Elsholzia ciliata (Thunb.) Nyl. (*E. patrinii* Garcke) – Эльшольция реснитчатая (Э. Патрена). – По огородам, дворам, сорн. м-м. – Редко. – Адвент. – МКБ.

***Solanaceae* Juss. – Пасленовые**

Solanum nigrum L. – Паслен черный. – По садам, огородам, близ жилья и дорог, на мусорн. м-х, в кустарн. – Часто. – МКБ.

S. schultesee Oriz – П. Шультееса. – У жилья, вдоль дорог. – Редко. – Адвент. – МКБ.

Datura stramonium L. – Дурман вонючий. – У дорог, по обрывам, мусорн. м-м и пустырям. – Не везде. – Адвент. – МКБ.

Hyoscyamus niger L. – Белена черная. – По сорн. местам, пустырям, огородам, близ жилья. – Нередко. – МКП.

Lycopersicon esculentum Mill. – Томат съедобный. – На мусорн. м-х около жилья и дорог, на свалках и ж/д насыпях. Культив., дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.

Physalis alkekengi L. – Физалис обыкновенный. – Около жилья, дорог, садовых участков, мусорн. м-х. Культив., дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.

Ph. ixocarpa Brot.ex Hornem. – Ф. липкоплодный. – Около жилья, дорог, садовых участков, мусорн. м-х. Культив., дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.

Capsicus annuum L. – Перец однолетний. – На мусорн. м-х, около жилья. Культив., дичает. – Единично. – Адвент. – МКБ.

Nicotiana rustica L. – Табак - махорка. – На мусорн. м-х, около жилья. Культив., дичает. – Единично. – Адвент. – МКБ.

N. tabacum L. – Табак настоящий. – По рудеральн. м-м. Культив., дичает. – Единично. – Адвент. – МКБ.

Petunia hybrida Vilm. – Петуния гибридная. – На клумбах, по рудеральн. м-м. Культив., дичает. – Единично. – Адвент. – МКБ.

Scrophulariaceae Juss. – Норичниковые

Verbascum densiflorum Bertol. (*V. thapsiforme* Schrad.). – Коровяк густоцветковый (К. высокий). – По лугам и опушкам на песчаной почве. – Нередко. – МДП.

V. thapsus L. – К. медвежье ухо, или обыкновенный. – На откр. м-х, преимущ. на песчаной почве, по скл., лесн. полянам, по берегам рек и иногда как сорное. – Не везде. – МДП.

V. lychnitis L. – К. метельчатый. – На скл., сухих лугах, около дорог и полей, в степях, на лесн. опушках. – Часто. – МДП.

V. orientale Vieb. non All. – К. восточный. – По скл., лугам, степям. – Не везде, на Ю чаще. – МДП.

V. nigrum L. – К. черный. – По скл., холмам, оврагам, у дорог, рек, реже по лугам. – Не везде. – МДП.

!*V. blattaria* L. – К. тараканий. – На солонцев. лугах, скл. – Не везде. – МДП.

V. phoeniceum L. – К. фиолетовый. – По степн. скл., кустарн., опушкам, иногда по долинам рек. – Нередко. – ПДР.

Linaria genistifolia (L.) Mill. – Льянка дроколистная. – По пескам, песчан. полянам и лесам. – Часто на ЮВ. – ПДБ.

L. biebersteinii Bess. – Л. Биберштейна. – На степн. скл., мел. обнаж., песках и залежах. – Не везде. – ПДБ.

!!*L. cretaceae* Fisch. – Л. меловая. – На мел. обнаж. – Редко на Ю. – ПКБ.

Misopates orontium (L.) Rafin. (*Antirrhinum orontium* L.) – Мизопатес горный (Львиный зев полевой). – В посевах, у дорог. – Адвент. – Редко. – МКБ.

Veronica dillenii Crantz (*V. campestris* Schmalh.) – Вероника Дилления. – На сух. лугах, в степях, сосн. лесах. – Редко в Борисоглебск., Новохоперск., Рамонск., Эртильск. – МКБ.

V. arvensis L. – В. полевая. – На полях, суходольн. лугах, сорн. м-х. – Редко. – МКБ.

V. verna L. – В. весенняя. – На сух. лугах, в степях, на мел. скл., полях, пустырях. – Часто. – МКБ.

Chaenorhinum minus (L.) Lange (*Ch. viscidum* (Moench.) Simk.) – Хеноринум малый (Х. клейкий). – По известняк. и мергельным скл., ж/д насыпям, на каменист. обнаж., полях, – Не везде, на СВ не отмечен. – МКБ.

Melampyrum cristatum L. – Марьянник гребенчатый. – По кустарн., полянам, на пойм. и лесн. лугах, в лесах, на солонцах и злаково-разнотравн. степях. – Часто. – МКБ.

M. arvense L. – М. полевой. – В смешан. и дубовых лесах, по полянам и скл. – Редко. – МКБ.

M. argyrocotum Fisch. – М. серебристоохлательный. – Ковыльные, злаково-разнотравн. и кустарниковые степи. – Не везде. – МКБ.

M. nemorosum L. – М. дубравный, Иван-да-Марья. – В лесах, по опушкам, зарослям кустарн. – Часто на С, не везде на ЮВ. – МКБ.

M. pratense L. – М. луговой. – Преим. в сосн. лесах. – Редко на С. – МКБ.

Euphrasia pectinata Ten. (*E. tatarica* Fisch.) – Очанка гребенчатая (О. татарская). – Степи, сухие луга и поляны, опушки лесов. – Часто. – МКБ.

E. brevipila Burn. et Greml. – О. коротковолосистая. – Разрежен. леса, кустарн., залежи, пастбища. – Редко на С. – МКБ.

E. parviflora Schag. (*E. glabrescens* (Wettst.) Wiinst.) – О. короткоцветковая (О. почти голая). – Кустарники, пастбища, залежи, обочины дорог. – Оч. редко. – МКБ.

E. hirtella Jord. – О. волосистая. – По лугам, светл. лесам, пастбищам. – Оч. редко. – МКБ.

E. stricta D. Wolff ex J.F. Lehm. (*E. condensata* Jord.) – О. прямая. – На опушках, открыт. скл, песчан. и мел. м-х. – Не везде. – МКБ.

Orphanthella lutea (L.) Rauscher (*Orphantha lutea* (L.) Kern. Ex Wettst.) – Прямоцветка желтая (Ортанта желтая). – В степях, на лугах, на известняк., мел. и песчан. скл. – Не везде на Ю. – МКБ.

Odontites vulgaris Moench (*O. serotina* (Lam.) Dum.) – Зубчатка обыкновенная (З. поздняя). – На полях, лугах, вдоль дорог, на заболоч. м-х, вдоль ж.д. – Часто. – МКБ.

Rhinanthus serotinus (Schoenh.) Oborny. (*Rh. montanus* Saut.) – Погремок осенний (П. горный). – На песках, в разрежен. борах и кустарн. – Нередко. – МКБ.

Rh. vernalis (Zing.) Schischk. – П. весенний. – На лугах и лесн. опушках. – Не везде, на ЮВ редко. – МКБ.

Rh. minor L. – П. малый. – По лугам, лесн. полянам, опушкам, берегам рек. – Не везде. – МКБ.

Plantaginaceae Juss. – Подорожниковые

Plantago tenuiflora Waldst. et Kir. – П. тонкоколосый. – На солонцах, солончаках, влажных степных м-х. – Оч. редко. – МКР.

P. cornutii Gouan. – П. Корнута. – На солонцев. лугах и солонч. – Редко на Ю. – ПДР.

P. salsa Pall. (*P. maritima* L.) – П. солончаковый (П. приморский). – На солонцах и солонцев. лугах, мел. и глинист. обнаж., песчан. м-х. – Нередко на Ю и В. – ПДР.

P. media L. – П. средний. – По лугам, в разрежен. лесах, у дорог, склонов, по сорн. м-м. – ПКР.

P. urvillei Opiz (*P. stepposa* Kurg.) – П. Урвилля (П. степной). – По степям, степн. и каменист. скл., реже на лесн. опушках и полянах. – Часто. – ПДР.

P. maxima Juss. – П. наибольший. – На заливн. лугах, по влажн. степн. и солонцев. м-м, в лугово-разнотравн. степях. – Не везде. – ПДР.

P. lanceolata L. – П. ланцетолистный. – На сухих лугах, склонах, пустырях, около дорог, по берегам рек, на залежах, лесн. опушках. – Часто. – ПКР.

P. minuta Pall. – П. маленький. – По солонцевато-глинист. степям, на щебнист. почвах. – Оч. редко. – МКР.

P. arenaria Waldst. et Kit. (*P. indica* L.) – П. песчаный (П. индийский). – По песчан. холмам, песчано-галечным террасам, берегам рек, в хвойных лесах и по сорн. м-м. – Нередко. – МКБ.

Rubiaceae Juss. – Мареновые

Asperula cynanchica L. – Ясменник розоватый. – Степи, каменист., известняк. и мел. скл., остепн. луга и опушки. – Нередко, за исключением СВ. – ПКБ.

Galium aparine L. – Подмаренник цепкий. – В посевах, на огородах, ж/д насыпях, лесн. опушках и полянах, мусорн. м-х. – Часто. – МКБ.

Dipsacaceae Juss. – Ворсянковые

Dipsacus strigosus Willd. ex Roem. et Schult. – Ворсянка щетинистая. – По сырым м-м и тенист. лесам. – Редко. – МДП.

D. sativus (L.) Honck. – Ворсянка посевная. – На пустырях, обочинах дорог. Культивир., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКП.

!!*Cephalaria litwinowii* Bobr. – Головчатка Литвинова. – На известняк. скл., лугах и по кустарн. – Редко на В. и Ю. – ПДП.

!*C. uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. – Г. уральская. – На мел. скл., степн. холмах, в кустарн. – Часто на Ю. – ПДП.

Knautia arvensis (L.) Coult. – Короставник полевой. – По лугам, опушкам, среди кустарн. – Часто. – ПДП.

Scabiosa ochroleuca L. – Скабиоза светло-желтая. – В степях, на остепн. лугах, опушках, мел. щебнист. обнаж., в кустарн. – Часто. – МДП.

!*S. isetensis* L. – С. исетская. – В степях, на мел. и известняк. обнаж. – Оч. редко. – МДП.

!!*S. ucrainica* L. – С. украинская. – В степях, на песчан. м-х. – Оч. редко. – МДП.

***Cucurbitaceae* Juss. – Тыквенные**

Brionia alba L. – Переступень белый. – В кустарн., садах, вдоль дорог. Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Sicyos angulata L. – Сициос угловатый. – На пустырях, в парках, около жилья. Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Citrullus lanatus (Thunb.) Matsum. et Nakai (*C. vulgaris* Schrad.) – Арбуз обыкновенный. – На песчан. почвах вне мест культуры. Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Cucumis sativus L. – Огурец посевной. – Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Cucurbita maxima Duch. – Тыква наибольшая. – Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

C. pepo L. – Т. обыкновенная, Кабачки. – Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

Melo sativus Sager. ex M. Roemer – Дыня посевная. – Культив., иногда дичает. – Оч. редко. – Адвент. – МКБ.

***Campanulaceae* Juss. – Колокольчиковые**

!!*Adenophora liliifolia* (L.) A.DC. – Бубенчик лилиелистный. – По лесн. и пойм. лугам, листв. лесам, в дубравах, среди кустарн., иногда в степи. – Редко. – МДП.

!*Campanula boloniensis* L. – Колокольчик болонский. – По сухим лугам, откp. скл., опушкам, среди кустарн. – Не везде. – ПДП.

!!*C. cervicaria* L. – К. олений. – По светл. лесам, на лесн. полянах, вырубках, краях лесн. болот. – Не везде. – МДП.

C. patula L. – К. раскидистый. – По лугам, опушкам, каменист. скл., залежам. – Не везде. – МКП.

C. sibirica L. – К. сибирский. – По сухим луг. и каменист. скл., в разных степях, иногда по залежам и береговым обрывам. – Часто. – МКП.

!*C. rapunculus* L. – К. рапунцель. – По опушкам, луг. и степн. скл., среди кустарн. – Не везде. – МДП.

Jasione montana L. – Букашник горный. – По сосн. лесам, на полянах, залежах, пустошах, преимущ. на песках. – Не везде. – МКП.

***Asteraceae* Dumort. (*Compositae* Giseke) – Астровые (Сложноцветные)**

Helianthus annuus L. – Подсолнечник однолетний. – По рудер. м-м, обочинам дорог, ж.д. насыпям. Культив., дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.

Anthemis arvensis L. – Пупавка полевая. – На полях, травянист. скл., сух. лугах, у дорог. – Редко. – Адвент. – МКБ.

A. ruthenica M.B. – П. русская. – На сух. лугах, песках, травян. скл., мел. обнаж., вдоль дорог. – Редко. – МКБ.

A. cotula L. – П. собачья. – У дорог, в населен. пунктах, иногда на полях. – Часто. – МКБ.

Matricaria recutita L. (*M. chamomilla* L.) – Ромашка лекарственная (Р. ободранная). – Часто. – Адвент. – МКБ.

Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt. (*Matricaria matricarioides* (Less.) Porter ex Britton in Men.) – Лепидотека пахучая (Р. пахучая). – На пустырях, обочинах дорог, деревенских улицах, в садах и полях. – Часто. – Адвент. – МКБ.

Tripleurospermum perforatum (Mérat) M. Lainz (*T. inodorum* (L.) Sch. Bip., *Matricaria inodora* L.) – Трехреберник непахучий (Ромашка непахучая). – На всех сорн. м-х, по полям, лугам, в посевах, по берегам рек, на солонч. – Часто. – МКП.

Artemisia annua L. – Полынь однолетняя. – На сорн. м-х около жилья, огородов, в садах. – Часто. – Адвент. – МКБ.

A. scoparia Waldst. et Kit. – П. веничная. – На степн. солонцев. лугах, травян. скл., в сосн. борах. по речн. долинам, в качестве сорного на полях, пастбищах, залежах. – Часто. – МКП.

Conyza canadensis (L.) Cronq. (*Erigeron canadensis* L.) – Кониза канадская (Мелколпестник канадский). – У жилищ, в посевах, на залежах, лугах, в лесах, у водоем. – Часто. – МКБ.

Erigeron acris L. (*E. acer* L.) – Мелколпестник едкий. – По сух. лугам, полянам, полям, около дорог, на залежах, в сосн. борах и березняках. – Часто. – Адвент. – МКП.

Filago arvensis L. – Жабник полевой. – По сух. скл., степям, полям, на песчан. м-х, около дорог. – Часто. – МКП.

Helichrysum arenarium (L.) Moench. – Цмин песчаный. – Преимущ. на песчан., иногда на каменист. почвах и мелах. – Часто. – ПКП.

Filaginella uliginosa (L.) Opiz (*Gnaphalium uliginosum* L.) – Сушеница топяная. – На сырых лугах, берегах рек, пашнях, сорн. м-х. – Редко. – МКП.

Pulicaria vulgaris Gaertn. (*P. prostrata* (Gilib.) Aschers.) – Блошница обыкновенная (Б. простертая). – По сырым лугам, иловато-песчан. берегам водоем., у дорог и по сорн. м-м. – Часто. – МКБ.

Cyclachaena xanthifolia (Nutt.) Fresen. (*Iva xanthifolia* Nutt.) – Циклахена дурнишниковлистная. – По дорогам, ж.д. насыпям, у жилья, на пустырях и мусорн. м-х. – Часто. – Адвент. – МДБ.

Ambrosia artemisiifolia L. – Амброзия полыннолистная. – По ж.д. насыпям, у жилья, на пустырях и мусорн. м-х. – Редко. – Адвент. – МДБ.

A. trifida L. – А. трехраздельная. – На паровых полях, вдоль дорог, дач, в нарушен. местооб. – Редко. – Адвент. – МДБ.

Xanthium spinosum L. – Дурнишник колючий. – На мусорн. м-х, вдоль дорог, на выгонах и ж.д. насыпях. – Не везде, на ЮВ чаще. – Адвент. – МКБ.

- X. strumarium* L. – Д. обыкновенный. – Берега водоем., как сорн. во влажн. м-х. – Часто. – Адвент. – МКБ.
- X. albinum* (Widd.) H. Scholz (*X. riparium* Lasch) – Д. беловатый (Д. береговой). – По берегам водоем., полям, залежам, у дорог, в населен. пунктах. – Часто. – Адвент. – МКБ.
- Calendula officinalis* L. – Календула лекарственная. – В населенных пунктах, у обочин дорог. Культив, дичает. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- Bidens cernua* L. – Череда поникшая. – Берега водоем., как сорн. во влажн. м-х. – Часто. – МКБ.
- B. tripartita* L. – Ч. трехраздельная. – По песчан. берегам водоем., в огородах, орошаемых полях. – Часто. – МКБ.
- B. frondosa* L. – Ч. олиственная. – По берегам водоем. и сорн. м-м. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- Cosmos bipinnatus* Cav. – Космея дваждыперистая. В садах и парках. Культив, дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.
- Tagetes patula* L. – Бархатцы развесистые. – На мусорн. м-х около жилья и дорог. Культив, дичает. – Редко. – Адвент. – МКП.
- Galinsoga parviflora* Cav. – Галинзога мелкоцветковая. – В огородах, садах, близ жилья. – Не везде. – Адвент. – МКБ.
- G. ciliate* (Rafin.) Blake (*G. quadriradiata* Ruiz et Pat.) – Г. реснитчатая. – В цветниках, на газонах, в наруш. местооб. – Редко. – Адвент. – МКБ.
- Echinops ruthenicus* Vieb. (*E. ritro* L.) – Мордовник русский (М. обыкновенный). – Преимущ. в степн., реже в лесостепн. зоне, на откр. скл., каменист, мел., известняк. и супесчан. почвах, у дорог, на сильно выпасаемых участках. – Нередко. – ПДП.
- E. sphaerocephalus* L. – М. шароголовый. – На степн. лугах, по лесн. опушкам, берегам рек, в парках, садах, сорн. м-х. – Нередко. – ПДП.
- Xeranthemum annuum* L. – Сухоцвет однолетний. – В степях, на мел. обнаж., песках, сух. скл. – Часто на ЮВ. – МКБ.
- Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem. – Колючник Биберштейна. – На сух. лугах, скл., в светл. лесах, по опушкам. – Не везде. – МДП.
- Arctium lappa* L. – Лопух большой. – По пустырям, около полей и дорог, жилья, по берегам рек, изредка в посевах. – Не везде. – МДП.
- A. nemorosum* Lej. – Л. лесной. – Леса, гл. обр. широколиств., опушки, лесн. поляны, вырубки, обочины дорог. – Не везде. – МДП.
- A. minus* (Hill) Bernh. – Л. малый. – Мусорн. места, возле жилья, дорог, насыпей, канав. – Нередко. – МДП.
- A. tomentosum* Mill. – Л. паутинистый. – Мусорн. места, огороды, вдоль дорог, у стен и заборов. – Часто. – МДП.
- !!*Jurinea polyclonos* (L.) DC. (*J. amplexicaulis* (S.C. Gmel.) Bord.) – Наголоватка ветвистая (Н. стеблеобъемлющая). – По песчан. степям и меловому щебню. – Редко на ЮВ. – ПКП.

- J. cyanoides* (L.) Reichb. – Н. васильковая. – По светл. и сух. сосн. борам, на песчаных холмах, по ковыльно-типчаковым и ковыльным степям, а также в черноз. степях, на известняк. и мел. скл. – Нередко. – ПКР.
- J. arachnoidea* Vge. (*J. dubia* Pjln, *J. mollis* var. *arachnoidea* Korsh.) – Н. паутиная. – По ковыльным степям, мелям, известняковым и каменистым склонам, сосновым борам и залежам. – Нередко. – ПКР.
- !*J. ledebourii* Vge. – Н. Ледебурра. – В ковыльно-разнотравн. степях, на мел. и каменист. скл. – Оч. редко. – ПКР.
- !!*J. multiflora* (L.) Fedtsch. – Н. многоцветковая. – По степн. и каменист. скл., мел. и солонцев. м-м. – Не везде на ЮВ. – ПКП.
- !!*J. ewersmannii* Vge. – Н. Эверсмана. – Песчан. степи, редкие сосн. боры. – Редко на ЮВ. – ПКР.
- Carduus nutans* L. (*C. thoermeri* Weinm) – Чертополох поникающий (Ч. Термера). – На скл., дорогах, сорн. м-х, полянах и пастбищах. – Часто. – МДП.
- C. hamulosus* Ehrh. – Ч. крючковый. – По степям, сух. известняк. скл., лесн. опушкам, у дорог. – Часто. – МДП.
- C. crispus* L. – Ч. курчавый. – На сорн. м-х, пустырях, в кустарн., влажн. тенист. лесах, во дворах, садах и посевах. – Часто. – МДП.
- C. acanthoides* L. – Ч. колючий. – По полям, пустырям, каменист. м-м, берегам рек. – Не везде. – МДП.
- C. uncinatus* M.V. – Ч. крючковатый. – По сух. степн. и мел. скл., на залежах, в полях и у дорог. – Оч. редко на Ю. – МДП.
- Cirsium polonicum* (Petrauk) Pjln – Бодяк польский. – На скл., в кустарн., на лесн. опушках, вдоль дорог, по наруш. м-м. – Нередко. – МДП.
- C. serrulatum* M.V. – Б. мелкопильчатый. – По лугам, степн., солонцеват. и сорн. м-м. – Не везде на Ю и В. – МДП.
- C. vulgare* (Savi) Ten. – Б. обыкновенный. – По сорн. местам, залежам, дорогам и скл. – Нередко, на С чаще, чем на Ю. – МДП.
- Onopordum acanthium* L. – Татарник колючий. – На известняк. скл., пустырях, у дорог, на сорн. м-х, залежах и в полях. – Часто. – Адвент. – МДП.
- !!*Centaurea ruthenica* Lam. – Василек русский. – По степям, мел., мергелистым и известняк. скл. – Широко, но спорадично распространенный вид. Не отмечен на СВ. – ПДП.
- C. cyanus* L. – В. синий (посевной). – В озимых посевах, на парах, заброшенных пашнях и сорн. м-х. – Часто. – МКП.
- C. trichocephala* Vieb. – В. волосостоголовый. – По степям, степн. скл. и оврагам, сух. лугам, кустарн., на опушках дубов. лесов. – Часто на ЮВ. – ПДП.
- !*C. carbonata* Klok. – В. угольный. – По степям и балкам, на мелях. – Не везде на Ю. – ПКП.
- !!*C. orientalis* L. – В. восточный. – Степи, каменист. скл. – Не везде на Ю. – ПДП.
- C. scabiosa* L. – В. скабиозовый. – Луга, кустарн., у дорог, по рудеральн. м-м. – Часто. – ПДП.

- C. adpressa* Ldb. – В. прижаточешуйчатый. – По степям, каменист. и мел. скл., на песках и залежах. – Не везде. – ПДП.
- C. pseudomaculosa* Dobrocz. – В. ложнопятнистый. – В ковыльно-разнотравн. степях, на песчан., каменист., и известняк. скл., по опушкам и вторичн. местооб. – МКП.
- C. biebersteinii* D.C. (*C. micranthos* Gmel.) – В. Биберштейна (В. мелкоцветковый). – По сух. степям, на мел., известняк. и глинист. обнаж. – Не везде. – МКП.
- C. majorovii* Dumb. (*C. arenaria* M.B. – В. Майорова (В. песчаный). – На песчан. почвах, речных, реже суходольн. песках. – Не везде. – МКП.
- C. diffusa* Lam. – В. раскидистый. – По откр. м-м, на каменист. скл. и как заносное вдоль ж.д. – Редко. – МКП.
- !!*C. pineticola* Пjin. – В. боровой. – Только на незадернованных песках. – Оч. редко в Бобровск. – МКП.
- !!*C. dubjanskii* Пjin. – В. Дубянского. – На бугристых и незадернованных песках. – Оч. редко в Бобровск., Борисоглебск., Новохоперск., Петропавл. – МКП.
- Cichorium intybus* L. – Цикорий обыкновенный. – По пустырям, у дорог, на полях, у жилья, на лугах, лесн. полянах, травян. скл. – Часто. – ПДП.
- Lapsana communis* L. – Бородавник обыкновенный. – На опушках и разрежен. лесах, в тенист. м-х, в полях и огородах. – Часто. – МКП.
- Trommsdorffia maculata* (L.) Benh. (*Achyrophorus maculatus* (L.) Scop.) – Тромсдорфия крапчатая (Прозанник крапчатый). – В разреж. берез. и сосн. лесах, на полянах, гривах речн. долин, на песчан. и супесчан. почве. – Часто. – ПДР.
- !*Scorzonera laciniata* L. (*Podospermum canum* C.A. Mey) – Козелец разрезной (Ножкосемянник седой). – По лугам и солонч., на глинист. и каменист. почвах. – Редко на ЮВ. – МДП.
- S. purpurea* L. – К. пурпуровый. – Степи, заливн. и остепн. луга, травян. склоны, леса, на черноз., известняк. и песчан. почвах. – Нередко. – ПДП.
- S. austriaca* Willd. – К. австрийский. – Степи, луга, каменисто-щебнистые склоны холмов. – Редко на В. – ПДП.
- S. parviflora* Jacq. – К. мелкоцветковый. – Сырые солонцев. степи, засол. луга. – Часто на Ю и В. – ПДП.
- S. stricta* Hornem. (*S. marschalliana* C.A. May). – К. торчащий (К. Маршалла). – На известняк. скл., в степях, на лугах, полянах. – Не везде на Ю. – ПДП.
- S. hispanica* L. (*S. taurica* M.B.) – К. испанский (К. крымский). – Луга, степи, известняк. почвы. – Редко. – ПДП.
- S. humilis* L. – К. низкий. – По светл. лесам, опушкам, боровым пескам. – Не везде на С. – ПКП.
- S. ensifolia* M.B. – К. мечелистный. – Песчан. степи, сосн. боры, залежи, пески по берегам рек. – Не везде на Ю и В. – ПДП.

!*S. mollis* Vieb. – К. мягкий. – На степн. скл., в степях. – Редко в Богучарск. – ПКП.

!*Tragopogon dubius* Scop. (*T. desertorum* (Lindem.) Klok.) – Козлобородник сомнительный (К. пустынный). – На сух. лугах, в кустарн., по лесн. опушкам, на песчан. и мел. почвах, у дорог и жилья. – Редко в Павловск. – МДП.

T. orientalis L. – К. восточный. – По лесн., степн. и поемным лугам, в сосн. лесах, на залежах и супесчан. почвах. – Часто. – МДП.

T. pratensis L. – К. луговой. – По лугам, лесн. полянам, окраинам полей, вдоль дорог и на залежах. – Часто. – МДП.

!*T. tanaiticus* Artemcz. (*T. donetzicus* Artemcz.) – К. донской. – На песчан. надпойменных террасах, в песчан. степях. – Не везде на Ю. – МДП.

T. podolicus Bess. – К. подольский. – По опушкам, сух. лугам, вдоль дорог, реже на песках. – Нередко. – МДП.

T. ruthenicus Bess. ex Krasch. – К. русский. – На бугристых песках, по скл. бугров и в котловинах, на сух. песках и по речн. долинам. – Оч. редко на Ю. – МДП.

!*T. ruber* S.G. Gmel (*T. cretaceus* S. Nikitin) – К. красный (К. меловой). – На песчан. и глинист. степн. участках, по скл. и обрывам, на сух. светл. м-х. – Оч. редко в Богучарск. – МДП.

T. major (Jarq.) Volm. – К. большой. – На лугах и лесн. полянах, степн. скл., мел. обнажениях, около жилья и дорог. – Часто. – МДП.

!*T. ucrainicus* Artemcz. – К. украинский. – На песках надпойменных террас Дона и Хопра. Нередко. – МДП.

Leontodon autumnalis L. – Кульбаба осенняя. – На лугах, лесн. полянах и опушках, около жилья и дорог. – Часто. – ПКП.

L. pratensis (Link) Reichenb. – К. луговая. – На лугах, лесн. полянах и опушках. – Редко. – ПКП.

Taraxacum serotinum (Waldsp. et Kit.) Poir. – Одуванчик поздний. – По каменистым склонам, степным м-м, солончакам. – Не везде, на СВ не отмечен. – ПДР.

T. officinale Wigg. – О. лекарственный. – На лугах, лесн. полянах, садах и парках, у дорог и жилья. – Часто. – ПДР.

T. erythrospermum Andrz. – О. красноплодный. – На солонцеват. лугах, солонцах, травян. скл., по лесн. полянам, опушкам. – Нередко. – ПДР.

T. bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz. – О. бессарабский. – На солонцеват. лугах, солончак., у берегов водоем., иногда на мел. или известняк. обнаж. – Нередко, на СЗ не отмечен. – ПДР.

T. proximum (Dahlst.) Dahlst. – О. ближайший. – На лугах, солонцев. и песчан. м-х, мел. и известняк. обнажениях. – Оч. редко. – ПДР.

T. falcatum Brenn. – О. серповидный. – На сух. лугах и лесн. полянах, мел. и известняк. обнажениях, песчан. скл, у дорог. – Оч. редко. – ПДР.

Chondrilla juncea L. – Хондрилла ситниковая. – В песчан. степях, на каменист. скл., в посевах и у дорог. – Не везде. – ПКП.

Ch. graminea M.B. – X. злаколистная. – По песчан. степям, сосн. борам, на песках, иногда в посевах и садах. – Не везде. – ПКП.

Ch. latifolia Vieb. – X. широколистная. – На полях и в сосн. борах. – Редко в Новохоперск. – ПКП.

Lactuca serriola L. (*L. scariola* L.) – Латук дикий (Л. компасный). – По сорным м-м, огородам, рудеральн. местоб. – Часто. – МДБ.

!*Crepis pannonica* (Jacq.) C. Koch. – Скерда венгерская. – В степях, на каменист. скл., среди кустарн., в разрежен. лесах. – Редко. – ПДП.

C. tectorum L. – С. кровельная. – На полях, залежах, около дорог и жилья, в посевах. на лугах и по берегам рек. – Часто. – МКП.

3. 4. Таксономическая структура стержнекорневых травянистых растений

Таксономический анализ в нашей работе явился тем инструментом, который позволил показать общие и специфические черты рассматриваемой биоморфологической группы травянистых растений и соотношение систематического спектра видов данной морфоструктуры с систематическим спектром флоры исследуемой области и региона.

Для территории Воронежской области было последовательно составлено три монографические сводки флоры (Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Григорьевская, Прохорова, 2006), причем следует отметить, что за 30 лет, прошедшие к моменту составления последней сводки, список видов существенно расширился (с 1922 до 2187) прежде всего за счет адвентивного компонента (Григорьевская и др., 2004).

Проведенные исследования позволили установить, что стержнекорневые травянистые растения Воронежской области включают 660 видов из 275 родов, входящих в состав 40 семейств из класса *Magnoliopsida*, что составляет 30,18% от всей флоры региона. Если исключить споровые и голосеменные (62 вида) и рассматривать только покрытосеменные растения области, доля стержнекорневых травянистых видов еще немного увеличится – до 31,06%. Далее в работе доля участия конкретных таксонов относительно общего количества видов на территории области будет указана именно с учетом исключения споровых и голосеменных (то есть относительно 2125 видов цветковых растений).

Наиболее богато в исследуемой биомофологической группе представлены 10 семейств, в состав которых входит 505 видов (23,76% от флоры области и 76,52% от флоры стержнекорневых видов) и 209 родов (табл. 3.2). Среди ведущих семейств (рис. 3.4) лидирует *Asteraceae*, что типично как для флоры Центрально-Черноземного региона, так и для флоры России в целом (Толмачев, 1970; Малышев, 1972; Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Бухало, 1989; Стародубцева, 1999; Казакова, 2004; Агафонов, 2006). Исключая по понятным причинам следующие далее *Poaceae* и *Cyperaceae*, отметим, что в целом в рамках класса *Magnoliopsida* наблюдается практически полное сходство таксономической структуры флоры региона и области (Бухало, 1989; Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Григорьевская, Прохорова, 2006) с выявленным нами составом стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Так, далее в порядке убывания видов идут *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Boraginaceae*, *Lamiaceae* – все, за исключением Маревых, семейства ведущего десятка, тогда как последнее занимает высокое 14 место в общем систематическом списке для ЦЧР (Бухало, 1989) и 15 место – в структуре флоры Воронежской области (Камышев, Хмелев, 1976).

Несколько ниже доля семейства *Rosaceae* (14 видов) – с 5 места в общих списках до 11 в нашем, однако это легко объяснить отсутствием среди объектов наших исследований полукустарниковых, кустарниковых и древесных видов, а также особенностями биологией травянистых видов данного семейства, в составе которых преобладают вегетативно-подвижные и (или) корневищные виды. Опять же особенностями биологии и большим количеством однолетних и двулетних видов можно объяснить более высокие позиции семейств *Apiaceae*, *Chenopodiaceae* и *Boraginaceae* в нашем списке по сравнению с общими (для флоры Воронежской области Сельдерейные стоят на 10, а Бурачниковые – на 14 месте). Среди других семейств следует отметить *Ranunculaceae* – 12 видов и *Solanaceae* – 11 видов. 27 семейств имеют в своем составе менее чем по 10 стержнекорневых видов, но в сумме к ним относится 49 родов и 116 видов (5,5% от флоры области и 17,6 % от флоры стержнекорневых видов), 6 семейств представлены лишь одним видом (рис. 3.5).

Таблица 3.2. Количественное распределение видов и родов стержнекорневых растений класса *Magnoliopsida*

№ п/п	Название семейства	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	% от общего числа родов	Родовой коэффициент
1.	<i>Asteraceae</i>	100	15,15	39	14,08	2,57
2.	<i>Brassicaceae</i>	87	13,18	36	13,36	2,42
3.	<i>Fabaceae</i>	558	8,80	22	7,94	2,64
4.	<i>Apiaceae</i>	54	8,18	36	13,36	1,5
5.	<i>Chenopodiaceae</i>	48	7,27	15	5,42	3,20
6.	<i>Caryophyllaceae</i>	45	6,83	19	6,86	2,37
7.	<i>Scrophulariaceae</i>	30	4,55	10	3,61	3,00
8.	<i>Boraginaceae</i>	29	4,39	17	6,15	1,71
9.	<i>Lamiaceae</i>	29	4,39	11	3,97	2,64
10.	<i>Polygonaceae</i>	27	4,09	5	1,81	5,40
11.	<i>Rosaceae</i>	14	2,12	2	0,72	7,00
12.	<i>Ranunculaceae</i>	12	1,82	5	1,81	2,40
13.	<i>Solanaceae</i>	11	1,67	8	2,89	1,38
14.	<i>Malvaceae</i>	9	1,37	5	1,81	1,80
15.	<i>Plantaginaceae</i>	9	1,37	1	0,36	9,00
16.	<i>Dipsacaceae</i>	8	1,21	4	1,44	2,00
17.	<i>Linaceae</i>	8	1,21	2	0,72	4,00
18.	<i>Campanulaceae</i>	7	1,06	3	1,08	2,33
19.	<i>Cucurbitaceae</i>	7	1,06	6	2,17	1,17
20.	<i>Geraniaceae</i>	7	1,06	2	0,72	3,50
21.	<i>Amaranthaceae</i>	6	0,90	1	0,36	6,00
22.	<i>Limoniaceae</i>	6	0,90	2	0,72	3,00
23.	<i>Euphorbiaceae</i>	5	0,76	1	0,36	5,00
24.	<i>Onagraceae</i>	5	0,76	2	0,72	2,50
25.	<i>Papaveraceae</i>	5	0,76	3	1,08	1,66
26.	<i>Violaceae</i>	5	0,76	1	0,36	5,00
27.	<i>Polygalaceae</i>	4	0,61	1	0,36	4,00
28.	<i>Gentianaceae</i>	4	0,61	2	0,72	2,00
29.	<i>Primulaceae</i>	4	0,61	2	0,72	2,00
30.	<i>Fumariaceae</i>	3	0,45	1	0,36	3,00
31.	<i>Santalaceae</i>	3	0,45	1	0,36	3,00
32.	<i>Rubiaceae</i>	2	0,30	2	0,72	1,00
33.	<i>Cannabaceae</i>	2	0,30	1	0,36	2,00
34.	<i>Hydrophyllaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
35.	<i>Hypericaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
36.	<i>Molluginaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
37.	<i>Portulacaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
38.	<i>Resedaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
39.	<i>Thymelaeaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
40.	<i>Urticaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
Всего:		660	100,00	275	100,00	2,40

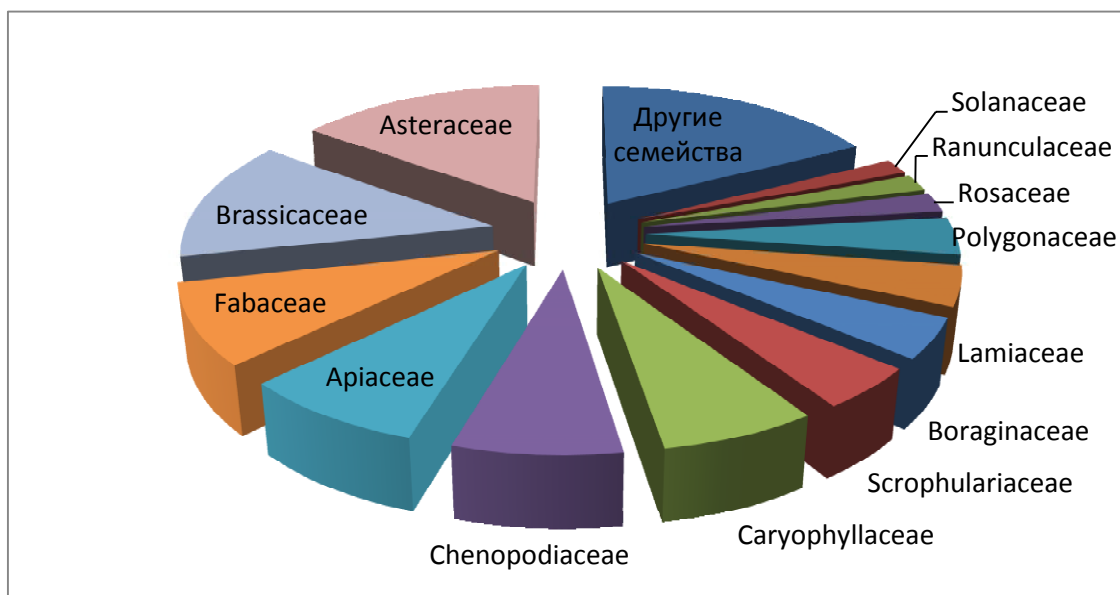


Рис. 3.4. Спектр ведущих семейств стержнекорневых травянистых растений

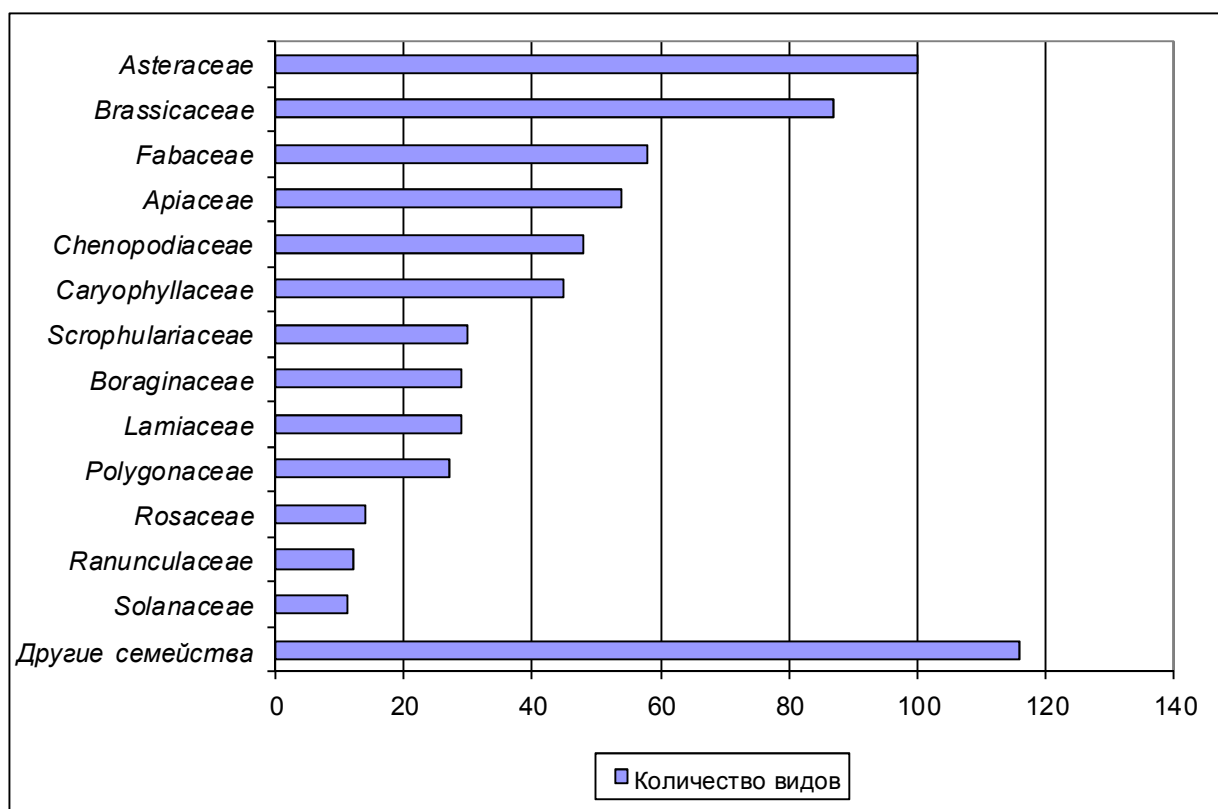


Рис. 3.5. Доля участия отдельных семейств класса *Magnoliopsida* в сложении таксономической структуры стержнекорневых видов

Анализ стержнекорневых травянистых растений Воронежской области на родовом уровне (табл. 3.3.) показал, что в их составе насчитывается 51 род с числом видов от 4 до 14 в каждом. Высо-

кое родовое разнообразие у семейств *Solanaceae*, *Apiaceae*, *Boraginaceae*, *Malvaceae*, имеющих значения родового коэффициента менее 2. Напротив, в семействах *Plantaginaceae*, *Rosaceae*, *Amaranthaceae*, *Euphorbiaceae*, *Polygonaceae*, *Violaceae* наиболее высокие значения родового коэффициента – от 9 до 5. Среди полиморфных родов следует выделить два рода из семейства Маревые – *Chenopodium* (14 стержнекорневых видов) и *Atriplex* (11 видов), которые полностью представлены однолетними видами со стержневым корнем. Род *Tragopogon* (9 видов) представлен исключительно двулетними видами, в составе *Centaurea* (13 видов), *Silene* (10 видов) и *Scorzonera* (9 видов) отмечены как двулетние, так и многолетние виды. Преимущественно многолетние стержнекорневые виды составляют роды *Potentilla* (13 видов), *Rumex* (11 видов), *Astragalus* (11 видов), *Dianthus* (10 видов), *Plantago* (9 видов) и др.

Таблица 3.3. Спектр ведущих родов стержнекорневых растений

Название рода	Число видов	% от общ. числа видов	Название рода	Число видов	% от общ. числа видов
<i>Chenopodium</i>	14	2,11	<i>Euphorbia</i>	5	0,76
<i>Centaurea</i>	13	1,97	<i>Euphrasia</i>	5	0,76
<i>Potentilla</i>	13	1,97	<i>Limonium</i>	5	0,76
<i>Rumex</i>	11	1,67	<i>Malva</i>	5	0,76
<i>Atriplex</i>	11	1,67	<i>Medicago</i>	5	0,76
<i>Astragalus</i>	11	1,67	<i>Melampyrum</i>	5	0,76
<i>Dianthus</i>	10	1,51	<i>Sisymbrium</i>	5	0,76
<i>Silene</i>	10	1,51	<i>Viola</i>	5	0,76
<i>Scorzonera</i>	9	1,36	<i>Arabis</i>	4	0,61
<i>Plantago</i>	9	1,36	<i>Arctium</i>	4	0,61
<i>Tragopogon</i>	9	1,36	<i>Brassica</i>	4	0,61
<i>Polygonum</i>	8	1,21	<i>Camelina</i>	4	0,61
<i>Alissum</i>	7	1,06	<i>Consolida</i>	4	0,61
<i>Linum</i>	7	1,06	<i>Dracocephalum</i>	4	0,61
<i>Salvia</i>	7	1,06	<i>Galeopsis</i>	4	0,61
<i>Verbascum</i>	7	1,06	<i>Gypsophila</i>	4	0,61
<i>Amaranthus</i>	6	0,90	<i>Hesperis</i>	4	0,61
<i>Erysimum</i>	6	0,90	<i>Lotus</i>	4	0,61
<i>Geranium</i>	6	0,90	<i>Melilotus</i>	4	0,61
<i>Jurinea</i>	6	0,90	<i>Myosotis</i>	4	0,61
<i>Lepidium</i>	6	0,90	<i>Nepeta</i>	4	0,61
<i>Taraxacum</i>	6	0,90	<i>Persicaria</i>	4	0,61
<i>Vicia</i>	6	0,90	<i>Polygala</i>	4	0,61
<i>Campanula</i>	5	0,76	<i>Rorippa</i>	4	0,61
<i>Carduus</i>	5	0,76	<i>Seseli</i>	4	0,61
<i>Corispermum</i>	5	0,76	Всего	321	48,64

Еще 32 рода представлен тремя видами (*Fumaria*, *Pulsatilla*, *Matthiola*, *Erucastrum*, *Hedysarum*, *Oenothera*, *Pimpinella*, *Anchusa*, *Marrubium*, *Scabiosa*, *Anthemis*, *Xanthium* и др.). 52 рода имеет по 2 вида (*Cannabis*, *Fagopyrum*, *Suaeda*, *Cerastium*, *Syrenia*, *Diplotaxis*, *Onobrychis*, *Bupleurum*, *Ferula*, *Echium*, *Stachys*, *Solanum*, *Cephalaria*, *Echinops* и др.), в состав 140 родов входит лишь по одному виду (*Bassia*, *Mollugo*, *Stellaria*, *Moehringia*, *Aquilegia*, *Descurainia*, *Bunias*, *Reseda*, *Poterium*, *Amoria*, *Erodium*, *Lavatera*, *Falcaria*, *Silaum*, *Goniolimon*, *Asperugo*, *Phlomis*, *Hyoscyamus*, *Orphanthella*, *Knautia*, *Cyclachaena*, *Cichorium* и др.).

Известно, что сочетание различных морфологических структур, типов годичного ритма, продолжительности жизни и экологических условий приводит к формированию значительно-го многообразия конкретных жизненных форм (Гатцук, 1968; Жукова, 1986, 1995; Безделева, 1991, 2010; Османова, 1999, 2000, 2007, 2009; Безделев, Безделева, 2008; Калинкина, 2010). Однако биоморфологическое разнообразие не всегда коррелирует с таксономическим. Нами отмечены таксоны, для которых свойственна биоморфологическая константность: например, такие роды, как *Atriplex*, *Chenopodium*, *Tragopogon*, *Alissum*, *Linum*, *Salvia*, *Verbascum*, *Jurinea*, *Limonium*, *Malva* и др. Одновременно можно выделить биморфологически пластичные таксоны, образующие разнообразные жизненные формы: *Campanula*, *Rorippa*, *Veronica*, *Linaria*, *Euphorbia*, *Viola*, *Geranium* и др.

В целом, учитывая высокую сопряженность данных по таксономической характеристике флоры региона и области с данными по систематическому составу стержнекорневых травянистых растений Воронежской области, считаем нужным резюмировать, что проявление общих закономерностей в частных вопросах как нельзя лучше подчеркивает значимость подобных исследований для выявления биологического разнообразия конкретных экологических групп. Таким образом, полученные данные могут быть представлены как некая биоморфологическая проекция на общую таксономическую структуру флоры Воронежской области.

В тоже время мы не имеем возможности сравнить наши данные по таксономической характеристике стержнекорневых травянистых растений с таковыми соседних областей Центрально-Черноземного и сопредельных регионов, поскольку, хотя для дан-

ных областей и существуют современные флористические сводки (Александрова и др., 1996; Еленевский и др., 2004; Казакова, 2004; Полуянов, 2005 и др.), однако биоморфологическая структура флор представлена в самом общем виде и не позволяет вычленить группу интересующих нас видов в полном объеме. Сами авторы упомянутых работ признают (Казакова, 2004), что детальное изучение жизненных форм не входит в задачи флористического исследования, это особая область эколого-морфологического и общебиологического изучения растений. Считаем, что подобное замечание может рассматриваться как косвенное подтверждение актуальности и своевременности появления нашей работы.

ГЛАВА 4. БОЛЬШОЙ ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Изучение онтоморфогенеза вида является тем инструментом, с помощью которого можно не только познать механизмы его устойчивости, но и составить представление о роли данного вида в ценозе, его биопродуктивности и продолжительности развития.

Проблема онтогенеза в ботанических исследованиях оформилась в самостоятельное направление в конце XIX столетия под названием “экспериментальная морфология” (Тимирязев, 1949), однако первые отечественные работы, посвященные рассмотрению основных закономерностей онтогенеза, появились в середине XX в. (Козо-Полянский, 1937; Тахтаджян, 1943; 1947; Толмачев, 1951; Чайлахян, 1958) и в основном объясняли те или иные особенности онтогенеза с позиций, уже разработанных зоологами и палеонтологами (Хохряков, 1973). Признавая факт сходства основных этапов онтогенеза высших растений и животных, М.Х. Чайлахян подчеркивал (1958, с. 9), что значение теории онтогенеза высших растений заключается в «...утверждении тех обобщений и представлений, которые реальным образом отражают периоды наиболее кардинальных структурных и физиологических изменений в жизни растений». Кроме того, в отличие от животных, растения на протяжении всего онтогенеза сохраняют способность образовывать новые органы (Molisch, 1929; Молиш, 1933; Кренке, 1940), что в конечном итоге существенно влияет на соотношение процессов омоложения и старения в процессе их развития.

Работы теоретического плана, выявляющие закономерности эволюции онтогенеза у растений, появились на несколько десятилетий позже (Скрипчинский, 1963; 1977; Хохряков, 1973; Киршин, 1975 и др.). С 60-х годов проблемами изучения онтогенеза конкретных видов растений занимаются сотрудники Проблемной лаборатории Московского педгосунiversитета. У истоков разработки основных представлений процесса становления и развития жизненной формы в онтогенезе стояли выдающиеся исследователи: Т.А.Работнов, И.Г.Серебряков, А.А.Уранов, Т.И. Серебрякова (Работнов, 1945, 1949, 1950а,б,в; Серебряков,

1952, 1954, 1955, 1959, 1962, 1964; Серебряков, Серебрякова, 1965, 1967, 1969, 1972; Уранов, 1967, 1975; Серебрякова, 1965, 1967, 1971а,б, 1972, 1973, 1974, 1977, 1981).

К настоящему времени с различной степенью детализации изучен онтогенез более 1000 видов сосудистых растений (Жукова, Ведерникова, 2007), относящихся к различным жизненным формам: деревьев (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Мазуренко, Москалюк, 1989; Дорогова, Прокофьева, 2000; Тищенко, 2004); кустарников и кустарничков (Шафранова, 1964; Гатцук, 1968; Мазуренко, 1985; Балахонов, 1997; Головенкина, Файзуллина, 2000; Гаврилова и др., 2007); полукустарников и полукустарничков (Обидов, 1993; Жукова, Белова, 1997; Закамская и др., 2000; Нозирова, 2004; Недосекина, Агафонов, 2006; Зайнагабдинова, Ишмуратова, 2007; Баландин, Ладыгин, 2008); лиан (Барыкина, Чубатова, 2004). Среди трав рассмотрены представители большинства жизненных форм: однолетние и малолетние (Ведерникова, Османова, 1997; Закамская, 1997; Османова, Королев, 1997; Ермакова, 2000а, Шестакова и др., 2000; Марков, 1992, 2007; Олейникова, Ильичева, 2007, 2008а); стержнекорневые и корневищно-стержнекорневые (Былова, 1968, 1974, 1997; Заугольнова, 1974б; Гуленкова, 1977; Гуреева и др., 1992; Файзуллина и др., 1997; Олейникова, 1997, 1999, 2007, 2013; Ермакова, 2000б,в; Тетерюк, Барменков, 2004; Илюшечкина, 2007; Османова, 2007, 2009; Рахимов, 2007; Карнаухова и др., 2008); плотнодерновинные (Персикова, 1959; Курченко, 1972, 1974, 1979, 1991; Беднарская, 2007); рыхлодерновинные (Егорова, 1972, 1973; Ермакова, 1972; Матвеев, 1972; Жукова и др., 2007а); короткокорневищные (Серебрякова, Кагарлицкая, 1972; Жукова, 1997; Терентьева, Илюшечкина, 2000; Строкова, Акшенцев, 2007; Елисафенко, 2008; Леонова и др., 2010); длиннокорневищные (Барышникова, 1991; Полянская и др., 2000; Савиных, 2004; Мяделец и др., 2007; Быченко, 2009); кистекарневые (Жукова, 1983а,б; Жукова и др., 1997а,б; Алябышева и др., 2000); луковичные и клубнелуковичные (Смирнова, 1967а; Шорина, 1967а, 1994; Старостенкова, 1974; Черемушкина, 2004; Мухаметвафина, Ишмуратова, 2007; Кобозева, 2009). Кроме того, описаны этапы онтогенеза для спорофитов и даже для гаметофи-

тов некоторых видов споровых растений и лишайников (Шорина, 1994, 1996; Жукова, 1999; Shorina, 1996).

В последние годы уже более чем в 70 научных центрах России ведется работа в популяционно-онтогенетическом направлении (Онтогенетический атлас ..., 2007). Можно с удовлетворением констатировать, что программе онтогенетического изучения жизненных форм растений придается именно то значение, которое эта проблема заслуживает в настоящий момент.

За почти вековую историю изучения онтогенеза растений появлялись разные трактовки понятия «онтогенез» (Чайлахян, 1958; Левин, 1963, 1964; Гупало, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Чайлахян и др., 1973; Скрипчинский, 1977). Вслед за А.А.Урановым (1975), Л.А.Жуковой (1983, 1995), И.М. Ермаковой и др. (1995) под онтогенезом растений мы понимаем генетически обусловленную последовательность всех этапов развития одной особи (генеты) или ряда поколений особей вегетативного происхождения (рамет) от диаспоры до естественной смерти вследствие старения. В популяционной биологии растений кроме обычного термина «онтогенез» часто используют (Османова, 2007, 2009) понятия «полный онтогенез» (в этом случае реализуется вся генетическая программа последовательных этапов развития особи), «сокращенный онтогенез» (развитие особи происходит при частичной реализации генетической программы, то есть возможен пропуск отдельных возрастных состояний), «частный онтогенез» (этот термин используют при описании развития структур ниже организменного уровня – побега, листа и др.).

Аналогичным понятию “онтогенез” является понятие “большой жизненный цикл вида” (БЖЦ), под которым в отечественной ботанической литературе (Раменский, 1938; Смелов, 1947; Работнов, 1950 а; Серебрякова, 1971а) принято понимать полный онтогенез растения от семени до отмирания особи, а в случае партикуляции или вегетативного размножения – и всего клона. Этот термин применяется преимущественно к травянистым многолетникам. Анализируя литературу по данному направлению за более чем 50 последних лет, мы пришли к выводу, что в 60-70-х годах XX в. в публикациях по результатам онтогенетических исследований преобладал термин “БЖЦ”, тогда как в литературе 80-90-х го-

дов и в начале XXI в. отдают предпочтение термину “онтогенез”. На наш взгляд, термин “большой жизненный цикл” не следует забывать, так как он позволяет более образно представить, даже не очень узкому специалисту, что конкретно изучает тот или иной популяционный ботаник, поскольку перекликается с более широкими биологическими терминами «цикл развития» и «цикл воспроизведения». Хотя заметим, что О.В. Смирнова (1987) и Л.А. Жукова (1995) признают термин «БЖЦ» неудачным и предпочитают вместо него термин «полный онтогенез».

Разнообразие онтогенезов семенных растений можно объединить в два типа (Смирнова, 1987; Восточноевропейские ..., 2004 а,б). В первом всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, умирающая по завершению онтогенеза (простой онтогенез). Во втором последовательность этапов развития осуществляется в серии особей нескольких поколений (сложный онтогенез), причем особь-родоначальница семенного происхождения не умирает, а однажды или многократно делится вегетативным путем, образуя клон. Смерть клона наступает после последовательного прохождения серии поколений.

Онтогенетическое направление прочно закрепилось и в морфологии растений, где получило название морфогенеза. Морфогенез – это процесс формообразования, то есть заложение, рост и развитие органов, тканей и клеток (Чайлахян и др., 1973).

Вопросы морфогенеза растений различных биоморф рассмотрены многими авторами в непрерывной связи с эволюционными особенностями конкретных видов и структурой их популяций (Шафранова, 1967; Гатцук, 1967, 1968; Былова, 1968; Серебрякова, 1968; Скользнева, 1996; Османова, 2007, 2009 и др.).

Подробное изучение онтогенеза различных видов растений явилось основой для изучения структуры ЦП и способствовало развитию популяционно-онтогенетического направления современной популяционной биологии. Это направление базируется на представлении о ЦП растений как сложной биосистеме, включающей в качестве элементов особи разных онтогенетических (возрастных) состояний, объединенные в возрастные группы (Жукова, 1995). Набор онтогенетических (возрастных) групп, их численность определяют онтогенетическую структуру ЦП и

степень ее динамизма (Работнов, 1950а; Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976, 1977, 1988 и др.).

Выделение ряда последовательных возрастных состояний, характеризующихся определенным набором биологических и экологических признаков, послужило основой для создания классификации периодов онтогенеза (Работнов, 1949, 1950а), которая в дальнейшем дополнена рядом исследователей с учетом особенностей, выявленных при изучении растений различных биоморф (Уранов, 1973, 1975; Ценопопуляции ..., 1976). В настоящее время (Онтогенетический атлас..., 1997, 2000; Смирнова и др., 2002; Жукова, Ведерникова, 2007) классификация включает следующие периоды и возрастные (онтогенетические) состояния:

Эмбриональный период (пренатальный и латентный этапы) – формирующееся семя на материнском растении и сформированные и отделившиеся семена;

Прегенеративный (виргинильный) период (проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные растения);

Генеративный период (молодые, средневозрастные и старые генеративные растения);

Постгенеративный (сенильный) период (субсенильные, сенильные и отмирающие растения).

Изучению возрастных особенностей семенных растений посвящено значительное количество работ зарубежных и отечественных исследователей (Troll, 1937, 1954, 1964, 1969; Кренке, 1940; Пошкурлат, 1941, 1969, 1975; Работнов, 1945, 1947, 1950а, 1964, 1984; Серебряков, 1952, 1954, 1964; Чайлахян, 1958, 1964; Игнатьева, 1964, 1965; Серебрякова, 1959, 1971а,б; Уранов, 1960, 1973; Борисова, 1961; Голубев, 1962, 1965; Шорина, 1964, 1967а,б, 1997; Смелов, 1947, 1966; Csapody, 1968; Гупало, 1968, 1969; Гулисашвили, 1969; Рысина, 1973; Günther, 1975; Фисюнов, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977; Куперман, 1977; Васильченко, 1979; Читякова, 1979, 1988; Берко, 1982; Жукова, 1983а,б, 1986, 1995; Смирнова, 1987; Бологова, 1989; Смирнова, Торопова, 1994; Барыкина, Чубатова, 1996, 2004; Нухимовский, 1997, 2002; Османова, 2009 и др.). Каждое онтогенетическое состояние характеризуется специфическими физиологическими, ана-

томическими, морфологическими признаками, которые находят выражение во внешней структуре растения. Онтогенетические состояния выделяют по качественным признакам, количественные признаки имеют вспомогательное значение, поскольку характеризуют не столько конкретное состояние, сколько уровень жизненности особи. При популяционных исследованиях важно учитывать именно онтогенетическое состояние, так как оно отражает степень индивидуального развития растения и его ценотическую роль; кроме того, абсолютный возраст у трав не всегда можно определить (Работнов, 1947; Михайловская, 1967), и особи одного онтогенетического состояния могут иметь разный абсолютный возраст. Наряду с внешними и биологическими отличиями особей разных онтогенетических состояний, следует обязательно учитывать (Серебровский, 1973; Хохряков, 1981) и различия в выполняемых ими ценотических функциях.

Рост и формирование надземной массы и корневой системы в онтогенезе растений происходит с неодинаковой интенсивностью, а обновление физиологически активных частей побегов и корней – с неодинаковой частотой. У видов, относящимся к различным жизненным формам и экологическим группам, соотношение массы и размеров отдельных органов специфично, запрограммировано в генотипе и реализуется в онтогенезе в определенной последовательности и количественном соотношении. При этом (Казарян, 1969; Hoffmann, Lyr, 1973; Титов, 1978) величина физиологически активной поверхности надземной и подземной сфер у растений регулируется генетико-физиологическими механизмами, направленными на обеспечение в онтогенезе равновесной работы систем, обеспечивающих углеродное и минеральное питание, а также водный режим.

По мере накопления обширного фактического материала об особенностях хода онтогенеза конкретных видов появилась возможность утверждать, что у растений широко распространена поливариантность развития. Одним из первых на эту особенность обратил внимание Д.А. Сабинин (1963), отметив две наиболее общие черты, свойственные растениям: расчлененность и многовариантность развития. Первая предполагает последовательную смену процессов новообразования структур и органов

в онтогенезе, вторая – реализацию разнообразных путей онтогенеза. Сравнительный анализ особенностей онтогенетического развития позволил ряду авторов (Заугольнова, 1976б; Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, Комаров, 1990, 1991) выделить основные направления поливариантности онтогенеза. Современная классификация (Жукова, 1995; Жукова, Шестакова, 1997) включает два основных типа поливариантности: структурную и динамическую. Первый тип включает три подтипа: а) размерную, б) морфологическую, в) поливариантность размножения и воспроизведения. Ко второму типу относятся: г) ритмологическая и д) поливариантность темпов развития или собственно динамическая.

В рамках данной работы параллельно с разработкой классификации стержнекорневых травянистых растений нами был изучен онтогенез отдельных модельных видов, относящихся к различным типам МСО. По результатам исследований описан онтогенез 18 моно- и поликарпических видов флоры Воронежской области. Следует уточнить, что выбор объектов исследования данного раздела был обусловлен как их широким распространением на территории области, так и малой степенью изученности (или полным отсутствием данных) и отдельных онтогенетических состояний, и онтогенеза в целом.

4.1. Становление жизненной формы в онтогенезе поликарпических стержнекорневых травянистых растений

Изучение онтогенеза многолетних видов проводили в различных геоботанических районах области в течение трех-пяти и более вегетационных сезонов. Для более быстрой и точной идентификации проростков и ювенильных особей был проведен предварительный посев семян в лабораторных условиях в ящики со специально обработанной почвой и в открытый грунт.

В онтогенезе всех модельных поликарпических видов было выделено 4 периода и 9 онтогенетических состояний: эмбриональный (покоящиеся семена); прегенеративный (проростки, ювенильное, имматурное и виргинильное состояния); генеративный (молодое, средневозрастное и старое генеративное состояния); постге-

неративный (сенильное состояние). Полагаем, что для биоморфы стержнекорневых травянистых поликарпиков нет объективной необходимости подразделять постгенеративный период на субсенильное и сенильное состояния, поскольку основным критерием, служащим для выделения и характеристики любых возрастных групп особей, служат качественные изменения в структуре и функциональной активности растительного организма (Ценопопуляции... 1976). Массовый просмотр фактического материала позволяет нам утверждать, что в силу особенностей структурной организации особей (прежде всего компактности расположения центров разрастания даже по мере наступления постгенеративной вегетации) и относительной краткости данного периода в общей продолжительности онтогенеза трудно обнаружить хорошо различимые и сколько-нибудь значимые качественные отличия этих двух состояний. И.П. Игнатьева (1965) считает, что основным диагностическим признаком сенильного состояния следует считать превалирование процессов отмирания над ростом, которое внешне может проявляться в нарушении ритма развития. На основании сходного морфологического строения и типа постгенеративной вегетации особей было выделено только одно – сенильное онтогенетическое состояние у старческих особей.

Поликарпические длинностержнекорневые безрозеточные травы

1. *Lavatera thuringiaca* L. – (хатьма тюрингенская), семейство *Malvaceae*. Распространена в средних и южных районах Европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии. Хороший медонос. В народной медицине используется как отхаркивающее, вяжущее и противовоспалительное средство. Благодаря крупным цветкам хатьма обладает высокой декоративностью. Е.Л. Нухимовский (2002) приводит характеристику биоморфотипа *L. thuringiaca* для азиатской части России и Казахстана. Онтогенез вида для Средней России описан нами впервые (рис. 4.1, табл. 4.1, 4.2).

Эмбриональный период. Плод дробный, состоит из 20-25 легкоразделяющихся плодиков-семянков. Семянки (se) округло-сдавленные, почковидные, на брюшной стороне с глубокой уз-

кой выемкой. Окраска от темно-зеленой до черной. Длина и ширина 2,5-3,5 мм, толщина 0,75 мм. Вес 1000 семян – 2-3,5 г (Доброхотов, 1961).

Прегенеративный период. Прорастание надземное. Проростки (р) имеют округлояйцевидные семядоли со слегка вытянутой тупой верхушкой, при основании сердцевидные, на коротких (до 7-8 мм) черешках. Длина семядолей 4-8 мм, ширина – 3-6 мм, с нижней стороны хорошо заметны беловатые пальчато-расположенные жилки. Первые листья округлые, по краю городчатые, волосистые, длиной 8-16 и шириной 6-12 мм.

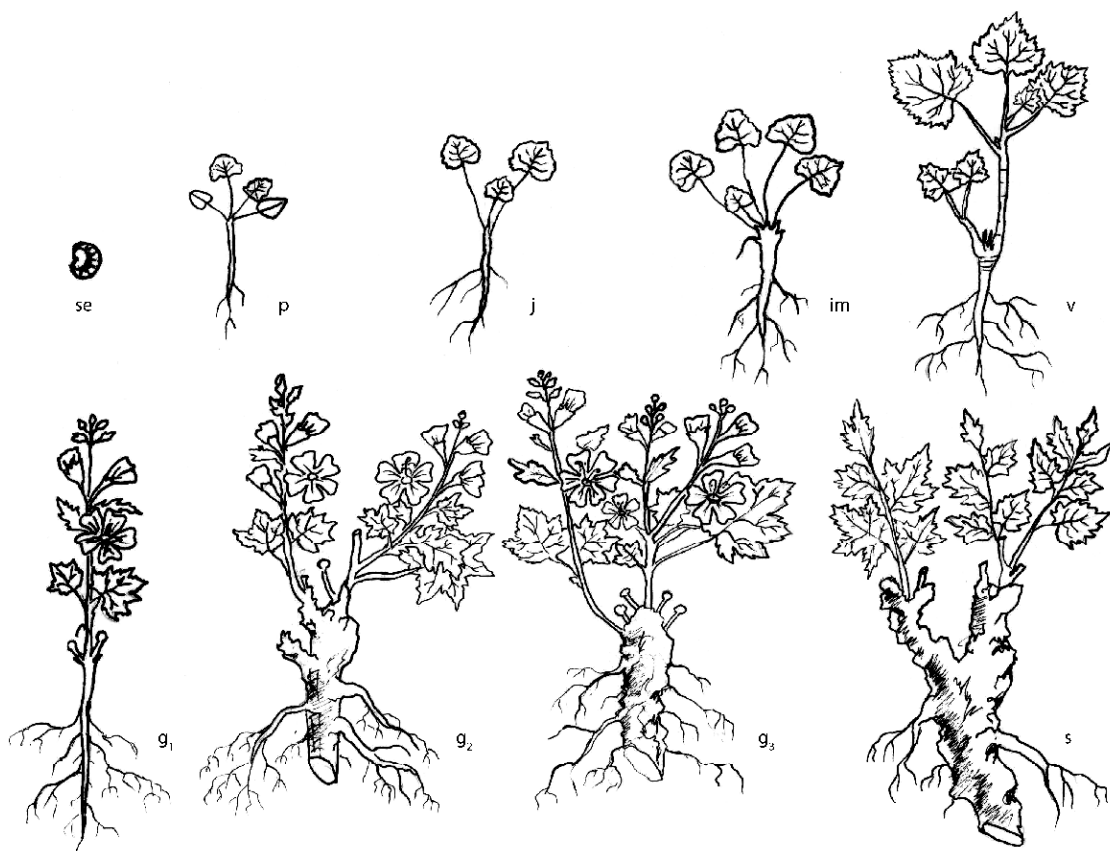


Рис. 4.1. Онтогенетические состояния *Lavatera thuringiaca*

Ювенильные (j) растения имеют от 3 до 6 листьев на черешках длиной до 30-45 мм. Е.Л. Нухимовский (2002) отмечает два типа побегообразования проростков и ювенильных растений хатмы тюрингенской в Сибири и Казахстане – безрозеточное и розеточное. Наши наблюдения позволяют утверждать, что в Средней России примерно у 95% особей прегенеративного периода наблюдается розеточная стадия, достаточно сильно отличная по продолжительности. Осенние проростки обычно зи-

муют в фазе моноподиально нарастающего розеточного побега, тогда как у весенних проростков ее продолжительность составляет от 2 до 5 недель. Поскольку уже у имматурных особей междоузлия вытягиваются, вследствие чего побеги развиваются по безрозеточному типу. Учитывая, что стадия наличия розетки относительно всего онтогенеза вида длится короткое время, мы относим хатьму к безрозеточным растениям; при этом отмечаем наличие временной розетки как одно из проявлений морфологической поливариантности развития. Ряд авторов (Голубев, 1965; Нухимовский, 2002) основной причиной увеличения прироста междоузлий и образования безрозеточных побегов у ювенильных растений *L. thuringiaca* считают затенение.

В имматурное (im) онтогенетическое состояние особи переходят по мере вытягивания ортотропного побега. Следует подчеркнуть, что имматурные растения рассматриваются как «полувзрослые», имеющие переходное развитие от юношеских структур к типичным для взрослых особей (Ценопопуляции..., 1976; Волкова, 2009). Семядоли и первые настоящие листья отмирают, а у вновь появившихся хорошо заметно пятиугольное очертание, сетчатое жилкование и опушение. Главный корень имеет боковые корни 1-3 порядка, его длина может достигать 20-30 см, диаметр базальной части – 2-2,5 мм. Виргинильные (v) особи многопобеговые, имеют до 3 простых стеблей с очередными листьями на черешках длиной до 10-15 см. Листовые пластины в очертании округлые, пятилопастные, верхние трехлопастные, по краю зубчатые или городчатые. Основания стеблей постепенно втягиваются в почву, формируя ветвистый каудекс диаметром до 20 мм. Корень в базальной своей части имеет диаметр до 5-7 мм и длину 50 см и более. В виргинильном состоянии особи могут находиться, в среднем, 2-3 года.

Генеративный период. Молодые генеративные (g_1) растения имеют до 5 прямостоячих, в верхней части ветвящихся стеблей высотой 50-70 см, с хорошо заметным звездчатым опушением. Листья немногочисленные, черешковые, от виргинильных отличаются более глубоким разделением на доли. Соцветие в виде рыхлой, сильно удлиненной кисти с крупными одиночными цветками в пазухах листьев. Цветоножки длиной до 3 см.

Чашечка имеет вздущееся подчашие, венчик состоит из 5 лепестков длиной до 5-6 см, розовых или розово-сиреневых, глубоко-двухлопастных, к основанию клиновидно суженых. Диаметр каудекса может достигать 5 см и более, высота – 2-3 см, на нем хорошо заметны резиды и спящие почки. Длина корня обычно превышает 100 см, диаметр боковых корней 1 порядка – до 3 мм, второго порядка – до 2 мм. Кора корня одревесневает. Продолжительность данного состояния – до 3-4 лет.

Средневозрастные генеративные (g_2) особи наиболее мощные, могут иметь до 10-15 побегов высотой до 120 см и выше. Длина главного корня до 150 см, на всем протяжении он покрыт боковыми корнями 1-5 порядка. Окраска корней темно-коричневая. Диаметр каудекса до 15 см и более, в нем постепенно появляются первые признаки разрушения, вызванные гниением отдельных резидов и образованием пока небольших полостей. Но в целом процессы новообразования значительно опережают отмирание, семенная продуктивность достигает максимума, на одном побеге могут находиться до 10 и более цветков. Полагаем, что продолжительность g_2 -состояния не менее 8-10 лет.

Образование отдельных нецветущих побегов, то есть наступление постгенеративной вегетации позволяет отнести данные особи к старым генеративным (g_3) растениям. Они формируют не более 6-8 побегов, причем только две трети из них имеет цветки. Диаметр каудекса уменьшается в среднем до 10 см за счет отмирания отдельных глав. Но боковые корни сохраняются на всем протяжении, диаметр некоторых увеличивается до 45 мм.

Постгенеративный период. В сенильное (s) онтогенетическое состояние особи вступают с началом прекращения генерации. Уже давно показано (Чайлахян, 1958), что на этом этапе баланс процессов старения и омоложения складывается в пользу доминирования первых: наблюдается замедленное обновление конституционных веществ, падение интенсивности фотосинтеза и дыхания, повышение гидролитической активности ферментов и т.п. Сенильные растения имеют 2-4 вегетативных побега, развернувшихся из спящих почек на живых участках каудекса. Высота побегов до 30 см, листовые пластины в очертании округлые и являются как бы увеличенной копией имматурных листьев. Главный корень сохра-

няется, но его сердцевина разрушена, что приводит к перебоям в транспорте воды и минеральных веществ к ортотропным побегам, и они, как и спящие почки, постепенно засыхают. Продолжительность сенильного состояния обычно два, редко три года.

В целом Е.Л. Нухимовский (2002) определяет продолжительность онтогенеза *L. thuringiaca* для Восточного Казахстана 40-50 лет, мы же, опираясь на 12-летний мониторинг вида, считаем, что в европейской части России он длится не более 20 лет даже в случае наличия для особи оптимальных условий развития.

2. *Gypsophila paniculata* L. (качим метельчатый), семейство *Caryophyllaceae*. Евроазиатский степной вид, тяготеющий к песчаным, а иногда и известняковым местообитаниям европейской части России, Предкавказья и юга Западной Сибири. Широко используется в народной медицине и декоративной флористике. Отличный медонос; благодаря мощной корневой системе надежно закрепляет подвижные пески. Содержит тритерпеновые сапонины (до 20% от массы корня, поэтому корни могут использоваться для промывки шерсти), дубильные и сахаристые вещества, большое количество минеральных элементов (К, Mg, Ва, Mn, Cu, Cr, Ti и др.) (Катуков, 1974; Завражнов и др., 1976; Губанов и др., 2003). Онтогенез вида для Средней России описан нами впервые (рис. 4.2, табл. 4.1, 4.2) (Олейникова, Горелова, 2011).

Таблица 4.1. Морфометрическая характеристика пре- и постгенеративных особей *Lavatera thuringiaca* и *Gypsophila paniculata*

Параметры	Онтогенетические состояния							
	<i>Lavatera thuringiaca</i>				<i>Gypsophila paniculata</i>			
	j	im	v	s	j	im	v	s
Число вегетат. побегов	1 ±0,00	1 ±0,00	2,85 ±0,15	2,71 ±0,38	1 ±0,00	1 ±0,00	1,95 ±0,17	3,77 ±0,51
Общее кол-во листьев на них	4,47 ±0,18	8,50 ±0,22	33,54 ±1,02	28,93 ±0,44	6,8 ±0,26	14,45 ±0,29	96,4 ±2,72	92,63 ±1,78
Длина листьев, см	3,32 ±0,14	4,67 ±0,23	6,38 ±0,32	5,75 ±0,29	2,0 ±0,06	2,37 ±0,11	4,55 ±0,19	4,10± 0,27
Ширина листьев, см	2,85 ±0,09	4,02 ±0,2	6,11 ±0,19	5,13 ±0,17	0,18 ±0,01	0,23 ±0,02	0,67 ±0,02	0,53± 0,14
Диаметр каудекса, см	0,14 ±0,02	0,39 ±0,06	0,85 ±0,07	6,37 ±0,25	0,07 ±0,01	0,34 ±0,02	0,69 ±0,03	3,83± 0,41

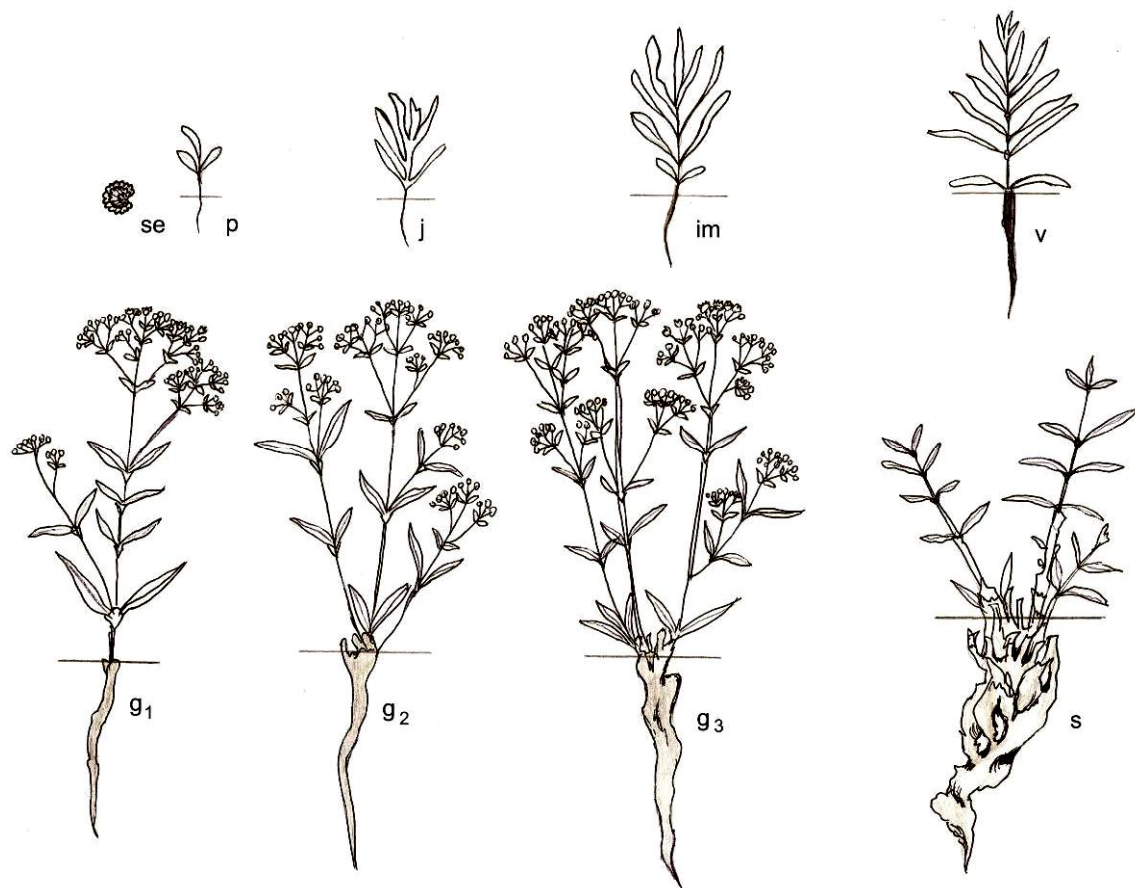


Рис. 4.2. Онтогенетические состояния *Gypsophila paniculata*

Эмбриональный период. Плод – шаровидная одногнездная коробочка диаметром около 2 мм. Семена (se) темно-коричневые или черные, почковидно-округлые, сдавленные с боков, длиной и шириной до 1,5 мм. Поверхность покрыта выростами в виде мелких рубчиков, идущих параллельно краю семени. Вес 1000 семян около 0,75 г (Доброхотов, 1961).

Прегенеративный период. Прорастание надземное. Проростки (p) качима имеют бледно-зеленый гипокотиль до 8 мм длиной. Семядоли на коротких черешках, продолговато-овальные, с тупой верхушкой и заметной срединной жилкой, длиной до 10 и шириной до 2-3 мм. Первый лист продолговато-линейный, железистый, с острой верхушкой. Эпикотиль длиной до 5-7 мм, покрыт железистыми волосками. Корень тонкий, до 50 мм длиной, с нитевидными боковыми корешками. Длительность возрастного состояния 15-20 дней.

Ювенильные (j) растения имеют 2-4 пары продолговатых супротивных листьев, на верхушке островатых, обильно усаженных

реснитчатыми по краю железистыми волосками, длиной 15-25 мм, шириной 2-3 мм. Длина черешка до 10 мм. Главный корень втягивает семядольный узел в почву, он становится первым звеном будущего каудекса. Длина главного корня до 10-15 см, он покрыт боковыми корнями 1-2 порядков.

Имматурные (im) растения представлены ортотропным удлинённым побегом с 6-8 узлами. Листья линейные, длиной 20-30 мм, шириной до 3 мм. Согласно нашим наблюдениям, окончание первого вегетационного сезона совпадает с завершением имматурного возрастного состояния. Надземная часть отмирает, базальная часть побега и почки возобновления втягиваются в почву.

С наступлением весны второго года жизни особи качима переходят в виргинильное (v) состояние. Из почки возобновления развиваются от 1 до 3 ортотропных удлинённых побегов высотой до 25-30 см, имеющих до 25 узлов. Листья линейные или линейно-ланцетные, длиннозаостренные, супротивные, сидячие, длиной до 5-6 см и шириной до 1 см. Хорошо видна только срединная жилка, боковые едва заметны. Главный корень проникает на глубину до 60-80 см.

Генеративный период. Молодые генеративные (g_1) растения имеют до 5 ортотропных побегов, сильно ветвящийся от основания, внизу обычно с железистыми волосками. Нижние стеблевые листья рано засыхают, средние – сохраняются в течение всего сезона. В пазухах могут развиваться побеги обогащения. Соцветие – рыхлая раскидистая метелка. Цветоножки тонкие, чашечка колокольчатой формы, длиной около 1,5 мм, до половины надрезанная на яйцевидные зубцы. Лепестки белые, длиной до 3 мм. Каудекс компактный, диаметром до 2 см, полностью погружен в почву, со временем не одревесневает. Глубина главного корня более 1 м, он очень слабо сбежист и имеет небольшое количество боковых корней нескольких порядков. Кора корня светлая, на ней хорошо заметны поперечные складки.

Средневозрастные (g_2) растения мощные, с 8-12 сближенными стеблями высотой до 110 см. Ветвление стеблей наиболее сильное, очертания надземной части растения напоминают шар. Вид относится к специфической форме «перекати-поля», т.е. после высыхания стебель обламывается у основания и с помощью ветра

может перекачиваться на большие расстояния. Диаметр каудекса увеличивается до 6-8 см, главный корень проникает в почву до 2 м. Общая продолжительность g_2 -состояния – 3-4 и более лет.

С наступлением вторичной вегетации и некротическими изменениями в структуре каудекса особи переходят в старое генеративное (g_3) состояние. Ветвление главного и боковых стеблей проявляется слабее, соцветия развиваются только на верхушках побегов. Каудекс частично разрушается за счет отмирания отдельных участков, также постепенно отмирают боковые скелетные корни.

Таблица 4.2. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Lavatera thuringiaca* и *Gypsophila paniculata*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Lavatera thuringiaca</i>			<i>Gypsophila paniculata</i>		
	g_1	g_2	g_3	g_1	g_2	g_3
Число осевых генерат. побегов	4,13± 0,24	9,9± 0,57	6,08± 0,40	3,82± 0,18	9,50± 0,66	6,79± 0,38
Высота осевых генерат. побегов	86,52± 1,35	129,36± 1,69	77,53± 1,32	82,71± 1,53	107,15± 1,85	75,42± 1,27
Число боковых генерат. побегов	17,32± 0,66	53,15± 2,88	27,14± 1,77	52,75± 2,0	176,83± 2,41	84,11± 1,89
Кол-во цветков/соцветий на особи ⁴	32,27± 1,63	85,53± 2,61	27,85± 2,38	187,17± 4,27	1356,95± 6,19	543,73± 5,33
Кол-во листьев на особи	61,75± 1,93	176,48± 2,45	87,73± 3,05	163,67± 4,03	356,37± 4,54	273,5± 4,28
Диаметр каудекса, см	4,63± 0,33	12,78± 0,40	8,25± 0,48	1,48± 0,23	7,32± 0,29	6,16± 0,37

Постгенеративный период. Длительность сенильного (s) состояния не превышает 2-3 лет. Растения высотой 15-20 см, имеют от 2 до 5 слабо ветвящихся побега с острыми линейными листьями. Диаметр каудекса не более 3-4 см, почки возобновления на нем постепенно отмирают, а оставшиеся полностью погружены в почву. Общее ослабление жизнеспособности приводит растение к гибели.

⁴ Для *Lavatera thuringiaca* учитывалось число цветков, для *Gypsophila paniculata* - соцветий.

Поликарпические

длинностержнекорневые полурозеточные травы

1. *Cichorium intybus* L. (цикорий обыкновенный), семейство *Asteraceae*. Вид имеет голарктический ареал, родина – Средиземноморье. В настоящее время распространен во всех странах Европы, на Кавказе, в Крыму, занесен в Западную Сибирь, Среднюю Азию и Северную Америку. В Европейской части России встречается повсеместно, кроме районов Крайнего Севера, наиболее обильно – в Центральном, Центрально-Черноземном регионах, Поволжье, на Кавказе. Гемикриптофит, почки возобновления всегда находятся у поверхности почвы, чему способствует, по видимому, контракильная деятельность корней (Былова, 1974). К настоящему времени онтогенез вида описан для средней полосы европейской части России (Олейникова, 1997, 1999) и республики Марий Эл (Файзуллина и др., 1997).

Дикорастущий цикорий применялся как лекарственное растение еще в аювердической медицине Индии (Rucher, Noldenn, 1991). Как лекарственное сырье широко используют и в настоящее время корни и надземную часть растения (Сила, 1948; Burlage et al., 1954; Grodzinsinka-Zachwieja et al., 1962; Губанов и др., 1976; Николаева, 1977, 1978, 1981; Демьяненко, 1979; Wedwarte, 1992). Медопродуктивность с одного гектара дикорастущего цикория можно считать в 100 кг (Loszert, 1958; Ахметов, Лаврухин, 1981).

Биометрическая характеристика особей цикория отдельных онтогенетических состояний приведена в табл. 4.3 и 4.4., изображение дано на рис. 4.3. Наши наблюдения указывают на значительный разброс биометрических параметров особей цикория как внутри одной, так и в составе разных ценопопуляций. Установлено, что существенное влияние на внутривоупуляционную дифференциацию особей по размерам, кроме факторов среды (абиотических и биотических), оказывают различия особей по относительной скорости роста, размеры диаспор и скорость прорастания семян (Hurper, 1977; Марков, 1990). В настоящее время имеется ряд работ (Burdon, Hurper, 1980; Byers et al., 1997; Pigliucci et al., 1997; Schmid, Dolt, 1994; Arntz, Delph, 2001; Трубина, 2001, 2005), в которых на примере отдельных видов растений была показана гене-

тическая детерминированность таких различий, что означает подверженность этих признаков действию естественного отбора.

Эмбриональный период. Семянки (se) цикория тупоклиновидные, призматические, 4-6 ребристые, сдавленные с боков. Вершина усеченная, по краю проходит тонкий черный ободок, выше которого – маленький хохолок в виде бахромки. Плодовый рубчик слабозаметный, округло-ромбовидный. Поверхность матовая или слегка лоснящаяся, с легкими поперечными морщинками. Окраска варьирует от светло-коричневой до темной, почти черной. Хохолок светло-палевый. Длина семянки 2-3 мм, ширина – 1,25-1,5 мм, толщина около 1,75 мм. Вес 1 000 семян составляет 1-1,25 г. В одном килограмме до 800 000 семян (Доброхотов, 1961).

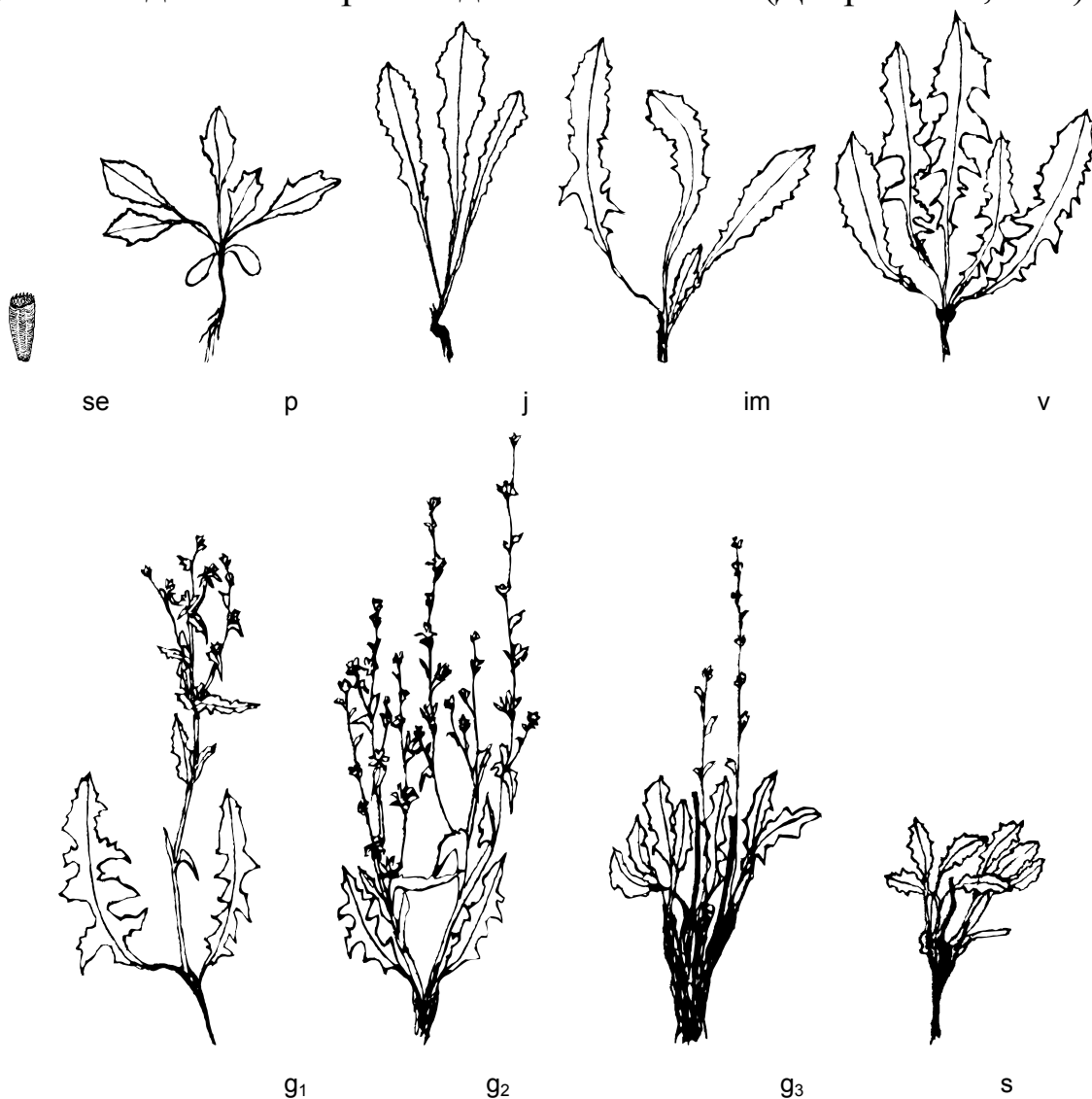


Рис. 4.3. Онтогенетические состояния *Cichorium intybus*

Основное количество семян цикория созревает в августе-начале сентября. Зеленоватые семянки плотно прижаты друг к другу, но по мере созревания подсыхают, располагаются в соплодии более свободно и при порывах ветра начинают высыпаться. Прорасть семянки могут и в год созревания, однако наши опыты по проращиванию в лабораторных условиях семянок текущего и предыдущего лет исследований показали (Олейникова, 1999), что после года хранения всхожесть семянок повышается на 60-68%. Поэтому большая часть их обычно прорастает осенью следующего года при наличии в почве достаточного количества влаги. Нормальными считаются развитые проростки с хорошо сложенными семядолями, эпикотилем, гипокотилем и корешком (Lovato, 1961). Посеянные в лаборатории семянки дали массовые всходы на 5-7 день.

Прегенеративный период. Проростки (р) цикория имеют продолговатые, суженные к основанию семядоли, цельнокрайние, с округлой верхушкой и слабо заметной средней жилкой. Над поверхностью почвы семядоли выносятся гипокотилем, длина которого 3-5 мм. В лабораторных условиях на десятый день после прорастанания длина семядолей была в среднем 10-12 мм, ширина – 2-3,5 мм. Главный корень диаметром 1 мм достигал в длину 12-14 мм и рано начинает ветвиться.

Первый настоящий лист появляется у проростков на 15-18 день в лаборатории и примерно через 25-30 дней роста в естественных условиях. Он продолговато-обратнояцевидный, кверху расширенный и на верхушке закругленный, книзу постепенно суживающийся в широкий черешок, по краю слегка выемчатый и с двумя или с тремя зубчиками с каждой стороны, опушенный редкими волосками. Второй лист сходен в основном с первым, но более ярко выемчато-зубчатый и удлинённый, число зубчиков с каждой стороны достигает трех-четырёх и больше, лист также покрыт рассеянными короткими волосками. Третий лист продолговатый, выемчато-зубчатый, волосистый, причем волоски на средней жилке и черешке более длинные и жесткие. Всходы обладают млечным соком (Васильченко, 1979), в особенности обильным в средней жилке листьев. Так как большая часть семянок цикория прорастает в последней трети вегетационного

периода, то исчезновение семян обычно приходится на период устойчивого похолодания и начала заморозков, то есть состояние зимнего покоя вновь появившиеся особи переживают в начале ювенильного онтогенетического состояния.

Ювенильный (j) побег характеризуется моноподиальным типом нарастания. Он состоит из трех-шести листьев, длина которых 10-18 мм, ширина – 5-6 мм. Листья отличаются наличием длинного, до 40 мм, черешка и небольшими зубчиками по всему краю листовой пластинки, хорошо видна срединная жилка. У основания листьев, по внешнему кругу, заметны неперегнившие остатки листовых черешков прошлогодних листьев. Главный корень достигает в длину 30-55 мм, от него отходят хорошо заметные боковые корни первого и второго порядка. Диаметр базальной части корня равен 1-3 мм. По нашим наблюдениям, в ювенильном состоянии растение пребывает весь вегетационный период. Наряду с проростками, эта возрастная группа наиболее подвержена воздействию экологических и фитоценологических факторов, до 80% ювенилов гибнет в течение вегетационного сезона (Олейникова, 1999; Хмелев и др., 2002).

В имматурное (im) онтогенетическое состояние особи переходят, как правило, следующей весной, когда у растения появляются листья с первыми признаками рассечения и хорошо выраженным опушением на нижней стороне листа; размер листьев в розетке варьирует от 1,5 см в длину и 0,2 см в ширину до 16 см в длину и 3,5 см в ширину. Диаметр базальной части корня увеличивается до 5 мм. Главный корень проникает в глубину на 15-20 см, утолщаются боковые корни.

При оптимальных темпах развития в следующем вегетационном сезоне особи цикория обыкновенного достигают виргинильного (v) возрастного состояния. Розеточный побег имеет более мощные перисто-рассеченные листья, покрытые короткими жесткими волосками по всей поверхности листовой пластинки. Эти беловатые волоски затушевывают яркую окраску листьев и придают им более светло-зеленый оттенок. Нередко листья более мощных особей бывают рассечены почти до средней жилки. Виргинильный розеточный побег состоит из 4-7 листьев, которые постепенно отмирают и заменяются новыми. В отличие от

имматуров, листья одного побега не сильно варьируют по величине. Их средняя длина – 25 см, ширина – 4,5 см. Длина главного корня увеличивается до 35-45 см, диаметр базальной части корня – до 0,6-0,8 см. Как правило, окончание трехлетнего цикла развития цикория совпадает с окончанием виргинильного периода в онтогенезе растения. Осенью на верхушке моноциклического розеточного побега закладывается цветочная почка, что свидетельствует о наступлении генеративного периода.

Генеративный период. Молодые генеративные растения (g_1) также начинают свой ежегодный цикл развития с появления розеточного побега, но уже через 18-22 дня верхушечная почка дает начало ортотропному цветоносному побегу. Благодаря активной деятельности меристем побег растет очень быстро, вытягиваясь за неделю на 12-15 см. Побеги олиственные, в пазухах листьев и на верхушке побега располагаются пучки соцветий–корзинок. Стеблевые листья, размер которых уменьшается от основания к верхушке от 30 см в длину и 4 см в ширину до 0,8 см в длину и 0,2 в ширину, отличаются по форме от розеточных. Это ланцетные, острозубчатые, с широким основанием стеблеобъемлющие листья.

Генеративный побег слабоветвящийся, его длина 60-80 см, иногда – 100-110 см. Пучки соцветий расположены примерно на трех четвертях длины побега. Каждая корзинка состоит из 11-16 язычковых цветков. Окраска венчика голубая разных оттенков, очень редко можно встретить особи с беловато-розовыми цветками. Массовое цветение цикория наблюдается в июле и августе, вообще же цветущие растения отмечались нами с июня по начало октября при благоприятных погодных условиях. Из-за продолжительного периода цветения пучки на генеративном побеге представлены не только цветущими и уже отцветшими корзинками, но и формирующимися и сформировавшимися соцветиями. За весь сезон на молодом генеративном растении обычно цветет 30-50 корзинок. Репродуктивная способность на первом году генерации еще достаточно мала, в среднем образуется до 300 семян на одну особь.

Вместе с созреванием последних семян происходит постепенное отмирание надземной части цветоносного побега, а

ось розеточной части побега с заложившимися почками (зона возобновления) втягивается в почву. На этом этапе онтогенетического развития из коротких оснований отмирающих полурозеточных цветоносных побегов формируется особое морфологическое образование – каудекс. Каудекс молодых генеративных особей одноглавый, по мере старения растения он становится многоглавым и несет несколько генеративных побегов, вегетативные розеточные побеги и почки (Былова, 1968; Нухимовский, 1969а, 1969б). Каудекс разрастается за счет работы камбия, постепенно переходя внизу в долгоживущий и утолщенный многолетний корень. Граница между этими органами обычно четко не выражена (Васильев и др., 1988). Формирующийся каудекс цикория достигает в диаметре 1,5 см.

Как уже отмечалось выше, цикорий обыкновенный является гемикриптофитом. Почки возобновления открытые, располагаются у поверхности почвы; в конце текущего вегетационного сезона обычно дают вторую генерацию листьев. Теплой осенью, при отсутствии ранних заморозков, трогаются в рост почки всех возрастных групп *Cichorium intybus*. На молодых генеративных особях отрастают один-два побега, состоящие из светло-зеленых розеток листьев. 31 октября 1995 года мы наблюдали подобные побеги практически у всех особей в исследуемой ценопопуляции близ Воронежской нагорной дубравы. Максимальная длина листьев достигала 3 см, ширина – 1 см. Молодая зелень была хорошо заметна на общем серо-коричневом фоне поздней осени. В третьей декаде марта 1996 года, после быстрого схода снега на возвышенных участках, занятых этой же ценопопуляцией, нами были обнаружены благополучно перезимовавшие под снегом побеги. Отмечены нами розеточные побеги особей цикория всех онтогенетических состояний и в последующие годы, например, 1 декабря 2012 года. Активному росту способствовала положительная температура в октябре и ноябре. При наступлении ранних холодов прорастание почек возобновления проходит не столь активно и может отодвигаться на весну.

К концу первого года генерации в системе ветвления побегов цикория обыкновенного наблюдаются изменения. Главный побег, нарастающий в течение 3-4 лет моноподиально, формирует цвето-

носный побег, надземная часть которого осенью отмирает, а участок у поверхности почвы втягивается в субстрат. После отцветания главного побега происходит первое перевершинивание и вся система становится симподиальной. Т.И.Серебрякова (1977), выделяя для травянистых многолетников основные “архитектурные модели”, на многочисленных примерах показала, что подобный тип нарастания свойственен видам, в онтогенезе которых формируются корневища или каудексы эпигеогенного происхождения (Серебряков, Серебрякова, 1965). Данная модель объединяет многолетние травы с однотипными полурозеточными закрытыми побегами

Особь второго года генерации мы также относим к группе молодых генеративных растений. Они обычно представлены двумя цветоносными побегами. Их высота примерно такая же, что и в предыдущем году, однако количество корзинок на них увеличивается. Соответственно более чем в два раза возрастает репродуктивная способность особи. Молодые генеративные растения имеют хорошо развитую корневую систему, проникающую вглубь до полутора метров. На всем протяжении корня от него отходят боковые корни нескольких порядков, самые толстые из которых достигают 2 мм в диаметре.

На третий год генерации растения цикория, как правило, переходят в средневозрастное генеративное состояние (g_2). Эта возрастная группа объединяет особи, достигшие наибольшего развития своей генеративной сферы. Они имеют мощный, хорошо развитый каудекс, который значительно увеличивается в размерах и может разрастаться до 8 см в диаметре. Высота ортотропных генеративных побегов колеблется от 70-100 до 120-170 см, они большей частью ветвятся, образуя боковые побеги длиной 3-60 см. Число цветоносных побегов одной средневозрастной генеративной особи может достигать до 11-13. Мощные и хорошо развитые особи этой возрастной группы образуют огромное количество корзинок (до 900) во время цветения и, соответственно, обладают наибольшей репродуктивной способностью. Корневая система продолжает разрастаться вширь и вглубь и проникает в почву более чем на 180 см.

Средневозрастное генеративное состояние является наиболее продолжительным в онтогенезе цикория обыкновенного. Со-

гласно нашим наблюдениям и результатам исследований других стержнекорневых каудексовых многолетников (Былова, 1968, 1974), состояние g_2 может длиться 3-5 и более лет. Однако с течением времени все большее значение приобретают процессы разрушения. Наряду с ежегодным отмиранием надземных побегов начинается постепенно разрушение многоглавого каудекса. Вокруг прошлогодних резидов ежегодно накапливается раневая пробка и мертвые ткани. Цветоносные побеги последующих порядков образуются во все большем удалении к периферии каудекса, тогда как центральная часть становится поллой из-за перегнивания мертвых тканей. И.П.Игнатьева (1965), отмечая центростремительное направление процессов отмирания в пределах утолщенной подземной части растения, указывает на определенную последовательность в отмирании тканей – вначале отмирает сердцевина, далее древесина и в последнюю очередь кора.

С.А.Котт (1961) отмечает у *Cichorium intybus* наличие партикуляции. Однако мы, вслед за А.М. Быловой (1982) утверждаем, что полной партикуляции у цикория нет, так как особь в течение всей жизни сохраняет довольно компактную структуру, не распадаясь на партикулы; высота отдельных глав каудекса не превышает 5 см. В то же время у особей четвертого и более лет генерации (средневозрастное и старое генеративное, а также сенильное состояния) наблюдается частичная партикуляция (Шалыт, 1965; Ценопопуляции ..., 1976), которая выражается в обособлении отдельных глав каудекса благодаря образованию большого количества полостей. Каудекс теряет свою первоначальную форму, высота и количество ежегодных генеративных побегов уменьшается. Наличие полостей является явным признаком старения (Игнатьева, 1965; Былова, 1968, 1974, 1982, 1993).

По мере старения растения из некоторых почек возобновления образуются лишь вегетативные розеточные побеги. С наступлением вторичной вегетации особи переходят в старое генеративное возрастное состояние (g_3), которое характеризуется преобладанием процессов отмирания над процессами новообразования. За счет отмирания и слущивания поверхностных тканей уменьшается общий объем и масса каудекса и главного корня, они теряют свою первоначальную форму. Может происходить

отмирание крупных боковых корней. Из трех-семи почек возобновления ежегодно образуются 1-3 цветоносных побега высотой до 80 см, остальные почки прорастают лишь во вторичные розеточные побеги. Розеточные листья слабо рассечены и по внешнему виду напоминают листья имматурного типа. Их длина 7-15 см и ширина 0.8-1.4 см. Репродуктивная способность старых генеративных особей резко сокращается как из-за уменьшения числа цветоносных побегов, так и из-за уменьшения количества соцветий на одном побеге. С прекращением образования цветоносных побегов генеративная функция особи полностью утрачивается и наступает старческий (постгенеративный) период в онтогенезе *Cichorium intybus*.

Постгенеративный период. Сенильные растения (s) характеризуются постгенеративной вегетацией. Часто живые почки не могут прорасти и постепенно засыхают. Более жизнеспособные почки образуют 1-3 розеточных побега. У каудекса разрушаются отдельные главы, он вновь может стать одноглавым. Но форма и преобладание мертвых тканей отличают его от одноглавого каудекса молодых генеративных особей. Главный корень в базальной части продолжает истончаться. Новых почек на каудексе не образуется. Уменьшение активности физиологических процессов, все возрастающее количество мертвых тканей и потеря общей массы особи из-за процессов гниения постепенно приводят к полной гибели растения. Общая длительность БЖЦ у цикория обыкновенного может достигать, по нашим наблюдениям, 14-18 лет.

2. *Salvia verticillata* L. (шалфей мутовчатый), семейство *Lamiaceae*. Европейско-западноазиатское растение, достигающее на востоке до Казахстана. В нашей стране встречается в европейской части, на Северном Кавказе, на Алтае. Широко распространен на территории области в степных, луговых, опушечных и вторично-разнотравных сообществах. Иногда отмечен на слабозадернованных мелах и каменистых осыпях. Обладает лекарственным действием, используется в народной и официальной медицине. Онтогенез вида для Средней России описан нами впервые (рис. 4.4., табл. 4.3, 4.4) (Олейникова, 2012, 2013).



Рис. 4.4. Онтогенетические состояния *Salvia verticillata*

Таблица 4.3. Морфометрическая характеристика пре- и постгенеративных особей *Cichorium intybus* и *Salvia verticillata*

Параметры	Онтогенетические состояния							
	<i>Cichorium intybus</i>				<i>Salvia verticillata</i>			
	j	im	v	s	j	im	v	s
Число вегетат. розет. побегов	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	2,9± 1,79	1± 0,00	1± 0,00	2,28± 0,19	5,6± 0,28
Общее кол-во розет. листьев	3,02± 0,38	4,4± 0,62	5,1± 0,19	11,1± 3,71	4,15± 0,28	7,31± 0,33	11,73± 0,4	24,83± 0,87
Длина розет. листьев, см	1,8± 0,12	7,3± 0,49	15,4± 0,45	4,8± 0,79	2,61± 0,28	3,89± 0,15	7,93± 0,25	6,13± 0,24
Ширина розет. листьев, см	0,6± 0,38	1,6± 1,06	2,0± 0,22	1,2± 1,4	0,83± 0,02	1,72± 0,03	6,55± 0,18	5,42± 0,31
Диаметр каудекса, см	0,2± 0,04	0,4± 0,09	0,7± 0,79	3,3± 1,55	0,17± 0,10	0,36± 0,13	1,42± 0,39	6,84± 0,26

Таблица 4.4. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Cichorium intybus* и *Salvia verticillata*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Cichorium intybus</i>			<i>Salvia verticillata</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число осевых генерат. побегов	1,23± 0,17	4,85± 1,23	3,59± 2,17	2,95± 0,26	8,70± 0,39	3,95± 0,22
Высота осевых генерат. побегов	78,57± 2,13	118,64± 2,49	75,52± 2,76	45,75± 1,48	73,65± 2,04	38,6± 1,64
Число боковых генерат. побегов	1,63± 0,55	15,20± 4,81	4,18± 1,18	8,60± 0,79	77,85± 3,39	20,4± 1,17
Кол-во соцветий на особи	69,55± 5,67	243,28± 4,25	149,73± 3,64	11,55± 1,03	84,3± 3,57	24,35± 1,37
Кол-во стебл. листьев на особи	10,82± 1,44	50,46± 2,09	25,4± 1,32	25,7± 2,44	92,1± 3,99	31,55± 1,64
Диаметр каудекса, см	0,98± 0,13	4,74± 1,06	4,32± 0,27	6,3± 0,38	16,72± 0,34	10,44± 0,62

Эмбриональный период. Плоды – овальные, сдавленные с боков орешки длиной до 2 мм, со слабо заметными полосками, окраска от светло-бурой до темно-бурой.

Прегенеративный период. Проростки (р). Гипокотиль зеленоватый, мелковолосистый, развит слабо. Семядоли яйцевидные, с закругленной верхушкой и небольшой выемкой. У основания коротко лопатообразные и как бы срезанные перпендикулярно к черешку. Длина 4-6 мм, ширина 5-7 мм. Первые листья супротивные, по краю мелкогородчатые, опушенные мелкими простыми волосками. Главный корень тонкий, до 5 см длиной.

Ювенильные (j) особи представлены розеточным побегом из 3-5 овально-эллиптических листьев, с редкими мелкими волосками и городчатым краем. Черешки длиной до 10 мм, с отстоящими волосками. Хорошо заметна лишь срединная жилка. Корень длиной 5-10 см, с боковыми корнями 1-2 порядка.

Имматурные (im) растения имеют до 5-8 листьев, от овально-эллиптических до почти почковидных, с сероватым опушением и городчатым краем. Как и форма, размер листьев сильно варьирует – от 3-5 см в длину до 0,5-3 см в ширину, длина черешка 3-4 см. Диаметр корня до 2-3 мм, он слабо сбежист, про-

никает в почву на глубину до 30 см. Корень образован мягкими, склонными к гниению тканями и уже в этом онтогенетическом состоянии на нем могут образовываться мелкие полости и продольные косые складки, которые в дальнейшем сильно изменяют его структуру (рис. 4.4, 4.5).

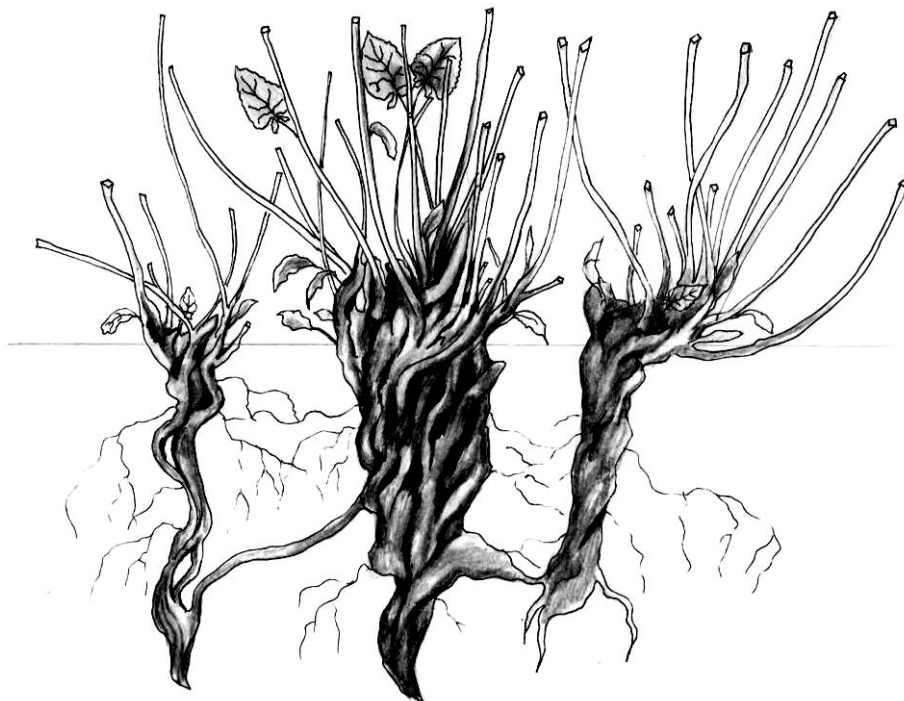


Рис. 4.5. Разрастание каудекса старых генеративных особей *Salvia verticillata*

Каудекс рано начинает ветвиться и уже у виргинильных (v) особей может быть до 3 розеточных побегов с черешковыми листьями, длина черешка обычно чуть превышает длину листовой пластины. Листья по краю крупногородчатые, в очертании треугольно-сердцевидные, длиной 4-13 и шириной 3-10 см, острые, с одной-двумя парами небольших супротивных долек, избегающих на черешок. Листовая пластина опушена длинными волосками, на нижней стороне опушение гуще и резко проступают жилки. Диаметр базальной части корня до 10-15 мм, он формирует большое количество скелетных и тонких боковых корней, которые активно ветвятся. Проникает в почву на глубину до 70-80 см.

Генеративный период. Молодые генеративные (g_1) растения имеют 1-3 и более ортотропных полурозеточных побега высотой 30-50 см, густо опушенные сероватыми волосками, про-

стых или с 2-3 боковыми побегами. Розеточные листья черешковые, стеблевые – сидячие или на коротком черешке. Мутовки соцветия содержат по 15-20 цветков. Цветки двугубые. Чашечка трубчатая, обычно лилового цвета, опушена белыми волосками. Венчик фиолетовый, вдвое длиннее чашечки, снаружи покрыт короткими толстыми сосочковидными волосками. Диаметр каудекса до 10 см, он сильно ветвится. Базальная часть корня 1,5 – 2 см в диаметре, на всем протяжении коры хорошо заметны продольные косые складки, сама кора одревесневает, окраска корня от черно-коричневой до черной.

Средневозрастные генеративные (g_2) растения могут иметь до 10 полурозеточных цветоносных побегов высотой до 80-90 см, число цветков в каждой мутовке возрастает до 20-40 штук, они сближены на концах ветвей. Подземная часть шалфея мутовчатого представлена каудексом и стержневой корневой системой, особенности анатомического и морфологического строения которых делают их облик очень специфичным (рис. 4.5; прилож. 6, рис. 7): уже у g_2 -растений отмирают отдельные главы каудекса, что ведет к образованию большого количества полостей. Одновременно на других главах каудекса трогаются в рост спящие почки, поэтому его диаметр больше, чем у молодых генеративных – до 15-20 см. Длина главного корня превышает 1 м.

Жизнеспособность старых генеративных (g_3) растений снижается, они способны образовывать не более 5 полурозеточных генеративных и 2-3 розеточных вегетативных побегов. Отмирает часть скелетных и боковых корней, оставшиеся разрастаются вширь, на главном корне чередуются участки живых и мертвых тканей, гниение последних может привести к постепенному отмиранию главного корня. Однако, несмотря на явные признаки старения особей, продолжительность данного онтогенетического состояния может длиться до 3-4 лет. Среди объектов нашего исследования, объединенных по типу биоморфы, *S. verticillata* относится к немногочисленной группе видов, в онтогенезе которых изредка нами было отмечено обособление дочерних партикул от материнской особи вследствие перегнивания тканей в месте присоединения главы каудекса (рис. 4.5). Сама

партикула при этом не разрасталась – особи находились на нисходящей ветви онтогенетического развития, а для вида в целом не свойственно последующее омоложение образовавшихся партикул. Поскольку нами были выявлены лишь редкие случаи подобного обособления, мы сочли возможным включить данный вид в предложенную классификационную схему (в отличие, например, от облигатно корнеотпрысковых видов), а подобные проявления морфологической поливариантности рассмотреть как один из путей хода онтоморфогенеза стержнекорневых видов (см. ниже, глава 4.3.). Гораздо чаще отделения дочерних полурозеточных побегов мы наблюдали лишь обособление отдельных глав каудекса на высоту до 15-20 см.

Постгенеративный период. Сенильные особи имеют 2-3 розеточных побега. Листья сохраняют треугольно-сердцевидную форму, ширина их может превышать длину, длина черешков до 10 см. Диаметр каудекса не более 5-10 см, как и главный корень, он сильно разрушен. Продолжительность сенильного состояния – не более трех лет.

3. *Eryngium campestre* L. (синеголовник полевой), семейство *Apiaceae*. В Европейской части России вид встречается в центральных и южных регионах, а так же на Кавказе и в Крыму. Растет на степных лугах и пастбищах, полях, у дорог и жилья. Гемикриптофит, возобновление побегов симподиальное, вегетативное размножение отсутствует. Плод – двусемянка. На протяжении сезона развивается одна, весенне-летняя генерация листьев. Онтогенез вида для Средней России был описан нами впервые (Олейникова, 2007, 2010б).

Как и в случае предыдущего вида, в результате исследований в онтогенетическом развитии выделено 4 периода и 9 возрастных состояний (рис. 4.6, табл. 4.5, 4.6).

Эмбриональный период. Семянки (se) синеголовника сжато обратнойцевидные, по бокам покрыты белыми чешуйками, сверху с четырьмя-пятью зубчиками, длиной 3-4,5, шириной 1,5-2, толщиной 0,75-1 мм. Масса 1000 семян 2,5-3 г.

Прегенеративный период. Свежесозревшие сеянки прорастают в основном с весны следующего года как надземно, так и в почве с глубины не более 5-6. Оптимальная температура прорас-

тания +18-22⁰ С. Проростки (р) имеют эллиптические семядоли, по краю слегка зубчатые, с округлой верхушкой и хорошо заметной средней жилкой. Над поверхностью почвы семядоли выносятся сверху утолщенным, бледно-зеленым гипокотилем, длина которого 3-5 мм. В лабораторных условиях на десятый день после прорастания длина семядолей была в среднем 5-7 мм, ширина – 3-5 мм. Эпикотиль не развит. Главный корень диаметром 1 мм достигал в длину 12-14 мм. Главный корень рано начинает ветвиться. Первый лист широко-эллиптический, по краю с вырезами, плотно кожистый. Второй лист сходен в основном с первым, но более ярко выемчато-зубчатый. Диаметр корня около 2 мм.

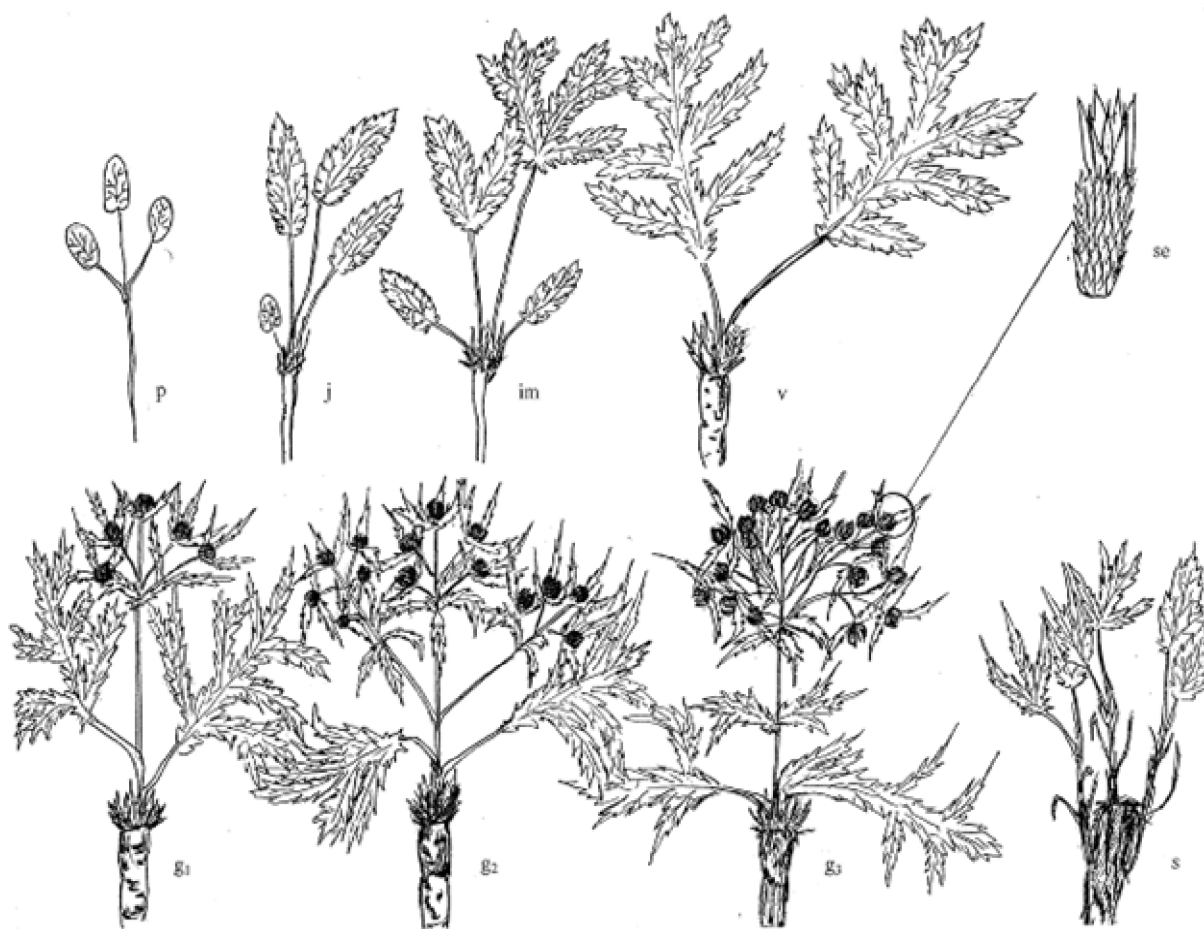


Рис. 4.6. Онтогенетические состояния *Eryngium campestre*

Ювенильные (j) особи представлены розеточным побегом с 3-6 листьями, длина которых 7-12 см, ширина – 16-25 мм. Листья отличаются наличием длинного, до 30-50 мм, черешка и хорошо заметными выемками по всему краю листовой пластинки. Появляются едва заметные колючки. Рельефно выделяется срединная и

боковые жилки. Главный корень достигает в длину 30-55 мм, от него отходят хорошо заметные боковые корни первого и второго порядка. Диаметр базальной части корня равен 2-5 мм.

Таблица 4.5. Морфометрическая характеристика пре- и постгенеративных особей *Eryngium campestre* и *Pimpinella tragium*

Параметры	Онтогенетические состояния							
	<i>Eryngium campestre</i>				<i>Pimpinella tragium</i>			
	j	im	v	s	j	im	v	s
Число вегетат. розет. побегов	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	2,03± 0,03	1± 0,00	1,56± 0,02	2,65± 0,24	3,12± 0,46
Общее кол-во розет. листьев	4,25± 0,16	4,4± 0,19	5,5± 0,34	8,75± 0,4	3,25± 0,16	11,85± 0,7	28,55± 1,85	16,07± 0,78
Длина розет. листьев с черешками, см	15,74± 0,42	26,68± 0,62	52,92± 1,57	19,32± 1,27	1,34± 0,04	3,1± 0,13	5,95± 0,22	5,11± 0,18
Ширина розет. листьев, см	2,09± 0,13	7,06± 0,64	16,84± 1,07	12,23± 1,07	0,51± 0,02	0,99± 0,05	1,55± 0,08	1,34± 0,05
Диаметр каудекса, см	0,33± 0,01	0,41± 0,02	0,69± 0,02	1,93± 0,17	0,12± 0,01	0,32± 0,01	0,76± 0,02	4,36± 0,57

Имматурное (im) онтогенетическое состояние начинается с появления листьев с первыми признаками рассечения и хорошо выраженным колючками по краю листовой пластины; размер листьев в розетке варьирует от 7 см в длину и 4 см в ширину до 16 см в длину и 10-12 см в ширину. Диаметр базальной части корня увеличивается до 4-6 мм. Главный корень проникает в глубину на 20-22 см, утолщаются боковые корни.

Виргинильные особи (v) представлены розеточным побегом, который имеет более мощные жесткие кожистые листья на черешках длиной до 25-30 см. Листовые пластины в очертании яйцевидно-треугольные, глубоко дважды трехраздельные, с колючезубчатыми долями, обычно бывают рассечены практически до средней жилки. Как и у имматурных особей, листья сильно варьируют по размерам. Их средняя длина – 25-30 см, ширина – 15-25 см. Длина главного корня увеличивается до 35 - 45 см, диаметр базальной части корня - до 6-10 мм. У основания корень густо покрыт остатками отмерших листьев. Осенью на верхушке моноциклического розеточного побега закладывается цветочная почка. Высота почек возобновления составляет в октябре 5-8, в апреле – 18-22 мм.

Генеративный период. Молодые генеративные растения (g_1) также начинают свой ежегодный цикл развития с появления розеточного побега, но уже через две-три недели верхушечная почка дает начало ортотропному цветоносному побегу. Побеги олиственные, листья очередные, нижние на коротком черешке, верхние стеблеобъемлющие, значительно меньше розеточных. Стебель 30-70 см высотой, ребристый, в верхней части сильно ветвистый. Все растение серовато-зеленое. Цветки в густых, почти шаровидных головках до 1,5 см длиной. У каждой головки 6-7 листочков обертки с колючими зубцами, до 4 см длиной. Венчик короче чашечки. В цветке – чашечка с 5 крупными, жесткими, колючими зубцами, 5 беловатых или серовато-зеленых лепестков около 1,5 мм длиной, 5 чередующихся с лепестками тычинок, прикрепленных к железистому диску и загнутых до цветения внутрь цветка и 2 столбика с головчатыми рыльцами. Молодые генеративные растения цветут в июле и августе, основная масса плодов созревает к началу осени.

Вместе с созреванием последних семян происходит постепенное отмирание надземной части цветоносного побега, он отделяется, образуя специфическую форму «перекати-поля». Ось розеточной части побега с заложившимися почками (зона возобновления) втягивается в почву. Диаметр каудекса достигает 1 см и более. К концу первого года генерации ветвление побегов с моноподиального изменяется на симподиальное. Однако следует отметить, что цветоносный побег всегда единичный, остальные главы каудекса представлены почками возобновления или участками отмерших ортотропных побегов прошлых лет. Корневая система хорошо развита, может проникать в глубь почвы до полутора и более метров. Боковые корни в основном первого-второго порядка.

Особи второго и последующих нескольких лет генерации мы относим к средневозрастному генеративному состоянию (g_2). Они имеют довольно хорошо развитый каудекс, который увеличивается в диаметре до 2-2,5 см и частично одревесневает. Диаметр главного корня у основания составляет 10-18 мм, на глубине 50 см – 6-13 мм. Его глубина может составлять 2 и более м. Высота ортотропных генеративных побегов колеблется от 50 –

70 до 90 – 100 см, они сильно ветвятся в верхней части, что существенно увеличивает число соцветий и репродуктивную способность особей. В средневозрастном состоянии особи могут находиться 5 и более лет.

Старое генеративное состояние (g_3) характеризуется общим уменьшением биомассы. Генеративный побег не превышает 50 см, число боковых цветоносных побегов сокращается. Розеточных листьев 3-5, их длина 12-20 см и ширина 10-12 см. Имеется большое количество остатков черешков отмерших листьев, которые способствуют постепенному разрушению каудекса за счет накопления бактерий и микроорганизмов.

Постгенеративный период. Сенильные растения (s) характеризуются постгенеративной вегетацией, на каудексе могут сохраняться рубцы или пеньки от старых ортотропных побегов. Вегетативных побегов 1-3, розеточные листья некрупные, по внешнему виду напоминают листья имматуров. Длина их вместе с черешком не превышает 20-25 см, ширина – 10-15 см. Длительность постгенеративного периода составляет 2-3 года.

4. *Pimpinella tragium* Vill. (бедренец скальный), семейство *Apiaceae*. Эндемик меловых и известняковых склонов. В Европейской части России приурочен к долинам Волги и Дона, черноморскому побережью Кавказа. Для Воронежской области отмечен на северной границе ареала (Агафонов, 2006). Облигатный кальцефит, на меловых обнажениях юга, запада и северо-запада области встречается повсеместно: на подвижных осыпях, коренных обнажениях плотного мела, шлейфах и конусах выноса, а так же на обнажениях с примесью гумуса и мелкозема. К.Ф. Хмелев и Т.И. Кунаева (1999), характеризуя растительность меловых обнажений области, выделяют особый тип открытых группировок растительности – известколюбивобедреничники (по используемому ранее видовому названию), в которых *P. tragium* может выступать доминантом. Онтогенез вида для Средней России был описан нами впервые (рис. 4.7, табл. 4.5, 4.6) (Олейникова, 2011).

Эмбриональный период. Семянки (se) коричневые, грушевидные, с широким основанием и суженной вершиной, на которой формируется надпестичный диск в виде утолщенной головки. Поверхность покрыта тонкими нитевидными ребрышками. Длина и ширина – 1,5-2,5 см.



Рис. 4.7. Онтогенетические состояния *Pimpinella tragium*

Таблица 4.6. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Eryngium campestre* и *Pimpinella tragium*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Eryngium campestre</i>			<i>Pimpinella tragium</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число осевых генерат. побегов	1±	1±	1±	2,85±	11,85±	5,13±
	0,00	0,00	0,00	0,25	0,93	0,56
Высота осевых генерат. побегов	52,88±	71,3±	45,17±	28,7±	35,85±	22,72±
	0,67	1,87	2,00	0,49	1,21	0,52
Число боковых генерат. побегов	13,7±	16,55±	11,3±	9,76±	44,5±	12,76±
	0,31	0,44	0,37	1,38	3,86	1,45
Кол-во соцветий на особи	188,73±	231,8±	151,42±	14,17±	53,4±	21,7±
	5,13	7,55	8,14	2,35	4,05	2,24
Кол-во стеблевых листьев на особи	162,42±	220,95±	118,33±	13,18±	46,22±	17,33±
	6,05	7,09	6,76	1,76	3,12	1,98
Диаметр каудекса, см	1,58±	2,16±	2,29±	2,49±	7,47±	6,64±
	0,06	0,07	0,08	0,10	0,43	0,51

Прегенеративный период. Проростки (р). Прораствание надземное. Гипокотиль короткий. Семядоли овально-продолго-

ватые, 10-15 мм длиной, 3-5 мм толщиной, на сросшихся основаниями черешках. Первые листья очередные, округлые, в очертании трех-пятиугольные, с острыми зубцами. Жилкование пальчатое, жилки тянутся от верхушки черешка до зубцов пластинки. Черешки до 35-40 мм длиной, при основании розово-фиолетовые. Третий лист слабо трехраздельный, с широкими зубчатыми долями. Длина корня до 30-50 мм, боковые корни отсутствуют.

Ювенильные (j) растения имеют розеточный побег с 3-5, редко 7 листьями на черешках до 4-6 мм длиной. Листовая пластинка пальчато-рассеченная, дольки треугольные. В основании суженные, с тремя острыми зубцами на расширенной верхушке. Контрактивная деятельность корней проявляется очень рано, поэтому, по мере отмирания розеточных листьев, уже в этом онтогенетическом состоянии можно наблюдать образование каудекса высотой 2-4 мм и примерно таким же диаметром. Длина корня до 15-20 см, он слабо сбежист, боковые корни первого порядка образуются в нижней трети.

Каудекс начинает ветвиться очень рано, и уже у имматурных (im) особей возможно образование 2-3 розеточных побегов с 5-7 листьями и черешками от ранее отмерших. Диаметр каудекса 3-4 мм, хорошо заметны поперечные складки. На одном растении одновременно могут быть листовые пластины как перисто-, так и пальчато-рассеченные, с пальчато- или перисто-раздельными дольками, на верхушке с туповатыми зубцами. Длина черешков до 20 мм. Главный корень проникает вглубь субстрата до 20-25 см, на глубине 2-5 см образуются боковые скелетные корни до 2 мм толщиной.

Виргинильные (v) растения имеют от 2 до нескольких розеточных побегов с многочисленными листьями, листовые пластины без опушения, в очертании продолговатые или яйцевидные, вместе с черешком 3-8 см длины и 1-2,5 см ширины, дважды перисто-рассеченные, первичные доли в очертании яйцевидные, перисто-раздельные или перисто-рассеченные на ланцетовидные, острые, низбегающие дольки, 3-8 мм длиной и 1-4 мм шириной. Каудекс ветвистый, диаметром до 20 мм, высота отдельных глав 10-15 мм, они густо покрыты черешками отмер-

ших листьев. Поскольку срок жизни виргинилов может длиться 2-3 года, корень постепенно углубляется до 70 см – 1 м, на всем протяжении от него отходят немногочисленные тонкие боковые корни 1-3 порядка.

Генеративный период. Молодые генеративные (g_1) растения очень сильно варьируют по мощности, поэтому могут иметь от 2-3 до 5 и более полурозеточных ортотропных побегов высотой 15-40 см. Прикорневые листья черешковые, полностью совпадают по морфологии с листьями виргинильного типа. Стеблевые листья немногочисленные, более мелкие, самые верхние влагалищные без пластинок. Зонтики диаметром 2-4 см, с 10-15 голыми, почти одинаковыми по длине лучами, на отдельных лучах может быть по одному шиловидному выросту; обертки нет, оберточка обычно из 1-3 линейных листочков. Зонтики в поперечнике 5-8 мм, цветоножки опушенные; лепестки белые, около 1 мм длиной, снаружи коротко опушенные. На одном побеге 1-3 зонтика. Главы каудекса до 25 мм высотой, ширина его базальной части составляет 1,5-4 см; главный корень длиной 1 м и более, в базальной части он густо испещрен поперечными складками. Окраска корня очень светлая, серовато-белая. В g_1 -состоянии особи обычно пребывают 3-4 года.

Средневозрастные генеративные (g_2) растения при оптимальных условиях развития достигают максимальной мощности и могут содержать до 15-20 и более полурозеточных ортотропных генеративных побегов. Число зонтиков на одном побеге увеличивается в среднем до 5-7, возрастает число лучей в каждом, что существенно повышает семенную продуктивность особи. Каудекс диаметром до 10 см, его главы обособляются еще сильнее, их высота достигает 6 см и более. Одновременно с переходом особей в g_2 -состояние начинается постепенное частичное разрушение каудекса, связанное с переходом отдельных глав ко вторичной вегетации, а затем и отмиранию. Однако следует подчеркнуть, что в целом у средневозрастных генеративных растений процессы новообразования существенно превышают отмирание. Продолжительность данного состояния может составлять 5-8 и более лет.

Напротив, у старых генеративных (g_3) растений процессы отмирания приобретают все большее значение. Остатки ежегодно отмирающих надземных побегов, особенно прикорневых листьев, способствуют накоплению в отдельных участках влаги и микроорганизмов, что приводит к гниению и отделению некоторых глав каудекса. Ткани отмирают не только в каудексе, но и глубже, в главном корне, в образовавшиеся полости набивается меловой субстрат, смешанный, в зависимости от типа, с частицами почвы, гумусом и т.п. Приуроченность бедренца к склонам с крутизной 10-50° и подвижность верхнего слоя мелового субстрата способствуют механическому отрыву слабо закрепленных ветвей каудекса, его диаметр уменьшается до 5-7 см. Все большее число побегов уже не способно образовывать цветоносные стебли, число живых листьев снижается. Сокращается число зонтиков и зонтичков, а так же число полноценно вызревающих семян. Кора корня в отдельных участках отмирает и постепенно слущивается. В одних случаях разрушение корня проявляется в отмирании скелетных боковых корней, в других, наоборот, отмирает верхушка главного корня и его функции осуществляют оставшиеся боковые, диаметр которых увеличивается.

Постгенеративный период. Сенильные (s) особи способны только к постгенеративной вегетации. Побегов не более 5, каждая розетка состоит из 3-7 черешковых листьев, которые по морфологии сходны с листьями имматурных особей. Разрушение каудекса, равно как и отмирание главного корня, ускоряется. Диаметр каудекса не превышает 5 см. Общая продолжительность сенильных особей *Pimpinella tragium* длится не более 3 лет.

Поликарпические длинностержнекорневые розеточные травы

1. *Salvia nutans* L. (шалфей поникающий), семейство *Lamiaceae*. Ареал вида не выходит за пределы степной полосы Восточной Европы, на территории России распространен преимущественно в южной половине европейской части и в Предкавказье. В Воронежской области встречается на степных участках, нередко образуя обширные заросли на выпасаемых склонах и слабозадернованных мелах (Губанов и др., 2004; Агафонов, 2006). В составе степных сообществ может выступать содоминантом, давая харак-

терный сине-фиолетовый аспект в период массового цветения в конце мая – первой декаде июня. Как и другие виды шалфея, *S. nutans* издревле используется как лекарственное (обладает вяжущим, противовоспалительным и антимикробным действием) и пряно-ароматическое растение. Онтогенез вида для Средней России был описан нами впервые (рис. 4.8, табл. 4.7, 4.8).



Рис. 4.8. Онтогенетические состояния *Salvia nutans*

Эмбриональный период. Плоды – мелкие орешки, до 2 мм длиной, темно-бурые, эллиптические, в поперечном сечении слегка уплощенные, на вершине округлые.

Прегенеративный период. Проростки (р). Гипокотиль слабо развитый, покрыт мелкими волосками. Семядоли округло-треугольные, длина и ширина около 2 мм. Первые листья супротивные, покрыты тонкими беловатыми волосками. Корень 0,5 мм в диаметре, длина до 5 см.

Ювенильные (j) растения имеют 3-6 листьев, от овально-эллиптических до яйцевидных, с городчатым краем и мелким опушением. Хорошо заметны срединная и боковые жилки, жилкование

перистое. Длина 10-20 мм, ширина до 10 мм. Черешки тонкие, до 25 мм. Базальная часть корня утолщается до 1-2 мм, он густо покрыт боковыми корнями 1-2 второго порядка. Длина корня до 8-10 см.

Таблица 4.7. Морфометрическая характеристика пре- и постгенеративных особей *Salvia nutans* и *Pulsatilla patens*

Параметры	Онтогенетические состояния							
	<i>Salvia nutans</i>				<i>Pulsatilla patens</i>			
	j	im	v	s	j	im	v	s
Число вегетат. розет. побегов	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	2,6± 0,28	1± 0,00	2,4± 0,15	4,05± 0,17	3,95± 0,26
Общее кол-во розет. листьев	4,85± 0,14	6,5± 0,33	7,11± 0,29	10,4± 0,93	4,8± 0,34	8,05± 0,53	20,1± 0,85	22,35± 1,2
Длина розет. листьев, см	1,76± 0,05	3,19± 0,11	4,2± 0,13	4,83± 0,16	1,71± 0,03	3,34± 0,05	3,79± 1,14	2,77± 0,06
Ширина розет. листьев, см	0,68± 0,02	1,63± 0,06	2,91± 0,10	3,26± 0,09	3,37± 0,12	5,13± 0,04	5,71± 0,13	3,45± 0,1
Диаметр каудекса, см	0,13± 0,22	0,29± 0,01	0,63± 2,25	3,18± 0,02	0,37± 0,01	0,6± 0,02	3,59± 0,16	6,89± 0,35

Таблица 4.8. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Salvia nutans* и *Pulsatilla patens*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Salvia nutans</i>			<i>Pulsatilla patens</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число генерат. побегов	1,26± 0,10	3,8± 0,38	2,84± 0,19	3,10± 0,17	18,45± 0,53	5,25± 0,23
Высота цветоносных побегов	63,84± 2,10	81,3± 2,53	49,21± 1,75	27,45± 0,52	44,77± 0,75	21,26± 0,56
Общее кол-во розет. листьев	7± 0,32	13,10± 0,71	10,15± 0,42	14,65± 0,78	54,90± 1,98	21,35± 1,06
Длина розет. листьев, см	9,12± 0,24	10,54± 0,40	10,02± 0,51	6,54± 1,07	8,97± 1,28	6,05± 0,89
Ширина розет. листья, см	5,91± 0,19	6,08± 0,16	5,86± 0,21	7,81± 1,08	11,64± 1,12	7,45± 0,53
Кол-во соцветий (цвет.) на особи ⁵	3,10± 0,32	15,8± 1,71	8,05± 0,69	3,10± 0,17	18,45± 0,53	5,25± 0,23
Диаметр каудекса, см	1,22± 0,07	3,91± 0,18	4,66± 0,29	3,25± 0,12	12,43± 0,37	6,20± 0,27

⁵ Для шалфея поникающего учитывалось кол-во соцветий, для прострела раскрытого – цветков.

Имматурные (im) особи по внешнему облику сходны с ювенильными, но их размер увеличивается. Длина листовой пластины до 30 мм, ширина – около 15-20 мм, длина черешков до 50 мм даже более. На нижней стороне листа и черешках хорошо заметно беловато-серое опушение. Базальная часть корня утолщается, количество боковых корней возрастает. Длина главного корня от 15 до 25 мм.

Виргинильные (v) растения представлены розеточным побегом с 6-8 прикорневыми листьями яйцевидно-сердцевидной формы длиной 4-7 и шириной 2-4 см; листья по краям городчатые, сверху голые, снизу густо опушенные, с туповатой или слегка вытянутой верхушкой; черешки коротко пушистые, длиной до 10 см. Нарастание моноподиальное, базальная часть корня до 4-6 мм, хорошо различим каудекс высотой 3-5 мм. Длина корня до 50-70 см.

Генеративный период. Молодые генеративные (g_1) растения. Розеточный побег формирует прямостоячий цветоносный стебель высотой 40-60, иногда 80 см, четырехгранный, опушенный прижатыми волосками и короткостебельчатыми железками. На стебле может быть лишь одна пара мелких сидячих листьев. Цветки собраны в 4-6 цветковых мутовки, которые образуют на верхушках стеблей общее ветвистое поникающее соцветие. Цветки двугубые; чашечка длиной 4-5 мм, опушена простыми и железистыми волосками; венчик сине-фиолетовый, в три раза длиннее чашечки, на верхней губе снаружи сидячие оранжевые железки, пестик торчит из венчика. На первом году генерации каудекс и стержневой корень, согласно нашим наблюдениям, начинают одревесневать. Остатки надземных побегов – резиды – постепенно втягиваются в почву, поэтому дальнейшее ветвление каудекса будет проходить ниже уровня почвы.

Диаметр каудекса до 10-15 мм, главный корень поникает в почву на глубину 1 м и более. В g_1 - состоянии растения находятся обычно первый и второй год генерации, однако уже в конце первого сезона происходит перевершинивание, и побег, в течение 3-4 лет нарастающий моноподиально, становится симподиальным, что позволяет особям в начале следующего сезона образовывать два, а иногда и более, розеточных побегов.

Средневозрастные растения g_2 характеризуются наиболее мощным приростом биомассы и хорошим развитием. Высота стебля может достигать 1 м, длина главного корня до 1,5 м и более, он сильно сбежист. Корни покрыты темно-бурой толстой корой, одревесневшие, имеются боковые скелетные корни с диаметром до 2-4 мм, отходящие косо вниз и огромное количество тонких боковых корней нескольких порядков. Диаметр каудекса у хорошо развитых растений может достигать 5-7 см, на нем одновременно развиваются до 3-7 генеративных побегов. Наблюдения за маркированными особями показали, что g_2 - онтогенетическое состояние у шалфея поникающего может длиться 3-5 и более лет.

У старых генеративных растений (g_3) хорошо заметна частичная партикуляция, выраженная в обособлении отдельных глав каудекса. Возможно постепенное отмирание главного корня и передача его функций боковым скелетным корням. Однако одревеснение существенно снижает способность образовывать боковые корни взамен отмирающим. С.Н. Зиман (1976) отмечает редкие случаи появления придаточных корней на ветвях каудекса и полную партикуляцию, приводящую к обособлению дочерних особей *Salvia nutans* в составе степных фитоценозов Донбасса. Нами подобных случаев не выявлено, ветви каудекса, даже обособленные на 5-10 см, всегда сохраняют связь с материнским растением (см. приложение 6. рис. 4). Даже в старом генеративном состоянии расположение партикулы очень компактное, поэтому, при изучении онтогенетической структуры ценопопуляций, достаточно было неглубокого подкопа для определения, является ли конкретный розеточный побег отдельной прегенеративной особью или вегетирующим розеточным побегом старой генеративной или постгенеративной особи.

Постгенеративный период. Сенильные растения (s) имеют многоглавый несимметричный каудекс, отдельные ветви которого постепенно отмирают. Розеточных побегов несколько, до 3 и более, каждый состоит из 3-7 листьев длиной 3-5 и шириной 1-4 см, форма пластины более эллиптическая, чем в генеративном периоде. Высота каудекса 8-10 см, он сильно поврежден вследствие отмирания частей, механических разрывов и гниения. Некротическая партикуляция постепенно приводит к гибели особи.



Рис. 4.9. Онтогенетические состояния *Pulsatilla patens*

Для всех периодов онтогенетического развития *S. nutans* характерно образование двух – весенне-летней и осенней – генераций листьев.

2. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (прострел раскрытый, Сон-трава), семейство *Ranunculaceae*. Псаммофит. Ареал вида находится в границах центральной Европы и южной части Скандинавии. На территории области встречается во всех районах спорадично, довольно редко на боровых опушках и полянах, остепненных склонах. Вид внесен в Красную книгу РФ и Воронежской области (Агафонов, 2006; Красная книга ..., 2011). Ядовитое и перспективное лекарственное растение, действие которого до конца не изучено. Содержит гликозид ранункулин и алкалоид анемонин, экстракт листьев и настои обладают ярко выраженным бактерицидным, фунгицидным, седативным и снотворным эффектом; в народной медицине многих стран (Флора СССР, 1937; Завражнов и др., 1976; Брем, 2004) используется для лечения заболеваний сердца, дыхательных путей, нервных и кишечных расстройств, как наружное антимикробное и противогрибковое средство. Онтогенез вида для Средней России был описан нами впервые (рис. 4.10, табл. 4.7, 4.8).

В литературе имеются сведения о развитии прострела лугового в Приднепровье (Бакалына, 1991).

Эмбриональный период. Соплодие – многоорешек, каждый орешек продолговатый, покрыт густыми оттопыренными волосками, с остевидным перистым выростом длиной до 5 см, образованным из разросшегося столбика пестика. Ость гигроскопична, поэтому из-за колебаний влажности воздуха закручивается и как бы «ввинчивает» плод в почву.

Прегенеративный период. Проростки (р). Семядоли длиной 3-4 мм, темно-зеленые, на вершине заостренные. Черешки у основания сросшиеся, длиной до 3 мм. Первый настоящий лист трехлопастный, каждая долька с тремя зубцами, густо опушены беловато-серебристыми волосками. Главный корень хорошо развит, с боковыми корешками первого порядка, длиной до 3 и более см.

Ювенильные (j) растения имеют одиночный розеточный побег и довольно мощный корень, проникающий на глубину до 10-15 см, ширина базальной части до 5 мм. Корень слабо сбежистый, с боковыми корешками 1-2 порядка. Семядоли отмирают. Розеточный побег состоит из 3-5 трехлопастных длинночерешковых листьев с густым опушением.

В имматурное (im) состояние особи обычно переходят в середине вегетационного периода первого года жизни. Контрактильная деятельность корней способствует постепенному заглублению розеточного побега и формированию каудекса. На нем закладываются боковые почки, дающие еще 2-3 розеточных побега. Листья имматурного типа уже походят на взрослые: листовые пластины трех-пяти лопастные, рассечены почти до основания, отдельные сегменты клиновидной формы, с зубчатым краем, опушены длинными редкими волосками. Диаметр каудекса до 1 см, корень проникает вглубь до 30 и более см.

У виргинильных (v) растений каудекс погружается в почву на 3-5 см и ветвится. Отдельные главы обособляются и причудливо переплетаются под поверхностью почвы. Надземная часть представлена 4-5 розеточными вегетативными побегами. Листья на черешках, мохнатых от густых белых волосков. Листовые пластинки мохнато-волосистые, в очертании широкояйцевидные, перисто-рассеченные, с дважды перисто-раздельными сегментами и конечными дольками шириной 1-3 мм. Корень темной окраски, с

бугристой, постепенно одревесневающей корой, на которой формируются мелкие полости. Могут образовываться несколько боковых скелетных корней с диаметром 2-3 мм у основания.

Генеративный период. Первое цветение обычно происходит не раньше 4-5 года развития особей. У молодых генеративных (g_1) растений 2-3, иногда больше надземных побегов, ранней весной они представлены почками на многоглавом каудексе. Первыми из низовых чешуй появляются цветоносные побеги, которые представлены стрелками с одиночными цветками и парой редуцированных прицветных сидячих листьев, разделенных на линейные волосистые доли – покрывалом. Околоцветник постой, колокольчатой формы, из 6 сросшихся листочков, на верхушке отогнутыми кнаружи, длиной до 2,5 и шириной до 1 см. Цветки поникающие, снаружи бледно лиловые или с красноватым оттенком, внутри желтовато-лиловые или зеленовато-желтые. Цветоносы изогнутые, при созревании плодов вытягиваются и выпрямляются. В конце цветения, через 10-15 дней, из пазух низовых чешуй цветоносных побегов начинают отрастать розеточные вегетативные побеги. Размер листьев у особей генеративного периода в таблице 4.8. дан в период после цветения, когда листья полностью сформированы. Диаметр каудекса за счет ветвления увеличивается до 3-5 см. Генеративные побеги отмирают в конце мая – начале июня, розеточные листья – в августе-сентябре. В конце сезона возможно образование осенней генерации листьев и очень редкое (отмечено нами 1 раз 10 сентября 2002 г. близ п. Маклок Новоусманского района) вторичное цветение.

Корень, как и каудекс, темно-бурый, длиной 1 м и более, одревесневший, на глубине до 20 см от него отходят несколько скелетных корней диаметром 5-7 мм, остальная поверхность покрыта тонкими боковыми корешками 1-3 порядка.

У средневозрастных (g_2) растений продолжается ветвление каудекса, которое с возрастом приводит к продольной некротической партикуляции. Однако обособление глав каудекса не ведет к физическому разделению особи, на протяжении всего онтогенеза сохраняется связь отдельных частей особи с главным корнем. Главы каудекса густо одеты опушенными основаниями отмерших листьев, защищающих цветочные и листовые почки, которые в отдельных случаях могут зимовать у поверхности

почвы. Средневозрастные растения имеют до 10-15 розеточных побегов высотой до 45-50 см.

У старых генеративных (g_3) растений постепенно отмирают главы каудекса, расположенные в центральной части, на сохранившихся периферических главах формируются глубокие некротические дупла. Жизнеспособность почек возобновления снижается, из них могут развиваться не более 5-7 розеточных побегов. Как и у других стержнекорневых видов, старение прострела раскрытого выражается в постепенном прекращении генерации, уменьшении размеров растения, снижении побегообразования, отмирании отдельных глав каудекса и боковых корней.

Постгенеративный период. Сенильные растения (s) характеризуются наличием 1-3 вегетативных розеточных побега по периферии каудекса. Листья имматурного типа, на коротких черешках. В течение 2-4 лет все главы каудекса отмирают и растение погибает.

Поликарпические короткостержнекорневые безрозеточные травы

1. *Polygala comosa* Schkuhr (истод хохлатый), семейство *Polygalaceae*. Широко распространен по всей Европе. На территории Центральной России нередко встречается в степях, на остепненных лугах, лугово-степных и каменистых склонах, меловых и известняковых обнажениях, песчаных и глинистых почвах. К.Ф. Хмелев и Т.И. Кунаева (1999) относят вид к факультативным кальцефитам, отмечают его широкое распространение во всех районах Воронежской области с выходами мела и приуроченность как к рыхлым обнажениям мела и мергеля, так и к остепненным склонам с черноземно-карбонатной почвой. Однако фитоценотическая роль обычно не распространяется далее асектатора 1-3 ранга. Как и другие виды рода истод, *P. comosa* используется в народной медицине в качестве отхаркивающего, противовоспалительного и антисептического средства (Катуков, 1974). Онтогенез вида для Средней России был описан нами впервые (рис. 4.10, табл. 4.13, 4.14).

Эмбриональный период. Плоды – обратнойцевидные двугнездные коробочки длиной до 4-4,5 мм, по краям узкокрылатые. Семена (se) обратно яйцевидные, с боков слегка сжатые, черные, покрыты направленными вверх серебристо-белыми во-

лосками, поэтому общий оттенок семян кажется серым. Длина 2-2,5 мм, ширина – до 1,5 мм. Имеется слабозаметный маслянистый придаток, который способствует зоохорному распространению семян (с помощью муравьев). Прорастание обычно ранне-весеннее и весеннее.

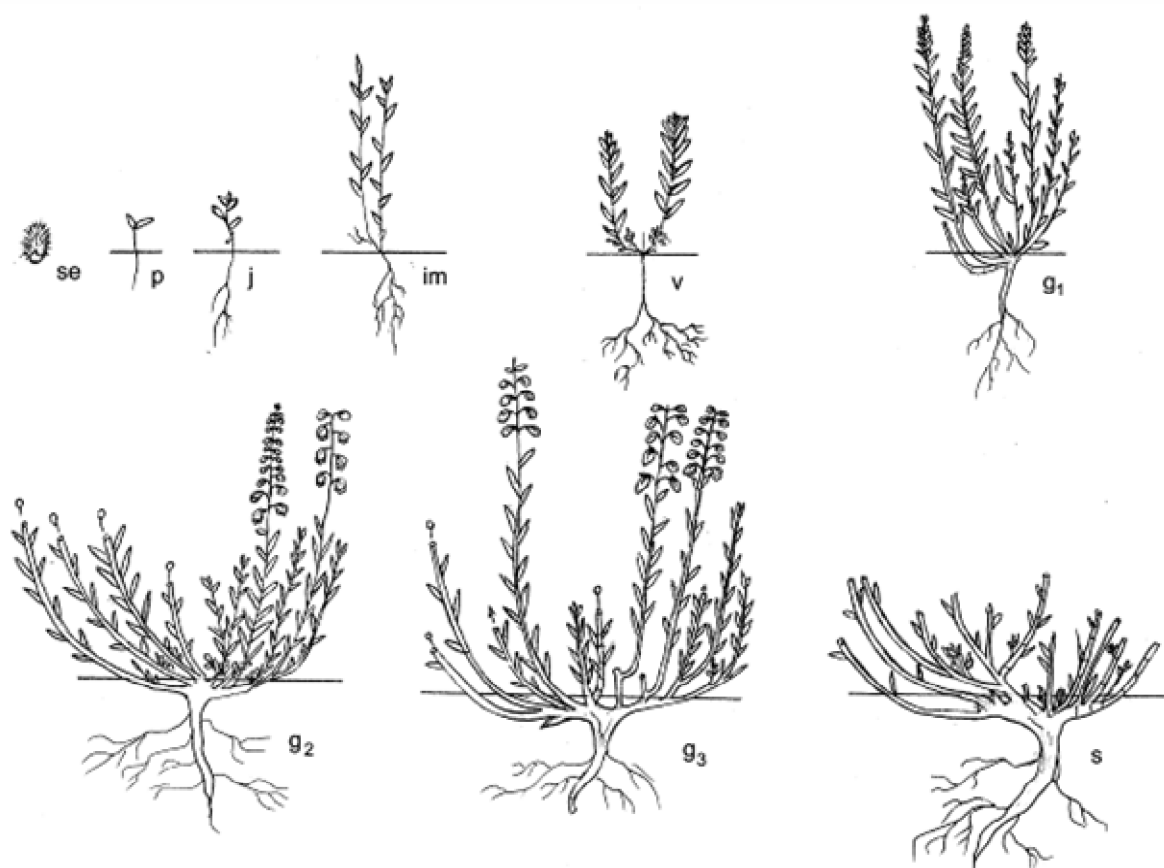


Рис. 4.10. Онтогенетические состояния *Polygala comosa*

Прегенеративный период. Проростки (р) высотой до 1,5 см, светло-зеленые. Гипокотиль выражен слабо. Семядоли эллиптические, закругленные, клиновидно суженные в очень короткий черешок, 3-4 мм длиной и до 2,5 мм шириной. Первые листья почти супротивные, бесчерешковые, цельные, эллиптические, заостренные в верхней части и клиновидные у основания. Хорошо видна лишь центральная жилка. Корень тонкий, неветвящийся, до 3 см в длину.

Ювенильные (j) растения имеют один безрозеточный побег до 3 см высотой с 4-6 очередными листьями. Листовые пластины длиной 4-5 мм и шириной до 2 мм, округлые, с заостренной верхушкой. Хорошо заметно сетчатое жилкование. Нарастание моноподиальное. У основания семядольных листьев закладываются почки, которые тронутся в рост уже в следующем сезоне.

Длина главного корня до 5-7 см, он слабо ветвится в нижней четверти. Обычно в таком состоянии растение зимует.

С наступлением весны спящие почки дают ортотропные безрозеточные побеги, что свидетельствует о начале симподиального ветвления и наступлении имматурного (im) онтогенетического состояния. Высота побегов 5-7 см, на каждом 8-10 простых цельнокрайных эллиптических листьев длиной до 8 и шириной до 3-4 мм. Диаметр базальной части корня до 1,5 мм, сокращаясь, он постепенно тянет в почву основания побегов с боковыми почками, формируя ветвистый каудекс. Обычно развитие имматурных особей протекает весь вегетационный сезон. В осенний период образуется вторая генерация листьев и побегов, с которой растения уходят в зиму.

Виргинильные (v) особи многопобеговые, высотой до 8-12 см, густо усаженные сидячими линейно-ланцетными листьями с островатой верхушкой, их длина 1-15 см. Побеги появляются весной из почек каудекса, который, постепенно заглубляясь, ветвится у поверхности почвы. Главный корень беловато-серый, длиной до 25 см, с боковыми корешками 1-3 порядка. В виргинильном состоянии истод хохлатый может находиться 1-3 года.

Генеративный период. Молодые генеративные (g_1) особи имеют 5-8 ортотропных безрозеточных побегов высотой до 15-20 см. Листья линейно-ланцетный, многочисленные, до 3-3,5 см длиной и 0,4-0,6 см шириной. Близкое расположение побегов и небольшая высота придают растениям очертания компактного куста. Розово-фиолетовые цветки собраны в кисти на верхушках побегов. Наружные чашелистики 2-3 мм длиной, эллиптические, внутренние более тупые, в виде суженных к основанию крыловидный выростов до 6 мм длиной. Венчик примерно равен по длине этим выростам. Диаметр каудекса – 2-4 мм, главный корень обильно покрыт тонкими боковыми корнями и проникает в почву на 30-40 см.

Средневозрастные генеративные (g_2) растения имеют до 20 простых стеблей высотой до 25 см. Корень светло-бурый, длиной до 50-60 см, на всем протяжении много тонких распростертых боковых корней.

У старых генеративных (g_3) особей генерация замедляется, отдельные побеги несут только вегетативные органы, их длина и

количество заметно уменьшаются, что способствует накоплению на каудексе локальных участков отмирания. Через 3-4 года способность к генерации полностью утрачивается и растения переходят к заключительному этапу индивидуального развития.

Постгенеративный период. Сенильные растения (s) образуют 4-8 вегетативных безрозеточных побегов высотой до 5-8 см, отдельные главы каудекса начинают разрушаться. Постгенеративную вегетацию особи *P. comosa* проходят за 1-2 года.

Поликарпические короткостержнекорневые полурозеточные травы

1. *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. (цмин песчаный), семейство *Asteraceae*. Широко распространен в средней и южной полосе европейской части России, в Сибири, Средней Азии и на Кавказе. Встречается в сухих борах, на вырубках, около лесных дорог преимущественно на песчаных, иногда на каменистых почвах и мелах. Является индикатором песчаных почв (Абрамов, 1995). Цмин – известное лекарственное растение, используется как желчегонное, мочегонное, кровоостанавливающее и антисептическое средство (Гаммерман и др, 1983; Губанов и др, 1987, Рабинович, 1988; Макляюк, 1992). Все растение ксероморфного типа, с белой войлочной опушкой. Описания отдельных возрастных состояний и особенностей биоморфологии подземных органов *Helichrysum arenarium* приведены в литературе (Исайкина, 1974; Шохина, Валущкая, 1984; Рысин, Рысина, 1987), для республики Марий Эл описан полный онтогенез вида (Терентьева и др, 2000). Однако авторские подходы к использованию отдельных терминов (в частности, термина «корневище») и выявленные нами особенности биоморфологии отдельных возрастных состояний позволяют нам описать онтогенез цмина песчаного на материале, собранном в Воронежской области (рис. 4.11, табл. 4.15., 4.16.).

Эмбриональный период. Плоды – невскрывающиеся продолговатые четырехгранные семянки с усеченной верхушкой и закругленным основанием. К центру основание прикреплен хохолок. Окраска от светло-бурой до коричневой, поверхность мелкобороздчатая. Длина семянки 2-3 мм, ширина около 1 мм.

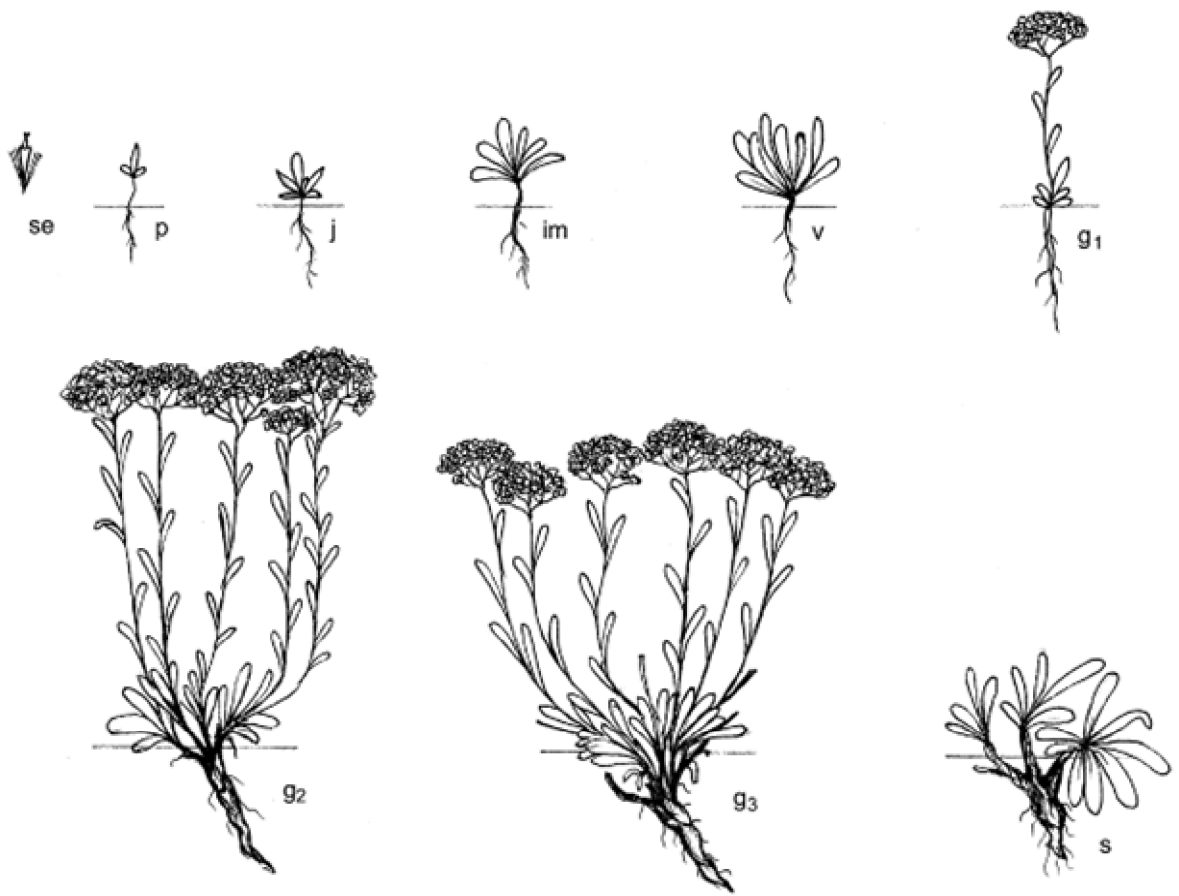


Рис. 4.11. Онтогенетические состояния *Helichrysum arenarium*

Прегенеративный период. Прорастание надземное, проростки (р) высотой до 15 мм. Семядоли светло-зеленые, расположены параллельно поверхности прорастания, форма по мере роста меняется от овальной до линейно-ланцетной. Первые листья парные, супротивные, ланцетовидные, цельнокрайные, без опушения и с хорошо заметной срединной жилкой. Их длина 5-8 мм, ширина – 1-2 мм. Главный корень тонкий, белый, слабо ветвиться, проникает в глубину до 2-3 см.

Ювенильные (j) растения представлены розеточным побегом первого порядка с 4-6 листьями. Первые настоящие листья обратнойцевидные, с заостренной верхушкой и тупым основанием. Окраска светло-зеленая, заметно редкое опушение. Их длина 0,6-1,2 см, ширина около 0,5 см. Длина главного корня увеличивается до 4-5 см, он продолжает ветвиться.

Имматурные (im) особи имеют более густое опушение и серо-зеленый цвет, сходный с окраской взрослых растений. Листьев в розеточном побеге до 8-10, их длина – до 4 см, ширина – до

0,5 см. Диаметр базальной части корня может достигать 2 см, он проникает в почву на 10 и более см, хорошо заметны корни 1-3 порядка. Как правило, продолжительность имматурного и последующего виргинильного состояний в онтогенезе цмина песчаного может длиться 2-3 года. В течение этого времени облик растений существенно меняется: формируется хорошо различимый каудекс высотой до 2-3 см, который ветвится и заглубляется в песчаный субстрат благодаря контрактильной деятельности корней. На нем закладывается большое количество почек возобновления, часть из которых ежегодно прорастает в розеточные побеги.

Широко освещенная в литературе (Исайкина, 1974; Рысин, Рысина, 1987) способность *Helichrysum arenarium* давать корневые отпрыски, на наш взгляд, требует некоторого уточнения. Действительно, начиная с третьего-четвертого лет жизни, на крупных боковых корнях цмина, отходящих от главной оси на глубине 3-10 см и идущих почти параллельно поверхности почвы, могут формироваться придаточные почки, из которых в дальнейшем могут развиваться розеточные побеги. Однако подчеркнем, что наши многолетние наблюдения за ходом онто- и морфогенеза вида в естественных условиях произрастания позволяют утверждать, что такой тип развития обычно наблюдается на рыхлом песчаном субстрате. Уплотнение почвы, а так же каменистые и меловые субстраты отнюдь не способствуют вегетативному размножению цмина. Более того, связь между раме-тами быстро теряется из-за перегнивания горизонтальных корней, поэтому в дальнейшем развитие особой семенного и вегетативного происхождения может протекать одинаково.

Виргинильные (v) растения обычно имеют 2-3, иногда больше, розеточных побегов с 20-30 и более обратнойцевидными листьями с заостренной верхушкой и суженным в черешок основанием. Длина листа до 5 см, ширина – до 0,5 см. Главный и боковые корни светло-коричневые, извилистые, ветвление усиливается ближе к окончаниям корней. Длина главного корня до 50-70 см, боковых корней – до 10-12 см, их диаметр до 0,5-1 мм.

Генеративный период. В молодое генеративное (g_1) состояние растения обычно переходят на 4-5 году жизни. При этом из почек возобновления на каудексе развиваются два типа побе-

гов: вегетативные розеточные и генеративные полурозеточные. Высота ортотропных побегов около 25 см. Прикорневые листья полностью идентичны листьям виргинильного типа. Стеблевые листья очередные, цельнокрайные, у основания побега обратно-яйцевидные, ближе к верхушке линейно-ланцетные. Ближе к осени нижние листья засыхают. Цветочные корзинки до 8 мм в диаметре, лимонно-желтые или с оранжевым оттенком, собранные в густое щитковидное соцветие. Ложе корзинки голое, все цветки трубчатые. Длина главного корня увеличивается до 1 м.

У средневозрастных (g_2) растений почти все побеги генеративные, с хорошо развитыми щитковидными соцветиями. У более мощных особей ортотропный побег ветвится, на верхушках боковых ветвей так же формируются соцветия. Высота растения до 40 см, глубина проникновения главного корня в отдельных случаях может составлять 180-200 см, он постепенно одревесневает на всем протяжении. По мере уменьшения числа генеративных побегов и отмирания отдельных каудикул особи переходят в старое генеративное (g_3) состояние. Ортотропных побегов от 2-3 до 5-6, их высота до 30 см, остальные главы каудекса либо несут 2-4 розеточных побега, либо уже отмершие листья и почки, что способствует накоплению микроорганизмов и постепенному гниению каудикул. Цвет каудекса и главного корня меняется на темно-бурый, а затем и буро-черный.

Постгенеративный период. У сенильных растений (s) ростовые и физиологические процессы протекают крайне медленно. Розеточных побегов от 3 до 5-6, с листьями прегенеративного типа. Диаметр каудекса уменьшается до 4-5 см, он содержит многочисленные остатки отмерших генеративных побегов и небольшое количество слабо развитых почек.

Поликарипические короткостержнекорневые розеточные травы

1. *Jurinea arachnoidea* Bunge (наголоватка паутинистая), семейство *Asteraceae*. Встречается в Европейской части России (преимущественно в приволжских и придонских регионах), на Кавказе и в Средней Азии. Для Средней России отмечается только в черноземной полосе, в частности, для Воронежской об-

ласти – близ северной границы ареала (Агафонов, 2006). Произрастает по ковыльно-типчаковым и разнотравно-типчаковым степям, каменистым склонам, меловым обнажениям, сосновым борам и опушкам. Всего во флоре области отмечено 6 видов рода наголоватка, но лишь два – паутинистая и васильковая – распространены во всех районах, остальные локально приурочены к степным и меловым сообществам крайнего запада и юго-востока области. Многолетний мониторинг представителей рода позволяет говорить о невысокой (а применительно к четырем остальным видам – крайне низкой) численности и плотности их популяций и небольших по территории площадях, занятых наголоватками в составе петрофитно-кальцефитных фитоценозов. Онтогенез наголоватки паутинистой для Средней России описан нами впервые (рис. 4.12, табл. 4.17, 4.18).



Рис. 4.12. Онтогенетические состояния *Jurinea arachnoidea*

Эмбриональный период. Плоды – четырехгранные обратнопирамидальные семянки, светло-коричневые, с продольными ямчато-бугорчатыми ребрами, длиной 3-4 мм. Между гранями в два ряда расположены хрящеватые бугорки. Хохолок белый, мно-

горядный, со щетинками разной длины. Щетинки спаяны в колечко и опадают целиком. Хорошо заметна зубчатая коронка.

Прегенеративный период. Проростки (р). Прорастание надземное, семядоли длиной до 0,8 и шириной до 0,4 см, продолговато овальные, с хорошо выраженным перистым жилкованием. Первые настоящие листья продолговато-ланцетные, цельнокрайные, с обеих сторон опушены тонкими беловатыми волосками. Длина их 2-5 см, ширина 0,5-1,5 см. Корень тонкий, до 5 см в базальной части, с нитевидными боковыми корешками.

Ювенильные (j) особи представлены розеточным побегом с 3-5 листьями длиной до 5 см и шириной до 1,8 см. Листья черешковые, по форме продолговатые, от перистораздельных до перисторассеченных, с острой верхушкой. Рельефно выделяется главная и боковые жилки. Опушение беловато-войлочное, в основном на нижней стороне, к черешку плотность волосков выше. Диаметр базальной части корня увеличивается до 0,5 см, главный корень уходит в почву на 10-12 см.

Имматурные (im) растения однопобеговые, в прикорневой розетке до 5-7 черешковых листьев длиной до 7 см и шириной до 3,5 см. Листья перисторассеченные, у каждого до 4-5 вытянутых пар долек с острым краем, черешки до 2 см длиной. Верхняя сторона светло-зеленая, нижняя опушена гуще, до беловатого оттенка. Обычно к осени первого вегетационного сезона контрактивная деятельность корня способствует втягиванию его базальной части в почву, начинается формирование каудекса диаметром до 0,7 см. Почти на всем протяжении главный корень ветвится до 2-3 порядка тонких боковых корней. Данный этап развития обычно совпадает с окончанием первого года жизни.

Виргинильные (v) растения также однопобеговые, число листьев может увеличиться до 9-10 штук, их длина – до 10 см, ширина – до 4-5 см. Листья состоят из 4-6 пар сегментов, расположенных супротивно, верхушка листа и сегментов острая, край ровный или слабо-пильчатый. Главный корень длиной до 25-30 см, боковые корни до 4 порядка, диаметр каудекса – до 1 см.

Рассматривая онтогенез *J. cyanoides* в Кировской области, Е.А. Пичугина (2007) указывает, что, начиная с ювенильных особей, у наголоватки васильковой может происходить перевершинивание, приводящее к существованию одновременно

трех онтобиоморф вида: моноподиально-розеточно-стержнекорневые растения с одноглавым каудексом; симподиально-розеточно-стержнекорневые растения с одноглавым каудексом; симподиально-розеточно-стержнекорневые с многоглавым каудексом. Массовый просмотр в условиях нашей области растений наголоватки паутинистой позволяет утверждать, что в прегнеративном периоде у них не отмечается перевершинивания, особи представлены только одним типом онтобиоморфы – моноподиально-розеточно-стержнекорневым с одноглавым каудексом;

Генеративный период. Чаще всего наступает на третьем году жизни. Молодые генеративные (g_1) растения имеют один укороченный розеточный побег и 1-3 цветоносные стрелки. Листья практически все в прикорневой розетке, короткочерешковые, нижние почти сидячие. Листовые пластины перисторассеченные на продолговатые или ланцетные сегменты с острой верхушкой, редко перистораздельные. Все листья с верхней стороны зеленовато-серые, с длинными тонкими волосками, которые, в свою очередь, выходят из верхушек коротких сосочков, покрывающих листовую пластину. С нижней стороны опушение короткими волосками гуще, лист кажется более серым. Стебли высотой до 70 см, в нижней части могут содержать несколько тонких сильно редуцированных шиловидных листьев, но чаще безлистные, цилиндрические, с мягким паутинистым налетом, длина волосков книзу увеличивается. Стебли прямые, в верхней части могут давать 1-3 боковые ветви. Корзинки одиночные, до 4-5 см в диаметре, многоцветковые, все цветки плодущие. Венчик сужен к основанию, 5-надрезанный, пурпурный или темно-пурпурный, с золотистыми сидячими железками. Пестик выступает из венчика на 1-3 мм. Обертка корзинки чашевидная, до 2 см высотой, внешние листочки обертки густо-паутинистые, с остроконечной верхушкой, внутренние покрыты редкими железками. Цветоложе плоское, покрыто голыми гладкими пленками, длина которых доходит до середины обертки.

Каудекс одноглавый, снаружи обильно покрыт остатками отмерших листьев. Длина корня увеличивается до 35-50 см. Обычно в конце первого года генерации происходит перевершинивание и у растений на втором году генеративного развития

возможно образование двух-трехглавого каудекса. Однако, учитывая преобладающие процессы новообразования и общий облик растения, мы также относим их к молодым генеративным.

На третий-четвертый год репродукции особи становятся средневозрастными (g_2). Они могут одновременно нести до 20 и более корзинок, достигая максимальных показателей семенной продуктивности. Многоглавый каудекс разрастается, его диаметр может составлять до 6 см, высота отдельных глав – до 3 см. Основным диагностический признак данного возрастного состояния – способность всех розеточных побегов участвовать в формировании генеративной сферы, образуя цветоносные стрелки.

Спустя 2-3 года часть сформировавшихся весной розеточных побегов так и остаются вегетативными до конца сезона, что позволяет относить данные особи к старому генеративному состоянию (g_3). Число корзинок у вегетативно-генеративных побегов сокращается примерно вдвое. Каудекс по-прежнему расположен компактно, но его диаметр может составлять 6-9 см; между отдельными главами увеличиваются полости, они постепенно истончаются и отмирают; начинает разрушаться базальная часть корня.

Постгенеративный период. У сенильных растений (s) до 4-6 вегетативных побегов на сильно обособленных каудикалах высотой до 4-5 см, в покрывающих их остатках листьев прошлых лет скапливаются микроорганизмы, усиливается отмирание и перегнивание отдельных глав. Листья преимущественно имтурного и виргинильного типа, но несколько большего размера – до 13 см в длину и 5-7 см в ширину. Диаметр каудекса не превышает 5-7 см, базальная часть корня истончается, многие боковые корни отмирают. Иногда на каудексе сохраняются высохшие генеративные побеги прошлых лет, что еще больше травмирует растение и оно постепенно отмирает.

4.2. Онторморфогенез и онтогенетические состояния монокарпических стержнекорневых травянистых растений

В ряду соматической редукции жизненных форм цветковых растений от деревьев до однолетников, который во многих таксонах намечает основное направление эволюции (Попов,

1948; Тахтаджян, 1948, 1954, 1964; Серебряков, 1962, 1964; Хохряков, 1978, 1981 и др.), относительно слабо изученные морфобиологические, экологические и физиологические перестройки происходят в той его части, где формируется группа травянистых монокарпических много- и однолетников. В современных условиях эту группу по праву можно считать одной из наиболее пластичных и адаптированных, способной заполнять «пустоты» в растительном покрове, возникающие повсеместно под влиянием мощного антропогенного фактора. Последнее звено редуционного ряда – травянистые многолетники → однолетники – можно представить более плавным переходом (Марков, 1989, 1991а): травянистые многолетники – двулетники – озимые однолетники – зимующие однолетники – незимующие однолетники.

Согласно М.В. Маркову (1989, 1991а), малолетние растения с различных позиций можно рассматривать как: 1) биологическую группу растений, выделяемую по продолжительности жизни; 2) варианты особой архитектурной модели жизненной формы как совокупности приспособительных морфологических черт, или своеобразного адаптивного габитуса; 3) тип стратегии жизни или эколого-ценотической стратегии. Характерная архитектура, представляющая собой морфологическое выражение побеговой системы того или иного растения, в любой момент времени воспроизводится и создаётся благодаря пространственному упорядочиванию и координации органов (как элементов архитектуры), преобразуясь для особых функций и отражая в своих пропорциональных вариациях условия среды. Программу роста, определяющую последовательные фазы становления архитектуры, называют «архитектурной моделью». Понятия «архитектура», «тип морфологической конструкции» и «архитектурная модель» при рассмотрении малолетников в значительной степени совпадают (Юрцев, 1976; Серебрякова, 1987; Марков 1989, 1991а).

Для малолетников характерен краткий полный онтогенез, поэтому их можно использовать в качестве удобных модельных объектов в популяционных исследованиях (Марьяхина, Куперман, 1972; Жукова, 1995). Невозможно не согласиться с утверждением (Юрцев, 1976; Марков, 1989, 1991а), что тело малолетника содержит почти полный пластический слепок онтогене-

за, отражающий в своей пространственной структуре временную ритмическую последовательность образования метамеров.

В онтогенезе монокарпических видов нами были выделены 3 периода и 8 онтогенетических состояний: эмбриональный (покоящиеся семена); прегенеративный (проростки, ювенильное, имматурное и виргинильное); генеративный (молодое, средневозрастное и старое генеративное). Субсенильные и сенильные растения отдельно не описаны. Вслед за М.В. Марковым (1986, 1990) считаем необоснованным выделение постгенеративного периода, так как после плодоношения растения отмирают без накопления отмерших частей – засыхают, во многих случаях плоды остаются на растениях, не опадая. Еще М.Х. Чайлахян (1958) заметил, что этап старости у растений данной группы протекает очень быстро и во времени мало отстает от окончания созревания плодов и семян. Напротив, генеративный период монокарпических растений, несмотря на его относительную краткость, подразделен нами на три онтогенетических состояния, поскольку тот же автор (Чайлахян, 1958, 1964, 1988) неоднократно замечал, что каждый из последовательных этапов онтогенеза обладает специфическими для него физиологическими свойствами и морфологическими признаками и включает как образование и рост новых структур, так и физиологические изменения, подготавливающие их возникновение. Развивая эти идеи, А.А. Уранов (1975) подчеркнул, что основой для перехода растений из одного возрастного состояния в другое является уровень энергообмена. Современные исследования (Скочилова и др., 2000) позволяют констатировать, что у малолетних растений выделенные онтогенетические состояния в пределах генеративного периода имеют значимые физиологические и биохимические отличия. Поскольку физиологические и морфологические изменения тесно связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии, логично предположить, что даже незначительные качественные отличия у особей на протяжении генеративного периода свидетельствуют о существенных изменениях процесса метаболизма, в конечном итоге приводящих к естественному отмиранию растения.

Монокарпические длинностержнекорневые безрозеточные травы

1. *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. (циклахена дурниш-николистная), семейство *Asteraceae*. Адвентивный вид, происходит из Северной Америки, впервые обнаружен в окрестностях г. Воронежа на железнодорожном валу в 1925 г (Гроссет, Замятин, 1925, 1935). До Великой Отечественной войны находилась только на мусорных местах у многих станций железнодорожной ветви Киев – Воронеж. В послевоенные годы распространилась вдоль линии Воронеж – Лиски, Лиски – Поворино, в Новохопёрске и в Каменной степи (Камышев, 1948). *Cyclachena xanthifolia* – кенофит (недавний мигрант) – ксенофит (вид, появившийся на исследуемой территории спонтанно в результате деятельности человека) – эпекофит (вид, натурализовавшийся во вторичных местообитаниях, расселяющийся далее) (Камышев, 1959а; Schroeder, 1969; Вьюкова, 1985; Григорьевская и др., 2004). В настоящее время вид расселился по всей области (Григорьевская, 2003) с образованием, как правило, монодоминантных сообществ с покрытием до 90-95% (антропофит). Циклахена – типичное рудеральное растение, встречается у жилья, на пустырях, нарушенных и мусорных местах. Производимая растением в огромных количествах пыльца вызывает аллергические реакции. Вид отличается высокой продуктивностью: количество семян на одно сложное соцветие (метёлку) колеблется от 1800 до 4400 семян. Онтогенез вида для Центральной России был описан нами впервые (Олейникова, Ильичева, 2008а) (рис.4.13, табл. 4.9, 4.10).

Эмбриональный период. Семянка (se) обратнойцевидная, слегка сплюснутая, на верхушке округлая, голая, без хохолка, тёмно-коричневой окраски, её длина 2-3 мм, ширина 1,2-1,5 мм. Семена созревают довольно равномерно в августе. Семянки могут прорасти в год созревания, свежесозревшие семена имеют всхожесть 41 – 59%, после года хранения она повышается на 40% (Майсурян, Атабекова, 1978). Прорастание происходит обычно весной следующего года при температуре почвы выше +2 С°, с глубины не ниже 4-5 см. Посеянные в лабораторных условиях семянки дают всходы на 4 – 7 день.

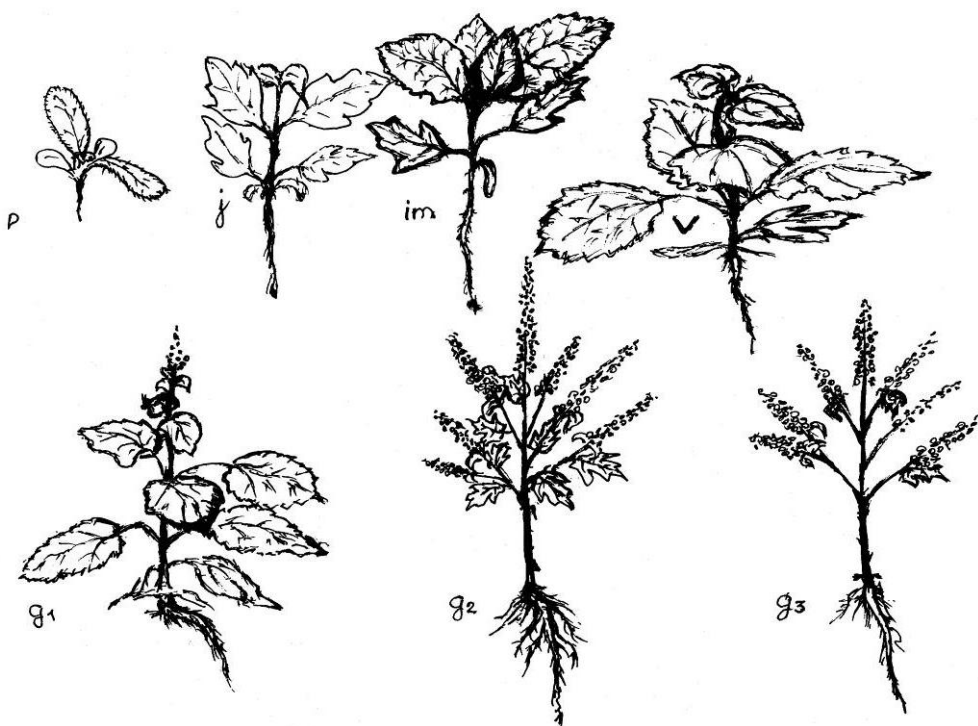


Рис. 4.13. Онтогенетические состояния *Cyclachaena xanthiifolia*

Прегенеративный период. Проростки (р) циклахены – небольшие растения (0,8-2,5 см), имеющие яйцевидные, несколько подвёрнутые книзу, безчерешковые семядольные листья, глубоко-сердцевидные при основании, ширина их 1-3 мм, длина 2-6 мм. Главный корень до 2 см длиной. Первые настоящие листья имеют ланцетную форму, с сильным белым опушением, без зубцов, 5-8 мм длиной, появляются, как правило, на 10-12 день в лабораторных условиях и примерно на 15-18 день в естественных условиях. Третий и четвёртый настоящий лист имеют обратнойцевидную форму, листовая пластинка расчленена на шесть лопастей, так же сильно опушены, как и первые два.

Ювенильные растения (j) высотой 7-20 см, могут иметь семядольные листья. На побеге образуются 4-8 густо опушённых ассимилирующих листьев, обратнойцевидной формы, края листовой пластинки неровные, ассиметричные, с лопастным или крупнозубчатым расчленением. Листья располагаются в верхней части стебля, нижняя часть стебля голая. Самая верхняя пара листьев, имеет иную форму, нежели остальные – ланцетную, кроме того,

опущение на них менее выражено. Главный корень длиной до 6 см и диаметром до 0,6 см с тонкими 2-3 боковыми корнями.

У имматурных растений (im) побег высотой 21-40 см, листья в количестве 10-14, листовая пластинка сердцевидно-яйцевидная, с зубцами по краю, ее размер: в ширину – 2,5-6 см, в длину – 4-8,5 см. Листовые пластинки умеренно опушённые. Два нижних листа остаются глубоко рассеченными на пять сегментов или зубцов. Листья располагаются в верхней части стебля. Нижняя часть стебля голая. Корневая система представлена главным корнем (диаметр 0,6-1 см, длина – 9-20 см и более) и боковыми корнями I – II порядка. Следует отметить, что у особей, выращенных в лабораторных условиях, различия между ювенильными, имматурными и листьями взрослого типа выражены не так сильно, как у большинства растений, появившихся в естественных условиях. У некоторых особей они отсутствуют совсем.

Такую же особенность мы отмечали в один из годов наблюдения практически во всех исследуемых ценопопуляциях циклахины дурнишниковидной. В этой связи мы считаем правомерным говорить о поливариатности развития особей, которая возникает в ответ на изменение экзогенных факторов – состава и структуры почвы, светового и температурного режимов, метеорологических условий. Логично так же предположить, что подобные морфологические модификации стали возможны не только в связи с экзогенными факторами, но и эндогенными, к которым можно отнести генетическую разнокачественность особей и получаемого с них семенного материала. Такая разнокачественность появилась в результате модификационной изменчивости, происходившей в процессе становления вида как генетической единицы. В зависимости от типа условий и степени их благоприятности для некоторого генетического набора свойств, индуцируется появление того или иного варианта развития.

Виргинильные особи (v) достигают высоты 30-90 см и выше, формируют в среднем 20 листьев взрослого типа, которые могут достигать значительных размеров; 2-4 листа, расположенных примерно посередине между основной массой верхних листьев и основанием стебля, засыхают. Диаметр главного корня

1,5-2,2 см, длина 21-55 см, возникают многочисленные боковые корни II порядка. Образуются боковые побеги II порядка.

Генеративный период. Деление генеративного периода на возрастные состояния проведено условно в силу того, что особи в процессе развития претерпевают изменения только размерно-количественных характеристики. Диагностика молодого и старого генеративного состояния приводится в сравнительном со средневозрастным состоянием аспекте.

Молодые генеративные особи (g_1) имеют один ортотропный побег высотой до 120 см. Верхушка побега представлена сложным метельчатым соцветием, которое, в свою очередь, состоит из собранных в простые колосовидные соцветия корзинок диаметром до 0,5 см. Краевые цветки в корзинке немногочисленные, с почти редуцированным околоцветником, женские; срединные – трубчато-колокольчатые, зеленовато-белые, обоеполые, но обычно бесплодные. Длина метельчатых соцветий до 10-15 см. Длина корня до 50-80 см, диаметр конидия до 1,5-2 см.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) формируют прямостоячие генеративные побеги от 50 до 250 см высотой в зависимости от уровня жизненности, диаметр базальной части стебля от 1,5 до 3 см. Длина корня 90-130 см. Генеративный побег имеет 5-9 побегов II порядка и 10-50 стеблевых листьев, длиной 4,5-17 см и шириной 3-11,5 см. Каждый боковой побег II порядка и немногочисленные побеги III порядка заканчиваются метёлкой, состоящей из отдельных корзинок, в числе 350-900 штук. Длина метёлки до 25-30 см. В среднем на одном растении образуется около 3500 семян. Однако этот показатель колеблется в весьма широком диапазоне – от 500 до 16500 и даже более семян на одну особь, имеются данные о 26 000 семян на одно растение у особей высотой 2,5 м (Матвеев и др., 2000; Абрамова, 2003).

Старые генеративные растения (g_2) характеризуются, наряду с созреванием семян, интенсивным отмиранием листового аппарата. У некоторых особей, вследствие накопления пигмента, внутренние и наружные листочки обёртки корзинок приобретают темно-свекольную или бардовую окраску. После плодоношения растение засыхает.

2. *Melilotus albus* (L.) Medik. (донник белый), семейство *Fabaceae*. Двулетний вид, который может развиваться как факультативный малолетник. Широко распространенный в Европе, на Кавказе, Малой и Средней Азии, Сибири, на Дальнем Востоке, Северо-Западном Китае и Тибете. Имеет очень разнообразное применение как кормовое, лекарственное, медоносное, пищевое и инсектицидное растение. Медопродуктивность донника составляет до 500 кг на 1 га зарослей (Губанов и др., 1987, 2003). Для республики Марий Эл был описан онтогенез сходного по биоморфологии вида *M. officinalis* (L.) Pall (Жукова и др, 2007б), онтогенез *M. albus* представляется нами впервые (рис. 4.14, табл. 4.9, 4.10).



Рис. 4.14. Онтогенетические состояния *Melilotus albus*

Эмбриональный период. Плоды – яйцевидные, сетчатоморщинистые односемянные, реже двусемянные серые бобы с заостренным выступом на верхушке. Основание обычно заключено в чашечку околоцветника. Семена (se) почковидно-

удлиненные, сдавленные с боков, желтовато-зеленые или коричневые. Длина до 2 мм, ширина до 1,5 мм.

Прегенеративный период. Проростки (р). Прорастание надземное. Гипокотиль тонкий, около 2 мм длиной. Семядоли овальные, 5-7 мм длиной и 2-4 мм шириной, с круглой верхушкой и суживающимся в черешок основанием. Первый ассимилирующий лист широкояйцевидный, до 8 мм длиной и 10 мм шириной, с зубчатым краем и тонкими шиловидными прилистниками. Хорошо заметны средняя и доходящие до края листа боковые жилки. Главный корень длиной до 3 см, с тонкими боковыми корешками.

Ювенильные (j) растения однобогевые, высотой до 10 см. Семядольные листья отмирают, появляются 2-4 тройчато-сложных листа. Листочки их обратнойцевидные, по краю острозубчатые, боковые почти сидячие, средний листочек более крупный, на черешочке. Главный корень до 5-8 см, он светлой окраски и равномерно покрыт боковыми корнями 1-3 порядка.

У имматурных (im) растений один моноподиально нарастающий безрозеточный побег высотой до 15-25 см. Листья тройчатые, размер их увеличивается до 2,5 см в длину и 2 см в ширину. Длина главного корня до 25-35 см.

Таблица 4.9. Морфометрическая характеристика прегенеративных особей *Cyclachaena xanthiifolia* и *Melilotus albus*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>			<i>Melilotus albus</i>		
	j	im	v	j	im	v
Высота вегетат. побегов	12,35± 0,31	37,21± 3,12	76,36± 2,48	8,62± 0,23	17,32± 1,22	39,5± 2,14
Общее кол-во листьев на них	6,2± 0,31	12,4± 0,34	22,6± 0,43	3,3± 0,27	6,7± 0,20	43,5± 1,85
Длина листьев, см ⁶	4,55± 0,16	6,20± 0,31	16,28± 1,02	2,19± 0,1	2,32± 0,09	3,19± 0,13
Ширина листьев, см	3,05± 0,09	4,45± 0,29	11,37± 0,32	1,25± 0,03	1,60± 0,02	2,19± 0,09
Диам. каудекса (конидия), см	0,27± 0,07	0,54± 0,24	1,28± 0,13	0,08± 0,01	0,17± 0,01	0,36± 0,02

⁶ У *Melilotus albus* приведена длина листьев с черешками.

Таблица 4.10. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Cyclachaena xanthiifolia* и *Melilotus albus*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>			<i>Melilotus albus</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число осевых генерат. побегов	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	1,27± 0,51	3,95± 0,25	2,02± 0,14
Высота осевых генерат. побегов	96,3± 2,12	166,42± 4,30	187,25± 3,95	89,61± 4,95	142,55± 5,36	67,43± 3,12
Число боковых генерат. побегов	4,7± 0,18	7,7± 0,56	8,3± 0,56	28,93± 4,41	59,3± 5,65	37,32± 6,33
Кол-во соцветий на особи ⁷	6,9± 0,56	12,3± 1,04	13,2± 0,79	87,32± 12,11	278,6± 18,41	153,3± 7,18
Кол-во листьев на особи	27,6± 1,67	34,5± 2,56	31,8± 2,17	203± 29,97	564,95± 41,38	367± 21,53
Диаметр каудекса, см	1,87± 0,45	2,19± 0,76	2,38± 0,24	1,02± 0,17	1,70± 0,05	1,95± 0,03

У виргинильных растений (v) один моноподиально нарастающий побег до 30-50 и более см высотой. Листья очередные, тройчатые. Листочки ланцетные, округлые или яйцевидные, зубчатые по краю. Базальная часть корня утолщается до 0,5 см, он хорошо ветвится и проникает в почву на 50-70 см.

Генеративный период. Молодые генеративные (g₁) растения имеют 1-2 ортотропных ветвящихся побега высотой до 100 см. Боковое ветвление обеспечивают почки обогащения, закладывающиеся в пазухах ассимилирующих листьев (Жукова и др, 2007б). Цветки мелкие, белые, поникающие, типичного мотылькового типа, собраны в густые 50-70 цветковые кисти. Диаметр каудекса увеличивается до 1 см, длина главного корня – до 100 см и более. Кора корня, как и нижняя часть надземных побегов, постепенно одревесневают.

У средневозрастных генеративных (g₂) растений число ортотропных побегов может возрасти до 5-6, их высота в отдельных случаях достигает 180-200 см, боковое ветвление увеличивается до 3-4 порядка. Диаметр каудекса до 1,5-2 см, глубина проникновения главного корня у мощных особей может составлять 150 см.

⁷ Для *Cyclachaena xanthiifolia* указано количество сложных метельчатых соцветий.

Количество ортотропных генеративных побегов и мощность развития старых генеративных (g_3) особей *M. albus* будет зависеть от общей продолжительности его онтогенеза. В случае двулетнего цикла g_3 -состояние можно рассматривать как короткий этап перед отмиранием, в течение которого наряду с появлением последних цветков происходит активное созревание плодов и отмирание ассимилирующей поверхности; в этом случае общие показатели высоты побегов и диаметра каудекса будут сходны с таковыми у g_2 -растений.

Однако нами отмечен и второй вариант развития особей донника белого, при котором осенью надземный побег отмирает, а подземная часть остается, на каудексе закладываются новые почки возобновления. И в следующем (третьем по счету) вегетационном сезоне данные особи будут представлены гораздо менее мощными g_3 -особями с 2-4 генеративными побегами высотой до 70-80 см. Диаметр каудекса увеличивается до 2 см за счет резидов от отмерших побегов прошлого года, в нем активно протекают процессы гниения. Отмирает часть боковых корней или, напротив, апикальная часть главного корня, а его функции передаются боковым. Жизнеспособность растения резко снижается и в конце вегетационного сезона оно засыхает.

Таким образом, наши наблюдения за онтогенезом донника белого позволяют утверждать, что, являясь монокарпиком, вид может развиваться как факультативный поликарпический малолетник за счет второго года генерации.

Монокарпические длинностержнекорневые полурозеточные травы

1. *Arctium lappa* L. (лопух большой), семейство *Asteraceae*. На территории России распространен в Европейской части (но неравномерно, в северных областях гораздо реже), на Кавказе и в Западной Сибири. Произрастает на мусорных местах, у жилья, у дорог и заборов, по берегам рек и ручьёв, в лесах на сырых тенистых местах, изредка в посевах. Лопух – гидрофит, тяготеющий к довольно хорошо освещённым местам, со светло-серыми лесными и песчаными почвами. Благодаря наличию большого количества эфирных и жирных масел, инулина, гликозидов, ду-

бильных и горьких веществ, минеральных солей и витаминов корни являются ценным лекарственным сырьем для лечения различных заболеваний. Также в народной медицине используются листья и плоды лопуха. Препараты из лопуха обладают антиаллергическим, антимикробным, антисептическим и дезинфицирующим действием. (Завражнов и др., 1976; Складневский, Губанов, 1986; Пастушенков и др., 1990; Попов и др., 1990). Онтогенез вида для Центральной России был описан нами впервые (Олейникова, Ильичева, 2007) (рис. 4.15, табл. 4.11, 4.12).

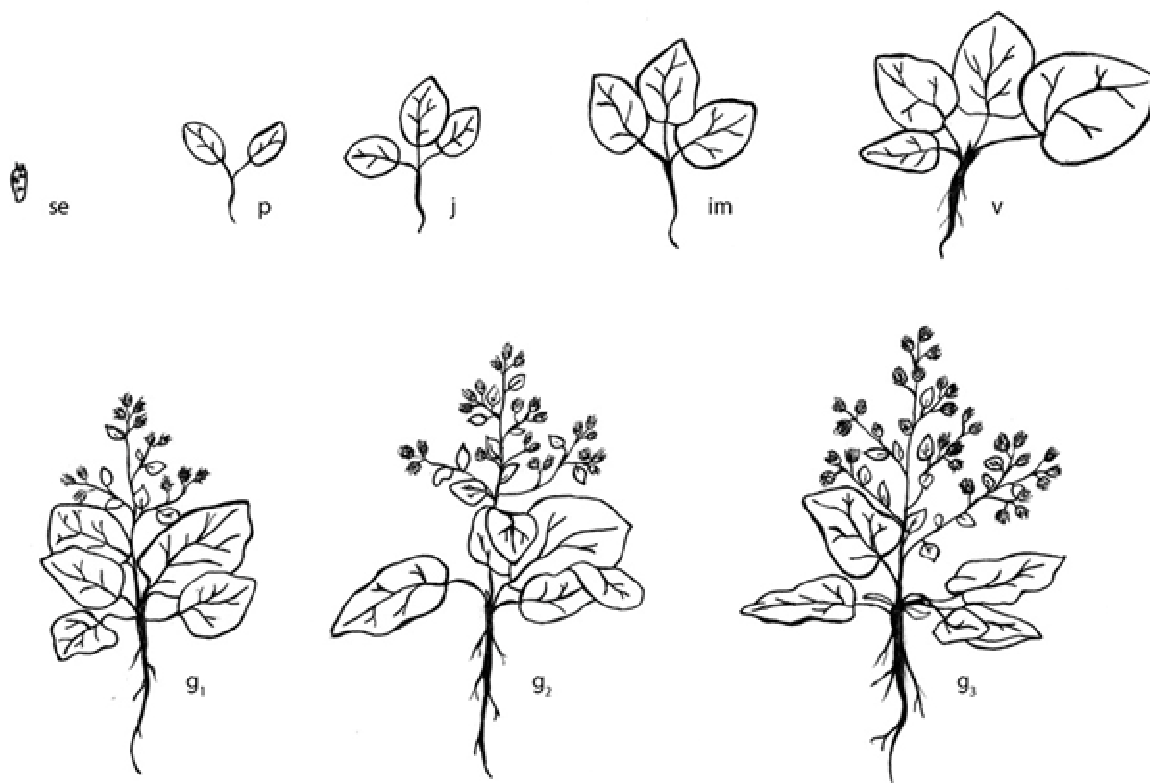


Рис.4.15. Онтогенетические состояния *Arctium lappa*

Эмбриональный период. Семянки достаточно крупные, 4-6 мм длиной и 2-2,5 мм шириной, бурые, обратно-яйцевидные, со слабо выступающим ребром, хохолок из коротких, многорядных, зазубренных щетинок. Вес 1000 семян – 10 г (Доброхотов, 1961). Прорастают весной и осенью при благоприятных условиях. Прорастание надземное.

Прегенеративный период. Проростки появляются после посева семян на 4-7 день в лаборатории и на 5-10 день в естественных условиях (Васильченко, 1979). Это небольшие растения 1-2 см высотой с двумя семядольными продолговато-

эллиптическими листьями на коротких черешках, 4-5 мм длиной и шириной 2-3 мм (на 10 день в лабораторных условиях, позже могут достигать 15-30 и 8-16 мм соответственно), сильно суженные к основанию, с одним настоящим листом сердцевидной формы без выемок, длиной 25-40 мм, шириной 20-35 мм, который появляется на 16-18 сутки в лабораторных условиях, на 20-22 – в естественных. Эпикотиль не развит. Гипокотиль сверху красноватый. Корешок 7-25 мм длиной. В естественных условиях проростки массово появляются со второй половины апреля.

Таблица 4.11. Морфометрическая характеристика прегенеративных особей *Arctium lappa* и *Angelica archangelica*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Arctium lappa</i>			<i>Angelica archangelica</i>		
	j	im	v	j	im	v
Число вегетат. розет. побегов	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00
Общее кол-во розет. листьев	2,3± 0,1	3,65± 0,02	5,0± 0,25	2,24± 0,23	3,75± 0,17	5,28± 0,31
Длина розеточн. лист. с череш., см	6,2± 0,28	12,05± 0,39	32,46± 0,78	13,54± 0,20	22,48± 0,24	57,45± 2,54
Ширина розет. листьев, см	3,7± 0,09	7,08± 0,15	18,52± 0,25	4,37± 0,11	7,85± 0,09	37,64± 0,21
Диаметр каудекса, см	0,33± 0,08	0,87± 0,36	1,45± 0,28	0,88± 0,15	1,43± 1,05	2,92± 0,31

Таблица 4.12. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Arctium lappa* и *Angelica archangelica*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Arctium lappa</i>			<i>Angelica archangelica</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число осевых генерат. побегов	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00
Высота осевых генерат. побегов	115,9± 7,21	137,75± 6,34	163± 4,50	168,15± 2,41	207,41± 4,36	223,56± 4,14
Число боковых генерат. побегов	13,5± 0,32	16,45± 0,87	19,3± 0,65	4,48± 0,16	7,56± 0,21	9,13± 0,28
Кол-во соцветий на особи	67,30± 0,45	91,26± 1,06	113,8± 2,13	12,45± 0,24	15,4± 0,33	16,57± 0,28
Кол-во стеблевых листьев на особи	51,5± 1,23	77,8± 3,23	86,8± 3,40	6,15± 0,05	8,26± 0,20	8,79± 0,25
Диаметр каудекса, см	3,64± 0,45	4,56± 0,22	5,28± 0,34	5,24± 0,10	6,85± 0,35	7,11± 0,29

Ювенильные растения имеют высоту 4-8,5 см, состоят из 2-3 розеточных листьев, имеющих туповатую верхушку и округлое основание, край листа в средней его части – выемчатый, семядольные листья отсутствуют; корень 3-5,5 см длиной; листья различной формы – яйцевидной и сердцевидной.

Имматурные (im) особи высотой 9-13,5 см имеют 2-5 розеточных листа сердцевидной формы с перистым жилкованием и выемками по краю, на длинных черешках 4,5-6 см длиной. Листовая пластинка сверху светло-зелёная и зелёная, снизу серая, войлочная, с рассеянными желтоватыми желёзками; корневая система состоит из главного корня длиной от 6 до 12 см и боковых корней II-III порядков.

Виргинильные (v) растения имеют 3-7 листьев, длина которых 7,5-31,5 см, ширина 3,5-24,5 см, черешки – 11-16 см длиной; окраска пластинки листа сверху зелёная и тёмно-зелёная, снизу – тонкосеровойлочная с желтоватыми желёзками, форма её от яйцевидной с сердцевидным основанием до широкосердцевидной, листья расставлено выемчато-зубчатые или цельнокрайние, но образующиеся листья более светлоокрашенные, зубчатые, верх листовой пластинки густо войлочный, низ тоже с более густым опушением. Главный корень хорошо развит, его длина может достигать 70 и более см.

Генеративный период. У молодых генеративных растений побег розеточного типа преобразуется в полурозеточный ортотропный слабоветвящийся генеративный побег высотой от 50 до 200 см. Розеточные листья располагаются под углом 45-60° к поверхности почвы. Стеблевые листья к вершине интенсивно уменьшаются, они на коротких черешках, яйцевидные. Корень мясистый, толстый, веретеновидный, ветвистый, до 100-120 см длиной. Толщина базальной части корня – 1,5-2 см. Количество соцветий на одном растении колеблется от 11 до 25 и более. Первыми в цветках созревают тычинки. Открываясь щелями внутрь трубки, тычинки высыпают в нее пыльцу, а подрастающий столбик выметает пыльцу вверх специальными выметывающими волосками, расположенными воротничком под сложенными рыльцами. Оттуда пыльца попадает на насекомых, которые стремятся попасть к скапливающемуся у основания столбика нектару. Цветет лопух большой с середины июня до середины августа.

В средневозрастном генеративном состоянии у растений продолжается активное ветвление ортотропного побега, из пазушных почек развиваются генеративные побеги II и III порядков. Многочисленные оттопыренные ветви покрыты, как и стембель, сосочковидными волосками с примесью желёзок и паутинисто опушённые. Главный побег в отдельных случаях достигает высоты 300 см. Розеточные листья имеют длину 15-43 см, ширину 10-34 см, имеются отмершие, в количестве 2-3-х. Расположение розеточных листьев относительно поверхности почвы под углом до 30°. Общее число корзинок на одно растение – от 30 до 60 и более. Начинается формирование плодов. Главный корень достигает длины 130-150 см, но постепенно в нем начинаются некротические процессы.

У старых генеративных растений постепенно в прикорневой розетке начинают накапливаться отмершие засохшие листья, наблюдаются процессы дальнейшего старения корня. Плоды постепенно созревают, поэтому наряду с еще цветущими корзинами на растении встречаются сухие соплодия. Они легко отламываются, прикрепляясь к шерсти животных и одежде человека.

Растения первого года жизни продолжают свою вегетацию до заморозков и могут завершать её в имматурном, но чаще в виргинильном состоянии. Вегетация растений второго года начинается с образования розеточного побега, но уже через 15-20 дней, в случае поздней и холодной весны на 5-15 дней позже, верхушечная почка даёт начало ортотропному цветоносному побегу. Вегетация растений второго года начинается со второй половины апреля и заканчивается в конце сентября – начале октября отмиранием растений – они засыхают. Таким образом, онтогенез лопуха большого длится два вегетационных периода.

2. *Angelica archangelica* L. (дудник лекарственный, дягиль), семейство *Apiaceae*. Многолетнее или двулетнее монокарпическое растение. Цветет и плодоносит только один раз в жизни, после чего отмирает. Распространен в европейской части России, Предкавказье и Западной Сибири. На территории области чаще встречается в восточной части. Предпочитает влажные богатые почвы, на которых может образовывать значительные заросли. Одно из самых крупных травянистых растений флоры России, может достигать в высоту до 2,5 м. Листья, побеги и

корни съедобны, поэтому в некоторых западноевропейских странах вид выращивается как сельскохозяйственная и пищевая культура (Брем, 2004). В корнях содержится млечный сок, до 1% эфирного масла, до 6% смол, кумарины, органические кислоты, дубильные вещества, фитостерины. В официальной и народной медицине препараты из корней дягиля широко используются в качестве желчегонного, мочегонного, отхаркивающего, противовоспалительного, тонизирующего и укрепляющего средства, а также при лечении ревматизма и подагры. Активные вещества дягиля усиливают деятельность пищеварительных желез и нормализуют работу сердечно-сосудистой и центральной нервной систем (Скляревский, Губанов, 1973; Гаммерман и др., 1983; Губанов и др., 1987; Рабинович, 1988). Хорошее медоносное растение, продуцирующее много нектара и пыльцы (Губанов и др., 2003). Нами описан онтогенез дудника лекарственного для средней России (рис. 4.16, табл. 4.11, 4.12).

Эмбриональный период. Плод – двусемянка, прорастание надземное. Семянки (se) светло-коричневые, широкоовальные, сжатые со спинки, с 5 выступающими, почти равновеликими ребрышками. Длина 5-6, ширина – 3-5 мм.

Прегенеративный период. Проростки (р). Семядоли узколанцетные, 15-25 мм длиной и 2-3 мм шириной, клиновидно суженные в короткий черешок. Главный корень слабоветвистый, утолщенный в верхней части до 1 мм, сливается с утолщенным гипокотилем. Первый настоящий лист на черешке длиной до 10-15 мм, тройчатый, с цельными, по краю крупно-пильчатыми примерно равными долями, в каждой хорошо заметна срединная жилка.

Ювенильные (j) особи представляют собой розетку сближенных длинночерешковых тройчатых листьев длиной до 6 и шириной до 4,5 см. Длина черешка 5-7 см. Доли листа заостренно-эллиптические, у основания клиновидно-суженные, боковые доли на очень коротких черешках. Сеть проводящих жилок усложняется. Корень темно-коричневый, в базальной части утолщенный до 8 мм, на всем протяжении покрыт тонкими ветвящимися корешками. В верхней части пока еще слабо заметна поперечная морщинистость – результат контрактильной деятельности корней. Длина главного корня до 10-12 см.

Имматурные (im) растения представлены главным розеточным побегом из 3-5 черешковых дважды- или триждыперисто-раздельных листьев с хорошо оформленными конечными дольками. Край листа неравномерно пильчато-зубчатый, один зубец из трех всегда крупнее. Корень в верхней части еще больше утолщается, поперечные полоски на нем хорошо заметны. Проникает в почву на 15-20 см.

Виргинильные (v) особи имеют 4-7 черешковых листьев длиной до 30-40 см, на длинных черешках. Листовые пластины дважды – или триждыперисторассеченные на широкие яйцевидные трехлопастные доли, остропильчатые по краю. В этом онтогенетическом состоянии особи могут находиться от 1 до 3 лет.



Рис. 4.16. Онтогенетические состояния *Angelica archangelica*

Генеративный период. Молодые генеративные растения (g_1). Обычно после двух-трех лет вегетации образуется полу-розеточный генеративный, ветвящийся в верхней части побег высотой до 150-200 см. Стебель круглый, голый, внутри полый, с тонкими бороздками, красновато-коричневый. Листья голые, с нижней стороны чуть шероховатые, светло-зеленые, крупные, триждыперисторассеченные; доли последнего порядка яйцевидные, 5-8 см длиной, острые, по краю зубчато-пильчатые. Прикорневые листья на длинных (до 40 см) черешках, переходящих при основании в крупное влагалище; верхние стеблевые менее рассеченные и сидячие на сильно вздутых, по краю пленчатых влагалищах. Соцветие – сложный зонтик, до 15-18 см в диаметре, с 20-40 лучами, расположены по одному на верхушке главного и боковых побегов. Оберток нет, оберточки с линейно-шиловидными листочками, опушенными по краям. Чашелистики зеленые, лепестки желтовато или беловато-зеленые, эллиптические, 1-1,5 мм длиной и 0,5 – 1 мм шириной. Корень в верхней части редьковидно утолщен до 5-6 см, имеется большое количество боковых скелетных корней и глубоких поперечных складок. Утолщение имеет высоту 15-20 см, диаметр собственно корня на этой глубине составляет не более 1,5-2 см. Общая длина главного корня до 120 и более см.

У средневозрастных генеративных (g_2) особей высота ортотропного побега может достигать 250 см, благодаря прорастанию почек возобновления в пазухах листьев увеличивается число боковых ветвей стебля и количество соцветий, что повышает семенную продуктивность растения. Часть зонтиков несет только созревающие плоды. Базальная часть корня утолщается до 8 см, диаметр скелетных корней может составлять 5-10 мм.

Старые генеративные (g_3) растения уже не цветут, лучи зонтиков несут созревшие и созревающие плоды, часть листьев прикорневой розетки желтеет и отмирает, резко сокращая площадь ассимилирующей поверхности. Созревание плодов знаменует завершение онтогенеза *A. archangelica*. Растение полностью засыхает и отмирает.

Монокарпические короткостержнекорневые безрозеточные травы

1. *Bidens tripartita* L. (череда трехраздельная.), семейство *Asteraceae*. Вид с широким ареалом, встречается во многих регионах Евразии, Северной Америки, Австралии; отмечен во многих регионах нашей страны, в том числе во всех областях Средней России. В научной и народной медицине довольно широко применяется для лечения различных кожных болезней, в том числе нейродермитов, а так же подагры, болезней печени почек, различных простуд. Обладает легким успокаивающим и гипотензивным действием, в химический состав растений входят дубильные вещества, эфирное масло, витамин С, каротин, марганец (Завражнов и др., 1976; Гаммерман и др., 1983; Брем, 2004). Онтогенез череды трехраздельной для Средней России описан нами впервые (рис. 4.17, табл. 4.13, 4.14).



Рис. 4.17. Онтогенетические состояния *Bidens tripartita*

Таблица 4.13. Морфометрическая характеристика пре- и постгенеративных особей *Polygala comosa* и прегенеративных особей *Bidens tripartita*

Параметры	Онтогенетические состояния						
	<i>Polygala comosa</i>				<i>Bidens tripartita</i>		
	j	im	v	s	j	im	v
Число вегетат. побегов	1± 0,00	2,35± 0,16	3,8± 0,21	7,75± 0,58	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00
Общее кол-во листьев на них	5,05± 0,22	23,6± 1,63	59,2± 3,37	48,2± 0,44	9,32± 0,09	15,6± 0,87	23,25± 1,28
Длина листьев, см ⁸	0,57± 0,02	1,12± 0,04	1,92± 0,04	1,86± 0,05	1,98± 0,11	3,17± 0,22	5,69± 0,28
Ширина листьев, см	0,14± 0,01	0,19± 0,02	0,25± 0,01	0,18± 0,02	0,87± 0,1	1,83± 0,09	5,1± 0,25
Диаметр каудекса, см	0,12± 0,002	0,17± 0,05	0,19± 0,01	0,34± 0,03	0,09± 0,01	0,19± 0,02	0,32± 0,02

Таблица 4.14. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Polygala comosa* и *Bidens tripartita*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Polygala comosa</i>			<i>Bidens tripartita</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число осевых генерат. побегов	6,85± 0,29	18,85± 0,45	11,03± 0,61	1±0,00	1± 0,00	1± 0,00
Высота осевых генерат. побегов	17,71± 0,43	29,77± 0,77	15,22± 0,34	57,05± 3,14	80,21± 1,43	91,55± 1,95
Число боковых генерат. побегов	0	0	0	8,5± 0,23	13,6± 0,48	16,21± 0,71
Кол-во соцветий на особи ⁹	167,35± 6,83	698,85± 13,01	134,47± 8,21	28,97± 1,63	43,9± 1,81	48,63± 2,01
Кол-во листьев на особи	75,95± 13,3	277,20± 14,6	63,81± 11,77	87,54± 3,33	114,6± 3,8	126,22± 4,12
Диаметр каудекса, см	0,31± 0,07	0,41± 0,01	0,47± 0,03	0,38± 0,03	0,49± 0,04	0,56± 0,04

Эмбриональный период. Семянки (se) длиной до 8 мм и шириной до 3 мм, сплюснутые, клиновидной формы, снабжены на верхушке двумя зазубренными шипиками длиной до 3-4 мм,

⁸ Для *Bidens tripartita* приведена длина листьев с черешками.

⁹ У *Polygala comosa* учитывалось число цветков в кистевидных соцветиях, у *Bidens tripartita* – число соцветий.

которые крепко цепляются за шерсть и одежду. Шипики и боковые стороны семянки покрыты зубовидными, направленными вниз щетинками. В.Н. Доброхотов (1961) указывает до 250 семян на особь, наши подсчеты позволяют говорить о примерно 1000 семян, которые могут образовываться у мощных особей.

Прегенеративный период. Проростки (р). Семядоли овальные, на верхушке закругленные 12-15 мм длиной и 6-8 мм шириной, на коротком черешке. Первые листья продолговато-овальные, цельнокрайные, на черешках, вдвое короче листовой пластинки, покрыты редкими волосками. Надсемядольное междоузлие до 5 мм. Корень тонкий, длиной до 2 см, покрыт мельчайшими боковыми волосками.

Ювенильные (j) особи однопобеговые, с 2-3 парами продолговато-яйцевидных, по краю с редкими зубцами, листьев. Верхушечная доля с 2 зубцами. Листья покрыты редкими волосками двух типов: по краю мелкие и тонкие, на нижней поверхности листа и на черешках большего диаметра и длинные.

Имматурные (im) растения высотой до 15 см, несут 5-7 пар супротивных трехраздельных листьев, с вытянутой продолговато-яйцевидной верхушечной долей и более мелкими зубчатыми продолговато-ланцетными боковыми. Корень проникает вглубь до 10-20 см, обильно покрыт боковыми корешками 1-3 порядка, его диаметр у основания стебля – 0,2 см.

Виргинильные (v) особи несут черты взрослых растений. Стебель цилиндрический, супротивно ветвящийся, высотой до 25 см. Листья супротивные, глубоко трех-пяти раздельные, сросшиеся основаниями. Листовые доли ланцетовидные, пильчатые, средняя доля значительно крупнее боковых. Длина главного корня до 25-30 см, диаметр у основания стебля – 0,3-0,35 см.

Генеративный период. Как и в случае других однолетников, выделение качественных признаков молодого и старого генеративного состояния приводится в сравнительном со средневозрастным состоянием аспекте. У молодых генеративных растений (g_1) стержневой корень длиной до 20-40 см, обильно ветвится, формируя боковые корни 2-5 порядка. Высота осевого побега до 60 см, он несет несколько пар боковых побегов с супротивными листьями. Соцветия – корзинки диаметром до 1,5 см, с двойной оберткой, наружные

листочки которой длиннее диаметра корзинки. Ложе соцветия усажено узкими пленчатыми прицветниками. Цветки желтые или коричневато-желтые, двух типов: краевые – язычковые, бесполое; срединные – трубчатые, обоополые. В трубчатых цветках чашечка с 2-3 щетинками и венчик с небольшим пятизубчатым отгибом, пять тычинок со сросшимися в трубку пыльниками и проходящий через нее столбик с двураздельным рыльцем.

По мере увеличения мощности особи переходят в средневозрастное генеративное состояние (g_2). Длина корня увеличивается до 40-70 см, высота стебля – до 60-90 см, число боковых корней и побегов возрастает. На верхушках отдельных побегов может формироваться до 3-7 корзинок. Отдельные корзинки по мере отцветания превращаются в соплодия с созревающими семянками.

У старых генеративных особей *B. tripartita* (g_3) длина корня может достигать 80 и более см, высота стебля – 1 м. Особи имеют наибольшее число боковых побегов и листьев. Генеративные органы в основном представлены соплодиями со зрелыми семянками, которые распространяется посредством зоо- и антропохории. Растения полностью засыхают в конце сентября – начале октября.

Монокарпические короткостержнекорневые полурозеточные травы

1. *Diplotaxis cretacea* Kotov. (двурядник меловой), семейство *Cruciferae*. Эндемик меловых обнажений бассейна Дона. Двулетнее, реже однолетнее растение. Облигатный кальцефит, приуроченный к щебнистым склонам с черноземно-карбонатной почвой и рыхлому мелу, не встречается на плотных коренных слоях мела (Хмелев, Кунаева, 1999). В.А. Агафонов (2006) указывает на прохождение по территории области северной границы ареала двурядника, наш и наблюдения позволяют провести контуры данной границы на 20-30 км севернее границы между лесостепью и степью. Онтогенез вида для Средней России описан нами впервые (рис. 4.18, табл. 4.15, 4.16).

Эмбриональный период. Семена (se) мелкие, 0,5-1 мм длиной и шириной, коротко-эллиптические, темно-коричневые.



Рис. 4.18. Онтогенетические состояния *Diplotaxis cretacea*

Таблица 4.15. Морфометрическая характеристика пре- и постгенеративных особей *Helichrysum arenarium* и прегенеративных особей *Diplotaxis cretacea*

Параметры	Онтогенетические состояния						
	<i>Helichrysum arenarium</i>				<i>Diplotaxis cretacea</i>		
	j	im	v	s	j	im	v
Число вегетат. розет. побегов	1±	1,85±	3,3±	4,9±	1±	1±	1±
	0,00	0,13	0,27	0,37	0,00	0,00	0,00
Общее кол-во розет. листьев	4,85±	9,65±	34,25	47±	3,7±	9,0±	12,25±
	0,25	0,66	±1,3	3,56	0,17	0,28	0,43
Длина розет. листьев, см	2,27±	3,05±	4,13±	5,02±	1,55±	3,1±	4,05±
	0,56	0,33	0,11	0,11	0,06	0,09	0,09
Ширина розет. листьев, см	0,34±	0,39±	0,45±	0,53±	0,38±	0,54±	1,69±
	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,06
Диаметр каудекса, см	0,19±	1,52±	2,96±	4,67±	0,16±	0,27±	0,32±
	0,01	0,07	0,15	0,20	0,01	0,05	0,01

Таблица 4.16. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Helichrysum arenarium* и *Diplotaxis cretacea*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Helichrysum arenarium</i>			<i>Diplotaxis cretacea</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число осевых генерат. побегов	3,05± 0,3	7,25± 0,58	5,2± 0,33	1,45± 0,11	3,05± 0,24	4,85± 0,21
Высота осевых генерат. побегов	24,65± 0,87	37,6± 1,56	26,95± 1,08	32,65± 1,04	38,12± 1,10	46,05± 0,92
Число боковых генерат. побегов	–	3,02± 0,13	2,17± 0,06	4,3± 0,38	3,2± 0,22	6,3± 0,30
Кол-во соцветий на особи ¹⁰	66± 5,38	410± 56,35	159,7± 11,51	1,8± 0,17	5,7± 0,26	10,85± 0,43
Кол-во стебл. листьев на особи	59,9± 5,5	291,8± 22,37	144,2± 8,87	6,5± 0,30	7,65± 0,43	12,05± 0,63
Диаметр каудекса, см	3,2± 0,8	9,14± 0,68	7,52± 0,53	0,50± 0,02	0,83± 0,03	1,14± 0,05

Прегенеративный период. Проростки (р). Гипокотиль тонкий, не более 2 мм. Семядоли на черешках длиной до 5-6 мм, лопатчатой формы, длиной и шириной около 3-4 мм. Первый лист обратно-яйцевидный, цельный и цельнокрайный, на верхушке закругленный, к основанию постепенно суженный в черешок до 3 мм длиной. Второй лист овальный, по краю волнистый. Корень тонкий, белый, неветвящийся, длиной до 1 см.

Ювенильные (j) растения имеют розеточный побег из 3-4 овально-эллиптических листьев, по краю волнисто-выемчатых, длиной до 10-15 и шириной до 4-5 мм. Хорошо заметна срединная и крупные боковые жилки. Базальная часть корня диаметром до 0,1 см, он поникает в почву на 3-5 см, нижняя четверть покрыта боковыми корешкам.

У имматурных (im) особей наряду с цельными листовыми пластинками появляются перисто-раздельные листья, размер которых в 1,5-2 раза больше. Черешок до 2 см, как и листовые пластины, он покрыт редкими короткими волосками. Длина главного корня до 6 см, он более интенсивно ветвится.

¹⁰ У *Helichrysum arenarium* учитывалось количество корзинок в щитковидном соцветии.

У виргинильных (v) растений сохраняется главный розеточный побег с 5-7 продолговатыми, перисто-рассеченными листьями, доли их ланцетные, к верхушке более широкие, зубчатые по краям. Диаметр базальной части корня до 3 мм, длина до 10 см. Наши наблюдения показывают, что при оптимальных темпах развития и двулетнем жизненном цикле *D. cretacea* виргинильное состояние наступает в последней трети первого вегетационного сезона, в нем особи зимуют.

Генеративный период. Молодые генеративные растения (g_1) имеют 1-2 разветвленных обычно от основания стеблей, сверху голых, в нижней части с мелкими рассеянными волосками, направленными вниз. Высота стеблей – до 40 см. Листья сосредоточены в нижней части растения, их внешний вид аналогичен листьям виргинилов. Цветки в рыхлых кистях, чашелистики волосистые, до 5 мм длиной, лепестки обратнойцевидные, желтые, к основанию резко суженные в ноготок, длиной 7-10 мм. Корень до 30-40 см длиной, ширина базальной части до 0,5 см.

Средневозрастные растения (g_2) имеют до 5-7 побегов высотой до 50-55 см, ветвистых, почти все цветки в соцветиях открыты. На более нижних участках стебля начинают созревать плоды – стручки длиной до 25-50 и шириной до 1-2 мм, голые, на плодоножках до 5 мм, на верхушке с очень коротким мясистым столбиком. Увеличивается число розеточных листьев. Главный корень в диаметре до 1 см, проникает в почву на 50 и более см, имеются боковые корни 1-3 порядка.

Старые генеративные растения (g_3) характеризуются частичным отмиранием розеточных и стеблевых листьев, массовым созреванием плодов и семян. На верхушке соцветия может сохраняться несколько раскрытых цветков. Некоторые из них не успевают сформировать полноценные плоды до отмирания особи.

Постгенеративный период в онтогенезе *D. cretacea* не выделяется, поскольку после плодоношения растение засыхает полностью. Анализ полученных данных по онтогенетическому развитию двурядника мелового позволяет нам считать отнесение данного вида к многолетникам (Маевский, 2006) ошибочным.

Монокарпические короткостержнекорневые розеточные травы

1. *Erophila verna* (L.) Bess. (веснянка весенняя), семейство *Cruciferae*. Эфемер, облигатный псаммофит (Агафонов, 2006), на территории области часто встречается преимущественно на песчаных и супесчаных почвах, эродированных балочных склонах, в степях. Вид с широким ареалом, отмечен на территории всей Европы (за исключением Крайнего Севера), на Кавказе, в Средней Азии и Средиземноморье. Онтогенез вида для Средней России описан нами впервые (рис. 4.19, табл. 4.17, 4.18). Общая краткая продолжительность онтогенеза позволила выявить сравнительно небольшое количество признаков-маркеров, характеризующих каждое возрастное состояние веснянки.



Рис. 4.19. Онтогенетические состояния *Erophila verna*

Эмбриональный период. Плоды – продолговато-эллиптические стручочки длиной 5-7 и шириной до 3 мм., с хорошо заметной срединной жилкой. В них в два ряда расположены много-

численные мелкие семена (se) 0,6 мм длиной и 0,3-0,6 мм шириной, рыжевато-коричневые, овальные или почти округлые.

Таблица 4.17. Морфометрическая характеристика пре- и постгенеративных особей *Jurinea arachnoidea* и прегенеративных особей *Erophila verna*

Параметры	Онтогенетические состояния						
	<i>Jurinea arachnoidea</i>				<i>Erophila verna</i>		
	j	im	v	s	j	im	v
Число вегетат. розет. побегов	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00	3,16± 0,35	1± 0,00	1± 0,00	1± 0,00
Общее кол-во розет. листьев	3,21± 0,24	4,36± 0,32	5,96± 0,19	15,82± 1,20	2,67± 0,33	5,13± 0,25	8,74± 0,37
Длина розет. листьев с черешком, см	3,31± 0,07	5,73± 0,10	7,77± 0,26	11,54± 0,43	0,37± 0,05	0,54± 0,06	0,77± 0,08
Ширина розет. листьев, см	1,65± 0,01	2,81± 0,05	3,63± 0,09	4,89± 0,13	0,12± 0,01	0,26± 0,01	0,39± 0,03
Диаметр каудекса, см	0,32± 0,02	0,57± 0,02	0,81± 0,07	5,63± 0,37	0,04± 0,01	0,07± 0,01	0,09± 0,02

Таблица 4.18. Морфометрическая характеристика генеративных особей *Jurinea arachnoidea* и *Erophila verna*

Параметры	Онтогенетические состояния					
	<i>Jurinea arachnoidea</i>			<i>Erophila verna</i>		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Число цветоносных побегов	2,53± 0,11	4,87± 0,20	3,43± 0,26	1± 0,00	1,15± 0,13	1,28± 0,22
Высота цветоносных побегов	58,09± 1,17	63,15± 0,93	51,47± 1,25	5,97± 0,24	8,14± 0,47	9,83± 0,35
Общее кол-во розет. листьев	9,94± 0,14	27,48± 0,25	23,70± 0,51	9,20± 0,41	7,43± 0,27	6,54± 0,41
Длина розет. листьев, см	18,43± 0,38	27,42± 0,29	21,17± 0,16	0,91± 0,09	1,06± 0,34	1,13± 0,24
Ширина розет. листья, см	4,78± 0,13	12,63± 0,18	7,03± 0,09	0,42± 0,02	0,43± 0,02	0,44± 0,03
Кол-во соцветий (цвет.) на особи ¹¹	5,61± 0,67	15,43± 1,78	7,32± 0,43	6,17± 0,48	9,63± 0,57	9,97± 0,61
Диаметр каудекса (конодия), см	2,44± 0,17	4,05± 0,37	6,75± 0,27	0,11± 0,01	0,12± 0,01	1,12± 0,02

¹¹ Для наголоватки паутинистой указывалось количество соцветий-корзинок, для веснянки весенней – цветков в соцветии.

Прегенеративный период. Проростки (р) со слабо развитым нитевидным гипокотилем. Семядоли овальные, 1,5-2 мм длиной и 1-1,5 мм шириной, на черешках, равных по длине пластинке. Первый лист на коротком черешке, овальный, до 3 мм длиной и 1,5 мм шириной, с разветвленными волосками. Корень нитевидный, до 5 мм длиной.

Ювенильные (j) растения имеют розетку из 2-3 обратнояйцевидных волосистых листьев, эпикотиль остается неразвитым, розеточные листья плотно прижаты к почве. Длина корня до 1- 1,5 см.

У имматурных (im) особей 4-6 листовых пластин продолговатой формы, опушение возрастает. Диаметр базальной части корня до 1 мм, появляются тончайшие боковые корешки.

Виргинильные (v) растения имеют прикорневую розетку из 8-10 мелких ланцетных сидячих листьев, зубчатых или цельнокрайных, шершавых от двух-трехраздельных волосков на ножках, так же имеется небольшое количество простых волосков. Корень углубляется в почву до 5-6 см, его ветвление увеличивается.

Генеративный период. Из середины розеточного побега очень быстро (в течение нескольких дней) выдвигается безлистная цветоносная стрелка высотой до 7-10 см с извилистой осью соцветия, при основании опушенная ветвистыми волосками. Чашелистики длиной до 2 мм, с опушением. Лепестки венчика длиной 1,5-3 мм, белые, двураздельные. Цветоножки при плодах до 10-20 мм. Уже упомянутая ранее краткость онтогенеза позволяет нам подразделить генеративный период в развитии *E. verna* следующим образом: у молодых генеративных (g_1) растений ось соцветия разветвлена слабо, имеются только открытые цветки и бутоны; у средневозрастных (g) ветвление соцветия выражено более сильно, его нижние ветви держат созревающие стручочки; у старых генеративных (g_3) открытых цветков нет, на месте нижних цветков – созревшие стручочки и перегородки от уже раскрывшихся, выше по оси расположены еще только формирующиеся плоды. Корень слабо ветвится корешками 1-2 порядка, его максимальная длина не превышает 10-15 см. После плодоношения, не позднее середины июня на территории области, растения отмирают полностью.

4.3. Типы онтоморфогенеза стержнекорневых травянистых растений Воронежской области

Характеризуя основные типы онтогенеза и выделенные фазы морфогенеза у растений разных биоморф, авторы коллективной монографии (Ценопопуляции..., 1976, с. 43) заключали: «Накопленный в настоящее время материал по онтогенезу позволяет поставить задачу создания классификации видов по особенностям прохождения большого жизненного цикла... Классификация видов по особенностям прохождения онтогенеза – необходимое теоретическое обоснование при выделении счетных единиц разного ранга и объема в процессе исследования закономерностей регулирования численности и пространственной структуры ценопопуляций».

Массовый многолетний мониторинг типов развития стержнекорневых растений в природных условиях позволяет нам создать подобную классификацию в пределах данной биоморфы. Решению этой задачи предшествовало выявление наиболее существенных морфобиологических признаков особей.

Подчеркнем, что многие исследования подтвердили четкое соотношение понятий «фаза морфогенеза», «возрастное (онтогенетическое) состояние», «возрастной (онтогенетический) период». При этом одна фаза морфогенеза может проходить в течение одного или нескольких онтогенетических состояний или в течение целого периода онтогенеза, причем у разных биоморф эти соотношения резко меняются (Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1995; Денисова, 2006; Османова, 2007, 2009; Асташенков, 2008). В процессе становления и развития стержнекорневой жизненной формы нами выявлено 6 основных типов прохождения растениями большого жизненного цикла с различными вариантами взаимных переходов (рис. 4.20). Соотношение этих изменений с основными периодами онтогенеза (Ценопопуляции, 1976; Онтогенетический атлас ..., 1997; 2000) позволило выделить внутри каждого типа несколько качественно различных фаз морфогенеза.

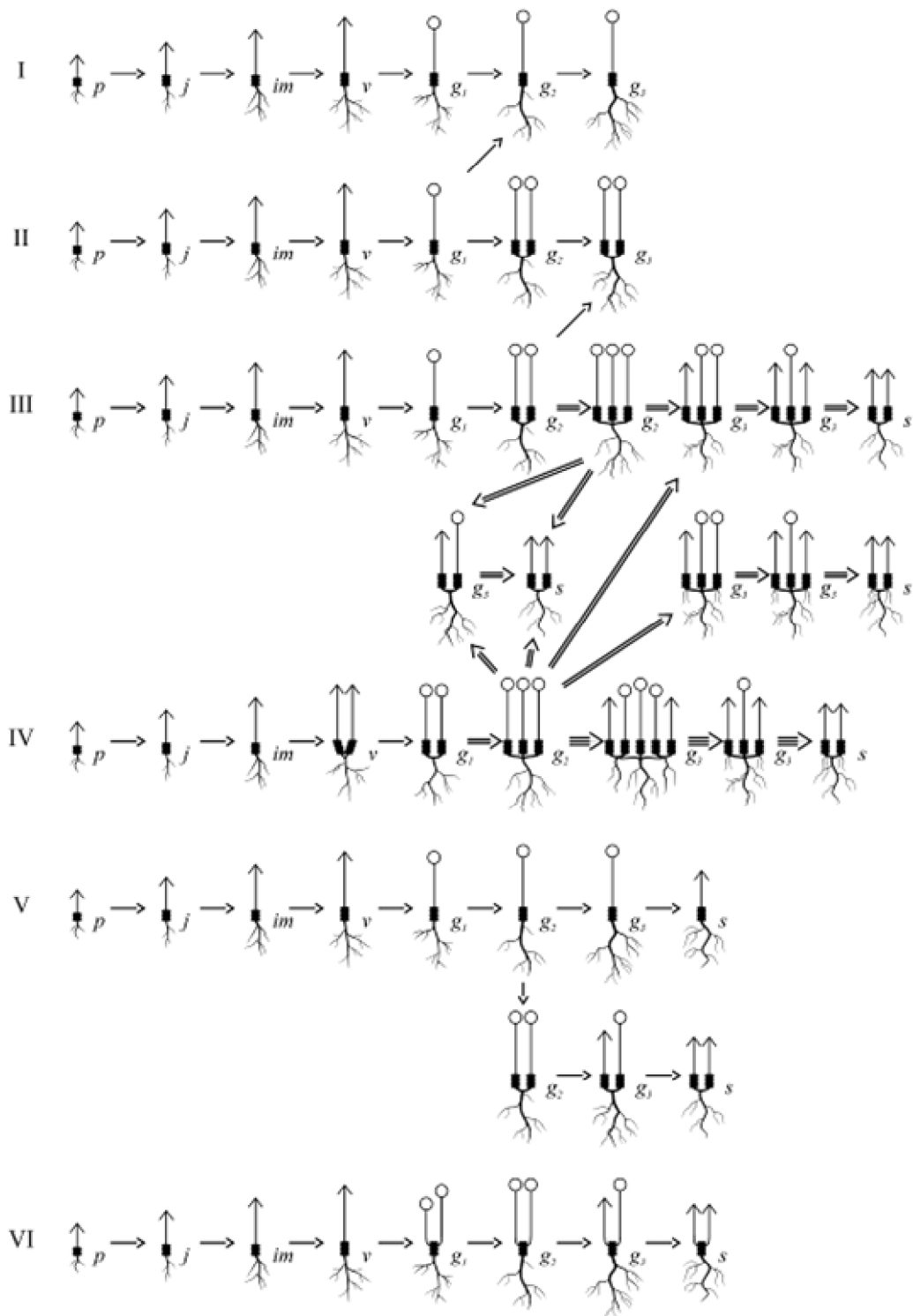


Рис. 4.20. Основные пути хода онтоморфогенеза стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. (I. p-v – первичный побег, g_1 - g_3 – главная ось; II. p-v – первичный побег, g_1 – главная ось, g_2 - g_3 – первичный куст; III. p-v – первичный побег, g_1 – главная ось, g_2 – первичный куст, g_3 -s (1, 2, 3) – рыхлый куст; IV. p-im – первичный побег, v- g_2 – первичный куст, g_3 -s (1) – рыхлый куст, s (2) – рыхлый куст, g_3 -s (3) – рыхлый куст, g_3 (4) – кустящаяся партикула, s (5) – некустящаяся партикула, g_3 (6) – система парциальных кус-

тов, g_3 (7) – парциальный куст s (8) – некустящая партикула; V. p-v – первичный побег, g_1 – главная ось, g_2-s (1) – первичный куст, g_2 (2) – первичный куст, g_3-s (3) – компактный куст; VI. p-v – первичный побег, g_1 – главная ось, g_2-s – первичный куст). Фазы морфогенеза, в которых не отмечается дезинтеграция, соединены одинарной стрелкой; фазы с частичной дезинтеграцией соединены двойной стрелкой; фазы, в которых возможно вегетативное размножение, соединены тройной стрелкой.

I тип. 1). Первичный побег (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. Нарастание моноподиальное, тип биоморфы – моноцентрический. 2). Главная ось (g_1 – g_2) от начала генерации до старения и гибели растения. В течение всей жизни сохраняется моноподиальное нарастание и моноцентрический тип биоморфы. Дезинтеграция отсутствует. Подобное развитие отмечено у большого количества монокарпических однолетних и двулетних растений, способных формировать тонкий конодий и один ортотропный побег, из семейств *Cruciferae*, *Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Solanaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Papaveraceae*, *Cucurbitaceae*, *Amaranthaceae* и др.

II тип. 1). Первичный побег (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы представлены однопобеговыми особями с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. 3). Первичный куст (g_2 – g_3) – от начала симподиального нарастания до старения и гибели. Особи двух и более побеговые с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. Характерен для двулетников, в том числе факультативных, и малолетников без постгенеративного периода. Каудекс расположен компактно. Особи низшего уровня жизненности развиваются по I типу онтогенеза (прилож. 6, рис.1). Отмечен у *Carlina biebersteinii*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Falcaria vulgaris*, *Echium russicum*, *E. vulgare*, *Poterium sanguisopba*, *Medicago lupulina*, *Melandrium album*, *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *Carduus acanthoides*, *C. crispus*, *C. hamulosus*, *C. nutans*, *C. uncinatus*, *Onopordum acanthium*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum* и др.

III тип. 1). Первичный побег (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы представлены однопобеговыми особями с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцен-

трический. 3). Первичный куст (g_2 или g_2-g_3) – от начала симподиального нарастания до возможного окончания генерации или появления неспециализированной дезинтеграции.

Особь двух- и многопобеговые с симподиальным типом нарастания. Тип биоморфы – моноцентрический. Каудекс расположен компактно. Далее в течении III типа онтогенеза стержнекорневых травянистых растений нами выявлено четыре варианта развития особей.

При первом варианте окончание генерации совпадает с гибелью особи, т.е. фаза первичного куста является заключительной. Обычно такое развитие наблюдается у особей низшего уровня жизненности или в нетипичных для вида условиях обитания. При втором – четвертом вариантах наступает 4 фаза морфогенеза – рыхлый куст (g_3-s или s) – от образования вторичных вегетативных розеточных побегов до гибели; при этом в случае второго варианта развития старое генеративное возрастное состояние не наблюдается, особи сразу вступают в краткий постгенеративный период. Обычное подобное развитие отмечалось нами у особей низкого уровня жизненности.

В случае третьего варианта отмечается g_3 -состояние, но не очень продолжительное. Особи многопобеговые с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Тип биоморфы – моноцентрический. Многоглавый каудекс расположен рыхло. Четвертый вариант развития особей так же предполагает наступление IV фазы морфогенеза – рыхлого куста, но более длительной во времени и сопровождающейся еще большим разрыхлением каудекса. Высота его отдельных глав может увеличиваться до 5-8 см, однако в течение всей жизни особи сохраняется целостность структуры, что позволяет говорить о частичной поздней неспециализированной дезинтеграции (Ценопопуляции ..., 1976), под которой, применительно к стержнекорневым видам, мы понимаем частичную партикуляцию особи, выраженную в обособлении отдельных глав каудекса. Тип биоморфы – моноцентрический. Все перечисленные варианты, одновременно у различных особей одного и того же вида в зависимости от фитоценологических и экологических условий, отмечены у многочисленной группы поликарпических растений: *Thesium arvense*, *Rumex*

thyrsiflorus, *R. crispus*, *R. confertus*, *Arenaria serpyllifolia*, *Silene chlorantha*, *S. multiflora*, *S. sibirica*, *Gypsophila paniculata*, *G. altissima*, *G. litwinowii*, *Dianthus arenarius*, *Pulsatilla patens*, *P. pratensis*, *Potentilla argentea*, *Amoria montana*, *Anthyllis macrocephala*, *Lotus corniculatus*, *Astragalus dasyanthus*, *A. austriacus*, *A. onobrychis*, *Oxytropis pilosa*, *Ononis arvensis*, *Onobrychis arenaria*, *Polygala sibirica*, *P. comosa* *P. cretacea*, *Euphorbia semivillosa*, *E. seguieriana*, *E. stepposa*, *Pimpinella saxifraga*, *P. tragium*, *Eryngium planum*, *Xanthoselinum alsaticum*, *Marrubium vulgare*, *M. praecox*, *Nepeta cataria*, *N. pannonica*, *Phlomis pungens*, *Salvia verticillata*, *S. nutans*, *Stachys recta*, *Asperula cynanchica*, *Cephalaria litwinowii*, *C. uralensis*, *Knautia arvensis*, *Scabiosa ochroleuca*, *Cichorium intybus*, *Echinops ruthenicus*, *E. sphaerocephalus*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Centaurea ruthenica*, *C. scabiosa*, *Taraxacum serotinum*, *T. officinale*, *T. bessarabicum* и др. (прил. 6, рис. 2, 3).

IV тип. 1). Первичный побег (p–im) – от начала прорастания до начала симподиального ветвления. Вегетативные однопобеговые особи с моноподиальным типом нарастания. 2). Первичный куст (v–g₂) – от начала симподиального ветвления особей до начала постренеративной вегетации. Особи преимущественно многопобеговые с компактным каудексом и моноцентрическим типом биоморфы. Далее возможно наступление еще одной или нескольких фаз морфогенеза в пяти различных вариантах. Первый, второй и третий варианты уже описаны нами как возможное развитие особей III типа онтогенеза. Эти варианты предполагают наступление 3 фазы морфогенеза – рыхлого куста (g₃–s или s), который в зависимости от особенностей развития особей может иметь различный морфологический облик (прилож. 6, рис.4). Подчеркнем, что переход от моноподиального к симподиальному ветвлению у одних видов может происходить только после начала репродукции, тогда как у других – и в прегенеративном, и в генеративном периодах. Соответственно для многих стержнекорневых травянистых видов третий и четвертый типы онтогенеза могут протекать параллельно, в частности, нами отмечено подобное развитие у *Limonium tomentellum*, *L. platyphyllum*, *L. sareptanum*, *Goniolimon tataricum*, *Pulsatilla patens*, *P. pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *P. tragium*, *Echinops ruthenicus*, *E. sphaerocephalus*, *Helichrysum arenarium* и др.

Четвертый вариант развития особей IV типа онтогенеза предполагает вслед за фазой рыхлого куста наступления еще 2 фаз морфогенеза. 4). Кустящаяся партикула (g_3). От начала постгенеративной вегетации до окончания генерации. Особи многопобеговые, с многоглавым рыхло расположенным каудексом. Возможно усиленное разрастание боковых скелетных корней вследствие полного или частичного отмирания главного корня (прилож. 6, рис. 4). Тип биоморфы – неявнополицентрический с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией особи. Подчеркнем, что центры разрастания особи находятся очень близко и обычно не обособляются друг от друга в течение всего онтогенеза. В редких случаях нами было отмечено отделение дочерних партикул от материнской особи вследствие перегнивания тканей в месте присоединения главы каудекса. Сама партикула при этом не разрасталась и сохраняла возрастной уровень материнского растений. 5). Некустящаяся партикула – от завершения генерации до гибели растения. Все структурные характеристики сохраняются с учетом морфологических изменений, свойственных постгенеративному периоду. Подобный вариант развития отмечался нами у отдельных особей *Salvia verticillata*, *S. tesquicola*, *S. nutans*, *Pulsatilla patens*, *P. pratensis* и др. (прилож. 6, рис. 4).

Наиболее нетипичным для объектов нашей работы является пятый вариант развития особей внутри IV типа онтогенеза, при котором возможно возникновение явнополицентрического типа биоморфы (Ценопуляции ..., 1976). Сразу оговоримся, что облигатно корнеотпрысковых растений со стержневым корнем в природе существует достаточное количество, однако, исходя из авторского видения данной работы и поставленных в ней задач, такие виды изначально не рассматривались в качестве объектов наших исследований. Но по мере изучения особенностей биологии стержнекорневых видов области и знакомства с литературными данными (Исайкна, 1974; Зиман, 1976; Рысин, Рысина, 1987; Жукова, 1995; Османова, 2007, 2009 и др.) мы все больше убеждались в факультативной корнеотпрысковости отдельных видов. Поскольку она проявлялась лишь в определенных случаях и зависела от эдафических и фитоценологических условий, мощности особей и

т.п., было решено включить данные виды в объекты исследования, а формирование явнополицентрической биоморфы рассмотреть как один из вариантов развития, подчеркнув тем самым поливариантность онтогенеза стержнекорневых особей.

В этом случае вслед за фазой рыхлого куста наступает 4 фаза морфогенеза – система парциальных кустов – от начала вегетативного размножения до полного укоренения дочерних партикул. Особи многопобеговые с симподиальным типом нарастания и частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Тип биоморфы – явнополицентрический. 5). Парциальный куст – от полного отделения дочерних партикул до окончания генерации. Особи многопобеговые с симподиальным типом нарастания и полной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Тип биоморфы – моноцентрический, поскольку отделившиеся партикулы легко принять за обособленные взрослые особи. Каждая из этих особей, в свою очередь, может развиваться по первым трем вариантам данного IV типа онтогенеза. 6). Некустящаяся партикула – от завершения генерации до гибели растения. Подобное развитие особей отмечено нами у *Helichrysum arenarium* на рыхлых песках (тогда как на каменистых и меловых почвах развитие вида идет по первым трем вариантам IV типа онтогенеза), у *Salvia verticillata* (рис. 4.21, прилож. 6, рис. 4,5), *Nonea rossica* и *Rumex confertus* при развитии на обработанных почвах агроценозов. Ряд авторов (Котт, 1961; Былова, 1974; Османова, 2007, 2009) отмечают подобную поливариантность онтогенеза для *Falcaria vulgaris*, *Bunias orientalis*, *Plantago lanceolata*, и др. По мнению И.С. Михайловской (1981), благоприятными условиями для проявления корнеотпрысковости являются хорошая аэрация, водоснабжение и избыток питательных веществ.

V тип. Первичный побег (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы представлены однопобеговыми особями с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. 3). Первичный куст (g_2 –s) – от начала симподиального нарастания до естественной гибели особи. Тип нарастания – симподиальный, но на протяжении всей жизни особи сохраняют наличие лишь одного побега, в генеративном состоянии – ортотропного полурозеточного, в постгенеративном – розеточного. Особи с

симподиальным типом нарастания. Тип биоморфы – моноцентрический. Каудекс очень компактный. Вторым вариантом развития особей предполагается более непродолжительную фазу первичного куста (представленную лишь однопочковыми особями g_2), вслед за которой начинается 4 фаза морфогенеза – компактный куст (g_3-s) – от начала постгенеративной вегетации до естественной гибели. В этом случае у g_3 -особей одновременно с ортотропным присутствием 1-2 розеточных побегов, многоглавость каудекса сохраняется и в сенильном состоянии. В отличие от рыхлого куста, у компактного не бывает более 2 генеративных побегов. Ветвление симподиальное, тип биоморфы – моноцентрический. Дезинтеграция отсутствует. V тип онтогенеза характерен для *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Verbascum phoeniceum* и др. видов.



Рис. 4.21. Особенности формирования онтобиоморфы шалфея мутовчатого в зависимости от структуры почвенного субстрата. Появление (1) и последующее разрастание (2) особи полицентрического типа на вспаханной почве. 3 – формирование особи моноцентрического типа на меловом щебне

VI тип отмечен у видов, сохраняющих моноподиальный тип ветвления и моноцентрический тип биоморфы на протяжении всей жизни. 1). Первичный побег ($p-v$) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков в пазухах листьев вегетативных побегов. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Вегетативные побеги продолжают нарастать моноподиально, а из пазух их листьев появляются олиственные или безлистные цветущие побеги. После плодоношения они отмирают и не принимают участия в образовании каудекса. Формирование последнего происходит за счет развития осевой части моноподиальных побегов. 3). Первичный куст (g_2-s) – от начала ветвления кау-

декса до отмирания особи. Среди стержнекорневых растений области к ним относятся: *Amoria montana*, *Trifolium pratense*, *Plantago media*, *P. lanceolata*, *P. maxima*, *P. urvillei* и др.

Соотнося рассмотренную классификацию типов онтогенеза с предложенной ранее Л.А. Жуковой (1983в,1995) для травянистых растений и полукустарничков, отметим, что выявленные варианты развития особей вписываются в I надтип, А- и Б-типы, которые характеризуют развитие одного поколения особи семенного происхождения, как с наличием постгенеративного периода, так и без него, с возможностью старческой партикуляции, которая не приводит к омоложению, а заканчивается естественной гибелью особи. Предложенная нами степень детализации типов онтоморфогенеза позволяет наглядно представить, насколько справедливо предложенное Л.А. Жуковой учение о поливариантности развития растений, согласно которому онтогенетическое развитие особей одного вида может существенно отличаться как по морфологическим, так и по динамическим характеристикам.

Подводя итог описанию типов онтогенеза стержнекорневых травянистых растений, подчеркнем, что непрерывность процессов морфогенеза и варьирование в различных экологических ситуациях темпов развития предопределяет для каждой растительной особи конкретную программу развития. При этом онтогенез одно- и малолетних растений имеет более жесткую программу и может идти по одному – двум вариантам, тогда как программа развития многолетних видов более лабильна и может реализовываться как минимум по двум, а как максимум – по четырем-пяти вариантам онтоморфогенеза в зависимости от биологии вида, эколого-ценотических условий, мощности особей и других внешних и внутренних факторов.

ГЛАВА 5. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ СТЕРЖНЕКОРНЕВОЙ БИОМОРФЫ

Термином «популяция» в демографических исследованиях обозначается совокупность особей одного вида, совместно живущих на определенной территории, связанных между собой отношениями родства (потоком поколений), системой взаимоотношений и отграниченных от других подобных совокупностей (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Восточноевропейские..., 2004а). В частности, М.В. Марков (1987) определяет популяцию растений как множество особей, связанных между собой и со средой обитания в сложный комплекс. В большинстве случаев реальные границы скоплений особей вида распознать трудно или невозможно, тогда популяцией называют совокупность особей исследуемого вида в рамках пространства, ясно ограниченного границами некоторого природного объекта (Восточноевропейские ..., 2004а,б). В свою очередь, совокупность особей вида в границах фитоценоза называют «ценопопуляцией» (ЦП). Предлагая данный термин, В.В. Петровский (1961) уточняет, что он аналогичен понятию «видовая популяция» Т.А. Работнова (1950а) и «геоботаническая популяция» Б.А. Быкова (1957).

Согласно современным представлениям (Злобин, 1989, 1996; Жукова, 1995; Восточноевропейские ..., 2004а,б; Морозова, 2010 и др.), основным критерием для оценки состояния популяций является их структура – возрастная, виталитетная¹², пространственная, половая, генетическая и др. В ЦП многолетних растений различия определяются прежде всего возрастными (онтогенетическими) особенностями и показателями мощности. Анализ возрастного состава популяций позволяет разделить непрерывный процесс индивидуального развития особей на периоды, отличающиеся по биологическим, экологическим и физиологическим характеристикам, а анализ варьирования биометрических показателей растений одного и того же вида и онтогенетического состояния определяет соответствие конкретных условия обитания эколого-ценотическому оптимуму вида. Именно

¹² «Виталитет» - жизнённость (Миркин и др, 1986)

поэтому изучение структуры и механизмом функционирования ЦП в последнее время является неотъемлемой частью большинства экологических и геоботанических исследований.

Как справедливо замечают популяционные ботаники (Жукова, 1995; Восточноевропейские ..., 2004а,б и др.), основой для исследования состава и структуры популяций является способность видеть в природе отличающиеся друг от друга по многим параметрам организмы одного вида. Реализуя принципы системного подхода, мы использовали популяции выявленных ранее стержнекорневых видов для оценки онтогенетического состава, мощности развития и особенностей пространственного размещения особей.

5.1. Онтогенетическая структура

Онтогенетическая (возрастная) структура (возрастной спектр) представляет собой важнейшую популяционную характеристику. Эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость (Заугольнова, Смирнова, 1978; Ценопопуляции..., 1988). Онтогенетическая структура является интегральным показателем состояния ЦП растений. Она определяется (Ценопопуляции..., 1988; Кияк и др., 1991) индивидуальными свойствами видов (характером и продолжительностью онтогенеза, особенностями возобновления), ценотическими условиями и этапом большой волны развития ценопопуляций. Возрастной состав ЦП в наибольшей степени обусловлен характером онтогенеза вида. В свою очередь, онтогенез определяется как особенностями поведения вида, так и ценотическими условиями.

Таким образом, возрастной состав ценопопуляций отражает ее состояние в данных ценотических условиях в определенный период. В коренных фитоценозах онтогенетическая структура компонентов относительно стабильна (дефинитивные ЦП), а в кратковременно производных сообществах она претерпевает направленные изменения (сукцессивные ЦП). В зависимости от этапа развития ЦП ее можно отнести к инвазионной (внедрение вида), нормальной – молодой, зрелой или стареющей (закрепление в фитоценозе) или регрессивной (выпадение из ценоза) (Уранов, Смирнова, 1969).

Возрастной состав популяций растений можно рассматривать в двух аспектах: а) соотношение элементов с разным календарным возрастом; б) соотношение элементов разных возрастных состояний (разного биологического возраста).

Аналізу возрастного состояния популяций растений с применением методов определения календарного возраста посвящено довольно небольшое количество работ (Работнов, 1945, 1950 б; Tamm, 1972 а, б; Нечаева, Приходько, 1966; Harper, White, 1974; Sarukhan, Harper, 1974; Falinska, 1985, 1995). Связано это с тем, что у большинства травянистых растений определение календарного возраста затруднено или вообще невозможно из-за постоянного обновления их многолетней побеговой системы (Работнов, 1945, 1947; Заугольнова, Смирнова, 1978; Скользнева, 1996; Смирнова и др., 2002; Восточноевропейские ..., 2004а). Кроме того, разные особи одного и того же вида достигают конкретного онтогенетического состояния в разном календарном возрасте.

В связи с этим более традиционным в ботанических работах популяционного характера является исследование возрастного состава ценопопуляций по этапам онтогенетического развития (поэтому в работах последнего времени термины «возрастное состояние», «возрастная структура» постепенно замещаются терминами «онтогенетическое состояние», «онтогенетическая структура» [Работнов, 1989; Онтогенетический атлас..., 1997, 2000, 2002; Смирнова и др., 2002], поскольку первые понятия связаны с календарным возрастом, а вторые – с биологическим). В основе такого подразделения лежит представление о качественных морфобиологических преобразованиях особи в течение онтогенеза (Кренке, 1940; Работнов, 1950а; Уранов, 1975), что позволяет выделить в ЦП растений различных биоморф идентичные в биологическом и экологическом отношении возрастные группы особей. А.А.Уранов (1960) назвал соотношение особей разных возрастных групп возрастным спектром ЦП, который может служить интегральной характеристикой возрастной структуры ЦП. Определение онтогенетического состояния важно еще и потому, что разные особи одного и того же вида достигают определенного онтогенетического состояния в разные календарные сроки, но поскольку они находятся на одном и том

же этапе индивидуального развития, роль их в популяции и ценозе одинакова (Ценопопуляции..., 1988). При таком подходе становится возможным сопоставление возрастной структуры как однолетних, так и многолетних растений разных жизненных форм и таксономических групп.

Возрастная структура ЦП в определенный момент времени ее развития называется возрастностью (Жукова, 1967 а,б; Уранов, Григорьева, 1975) и характеризуется определенным количественным соотношением особей каждой возрастной категории. А.А.Уранов и О.В.Смирнова показали (1969), что отношение подростка к состарившейся части в популяции может меняться от $-1 \leq M \leq +1$, где M – показатель возрастности, рассчитанный по формуле:

$$M = \frac{R - r}{R + r}, \text{ где } R = \sum_{g_3}^s ; r = \sum_p^{g_3}$$

Чем показатель возрастности ближе к -1, тем популяция моложе, чем ближе к +1, тем она старше. Обычно для определения возрастности пользуются некоторым диапазоном величин, принимая шкалу отношения подростка к состарившимся в следующем виде: $M > 2$; $2 \geq M \geq 1$, $M < 1$. В первом случае подросток явно преобладает, во втором случае участие подростка в ЦП примерно близко к участию состарившихся особей и в третьем количество состарившихся особей превышает количество подростка.

По положению абсолютного максимума в спектре возрастных состояний определяется тип спектра, в основе которого лежит отличие по структурным признакам. Если абсолютный максимум приходится на молодые особи (от j до g_1), то такой тип спектра называется левосторонним. Для правостороннего типа спектра характерно преобладание стареющих и старых особей (от g_3 до s). Промежуточный (центрированный) тип спектра характеризуется максимумом на средневозрастных генеративных особях g_2 (Заугольнова, Смирнова, 1978; Скользнева и др., 2003).

Оценивая соотношение взрослых особей и подростка в ЦП, Т.А. Работнов (1950а) предложил выделять инвазионные, нормальные и регрессивные популяции. Затем было предложено (Жукова, 1967б, Уранов, Смирнова, 1969) нормальные ЦП клас-

сифицировать по абсолютному максимуму онтогенетических групп взрослых особей.

Важными популяционными параметрами являются индекс возобновления (I_B) (Жукова, 1987) и индекс старения (I_C) (Глотов, 1998). Первый отражает долю подростка (или сколько потомков в данный момент времени приходится на одну генеративную особь), второй – долю участия состарившейся фракции в общей выборке. Индекс возобновления (I_B) характеризует интенсивность самоподдержания популяции и рассчитывается по формуле:

$$I_B = (j + im + v)/(g_1 + g_2 + g_3)$$

где j – число ювенильных растений на 1 м^2 ; im – число иматурных растений на 1 м^2 ; v – число виргинильных растений на 1 м^2 ; g_1, g_2, g_3 – число генеративных растений на 1 м^2 .

Индекс старения (I_C) рассчитывается по формуле:

$$I_C = (M_{ss} + M_s) / (M_j + M_{im} + M_v + M_g + M_{ss} + M_s) \cdot 100\%,$$

где M – численность каждой возрастной группы.

Для оценки ЦП стержнекорневых видов была также использована классификация «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). Она основана на средних оценках возрастности (Δ) и средней эффективности (ω). «Дельту» автор интерпретирует как средневзвешенное значение возрастности, в котором «весом» является доля растений определенного возрастного состояния; «омегу» – как среднюю энергетическую эффективность, энергетическую нагрузку на среду, вызванную «средним» растением.

Исследованиями ряда авторов (Работнов, 1950а; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Gatzuk et al., 1980; The population structure..., 1985; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Смирнова и др., 2002) было показано, что для характеристики этапов развития растений логично использовать термины и общую концепцию дискретного описания онтогенеза. При этом существенно, что для описания используется представление о биологическом (а не календарном) возрасте, тем самым онтогенез представляется как процесс перехода растения из одного онтогенетического состояния в другое. В современной популяционной литературе при описании полного онтогенеза широко используется периодизация, включающая десять онтогенетических состояний (глава 2, стр. 28). Каждое из состояний рассматрива-

ется как узловым моментом развития, отличающийся особенностями морфогенеза, определенными отношениями новообразования и отмирания, морфологическими маркерами, спецификой физиолого-биохимических процессов (Жукова, 2002).

К настоящему времени онтогенетическая структура ЦП цветковых растений изучена достаточно полно (Трулевич, 1960; Шорина, 1967 б; Заугольнова, 1968; Воронцова, 1971; Работнов, Саурин, 1971; Ермакова, 1972; Пошкурлат, 1973; Уранов, Григорьева, 1975; Воронцова, Жукова, 1976; Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1980; Смирнова, 1987; Обидов, 1988; Былова, 1991; Курченко, 1991; Тимошок, Паршина, 1992; Похабова, 1992; Скользнев, 1996; Кирик, 1999; Олейникова, 1999; Денисова, 2006; Османова, 2007, 2009; Пичугина, 2007; Асташенков, 2008; Олейникова, Ильичева, 2008а; Горнов, 2008; Селютина и др., 2008; Черемушкина и др., 2008; Ильичева, 2009; Щеглова, 2009; Жмудь и др., 2011 и др.). Эти исследования в широком диапазоне географических, экологических и фитоценологических условий показали, что ЦП вида на протяжении ареала способны сохранять основные черты онтогенетической структуры (Заугольнова, 1976). При этом может наблюдаться несколько вариантов возрастных спектров, которые характеризуются разным соотношением в ЦП признаков “молодости-старости” (Уранов, Смирнова, 1969).

На основании анализа онтогенетических спектров вида, полученных либо в разных частях ареала и различных местообитаниях, либо в некотором более узком диапазоне условий существования, можно установить такой вариант (или варианты) спектра, который наиболее часто встречается у данного вида. Такой спектр называют базовым (Заугольнова, 1976). Для видов с широкой экологической и фитоценотической амплитудой может наблюдаться несколько вариантов базового спектра в различных условиях обитания. При определении базового спектра обращают внимание на постоянные соотношения во взрослой, наиболее стабильной части ЦП, поскольку в молодой части популяции (особенно для p , j , im) возможно существенное сезонное и погодичное варьирование численности особей. В то же время для построения возрастных спектров популяций необходимо учитывать численность всех возрастных групп.

Оценка обширного фактического материала позволила О.В. Смирновой с соавторами (Смирнова и др., 2002) представить имитационные модели онтогенезов растений различных жизненных форм и динамики их популяций. Рассматривая онтогенез растений как явление, протекающее во времени и пространстве, авторы посредством серии компьютерных экспериментов исследовали влияние параметров онтогенеза на формирование возрастной и пространственной структуры популяций модельных растений. Проведенные вычислительные эксперименты показали существенное влияние биоморфы и степени омоложения дочерних рамет модельных видов на формирование возрастной структуры популяций. Так, в результате моделирования популяций моноцентрических растений формируется четко выраженный левосторонний онтогенетический спектр с абсолютным максимумом на группе молодых растений за счет семенного способа самоподдержания популяции. Для модельных популяций неявнополицентрических растений без омоложения рамет характерен бимодальный возрастной спектр с максимумами на молодой и старой частях популяции.

Рассматривая ЦП как структурные элементы фитоценозов, Т.А. Работнов (1984) отмечает, что каждая ценотическая популяция характеризуется числом особей, входящих в ее состав и соотношением групп особей, отличающихся по возрастному и жизненному состоянию. Любой вид, если он входит в состав нескольких фитоценозов, представлен в них особыми ЦП.

Численность и состав особей в популяциях также тесно связаны с прошлым и настоящим ценозов (Работнов, 1950а, 1984; Кияк и др., 1991). Данные характеристики обусловлены как биологическими свойствами вида, так и характером экотопа и биологической среды и зависят от длительности периода, в течение которого вид существует в ценозе (Воронцова, 1971; Заугольнова, 1971; Ермакова, 1972; Григорьева, 1974; Смирнова, 1974; Шорина и др., 1976). Еще на первых этапах изучения возрастной структуры ряд исследователей (Шорина и др., 1976; Ценопопуляции..., 1976) высказали предположение, что понятие базового спектра для видов-эксплерентов не вполне приемлемо, так как их ЦП большей частью находятся в сукцессивном со-

стоянии. В дальнейшем нами было показано (Никулин, Олейникова, 1998; Олейникова, 1999, 2004, 2006; Хмелев и др., 2003; Никулин и др., 2004; Олейникова, Ильичева, 2008б), что наличие и численность тех или иных возрастных групп в онтогенетическом спектре видов-эксплеренов находятся в прямой зависимости от эколого-фитоценологических условий, в которых расположена ЦП. Онтогенетические спектры имеют адаптивный характер и заметно меняются в зависимости от условий внешней среды и антропогенного воздействия, отражая флуктуационный характер динамических процессов в фитоценозах. На основе многолетних наблюдений нами было предложено (Олейникова, 1999) для видов, в популяционном поведении которых преобладают черты эксплерентности, вместо базового выделять определенный тип возрастного спектра, характерный для конкретного диапазона условий, в котором находится ЦП.

Для изучения онтогенетической и пространственной структуры, численности и плотности ЦП стержнекорневых видов различных моделей структурной организации на территории области было выбрано 32 растительных сообщества, в состав которых входили как монокарпические, так и поликарпические стержнекорневые виды. Следует подчеркнуть, что в составе одного сообщества изучались популяции разных видов, что в конечном итоге позволило составить более полное представление о горизонтальной структуре выбранных фитоценозов и протекающих в них динамических изменениях. Эколого-фитоценологическая характеристика выбранных сообществ приведены в приложении 2 и 3 (совокупно в двух таблицах охарактеризованы 39 участков, однако 7 были использованы повторно, поэтому общее количество сообществ – 32), геоботаническое описание – в приложении 4. Усредненные онтогенетические спектры ЦП модельных видов даны в приложении 5.

В качестве модельных выступали стержнекорневые виды не только различных моделей структурной организации, но и разных типов жизненной стратегии: *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Pimpinella tragium*, *Phlomis pungens*, *Salvia nutans*, *S. tesquicola*, *Helichrysum arenarium*, *Cichorium intybus*, *Falcaria vulgaris*.

Онтогенетический состав ЦП каждого из выбранных модельных видов, произрастающих в нескольких сообществах, был

подробно проанализирован. На основе полученных результатов были построены спектры онтогенетических состояний (возрастные спектры по А.А. Уранову, 1975).

Онтогенетическая структура *Eryngium campestre* (ПДП) была изучена в 5 ЦП (ЦП 1 – м/о 9, ЦП 2 – м/о 7, ЦП 3 – м/о 10, ЦП 4 – м/о 12, ЦП 5 – м/о 14, прилож. 2,4,5). Отметим, что по территории области проходит северная граница ареала вида (Агафонов, 2006), которая, согласно нашим наблюдениям, почти полностью совпадает с проходящей с запада на восток по реке Тихая Сосна и далее в направлении Лиски – Каменная степь – Новохоперск – Поворино границей между лесостепью и степью. При исследовании онтогенетической структуры наибольший интерес вызывали ЦП 3, 4 и 5, как расположенные наиболее близко к северной границе ареала вида.

Установлено (рис. 5.1.), что все 5 ЦП полночленные, в трех четко выражен левосторонний онтогенетический спектр; локальный максимум в основном приходится на средневозрастные генеративные особи. В ЦП 5 локальный максимум отмечен на старых генеративных особях. Левосторонний характер спектров обусловлен прежде всего семенным типом самоподдержания ЦП. Колебания численности особей в пределах фракций связано с различной приживаемостью проростков в годы исследований. Сравнительно небольшая доля молодых генеративных растений обусловлена особенностями онтогенеза синеголовника – в этом возрастном состоянии особи обычно пребывают лишь 1-2 года тогда как в средневозрастном и старом генеративном – 4-6 (до 10) и 2-5 лет соответственно. В то же время молодая часть спектра весьма динамична, и абсолютные максимумы могут приходиться на любую из онтогенетических групп, что объясняется неравномерностью инспермации и приживаемости всходов. Неоднократно отмечалось (Злобин, 1984; Жукова, 1995; Олейникова, 1999; Хмелев и др., 2002), что 95 % всех смертей у растений приходится на семена, проростки и ювенильные особи.

В ЦП 2 и 3 отмечен бимодальный онтогенетический спектр, что указывает, наряду с ежегодным семенным возобновлением и хорошей приживаемостью проростков, на большую продолжительность пребывания особей в средневозрастном ге-

неративном состоянии, а значит, косвенно свидетельствует об оптимальных темпах развития особей в популяции.

Для оценки интенсивности самоподдержания ЦП рассчитывали индекс восстановления I_r и индекс старения I_c (табл. 5.1.) Анализ популяционных параметров позволяет утверждать, что все исследованные ЦП успешно возобновляются в настоящее время; наиболее высокие показатели индекса восстановления и наибольшее относительное число особей прегенеративной фракции (77%) наблюдалось в ЦП 1. Отметим, что некоторые локусы ЦП 1 совсем не содержали старых генеративных и сенильных растений, что указывает на их сравнительно недавнее возникновение. Действительно, наши наблюдения, проводимые на этой территории с 1993 года, позволяют утверждать, что численность данной ЦП синеголовника возросла за это время в несколько раз. В ЦП 5 доля особей прегенеративной фракции также значительна (почти 57%), но одновременно отмечены и максимальные значения индекса старения. В этой ЦП мы выделяли два основных типа популяционных локусов – одни не содержали сенильных растений, то есть подобные ЦП 1, тогда как вторые были представлены большей частью средневозрастными, старыми генеративными и сенильными растениями.

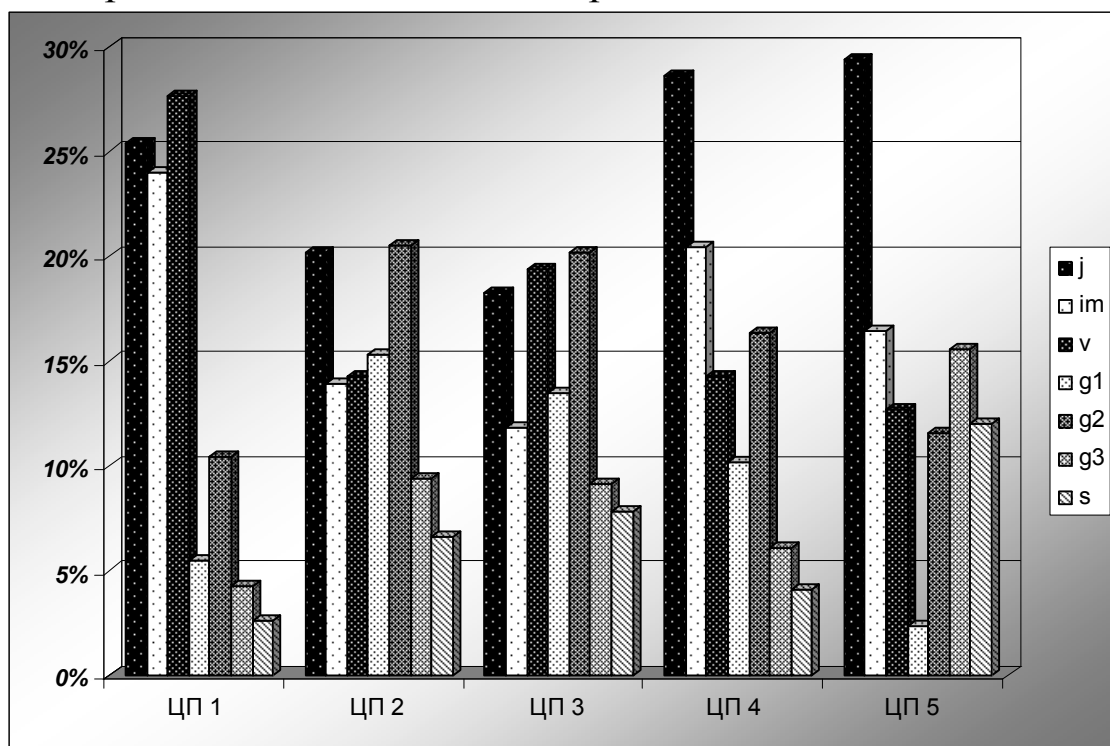


Рис. 5.1. Онтогенетическая структура ЦП *Eryngium campestre*

Очевидно, здесь имеет место наложение двух «волн» – более молодой и старой по времени ЦП, между которыми в какой-то временной отрезок возобновление практически отсутствовало или произошла массовая гибель особей прегенеративной фракции.

Таблица 5.1. Демографические параметры ЦП модельных видов

Номера ЦП	1	2	3	4	5
<i>Eryngium campestre</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	33,8	19,2	23,6	7,3	26
I_e	3,83	1,07	1,16	1,94	1,83
I_c	2,71	6,59	7,79	4,08	12,59
<i>E. planum</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	78,25	37,00	31,75	36,3	20,75
I_e	1,65	1,74	1,81	1,79	1,99
I_c	4,89	5,41	8,55	6,18	3,14
<i>Salvia nutans</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	40,48	92,90	71,35	38,26	40,32
I_e	1,01	1,62	1,57	1,50	1,63
I_c	11,50	6,97	7,46	5,23	9,65
<i>S. verticillata</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	36,8	56,35	33,05	37,5	20,43
I_e	0,97	0,93	0,98	1,23	0,96
I_c	5,59	7,67	8,36	6,69	10,27
<i>Pimpinella tragiun</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	9,92	50,45	44,17	44,53	42,35
I_e	0,45	1,41	1,08	1,58	1,17
I_c	4,76	9,65	4,63	8,94	8,11
<i>Phlomis pungens</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	3,74	4,65	2,97	6,43	5,35
I_e	1,66	3,51	4,90	5,36	3,59
I_c	4,16	3,33	0	7,5	5,94
<i>Helichrysum arenarium</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	7,83	21,36	27,60	23,35	11,31
I_e	2,42	1,33	1,64	1,97	2,64
I_c	5,16	14,78	15,76	7,71	4,87
<i>Falcaria vulgaris</i>					
Ср. плотность, шт./м ²	54,43	35,75	53,50	26,17	52,05
I_e	2,30	1,13	2,73	1,17	2,31
I_c	–	–	–	–	–

В этой же ЦП отмечена и самая высокая доля сенильных растений (I_c) – более 12%. Подчеркнем, что все изученные ЦП, в

том числе и 3, 4 и 5, расположенные наиболее близко к границе ареала вида, содержали все онтогенетические группы. Сравнение популяционных характеристик всех 5 ЦП позволяет нам утверждать, что пограничное положение отдельных популяций не является лимитирующим фактором их развития.

Еще один модельный вид, так же из рода синеголовник, – *E. planum* (ПДП) – распространен на всей территории Воронежской области более равномерно (Камышев, Хмелев, 1976), поэтому нашими наблюдениями были охвачены, в отличие от предыдущего вида, и более северные сообщества (ЦП 1 – м/о 1, ЦП 2 – м/о 2, ЦП 3 – м/о 16, ЦП 4 – м/о 10, ЦП 5 – м/о 9, прилож. 2,4,5). Во всех ЦП отмечены (рис. 5.2) левосторонние онтогенетические спектры с преобладанием ювенильных, виргинильных или имматурных (ЦП 1) особей. Локальный максимум отмечен на средневозрастных генеративных особях, но в ЦП 1-4 различия в количестве особей в g_1 - и g_2 - групп составляет 1-5%, то есть доля участия старых генеративных особей достаточно ощутима. Существенное влияние как на структуру популяций *E. planum*, так и на основные их характеристики, оказывает длительное развитие особей по нисходящей ветви онтогенеза.

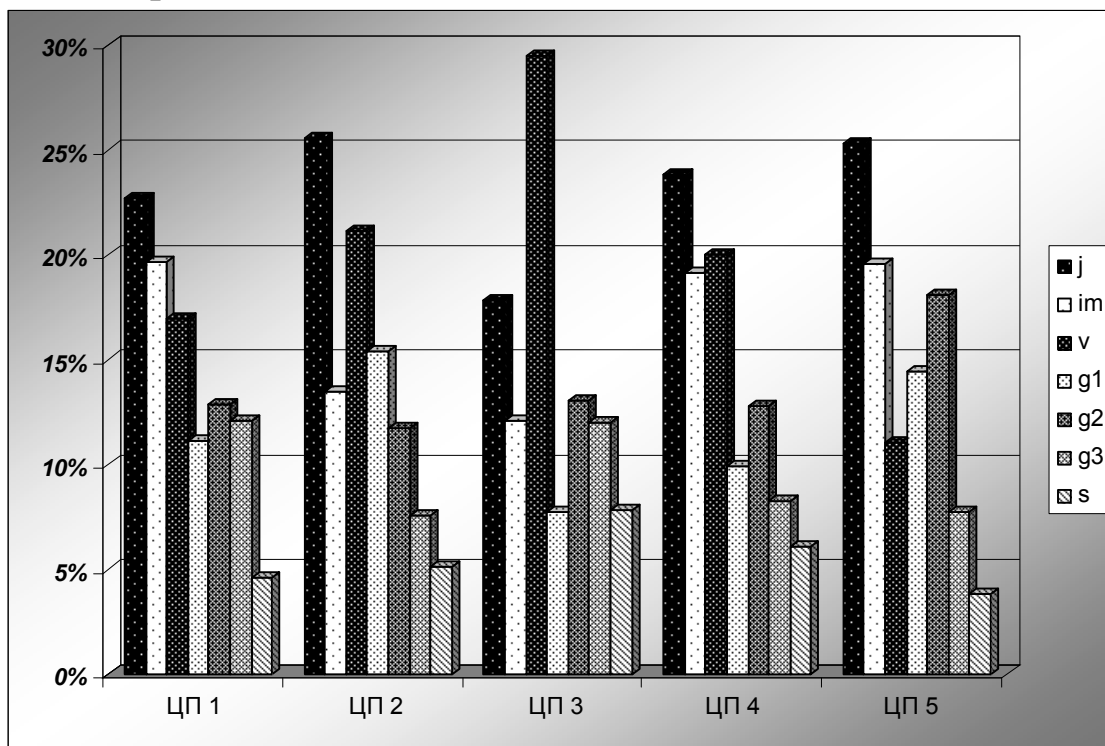


Рис. 5.2. Онтогенетическая структура ЦП *Eryngium planum*

Так, средняя плотность всех популяций достаточно высока и составляет 40,81 особей на 1 м² (в ЦП 1 – 78,25; ЦП 5 – 20,75 шт./1 м²), но при этом I_g не превышает 2 (ЦП 1 – 1,65; ЦП 2 – 1,74; ЦП 4 – 1,79). Процентное соотношение прегенеративной и генеративной фракций в ЦП составило (прилож. 5): ЦП 1 – 60/36; ЦП 2 – 51/35; ЦП 3 – 59/33; ЦП 4 – 63/31; ЦП 5 – 56/40. Очевидно, что подобные данные объясняются прежде всего накоплением особей $g_2 - g_3$ на фоне хорошего семенного возобновления. Таким образом, мы имеем не только характерные для данной биоморфологической группы левосторонние онтогенетические спектры за счет высокой семенной продуктивности и всхожести, но и вполне определенный баланс особей прегенеративной и генеративной фракции, поскольку массовой гибели первых противопоставляется продолжительное развитие вторых. Доля участия сенильных особей (I_c , табл. 5.1.) колеблется в пределах 5%, и лишь в ЦП 3 составляет 8,5%.

Онтогенетическая структура *Salvia nutans* (ПДР) была изучена в 5 ценопопуляциях в южных (ЦП 1 – м/о 7, ЦП 2 – м/о 9, ЦП 5 – м/о 8) юго-восточном (ЦП 4 – м/о 10) и северо-восточном (ЦП 3 – м/о 16, прилож. 2,4,5) районах области.

С целью выяснения фенологических изменений онтогенетической структуры наблюдения в ЦП 3 проводились в три этапа – весенний (в апреле-мае), летний (июнь) и позднелетний (август-начало сентября). Установлено, что прорастание семян шалфея поникающего в основном приходится на конец вегетационного сезона, что существенно меняет соотношение возрастных групп в прегенеративной фракции (рис. 5.3).

Плотность прегенеративных особей на отдельных участках популяции, например, в августе, может составлять до 150 шт./м². Естественно, бóльшая часть проростков и ювенильных особей осенью и зимой погибают, поэтому с началом вегетации соотношение прегенеративной и генеративных фракций популяции выравнивается, но затем появляются весенние проростки, которые так же способствуют сезонным динамическим изменениям онтогенетической структуры.

Для получения более объективных популяционных характеристик подсчет особей для определения плотности ЦП (табл.

5.1.) проводили во второй половине июня – июле. Средняя плотность – 56,6 особей на 1 м² (ЦП 2 – 92,9; ЦП 4 – 38,26 шт./1 м²) – это наиболее высокие значения среди всех выбранных нами модельных видов.

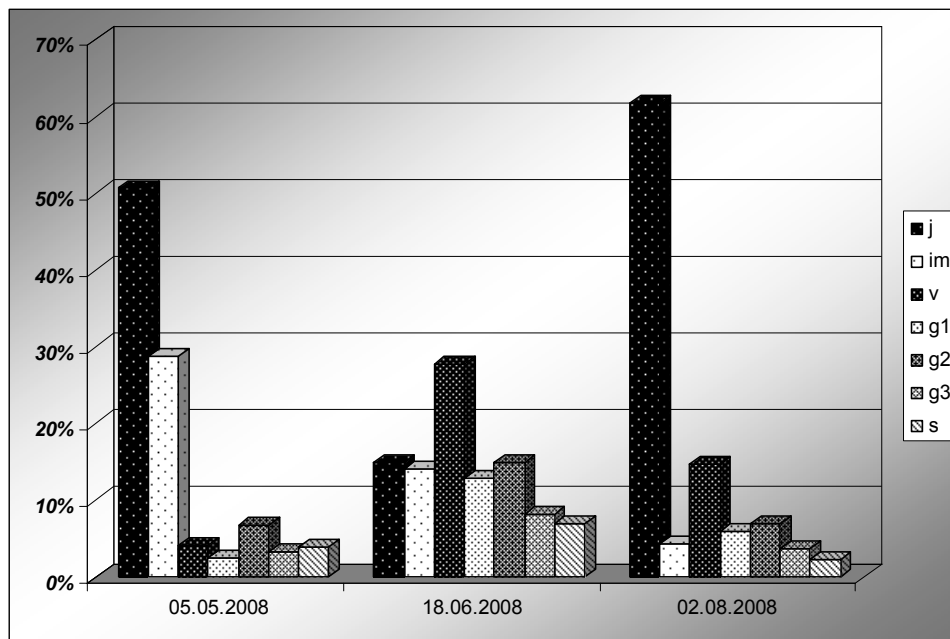


Рис. 5.3. Сезонная динамика онтогенетической структуры ЦП *Salvia nutans*

Отметим также даже более длительное, по сравнению с *Eryngium planum*, развитие *Salvia nutans* на нисходящей ветви онтогенеза. При подобной высокой плотности I_b не превышает 1, 63% (ЦП 5, табл. 5.1). Удлиняется и постгенеративный период – доля участия сенильных растений колеблется в пределах 5,2 – 11,5% (I_c , табл. 5.1). Очевидно, что таким образом проявляется более длительное – до 3 лет и более – нахождение особей *Salvia nutans* в постгенеративном периоде. Подобные популяционные характеристики, на наш взгляд, очень логично соотносятся с описанием онтогенеза шалфея поникающего.

В целом же в онтогенетических спектрах можно отметить уже известные нам тенденции: левосторонний тип с локальным максимумом на средневозрастных особях (рис. 5.4). В ЦП 1 бимодальный спектр с практически равным участием (18 и 19%) ювенильных и средневозрастных генеративных особей. Процентное соотношение прегенеративной и генеративной фракций

в ценопопуляциях составило (прилож. 5): ЦП 1 – 46/45; ЦП 2 – 58/36; ЦП 3 – 57/36; ЦП 4 – 64/30; ЦП 5 – 56/35.

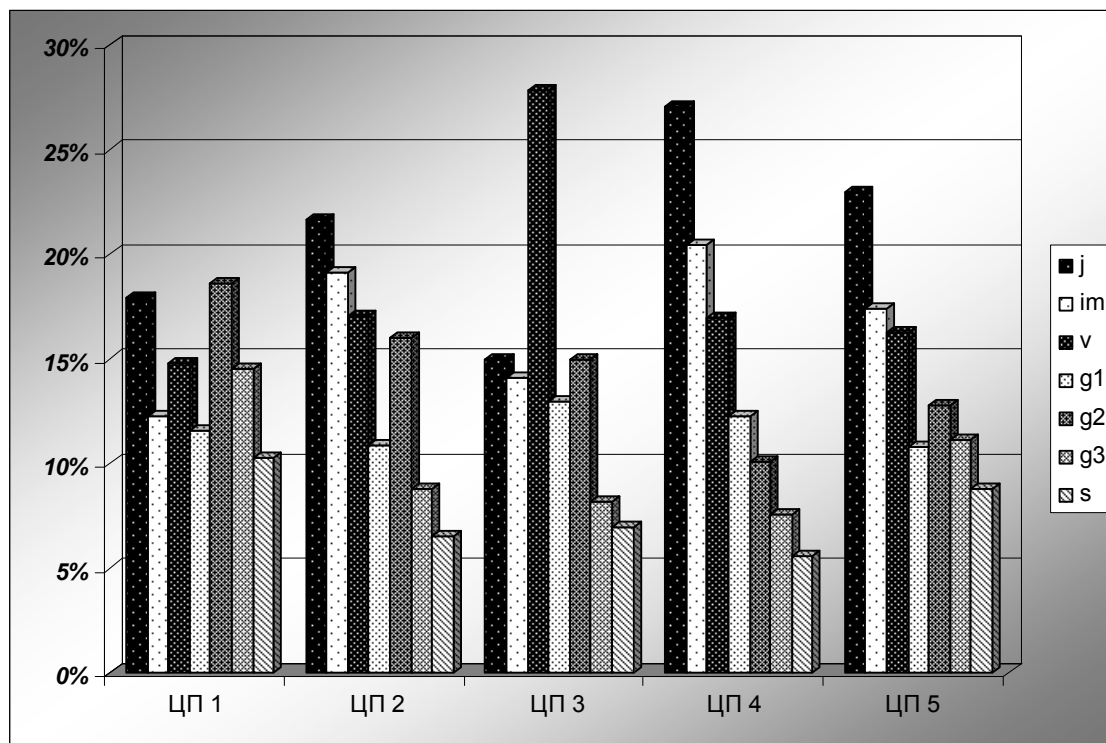


Рис. 5.4. Онтогенетическая структура ЦП *Salvia nutans*

При изучении онтогенетической структуры еще одного вида рода шалфей – *S. tesquicola* (ПДП) – наряду с сообществами на южных (ЦП 3 – м/о 9) и северо-восточных (ЦП 2 – м/о 16) территориях области были охвачены участки на северо-западе (ЦП 1 – м/о 4), в центральной (ЦП 4 – м/о 13) и восточной (ЦП 5 – м/о 10, прилож. 2, 4) части области. На первый взгляд, можно утверждать, что в ЦП 1 – правосторонний, а в остальных – левосторонний онтогенетический спектр (рис. 5.5), однако более пристальный анализ (прилож. 5) выявляет, что все спектры скорее являются бимодальными, поскольку относительная доля участия возрастных групп, дающих максимумы, отличается на 1-4 % (ЦП 1: j – 20%, g₂ – 22%; ЦП 2: j – 22, g₂ – 19; ЦП 3: j – 21%, g₂ – 20%; ЦП 4: im – 22%, g₁ – 18%; ЦП 5: j – 22%, g₂ – 19%). Считаем, что как и в случае с другими модельными видами, на онтогенетическую структуру ценопопуляций *S. tesquicola* оказывает влияние онтоморфогенез вида, поскольку развитие на нисходящей ветви онтогенеза более длительное и вариабельное, чем на восходящей. Хорошее семенное возобновление и выражен-

ный период старения позволяют виду формировать на территории области довольно однотипную онтогенетическую структуру ЦП. Отметим, что лишь в ЦП 4 I_6 составляет 1,23; в 4 остальных ЦП индекс восстановления колеблется в пределах 0,93-0,98; индекс старения в среднем составляет около 8% (табл. 5.1).

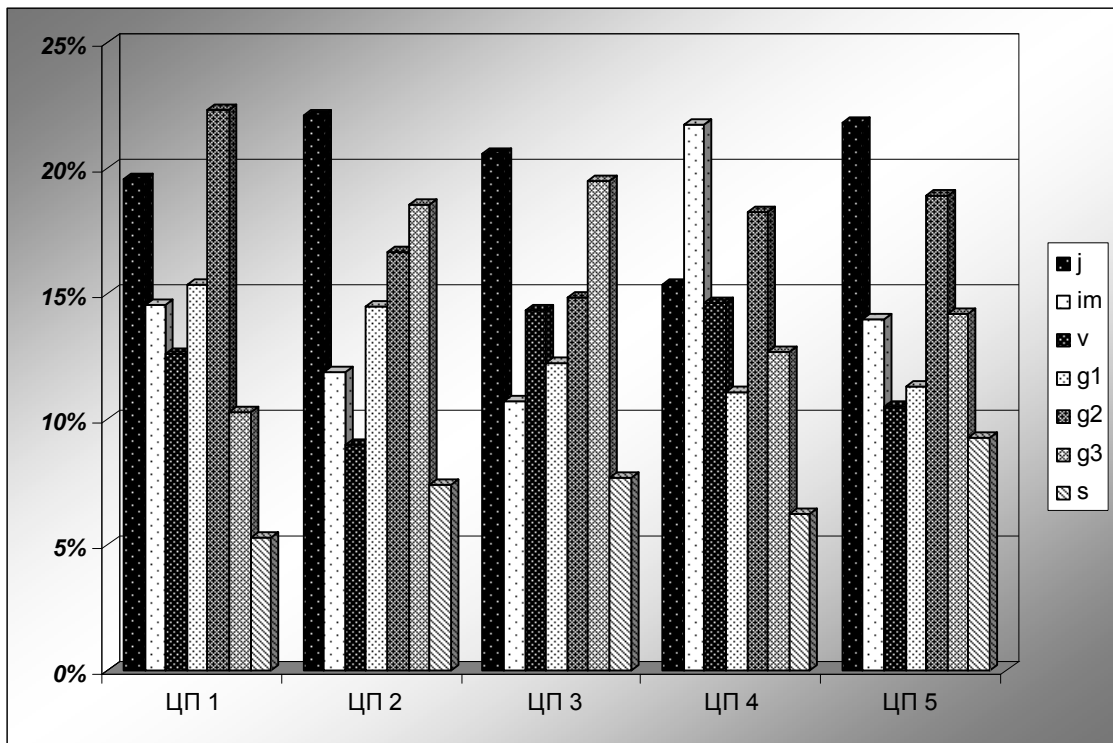


Рис. 5.5. Онтогенетическая структура ЦП *Salvia tesquicola*

Весьма интересна онтогенетическая структура облигатного кальцефита *Pimpinella tragioides* (ПДП), нередко, местами обильно произрастающего на меловых обнажениях на юге, западе и северо-западе области на северной границе ареала (Хмелев, Кунаева, 1999; Агафонов, 2006). Нами для наблюдений были выбраны 5 сообществ с участием бедренца скального: ЦП 1 – м/о 7, ЦП 2 – м/о 14, ЦП 3 – м/о 8, ЦП 4 – м/о 12, ЦП 5 – м/о 19, прилож. 2,4,5).

В ЦП 2, 4 и 5 отмечены (рис. 5.6) левосторонние онтогенетические спектры с максимумами на имматурных или ювенильных особях, локальный максимум на (ЦП 5) g_1 - или (ЦП 2, 4) g_2 -особях. Эти ЦП бедренца входят в состав меловых сообществ с относительно высоким проективным покрытием (75-85%) и небольшой крутизной рельефа (до 10-15°). Многолетние наблюдения позволяют говорить об оптимальных для вида сроках прохождения каждого периода онтогенеза. Средняя плотность со-

ставляет 45,8 особей на 1 м², I_e колеблется в пределах 1,17-1,58, I_c – 8,11 -9,65 (табл. 5.1).

В ЦП 1 и 3 центрированные возрастные спектры с максимумом на g_2 -особях. Полагаем, что данный тип структуры формируется прежде всего в связи с физическими свойствами меловых обнажений, на которых произрастают ЦП. Это специфический карбонатный субстрат, на котором очень непросто закрепиться и прорасти семени. Кроме того, верхний слой мела из-за сезонных смен температуры и влажности постепенно разрыхляется и вымывается при таянии снега и осадках.

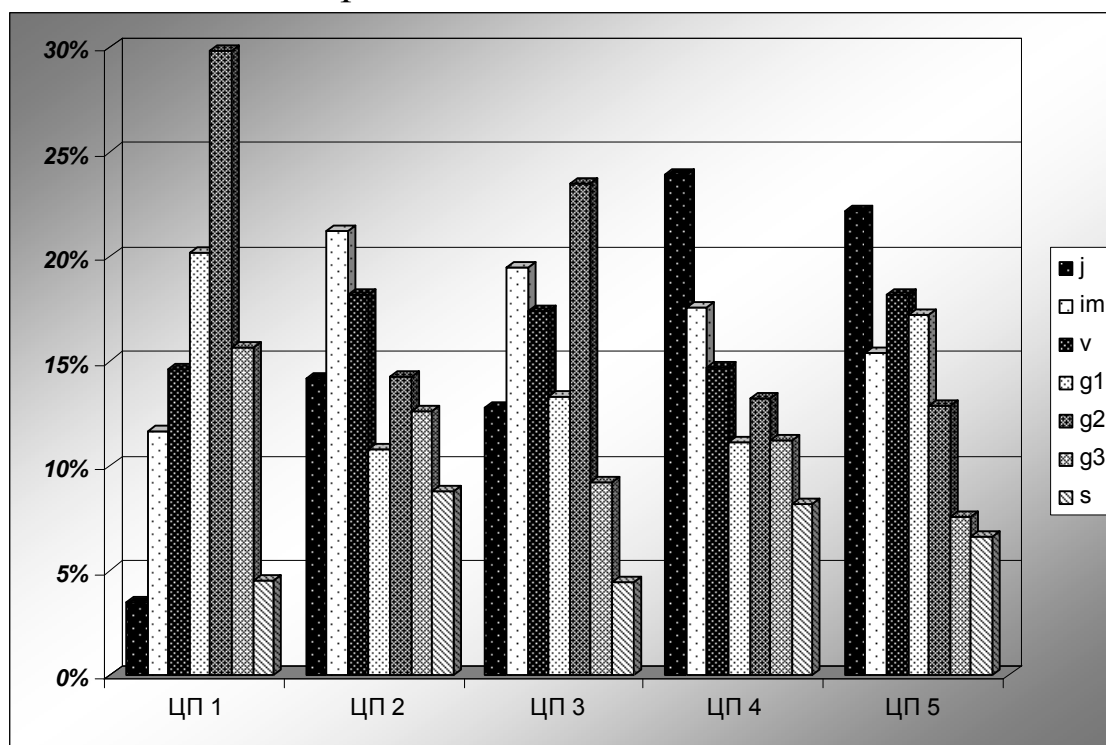


Рис. 5.6. Онтогенетическая структура ЦП *Pimpinella tragium*

Крутизна склонов на отдельных участках составляет 45-50°. Проективное покрытие обнажений не превышает 55%, а в отдельных локусах – 25-30%. Подвижность верхнего слоя мелового субстрата приводит к постоянной гибели особей всех возрастных групп. Небольшие по размерам особи прегенеративной фракции либо вымываются из мелового субстрата, либо меловая жижа заливает точки роста прикорневой розетки; у особей генеративной фракции наблюдается как блокирование точек роста побега меловой жижей, так и достаточно сильное – до 10 см – оголение каудекса и главного корня (рис. 5.7), что существенно снижает срок

жизни растения. Постгенеративные особи ($I_c - 4,63-4,76$, табл. 5.1) гибнут не только вследствие снижения жизнеспособности организма, но и потому, что некротические процессы в каудексе позволяют при любом механическом воздействии (талые воды, осадки, ветер и т.п.) отрываться как отдельным розеточным побегам, так и главам каудекса. Среди выбранных местообитаний бедренца наиболее ярко подобные процессы проявились в ЦП 1 (плотность $- 9,92$ шт./на 1 м^2 , $I_g - 0,45$, табл. 5.1).



А.

Б.

Рис. 5.7. Особенности развития бедренца скального на подвижном меловом субстрате. А – имматурная особь, уцелевшая после перемещения водяных потоков; Б - оголение каудекса и главного корня у средневозрастной генеративной особи.

Таким образом, на формирование онтогенетической структуры ЦП *Pimpinella tragium*, наряду с особенностями онтогенеза, накладывают существенный отпечаток физические свойства субстрата, а значит, физиологические особенности данного вида.

Следующим исследуемым видом выступает *Phlomis pungens* (ПДБ), особи которого при благоприятных условиях могут достигать в высоту 1-1,5 м, а диаметр каудекса – 15-20 см. Корень мощный, длиной 1,5 – 2,5 м. Учитывая приуроченность зопника колючего, наблюдения проводили преимущественно в степной зоне области (ЦП 1 – м/о 7, ЦП 2 – м/о 9, ЦП 3 – м/о 10, ЦП 4 – м/о 12, ЦП 5 – м/о 13, прилож. 2,4,5). Исследование показало (рис. 5.8) одно из наиболее низких (среди всех модельных видов) значений плотности популяций – в среднем 4,6 особей на 1 м^2 (ЦП 4 – 6,43; ЦП 3 – 2,97 шт./ 1 м^2 , табл. 5.1); генеративных растений – не более одного, очень редко двух, на 1 м^2 . Полагаем, что низкая плотность ЦП *Phlomis pungens* объясняется

прежде всего особенностями биологии вида, в том числе большими размерами особей и низкой всхожестью семян. В лабораторных условиях за весь период наблюдения нам удалось получить лишь несколько проростков зопника колючего. Однако общая большая продолжительность онтогенеза и длительный генеративный период (до 15 и 10 лет соответственно), а значит, достаточное количество семян, все же позволяют виду иметь более высокие показатели I_g : ЦП 1 – 1,66; ЦП 2 – 3,51; ЦП 3 – 4,90; ЦП 4 – 5,36; ЦП 5 – 3,59 (табл. 5.1). Процентное соотношение прегенеративной и генеративной фракции в среднем составило (рис. 5.8., прилож. 5): ЦП 1 – 60/36; ЦП 2 – 76/22; ЦП 3 – 83/17; ЦП 4 – 78/15; ЦП 5 – 73/21.

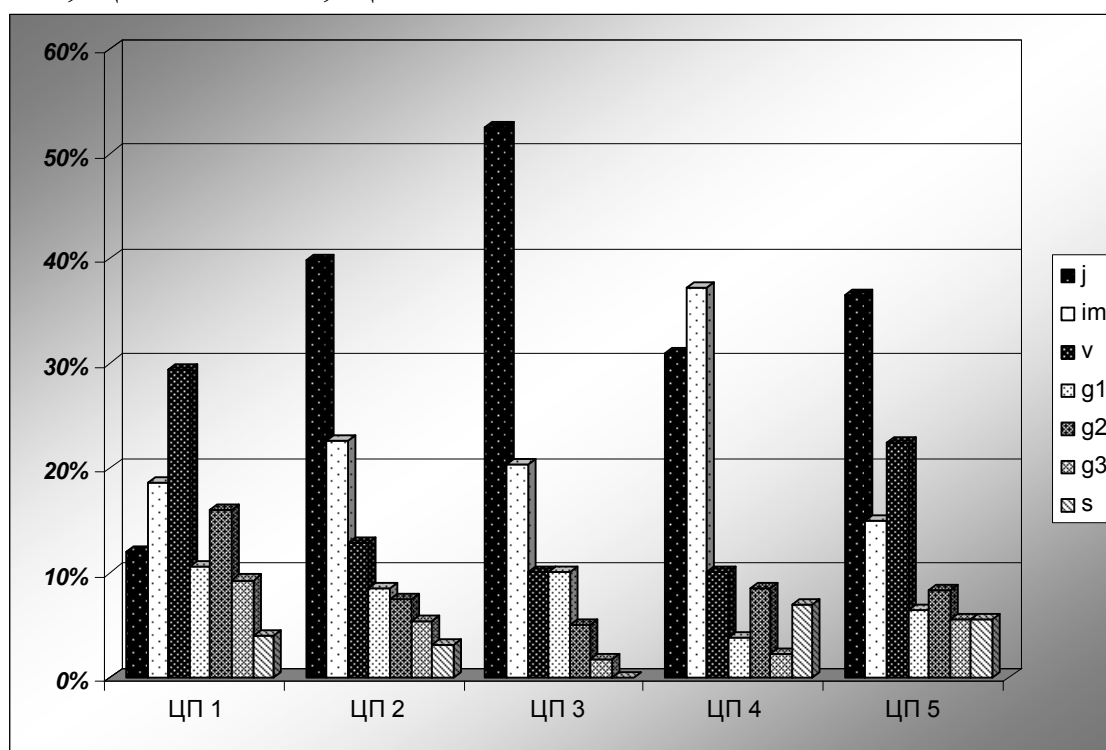


Рис. 5.8. Онтогенетическая структура ЦП *Phlomis pungens*

I_c колеблется от 3,33 до 7,5; в ЦП 3 сенильные особи отсутствовали. Исходя из продолжительности онтогенеза зопника, предполагаем, что погодные условия какого-то года, причем достаточно давно, более десяти лет назад, явились причиной отсутствия проростков или гибели особей одной из возрастных групп прегенеративного периода, что в дальнейшем, проявляясь в виде пробела в той или иной части спектра, к моменту наблюдений отразилось на постгенеративной фракции ЦП.

Для получения более полной картины особенностей возрастной структуры ЦП стержнекорневых растений наряду с модельными видами длительного онтогенетического развития нами был выбран и вид менее продолжительного (5-7 лет) онтогенеза – *Helichrysum arenarium* (ПКП), облигатный псаммофит, нередко встречающийся на песках, мелкоземистых и супесчаных степных склонах на территории области. Учитывая характер приуроченности вида, было выбрано два местообитания на супесчаных почвах (ЦП 1 – м/о 1, ЦП 5 – м/о 4) и три – на открытых песках (ЦП 2 – м/о 6, ЦП 3 – м/о 15, ЦП 4 – м/о 11, прилож. 2,4,5).

В ЦП 1 и 5 отмечены левосторонние, очень сходные между собой онтогенетические спектры (рис. 5.9) с максимумами на ювенильных (ЦП 1) или иммутурных (ЦП 2) особях, локальный максимум – на средневозрастных генеративных, доля участия которых лишь на 1-3% выше, чем старых генеративных особей. I_e составляет около 2,5; I_c – порядка 5% (табл. 5.1). Наши наблюдения позволяют утверждать, что в данных сообществах онтогенез цмина песчаного более длительный, чем на открытых песках; лучше приживаемость проростков, но плотность ценопопуляций ниже в 2,5 – 3 раза на фоне бóльшего общего проективного покрытия фитоценозов.

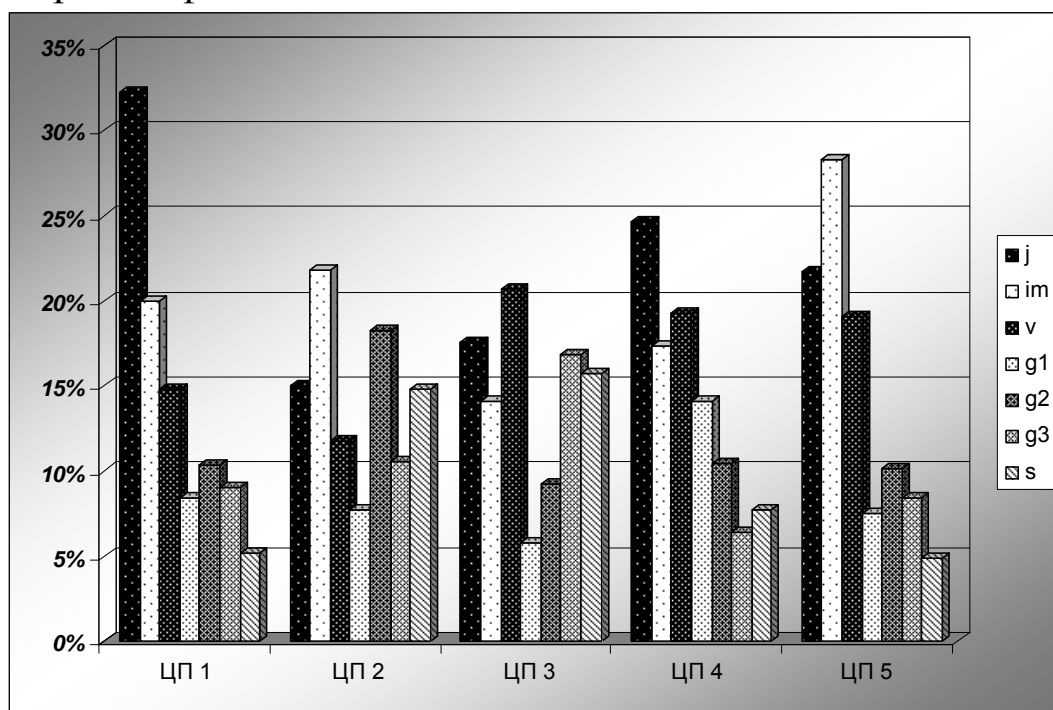
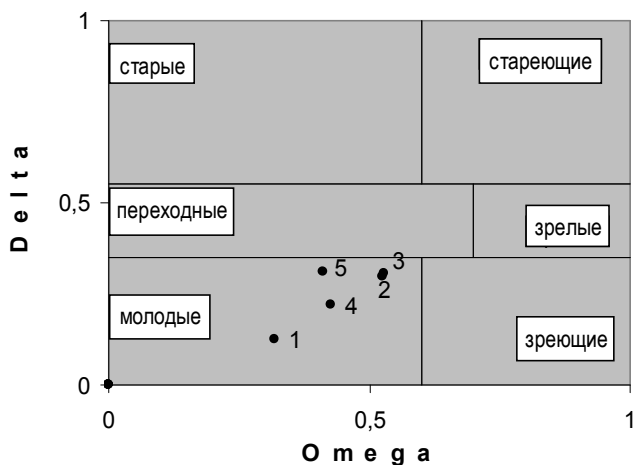


Рис. 5.9. Онтогенетическая структура ЦП *Helichrysum arenarium*

В сообществах открытых песков проективное покрытие не превышает 30-40%, уменьшается и гигроскопичность песчаного субстрата. При этом плотность ЦП цмина возрастает (ЦП 2 – 21,4; ЦП 3 – 27,6; ЦП 4 – 23,3 шт./1 м², табл. 5.1.), характер онтогенетической структуры меняется (рис. 5.9.). Онтогенетические спектры по-прежнему левосторонние, однако доля участия особей нисходящей ветви онтогенеза увеличивается, особенно сенильной фракции (I_c в ЦП 2 – 14,78%; ЦП 3 – 15,76%; ЦП 4 – 7,71%); I_b колеблется в пределах 1,33 – 1,97 (табл. 5.1.). Изучение особенностей хода онтогенеза *Helichrysum arenarium* показало (глава 4), что развитие особей на песках протекает быстрее, обычно в первый год проходит весь прегенеративный период, в следующие два – молодое и средневозрастное генеративные состояния. Напротив, в старом генеративном и сенильном состояниях особи могут находиться в среднем по два года, что и приводит к повышению роли этих периодов в онтогенетической структуре ценопопуляций. То есть, как и в случае с *Pimpinella tragioides*, физические свойства субстрата оказывают влияние на структуру ЦП и соотношение возрастных групп.

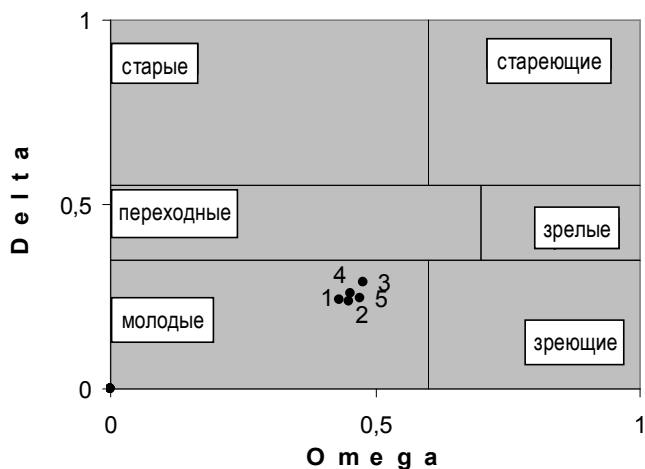
Весьма интересные данные получены нами при оценке ЦП с использованием классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). Результаты обработки представлены на рисунке 5.10 и в таблице 5.2. Оказалось, что большая часть исследованных ЦП модельных видов относятся к молодым и лишь небольшая часть – к переходным. Это ЦП 1 *Salvia nutans* (ω – 0,51; Δ – 0,35) и ЦП 1 *Pimpinella tragioides* (ω – 0,68; Δ – 0,38), ЦП 3 *Helichrysum arenarium* (ω – 0,46; Δ – 0,36). Крайне близкие значения имеют ЦП 2 и 3 *Salvia tesquicola* (ЦП 2: ω – 0,53; Δ – 0,34; ЦП 3: ω – 0,52; Δ – 0,34), расположенные на границе между молодыми и переходными. Впрочем, остальные три ЦП шалфея сухостепного также очень близки к этой границе. Похожее расположение отметим для ЦП 2-5 бедренца скального, ЦП 1-5 синеголовника плосколистного, ЦП 2-5 шалфея поникающего, ЦП 1 зопника колючего, ЦП 2 цмина песчаного. Остальные 4 ЦП зопника, напротив, удалены от границы переходов (ω лежит в границах 0,26-0,35; Δ – 0,1-0,25).

Классификация "дельта-омега"



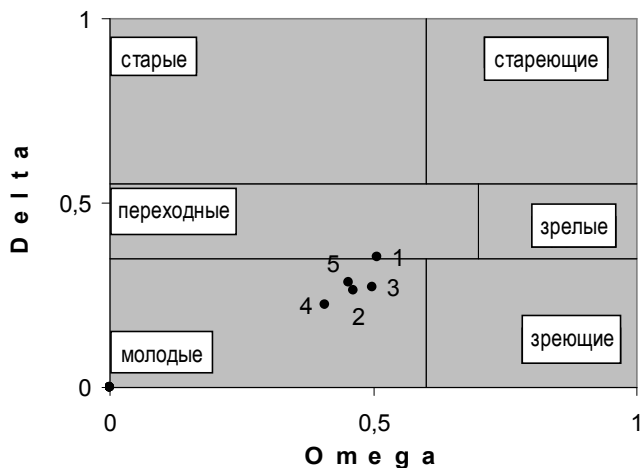
Eryngium campestre

Классификация "дельта-омега"



Eryngium planum

Классификация "дельта-омега"



Salvia nutans

Рис. 5.10. Распределение модельных ЦП по классификации «дельта-омега»

Классификация "дельта-омега"

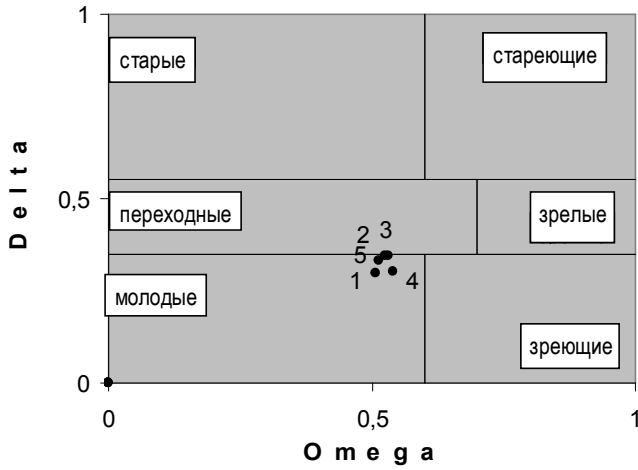
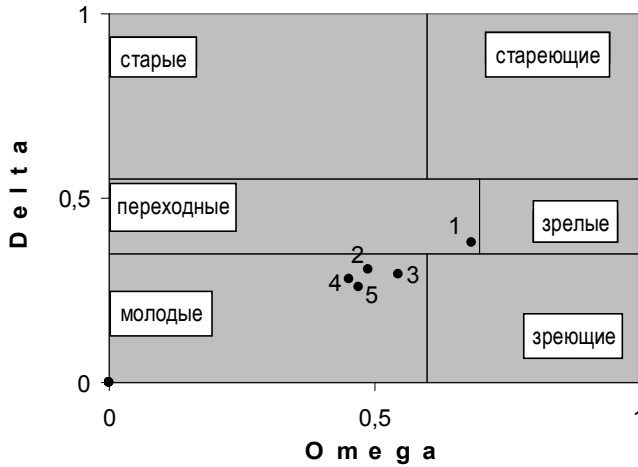


Рис. 5.10. Продолжение

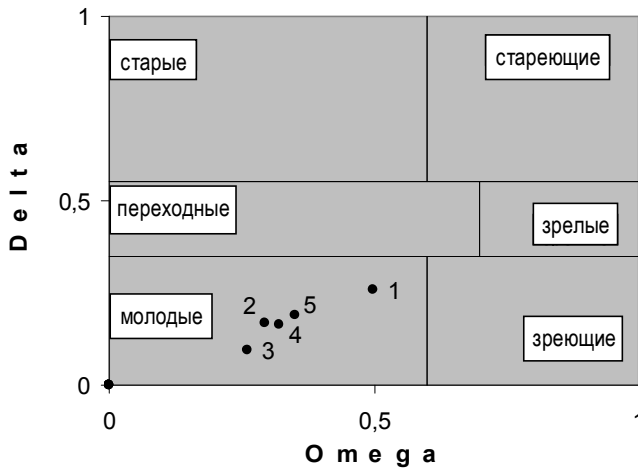
Salvia tesquicola

Классификация "дельта-омега"

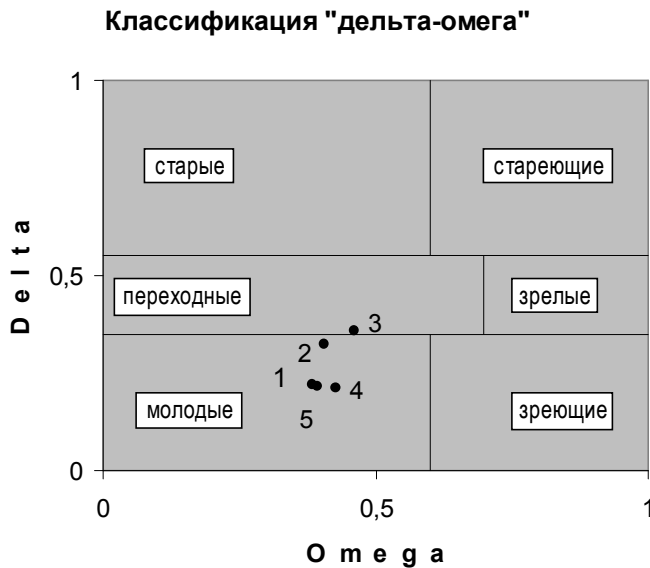


Pimpinella traginum

Классификация "дельта-омега"



Phlomis pungens



Helichrysum arenarium

Полагаем, что одним из определяющих факторов, позволяющим стержнекорневым видам сохранять демографическую молодость ЦП в различных фитоценозах, является как раз тип онтоморфогенеза, при котором возможно только семенное возобновление. Даже при плохой всхожести семян (в случае *Phlomis pungens*) ежегодное пополнение ЦП проростками позволяет виду длительное время удерживать территорию. В свою очередь, продолжительное развитие на нисходящей ветви онтогенеза, особенно в средневозрастном генеративном состоянии, способствует продуцированию новых порций семян, готовых к прорастанию.

Подчеркнем, что исследуемые виды наряду со стержнекорневой биоморфой характеризуются преобладанием черт патентности в популяционном поведении и могут существовать в составе сообщества существенные временные периоды. По крайней мере, за 20 лет наблюдений ни один из указанных видов не выпал из состава фитоценозов и не ослабил существенно своих позиций. Анализ возрастной структуры ценопопуляций *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Salvia nutans*, *S. tesquicola*, *Pimpinella tragium*, *Phlomis pungens*, *Helichrysum arenarium* позволяет говорить о выделении базовых онтогенетических спектров с учетом типа биоморфы, особенностей хода онтогенеза и эколого-ценотической стратегии особей.

Таблица 5.2. Значения индекса возрастности (Δ) и индекса эффективности (ω) для ЦП модельных видов

№ ЦП	1	2	3	4	5
<i>Eryngium campestre</i>					
Omega	0,318919	0,525566	0,527516	0,425878	0,410242
Delta	0,12667	0,297339	0,304402	0,221629	0,311452
N	353	288	372	49	425
<i>Eryngium planum</i>					
Omega	0,453301	0,450811	0,476761	0,431864	0,470961
Delta	0,257133	0,236897	0,287014	0,241692	0,246589
N	1565	740	635	726	415
<i>Salvia nutans</i>					
Omega	0,507071	0,463706	0,498433	0,407865	0,452801
Delta	0,355381	0,264216	0,273431	0,2231	0,283533
N	805	1858	1427	765	807
<i>Salvia tesquicola</i>					
Omega	0,540197	0,532066	0,524824	0,507338	0,51323
Delta	0,30034	0,343043	0,343648	0,299439	0,333757
N	736	1127	661	750	408
<i>Pimpinella traginum</i>					
Omega	0,684068	0,488216	0,546958	0,453283	0,471224
Delta	0,381416	0,304343	0,291333	0,280756	0,257116
N	198	1009	882	890	847
<i>Phlomis pungens</i>					
Omega	0,499495	0,321869	0,260761	0,294828	0,350203
Delta	0,258124	0,16173	0,096381	0,166743	0,19042
N	75	93	59	129	107
<i>Helichrysum arenarium</i>					
Omega	0,383158	0,404724	0,461363	0,429042	0,393892
Delta	0,218635	0,321814	0,358259	0,212328	0,215452
N	155	366	552	447	226

Существенные изменения как типов онтогенетического спектра, так и отдельных популяционных характеристик наблюдались нами в случае изучения онтогенетического состава ЦП видов, в жизненной стратегии которых преобладают черты эксплерентности. В качестве модельных видов были выбраны широко распространенные на всей территории области *Cichorium intybus* и *Falcaria vulgaris*.

По результатам изучения онтогенетической структуры ЦП *Cichorium intybus* было построено 23 онтогенетических спектра в широком диапазоне эколого-ценотических условий. Характери-

стика местообитаний представлена в приложении 3. Фактический материал учета численности особей по онтогенетическим состояниям и основные популяционные характеристики приведены в таблице 5.3 и на усредненных гистограммах (рис. 5.11). Полученные данные свидетельствуют о широкой вариабельности распределения особей по возрастным категориям. Анализ онтогенетического состава ЦП *Cichorium intybus* в различных растительных сообществах позволил выявить несколько типов онтогенетических спектров. Установлено, что расположенные в похожих эколого-фитоценологических условиях популяции характеризуются сходным типом онтогенетического спектра.

На основе соотношения признаков “молодость-старость” (Уранов, Смирнова, 1969) и классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) были проанализированы все варианты онтогенетических спектров (табл. 5.4., 5.5, рис. 5.12.) Согласно таблице 5.4, для большинства возрастных спектров (47,83 %) характерно преобладание в генеративной фракции средневозрастных особей.

По соотношению подростов и состарившихся особей в каждой ЦП эти онтогенетические спектры делятся на три группы. Первую группу (26,08 %) образуют спектры, в которых сенильные особи преобладают над подростом. Онтогенетическая структура такого типа присуща популяциям, входящим в состав устойчивых луговых и лугово-степных фитоценозов суходольных и незаливных пойменных лугов (м/о 1, 6, 9, 11, 15, 16, прилож.3). По классификации «дельта-омега» (табл. 5.5, рис. 5.12.) ЦП 11 является старой, ЦП 15 лежит на границе между переходными и стареющими, а остальные относятся к переходным, однако территориально так же очень близки к старым и стареющим.

Как правило, доминантами в таких сообществах выступают вегетативно-подвижные злаки, образующие порой обширные дерновины. Задернение и недостаток влаги являются основными факторами, препятствующими появлению семенных всходов и приживаемости проростков, поэтому количество ювенильных, имматурных и виргинильных особей невелико, как невелика и общая численность ЦП в подобных фитоценозах. Плотность в среднем составляет 4,3 особи на 1 м², I_e изменялся в пределах 0,26–0,48; I_c – 15,5–28,8%. Данный тип онтогенетической струк-

туры объясняется прежде всего биологическими свойствами вида. Эксплерентный тип жизненной стратегии не позволяет особям *Cichorium intybus* выдерживать конкуренцию с многолетними луговыми растениями, наблюдается постепенное сокращение площади и уменьшение плотности ЦП.

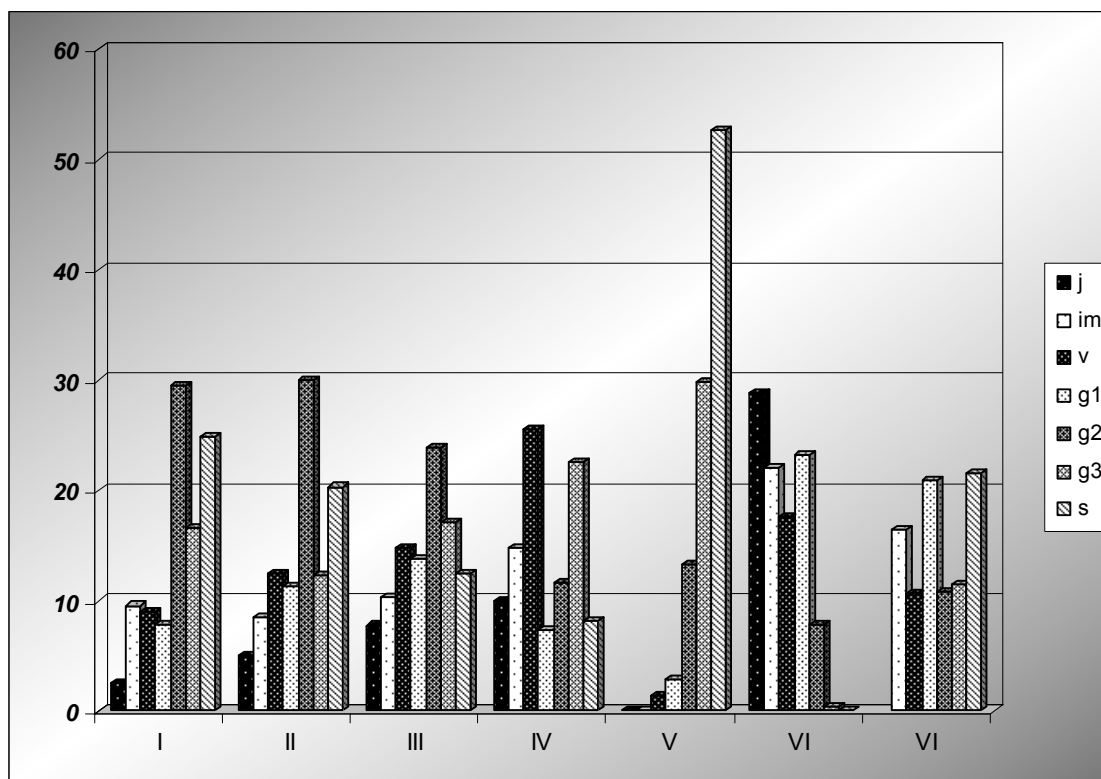


Рис. 5.11. Усредненные гистограммы типов онтогенетического спектра ЦП *Cichorium intybus* (объяснения в тексте)

Накопление стареющих и старых особей в популяциях происходит из-за различия темпов развития растений на восходящей и нисходящей ветвях онтогенеза. Начиная со среднего возраста генеративного состояния, темпы развития ЦП резко замедляются. Участок пути от g_2 до s особи проходят за 6-9 лет, что отражается на соотношении возрастных групп внутри каждой популяции. Исключение составляют особи низшего уровня жизненности, в онтогенезе которых очень часто выпадает старое генеративное состояние вследствие угнетения.

Во вторую группу (13,04%) входят онтогенетические спектры, доля подроста в которых примерно равна доле состарившихся особей. ЦП с такой онтогенетической структурой также входят в состав лугово-степных фитоценозов, однако эдафиче-

ские условия несколько меняются (м/о 3, 10, 14, прилож. 3), влагообеспеченность растений возрастает.

Это, на наш взгляд, и приводит к некоторому увеличению доли подроста, среди которого к середине вегетационного сезона преобладают виргинильные особи из-за массовой гибели ювенилов и имматуров. Плотность особей составляет в среднем 9,67 растений на 1 м², $I_e - 0,46 - 0,56$; $I_c - 16,2 - 24,7$ %. По классификации «дельта-омега» (табл. 5.5, рис. 5.12) ЦП 3,10,14 являются переходными, с очень близкими значениями Δ и ω .

Третью группу (8,7%) образуют онтогенетические спектры, в которых подрост преобладает над состарившимися особями, а среди генеративных по-прежнему максимальна доля средневозрастных генеративных растений. Данная возрастная структура обнаружена в двух ЦП цикория обыкновенного (м/о 8 и 18, табл. 5.3, прилож. 3), расположенных на заливном пойменном лугу и в приречной балке. Повышение влагообеспеченности наряду со смещенными из-за позднего схода воды сроками вегетации и умеренной аллювиальностью почвы приводит к увеличению количества подроста. Плотность возрастает до 31,3 особей на 1 м², I_e колеблется в пределах 0,45 – 0,83; $I_c - 12,7 - 13,2$ %. В графическом изображении онтогенетические спектры всех перечисленных ЦП относятся к правостороннему типу. По классификации «дельта-омега» (табл. 5.5, рис. 5.12) ЦП 8 и 18 так же относятся к переходным.

Вторую позицию по численности (30,43%) занимают онтогенетические спектры с преобладанием в генеративной фракции старых генеративных особей. Этот тип возрастной структуры также делится на три группы в зависимости от соотношения подроста и состарившихся особей. Первая группа (17,39 %) образована онтогенетическими спектрами ЦП, входящих в состав рудеральных сообществ или фитоценозов, подвергшихся многофакторной антропогенной нагрузке (м/о 2, 4, 13, 21, прилож. 3). Численность подобных ЦП максимальна, подрост значительно преобладает над состарившимися особями. Высокая численность цикория обыкновенного в первом случае объясняется оптимальными для данного вида условиями обитания, во втором – образованием свободной экологической ниши за счет снижения видового разнообразия нарушенных сообществ. По классифика-

ции «дельта-омега» (табл. 5.5, рис. 5.12) ЦП 4 является молодой, ЦП 13 лежит на границе между молодыми и переходными, а ЦП 2 и 21 относятся к переходным, но приближены к границе с молодыми. Большая динамичность численности в молодой части ЦП выражается во флуктуационной изменчивости участия возрастных групп ювенильных, имматурных и виргинильных особей. В период массового цветения возрастной спектр представлен двухвершинной кривой с максимумами на виргинильных и старых генеративных особях. Средняя плотность возрастает до 37,3 особей на 1 м²; среднее значение I_e так же увеличивается до 1,11, а доля участия прегенеративной фракции падает (I_c в среднем равен 7,8%, табл. 5.3).

Таблица 5.3. Онтогенетический состав ЦП
Cichorium intybus и их основные характеристики

№ м/о	Процентное соотношение особей по возрастным группам							Ср. плот- ность, шт./м ²	I_e	I_c
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	s			
1.	3,2	14,4	6,6	7,2	27,0	15,2	26,4	2,5	0,48	26,4
2.	9,5	14,9	23,1	6,8	17,9	19,2	8,6	33,6	0,78	8,6
3.	4,7	6,9	9,5	13,9	27,3	19,6	18,1	6,3	0,46	18,1
4.	11,9	17,1	24,6	7,4	14,9	23,4	1,7	39,9	1,17	1,7
5.	27,2	23,4	17,5	25,8	6,1	-	-	30,1	2,13	-
6.	-	8,1	13,9	6,9	31,6	17,5	22,0	3,4	0,39	22,0
7.	31,6	21,5	15,9	20,7	9,0	1,3	-	38,9	2,23	-
8.	8,8	12,9	17,6	11,6	21,5	14,4	13,2	29,3	0,83	13,2
9.	2,3	9,2	11,4	6,6	30,8	10,9	28,8	5,1	0,47	28,8
10.	8,0	9,2	12,0	11,3	29,9	13,4	16,2	12,0	0,53	16,2
11.	5,5	6,8	8,8	6,5	27,1	16,5	28,8	4,3	0,42	28,8
12.	-	-	4,1	-	17,4	28,7	49,8	4,4	0,09	49,8
13.	13,6	15,7	18,8	11,9	10,8	21,1	8,1	38,7	1,10	8,1
14.	3,2	8,6	15,1	7,5	34,9	5,9	24,7	10,7	0,56	24,7
15.	4,0	8,3	4,8	6,6	35,5	23,2	17,5	4,6	0,26	17,5
16.	-	10,6	9,5	14,1	24,4	16,2	25,1	5,8	0,37	25,1
17.	-	-	-	5,5	12,1	31,5	50,9	5,5	-	50,9
18.	6,8	8,7	11,5	14,7	27,4	18,2	12,7	33,3	0,45	12,7
19.	-	-	-	3,1	10,4	29,2	57,3	3,3	-	57,3
20.	26,9	23,1	19,3	22,1	8,6	-	-	35,1	2,26	-
21.	7,7	10,4	33,0	3,9	6,5	25,7	12,8	36,9	1,42	12,8
22.	7,4	18,3	10,4	22,3	9,4	7,9	24,3	12,1	0,87	24,3
23.	9,2	14,6	11,0	19,4	12,0	15,1	18,7	16,3	0,53	18,7

Таблица 5.4. Распределение ЦП *Cichorium intybus* в зависимости от некоторых возрастных показателей

Преобладающая п/группа генеративных особей	М (соотношение подроста и состарившихся особей)			
	$M > 2$	$2 \geq M \geq 1$	$M < 1$	$M = 0$
Молодые	-	8,7% (VII)	-	13,04% (VI)
Средневозрастные	8,7% (III)	13,04% (II)	26,09% (I) ¹³	-
Старые	17,39% (IV)	-	4,34% (V)	8,7% (V)

Классификация "дельта-омега"

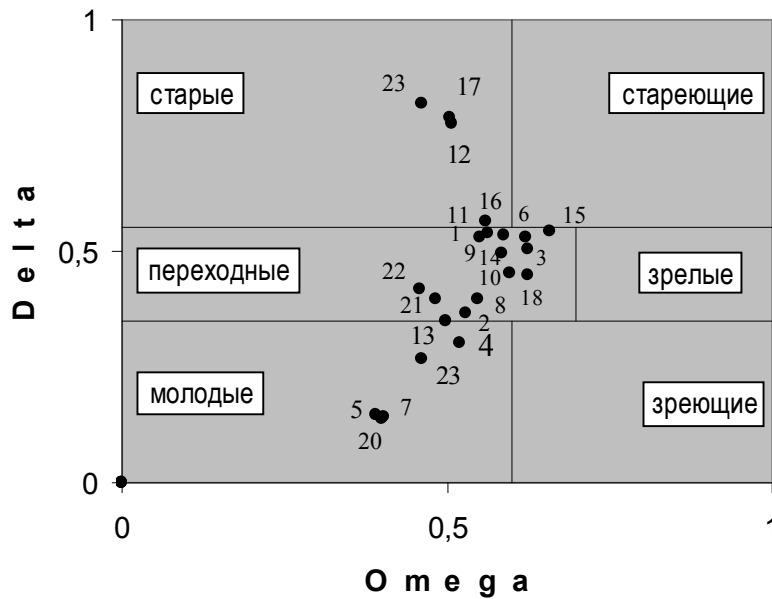


Рис. 5.12. Распределение модельных ЦП *Cichorium intybus* по классификации «дельта-омега»

Вторая (8,7%) и третья (4,3%) группы объединяют онтогенетические спектры локальных ЦП, произрастающих в нетипичных для данного вида условиях (меловые обнажения, засоленные почвы и т.д.). Данные ЦП либо вообще лишены подроста (м/о 17, 19, прилож. 3), поэтому нет возможности посчитать I_b , либо его количество ничтожно мало (м/о 12, прилож. 3), I_b равен 0,09; доля сенильных растений при этом максимальна (I_c составляет 49,8 – 57,3%). Такое количество состарившихся особей является наибольшим для всех выделенных онтогенетических спектров. По всей вероятности, данное соотношение возрастных

¹³ Римскими цифрами в скобках показано обозначение данного типа онтогенетического спектра в виде усредненной гистограммы на рис. 5.11.

групп вызвано протеканием медленного сукцессивного процесса, который обуславливает постепенную смену растительного сообщества. Однако вполне возможно, что накопление старых особей является следствием замедления развития, особенно на нисходящей ветви онтогенеза, в нетипичных для вида условиях (Олейникова, 1999). По нашим наблюдениям, в данных фитоценозах у генеративных особей цикория чаще наблюдались периоды вторичного покоя, после которого генерация особей возобновлялась. Совместно эти факторы и приводят к накоплению старых генеративных и сенильных растений. Онтогенетические спектры имеют четко выраженный правосторонний характер. Плотность составляет 4,4 особи на 1 м². По классификации «дельта-омега» (табл. 5.5, рис. 5.12) все ЦП относятся к старым, у ЦП 12 и 17 индексы Δ и ω практически совпадают.

Третью позицию по численности (21,74%) занимают онтогенетические спектры, в генеративной фракции которых преобладают молодые генеративные особи. Этот тип онтогенетической структуры подразделяется на две группы в зависимости от соотношения подроста и состарившихся особей. В первую группу (13,04%) входят онтогенетические спектры ЦП, которые являются составной частью сообществ, находящихся на ранних этапах первичных сукцессий или подвергшихся незначительным антропогенным воздействиям. Отличительная особенность этой онтогенетической структуры заключается в отсутствии групп старых генеративных (м/о 5, 20) и сенильных (м/о 7, прилож. 3) растений, что делает невозможным подсчет I_c . По классификации «дельта-омега» (табл. 5.5, рис. 5.12) все ЦП относятся к молодым, с очень близкими значениями индексов Δ и ω .

Вероятно, это объясняется следующим образом. Все три ЦП являются инвазионными. В местообитаниях 5 и 20 цикорий обыкновенный произрастает на покровных суглинках 4-5 летней давности. Рыхлая суглинистая почва и почти полное отсутствие конкуренции способствовало развитию растений повышенного уровня жизненности и быстрому прохождению восходящей ветви онтогенеза отдельными особями цикория. Однако непродолжительное развитие во времени не позволило сформироваться полночленной ЦП, имеющей в своем составе особи заключительного периода он-

тогенеза. Сдерживающим фактором развития в местообитании № 7 явилась слабая степень нарушенности растительного сообщества. Антропогенное воздействие на фитоценоз способствовало возникновению большого количества особей, однако конкуренция со стороны других видов не позволяет ЦП развиваться быстро. Плотность ЦП высока во всех местообитаниях и составляет в среднем 34,7 особей на 1 м², максимальны и значения I_g – 2,13-2,26.

Таблица 5.5. Значения индекса возрастности (Δ) и индекса эффективности (ω) для ЦП *Cichorium intybus*

Номера ЦП						
	1	2	3	4	5	6
Omega	0,551487	0,529319	0,62546	0,521361	0,399174	0,620812
Delta	0,532186	0,366337	0,505642	0,302066	0,136841	0,530584
N	121	917	297	1066	720	170
Номера ЦП						
	7	8	9	10	11	12
Omega	0,390964	0,547079	0,562668	0,596439	0,558486	0,506938
Delta	0,144799	0,39825	0,540367	0,4528	0,563725	0,776098
N	548	503	252	481	205	219
Номера ЦП						
	13	14	15	16	17	18
Omega	0,499272	0,583808	0,659779	0,58679	0,505905	0,62464
Delta	0,349487	0,495881	0,541442	0,533448	0,789653	0,447896
N	1413	180	219	291	164	398
Номера ЦП						
	19	20	21	22	23	
Omega	0,461372	0,401892	0,483753	0,458808	0,462034	
Delta	0,82001	0,141337	0,398362	0,419135	0,268257	
N	164	916	1656	379	381	

Вторую группу онтогенетических спектров с преобладанием в генеративной фракции особей g_1 образуют ЦП, входящие в состав пастбищных фитоценозов (м/о 22, 23, прилож. 3), в которых в последние годы усилилось влияние выпаса. На наш взгляд, это совершенно особый тип онтогенетической структуры, представленный как бы наложенными одна на другую различными флуктуационными волнами. Влияние выпаса на растительный покров разнообразно. Складываясь в самых разных соотношениях, многофакторное воздействие выпаса приводит к

смене растительного покрова, именуемой пастбищной дигрессией (Раменский и др., 1956). При умеренном и сильном влиянии выпаса (ступени 5-8 шкалы Раменского) место выпадающих из травостоя верховых и низовых злаков занимают многолетние виды-эксплеренты, в том числе *Cichorium intybus*. Онтогенетическая структура этой части популяции оказывается сходной со структурой на ранних этапах первичных сукцессий. Однако и до возрастания влияния выпаса в состав данных растительных сообществ входили немногочисленные ЦП цикория обыкновенного, возрастная структура которых была аналогичной ЦП устойчивых лугово-степных фитоценозов. С течением времени в этой части ЦП накопилось большое количество сенильных особей.

Таким образом, произошло наложение онтогенетической структуры двух частей ЦП – регрессивной и молодой нормальной, находящейся на восходящем этапе онтогенеза. Возрастной спектр двухвершинный, с максимумами на молодых генеративных и сенильных особях. Плотность составила 14,2 особей на 1 м². По классификации «дельта-омега» (табл. 5.5, рис. 5.12) ЦП 23 является молодой, а ЦП 23 – переходной.

Наш интерес к резаку обыкновенному был продиктован не только его биоморфой и стратегией жизни, но и продолжительностью онтогенеза – одним из определяющих факторов при формировании возрастной структуры ЦП. В справочной литературе вид определяется как «двулетник или многолетник» (Маевский, 1964, 2006), «многолетнее, реже двулетнее» (Губанов и др., 2003). Сообщества для наблюдений были подобраны с учетом широкой фитоценотической приуроченности резака (ЦП 1 – м/о 5, ЦП 2 – м/о 4, ЦП 4 – м/о 10, табл. 5.1, прилож. 2; ЦП 3 – м/о 12, ЦП 5 – м/о 20, табл. 5.1, прилож. 3).

Нами выявлено, что все ЦП *Falcaria vulgaris* неполночленные, в них отсутствуют сенильные особи. Данное обстоятельство вполне закономерно, так как в онтогенезе малолетнего вида нет постгенеративного периода. Как и в случае с *Cichorium intybus*, на онтогенетическую структуру ЦП (рис. 5.13) оказывает влияние достаточно высокая реактивность вида. Так, в ЦП 1, 3 и 5, входящих в состав вторично-разнотравных сообществ с постоянным антропогенным воздействием, большая часть особей (согласно нашим наблюдениям, 75-80%) развивалась по типу

двулетников. За первый год жизни особи успевают пройти весь прегенеративный период, зимовали в виргинильном состоянии, на следующий год осуществляли цветение в молодом генеративном состоянии и после плодоношения полностью отмирали. Оставшиеся особи, не более четверти от общего количества, в конце второго и последующие годы развития формировали каудекс и их онтогенез продолжался еще несколько лет в средневозрастном и старом генеративных состояниях. Полное отмирание всегда происходило в тот же вегетационный период, что и последнее плодоношение, поэтому выделить постгенеративный период в развитии резака не представляется возможным.

В целом можно отметить, что антропогенная трансформация фитоценологических условий стимулировала более быстрое прохождение онтогенеза особями *Falcaria vulgaris*. Онтогенетические спектры левосторонние, с максимумами на молодых генеративных или ювенильных особях. Средняя плотность – 53 особи на м², доля участия g₂– растений – 4-6%, g₃– растений – 1-3% от состава ЦП. I₆ колеблется в пределах 2,30 – 2,73 (табл. 5.1).

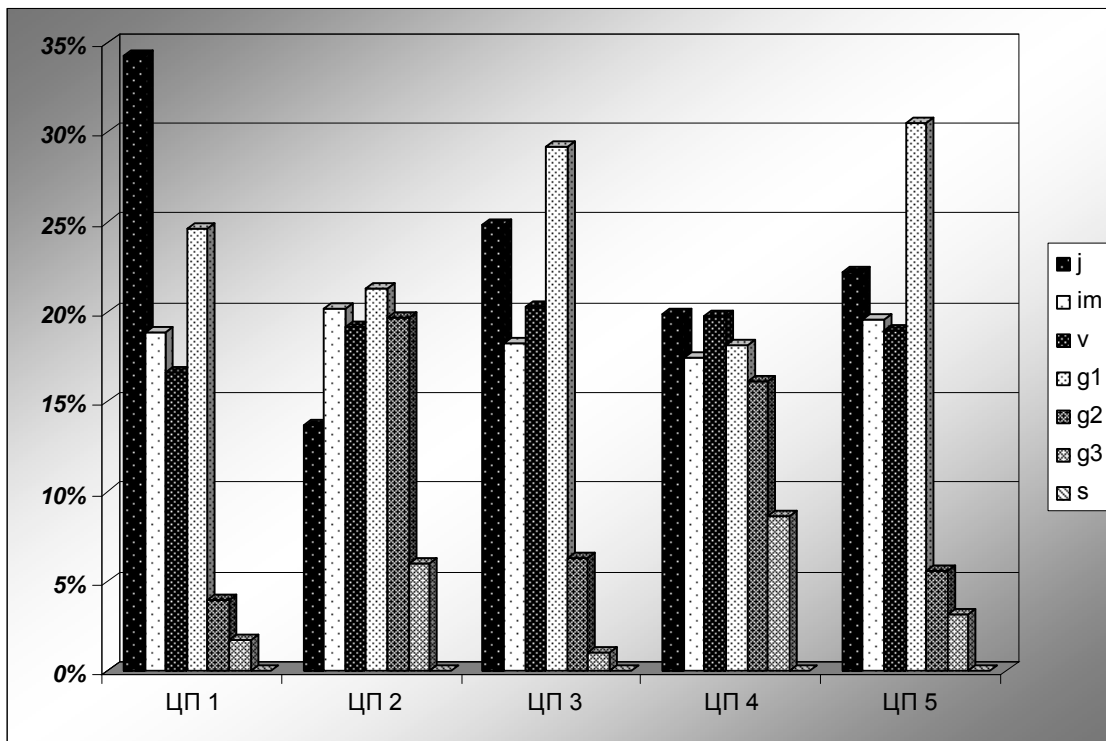


Рис. 5.13. Онтогенетическая структура ЦП *Falcaria vulgaris*

Иная картина онтогенетической структуры отмечена в ЦП 2 и 4, входящих в состав луговых сообществ длительного формиро-

вания. Сокращается как общая плотность популяций, так и доля участия прегенеративной фракции. До 88% особей продолжили свою генерацию на третий и последующие годы развития, онтогенез может длиться до 4, а иногда и более лет. Доля участия средневозрастных особей возрастает до 18-20%, а старых генеративных – до 6-9% от состава популяции. Средняя плотность – 31 особь на м², I_g незначительно превышает 1 (табл. 5.1).

Полученные данные, на наш взгляд, крайне интересны, так как не только показывают влияние фитоценотических условий на формирование онтогенетической структуры ЦП отдельных видов, но выявляют роль данных условий при формировании типа биоморфы. Учитывая поливариантность онтогенеза особей *Falcaria vulgaris* и возможность многолетнего развития, мы относим данный вид (глава 3) к поликарпической длинностержнекорневой полурозеточной модели структурной организации.

Обобщая данные многолетнего мониторинга онтогенетической структуры ЦП стержнекорневых травянистых растений, можно выделить ряд закономерностей.

1. Онтогенетический состав ЦП в наибольшей степени обусловлен жизненной формой и характером онтогенеза вида. Тип биоморфы, продолжительность развития особей на восходящей и нисходящей ветвях онтогенеза и длительность отдельных возрастных состояний формируют определенный тип онтогенетической структуры ЦП конкретных видов.

2. Для большинства ЦП стержнекорневых растений с преобладанием пациентных черт в жизненной стратегии характерен левосторонний онтогенетический спектр; локальный максимум в основном приходится на средневозрастные генеративные особи. Левосторонний характер спектров обусловлен прежде всего семенным типом самоподдержания ЦП, при этом динамичность прегенеративной фракции объясняется как непродолжительным развитием особей отдельных возрастных групп, так и неравномерностью инспермации и приживаемости всходов. Незначительные колебания демографических параметров в генеративной фракции зависят от продолжительности молодого, средневозрастного или старого генеративного состояния в онтогенезе. Одновременно на наличие и продолжительность развития особей всех

возрастных групп оказывают существенное влияние приживаемость проростков, метеорологические условия конкретных лет, соответствие экологических требований условиям экотопа, антропогенные факторы и т.п.

3. На формирование онтогенетической структуры ЦП видов с узкой экологической амплитудой (кальцефиты, псаммофиты) наряду с особенностями онтогенеза накладывают существенный отпечаток физиологические особенности данного вида, которые определяют их приуроченность к определенному типу субстрата. В свою очередь, физические свойства субстрата оказывают влияние на наличие, длительность развития и мощность особей всех возрастных групп.

4. Онтогенетические спектры ЦП видов с преобладанием эксплерентных и эксплерентно-пациентных черт в жизненной стратегии имеют адаптивный характер, заметно меняются в зависимости от условий внешней среды и антропогенного воздействия и отражают флуктуационный характер динамических процессов в фитоценозах. ЦП видов-эксплерентов, расположенные в сходных экологических и фитоценологических условиях, характеризуются аналогичной онтогенетической структурой и сходными популяционными характеристиками. Для характеристики онтогенетической структуры ЦП подобных видов понятие базового спектра не применимо; по всей вероятности, следует выделить определенный тип возрастного спектра, характерный для конкретного диапазона условий, в котором находится ЦП.

Резюмируя вышеизложенное, следует подчеркнуть, что на формирование онтогенетического состава ЦП стержнекорневых травянистых растений оказывает влияние целый ряд различных факторов: тип биоморфы, продолжительность онтогенеза вообще и отдельных онтогенетических состояний в частности, эколого-ценотическая стратегия вида, особенности его биологии и физиологии, антропогенная трансформация сообществ, соответствие экологических требований условиям экотопа и др.

5.2. Виталитетная структура

“Жизненность” или “жизненное состояние” – одно из свойств биологических объектов. Браун-Бланке и Павияр (Braun-

Blanquet, Pavillard, 1922, цит. по: Ценопопуляции ..., 1976) определили жизненность как степень развития и процветания различных видов в сообществе. Ими же была предложена четырехбалльная шкала жизненности, которая учитывала полноту прохождения растениями жизненного цикла и степень разрастания вегетативных органов. В дальнейшем другими исследователями был предложен ряд шкал, в которых учитывались следующие параметры: степень развития генеративной части растения (Алехин и др., 1925; Раменский, 1938), степень типичности жизненных условий и характер прохождения фенологических фаз (Рысин, 1959), изменение морфологических и динамических параметров особей (Ермакова, 1987; Морозова, 2010)

Анализ накопленного фактического материала по структуре и численности популяций растений (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Злобин, 1980аб, 1981, 1989, 1996) позволяет заключить, что понятие “жизненность” приложимо к явлениям разного уровня организации. Различают жизненность особи, жизненность ЦП и жизненность вида в целом. Во всех случаях жизненность выступает как показатель разного энергетического уровня и разной устойчивости растений. Вместе с тем в применении к объектам каждого уровня для определения этого понятия необходима разработка специфических критериев. В качестве основных критериев, позволяющих судить о жизненном состоянии особей, Ю.А. Злобин выделяет (1981, 1989) темпы прохождения ими онтогенетического цикла и предлагает использование системы параметров, отражающих мощность развития вегетативных и генеративных органов особей и степень их приспособленности к условиям произрастания. Т.А.Работнов (1969) основными показателями жизненного состояния видов считает возрастной спектр, численность популяций и темпы развития особей. А.А.Уранов (1960) для характеристики жизненного состояния вида вводит понятие “мощность популяции”, понимая под ним количество органического вещества, производимого популяцией на единицу площади в течение года. Поскольку ЦП даже одного вида на протяжении различных местообитаний попадают в отличные эколого-фитоценотические условия, жизненное состояние особей растений может существенно отличаться; формируются группы особей (Злобин, 1980а) с различным уровнем физиологиче-

ских процессов, морфологической структурой, степенью развития вегетативной и генеративной сфер. Подобная разнокачественность в пределах вида давно обсуждается отечественными ботаниками, В.Н. Сукачев еще в начале XX в. (1915) назвал описываемое явление дифференциацией особей.

Для анализа виталитетной структуры ЦП было предложено (Воронцова и др., 1976) определять жизненность как меняющееся в течение онтогенеза свойство особи, которое проявляется в мощности ее вегетативных и генеративных органов и в устойчивости к неблагоприятным воздействиям; от устойчивости особи зависят перспективы ее дальнейшего развития. Наивысшему же уровню жизненного состояния популяции соответствует ряд условий (Уранов, 1960; Ермакова, 1976; Гатцук, Ермакова, 1987): оптимальный для вида темп развития особей; максимальная мощность (продуктивность) ЦП; оптимальная численность ЦП.

При исследовании жизненного состояния вида можно использовать два подхода. Первый применим к видам, особи которых довольно часто сохраняют многолетние живые, а иногда и отмершие части, что позволяет выявить прошлую судьбу каждой конкретной особи и потенциальные возможности ее развития (Курченко, 1974; Воронцова и др., 1976). Второй подход заключается в оценке состояния особей, имеющих короткую жизнь побегов и быструю их смену. В этом случае особи одного возрастного состояния объединяют в группы, сходные по мощности и степени воздействия на среду и определяют их ценотическую роль (Гатцук, Ермакова, 1987). На основании размерной дифференциации особей различных возрастных состояний формируют многобалльную шкалу жизненности, которая не только позволяет определить жизненное состояние особи в момент наблюдения, но и выделить уровни жизненности онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978; Воронцова и др., 1987) конкретных особей в различных ЦП. Указанный подход послужил методической основой для данного раздела работы.

В литературе имеются данные (Титов, 1978; Кулагин, 1985), что при взаимодействии растений в ЦП дифференциация особей может протекать неодинаково у разных видов. Нам показалось интересным проследить фенотипическую вариабельность

особей одного вида в зависимости от фитоценологических условий и состояния популяций данного вида.

В качестве модельного объекта был выбран *Cichorium intybus* – как уже неоднократно отмечалось, вид, крайне интересный по своим биоморфологическим, онтогенетическим и эколого-ценологическим характеристикам. Особи цикория как одной, так и разных онтогенетических групп, обнаруженные нами повсеместно на территории области при различных сочетаниях абиотических и биотических факторов окружающей среды, отличались существенной вариабельностью морфопараметров. Согласно нашим исследованиям, для цикория характерна поликарпическая длинно-стержнекорневая полурозеточная МСО корневой и побеговой систем, наличие многоглавого каудекса и мощного главного корня длиной до 2 и более м, поливариантность онтогенеза и достаточно широкие адаптивные стратегии, позволяющие сочетать в популяционном поведении ярко выраженные черты эксплерентности и пациентности (Олейникова, 1999; 2004).

Исследования велись стационарно в тех же ЦП, в которых одновременно изучалась онтогенетическая структура вида (глава 5.1); эколого-ценологическая характеристика местообитаний дана в приложении 3. На начальном этапе была проанализирована дифференциация особей прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов онтогенеза для составления восьмибалльной шкалы жизненности (наличие столь большого количества градаций объясняется существенным разбросом биометрических показателей). В дальнейшем, на основании наблюдений за ходом онтогенеза цикория в различных растительных сообществах и вариабельности особей одной возрастной группы по мощности развития вегетативной и генеративной сферы, проведена оценка жизненности ЦП *C. intybus* в различных географических пунктах области, характеризующихся разными экологическими и фитоценологическими условиями.

5.2.1. Размерная дифференциация особей

Вариабельность особей по жизненному состоянию может наблюдаться как в пределах одного и того же растительного сообщества вследствие изменчивости среды обитания и генетиче-

ской неоднородности особей, так и в различных местообитаниях вследствие отличий экологической и фитоценотической обстановки (Злобин, 1980а,б). На мощность развития организма влияют разные факторы (Воронцова и др., 1976; Скользнева, 1996): обеспеченность почвы минеральными солями и влагой, структура почвы, густота травостоя, степень освещенности. Данные обстоятельства учитывались при сборе материала для создания восьмибалльной шкалы жизненности особей цикория обыкновенного по периодам онтогенеза.

Все особи, собранные за время работы в конкретных растительных сообществах (гербарные образцы и таблицы по биометрии), были распределены по размерным характеристикам. Самые мощные растения получали наивысший балл (Ж-8), самые мелкие – низший (Ж-1). Все остальные особи размещались в промежутке между Ж-1 и Ж-8 следующим образом. У растений в имматурном и виргинильном возрастных состояниях основными показателями выступали скоррелированные между собой величины размера листьев и диаметра базальной части корня, в качестве дополнительного показателя было использовано количество листьев в прикорневой розетке (табл. 5.6).

Из-за существенной разницы биомассы имматурных и виргинильных растений абсолютные биометрические показатели для особей прегенеративного периода одного и того же балла жизненности существенно отличались. Так, для имматурных особей максимального балла жизненности отмечен предельный размер листьев 13,9×2,3 см и диаметр базальной части корня 0,8 см, тогда как размер листьев виргинильных особей Ж-8 может достигать 26 см в длину и 3,2 см в ширину, а диаметр базальной части корня – 1,4 см.

Различия морфологической структуры являются прежде всего следствием конкурентных взаимоотношений внутри конкретного фитоценоза. Жесткое давление со стороны взрослых растений разных видов, борьба за влагу, свет и почвенное пространство приводят к образованию средне- и маломощных молодых растений, которые способны обходиться гораздо меньшим объемом “жизненных благ”, чем взрослые особи вида.

Таблица 5.6. Морфометрическая характеристика преипостгенеративных особей *Cichorium intybus* различных уровней жизненности

Онтогенетич. состояние	Баллы жизнен.	Биометрические показатели				
		число вегетат. розеточных побегов, шт.	общее кол-во листьев в них, шт.	длина листьев, см	ширина листьев, см	диаметр базальной части корня, см
1	2	3	4	5	6	7
im	1 ¹⁴	1	2,4±0,112	3,2±0,03	0,5±0,01	0,20±0,01
			20,9	4,96	12,60	31,62
	2	1	2,5±0,114	4,4±0,07	0,7±0,02	0,31±0,02
			20,52	7,55	13,20	26,38
	3	1	3,4±0,183	5,5±0,07	0,8±0,01	0,34±0,01
			24,14	5,82	8,32	17,15
	4	1	4,1±0,161	6,5±0,09	0,9±0,02	0,44±0,02
			17,52	6,20	8,93	19,61
	5	1	4,3±0,127	7,3±0,09	1,2±0,03	0,47±0,02
			13,28	5,21	10,00	15,62
	6	1	4,4±0,152	8,8±0,09	1,6±0,02	0,53±0,02
			15,47	4,43	6,21	15,90
	7	1	4,7±0,147	10,7±0,15	1,8±0,03	0,58±0,02
			13,98	6,36	6,66	13,33
	8	1	5,6±0,133	12,6±0,17	2,0±0,03	0,67±0,01
			10,68	5,96	7,57	10,66
v	1	1	2,7±0,17	5,3±0,06	1,2±0,04	0,35±0,01
			28,93	5,53	16,87	19,17
	2	1	3,3±0,11	7,8±0,07	1,4±0,02	0,46±0,01
			14,24	4,20	6,78	14,70
	3	1	3,5±0,13	9,1±0,10	1,5±0,02	0,52±0,02
			16,61	4,80	4,71	17,83
	4	1	4,2±0,13	10,8±0,11	1,7±0,02	0,60±0,02
			14,29	4,17	6,71	12,91
	5	1	4,7±0,16	12,89±0,17	1,9±0,03	0,69±0,02
			15,19	5,97	6,99	11,13
	6	1	5,1±0,12	15,09±0,18	2,0±0,03	0,73±0,02
			10,56	5,30	6,42	12,24
	7	1	5,6±0,22	17,4±0,18	2,3±0,04	0,85±0,03
			12,24	4,69	8,80	13,75
	8	1	5,9±0,16	22,7±0,46	2,9±0,05	1,06±0,04
			11,86	9,09	8,14	17,85

¹⁴ Числитель – среднее значение признака ($M \pm m$), знаменатель – коэффициент вариации ($Cv, \%$).

1	2	3	4	5	6	7
s	1	1	3,5±0,11	2,6±0,057	0,4±0,017	1,2±0,069
			14,42	9,73	12,36	25,07
	2	1,7±0,13	5,2±0,34	3,1±0,059	0,6±0,026	2,1±0,050
		32,75	29,54	8,50	19,72	10,75
	3	2,0±0,14	6,5±0,31	3,6±0,065	0,7±0,026	2,4±0,058
		31,62	21,48	8,24	16,47	10,79
	4	2,4±0,13	7,7±0,32	4,5±0,098	0,8±0,025	2,6±0,054
		24,30	18,41	9,91	14,38	9,30
	5	2,9±0,16	9,7±0,33	4,7±0,069	1,0±0,036	2,7±0,070
		24,14	14,98	6,57	15,93	11,53
	6	3,3±0,12	11,1±0,35	4,0±0,075	0,9±0,040	3,0±0,078
		16,87	14,22	8,30	19,93	11,70
	7	3,7±0,17	14,3±0,54	4,8±0,082	1,0±0,035	3,3±0,053
		21,11	17,00	7,60	15,49	7,13
	8	4,4±0,13	17,5±0,67	5,1±0,065	1,5±0,041	4,2±0,058
		13,25	17,10	5,68	12,29	6,16

Согласно нашим наблюдениям, высокий уровень жизненности имматурных и виргинильных растений характерен для тех ЦП цикория обыкновенного, которые образуют первичные сукцессии или занимают свободные экологические ниши, возникающие в результате изменения видового разнообразия фитоценозов. В таких условиях особи *C. intybus* всех возрастных состояний, включая прегенеративный период, обычно характеризуются повышенной мощностью. Подробнее данный аспект жизненности вида и ценопопуляций в целом рассматривается в главе 5.2.2.

У генеративных особей цикория в качестве основных показателей для присвоения того или иного балла жизненности были использованы число и высота осевых генеративных побегов. Как правило, обычно наблюдается положительная корреляция между этими показателями и размером каудекса (табл. 5.7.). Исключения могут составлять старые генеративные растения, у которых возрастает количество вторичных вегетативных побегов на фоне постепенного затухания процессов жизнедеятельности. Для характеристики развития генеративной сферы учитывали количество соцветий на особи, в качестве дополнительного параметра использовали число боковых генеративных побегов.

Таблица 5.7. Морфометрическая характеристика генеративных Особей *Cichorium intybus* различных уровней жизненности

Онтогене- тич. состоя- тич.	Баллы Жизнен.	Биометрические показатели				
		число осе- вых генерат. побегов, шт.	высота осе- вых генерат. побегов, см.	число боко- вых генерат. побегов, шт.	количество соцветий на особи, шт.	диаметр ба- зальной час- ти корня, см
1	2	3	4	5	6	7
g ₁	1 ¹⁵	1	33,6±1,21	0	18,4±0,48	0,36±0,04
			16,06		11,71	6,87
	2	1	45,9±1,08	0,1±0,07	26,4±0,38	0,41±0,01
			10,55	300,00	6,49	3,69
	3	1	56,5±1,01	0,2±0,10	31,3±0,65	0,47±0,02
			7,95	200,00	9,31	14,06
	4	1	66,4±0,89	0,9±0,10	46,7±0,91	0,59±0,02
			6,16	48,43	9,19	14,08
	5	1	78,5±0,66	1,1±0,12	56,4±0,89	0,71±0,02
			3,79	48,96	7,10	10,82
	6	1	94,8±1,24	1,6±0,13	69,5±1,25	0,84±0,03
			5,85	36,44	8,02	13,78
	7	1	88,3±1,34	2,0±0,16	130,5±2,44	0,99±0,04
			6,77	35,36	8,38	16,14
	8	1	109,5±1,60	3,1±0,14	145,9±1,28	1,42±0,02
		6,85	20,15	3,91	6,90	
g ₂	1	2,2±0,15	28,5±0,75	1,2±0,09	61,8±1,77	1,23±0,05
		30,83	11,77	33,33	12,81	16,28
	2	2,3±0,10	39,5±0,76	2,1±0,15	97,20±1,43	1,29±0,02
		19,92	8,59	32,63	6,58	7,71
	3	2,6±0,11	53,14±1,04	2,9±0,19	134,4±2,40	1,58±0,02
		18,84	8,71	28,64	7,97	6,82
	4	2,9±0,12	69,8±0,78	5,2±0,18	158,7±2,29	1,63±0,02
		18,57	4,98	15,62	6,45	5,17
	5	3,1±0,13	91,3±2,09	5,7±0,25	173,1±1,44	1,93±0,04
		19,33	10,27	19,30	3,72	8,37
	6	3,3±0,10	118,6±1,55	6,8±0,21	243,2±4,29	3,76±0,07
		13,89	5,83	13,64	7,88	8,39
	7	5,7±0,19	143,7±2,68	15,2±0,97	360,4±3,07	4,07±0,08
		14,78	8,35	28,50	3,80	8,48
	8	7,9±0,36	119,2±1,65	23,7±0,76	704,6±15,28	6,06±0,17
		20,37	6,13	14,31	9,69	12,26

¹⁵ Числитель – усредненное значение признака (M±m), знаменатель – коэффициент вариации (Cv,%).

1	2	3	4	5	6	7
g ₃	1	1,3±0,10	26,1±0,85	1,0±0,10	19,8±0,68	2,3±0,05
		32,25	14,47	44,72	15,37	10,26
	2	1,5±0,15	35,76±0,61	1,7±0,16	32,5±0,80	2,8±0,05
		44,72	7,59	42,01	10,94	8,19
	3	1,8±0,15	42,82±0,59	2,1±0,16	53,8±0,64	2,9±0,04
		37,68	6,20	33,33	5,34	7,23
	4	2,3±0,17	55,4±0,73	2,5±0,15	78,2±1,42	3,2±0,07
		33,96	5,91	25,51	8,13	9,16
	5	2,7±0,14	68,32±0,86	3,0±0,19	108,3±2,8	3,6±0,04
		23,72	5,61	27,79	9,80	4,89
	6	3,2±0,18	76,51±0,76	33±0,13	149,5±2,49	4,1±0,05
		25,39	4,43	16,87	7,43	5,72
	7	3,8±0,17	80,18±0,62	4,1±0,14	193,6±2,56	4,3±0,07
		19,69	3,47	15,23	5,90	7,09
	8	4,6±0,21	84,51±0,76	5,3±0,19	230,8±3,31	4,4±0,06
		19,92	4,04	15,90	6,40	6,39

При одинаковой мощности вегетативных органов больший балл жизненности присваивался тем особям, которые имели большее количество соцветий. У старых генеративных растений также принимали во внимание соотношение вегетативных и генеративных побегов. С увеличением числа вторичных вегетативных побегов количество генеративных побегов и их размер уменьшаются. В целом, согласно данным таблицы 5.7, для генеративного периода онтогенеза *C. intybus* также характерно различие абсолютных биометрических показателей одного и того же балла жизненности разных возрастных состояний. Безусловное лидерство практически по всем показателям принадлежит средневозрастному генеративному состоянию, при вступлении в которое особи цикория могут достигать наибольшего размера вегетативных органов и наивысшего развития генеративной сферы. Самый высокий балл жизненности (Ж-8) был присвоен растениям с максимальным количеством (до 12) осевых генеративных побегов и каудексом более 7-8 см.

Высота ортотропных побегов таких особей варьирует в пределах 110-130 см. Балл жизненности Ж-7 получили особи, имеющие до 6 осевых генеративных побегов и каудекс около 4-4,5 см. Данные особи могут достигать в высоту 150-170 см, однако количество соцветий на них значительно меньше, чем у растений с баллом Ж-8, прежде всего за счет меньшего числа боковых побегов. Далее шкалу жизненности средневозрастных

генеративных особей составляют растения с последовательно снижающейся мощностью.

У молодых генеративных растений по сравнению со старыми больше высота осевых генеративных побегов и количество соцветий, тогда как у последних разрастается каудекс. Постепенная замена у растений g_3 ортотропных генеративных побегов розеточными вегетативными приводит к снижению числа соцветий, следствием чего является уменьшение образования семян и общее замедление физиологических процессов, неизменно сопровождающее заключительные этапы развития особей.

При определении балла жизненности сенильных растений учитывали количество вторичных вегетативных побегов, диаметр каудекса и размеры листьев (табл. 5.6). Очевидно, что большее количество побегов образуется на мощных каудексах, имеющих несколько почек возобновления. Размер листьев у подобных особей может достигать $5,6 \times 1,8$ см. В целом особи постгенеративного периода отличаются пониженным уровнем жизненности. За время исследований было обнаружено не более двух десятков растений, которым можно было присвоить наивысший балл жизненности. Данное явление вполне закономерно, так как затухающие процессы жизнедеятельности приводят к снижению биомассы, что прежде всего связано с потерей организмом энергии на нисходящей ветви онтогенетического развития (Уранов, 1975). Собранные в разных районах сенильные растения большей частью имели несимметричные разрушающиеся каудексы и 2-4 вегетативных побега с листьями размером около $4 \times 0,9$ см.

В заключение, опираясь на данные таблиц 5.6 и 5.7, подчеркнем, что вариабельность морфометрических показателей особей цикория более низких уровней жизненности выше, по мере повышения мощности вариабельность признаков снижается.

Полученная таким образом модификационная шкала жизненности, характеризующаяся широким спектром биоморфологических отличий особей, была использована для анализа жизненности различных ценопопуляций цикория обыкновенного. Считаем, что понятие фенотипической пластичности, которое М.В. Марков (2012) использует применительно к вариабельности урожая семян в популяции, может быть применено к вариабельности морфопараметров у особей одного вида разного уровня жизненности в пределах ареала его обитания.

5.2.2. Оценка жизненности ценопопуляций

Как известно, гетерогенность является одним из кардинальных свойств популяции, повышающим ее устойчивость в меняющихся условиях среды (Майр, 1974; Уранов, 1977; Пианка, 1981; Усманов, Мартынова, 1988; Марков, 2012). Внешним проявлением неравноценности особей ЦП является различие их морфологической структуры. Для поддержания неоднородности ЦП функционируют разнообразные и эффективные механизмы, в значительной степени базирующиеся на фенотипической неравноценности особей (Злобин, 1980а,б; Гродзинский, 1983). Среди основных составляющих фенотипической изменчивости Ю.А. Злобин выделяет (1980а) спектры возрастных и жизненных состояний. Оценка жизненного состояния ЦП остается актуальной проблемой современной популяционной биологии растений, поскольку виталитетный спектр популяции отражает жизненное состояние составляющих ее особей. Нередко ЦП вида, характеризующиеся сходным возрастным спектром, отличаются друг от друга по жизненности (Ценопопуляции..., 1976, Морозова, 2010). Дифференциация особей по жизненному состоянию позволяет проанализировать изменения морфологической структуры и уровня физиологических процессов под действием экологических и фитоценологических факторов.

При определении жизненности ЦП в первую очередь обращают внимание на два момента (Ермакова, 1976): на достижение растениями определенной мощности и на полноту прохождения жизненного цикла особями. Очевидно, что степень развития данных показателей указывает на близость конкретных экологических условий к фитоценологическому оптимуму (Работнов, 1950 в).

Разработанная восьмибалльная шкала жизненности особей цикория обыкновенного по периодам онтогенеза была использована для составления виталитетных спектров 23 ценопопуляций *C. intubus*. У всех особей выборки в каждой ЦП наряду с возрастным состоянием определяли балл жизненности, сравнивая их с модельными растениями. Полученные данные заносили на специальные карточки. При обработке полевых записей были составлены таблицы 5.8-5.11, в которых приводятся основные виталитетные характеристики и определено процентное участие

Таблица 5.8. Виталитетный анализ ценопопуляций *Cichorium intybus*.
Прегенеративные особи

Номер местообитания, характеристики жизненности ¹⁶	Особей в выборке	Встречаемость с баллом								Всего баллов	
		1	2	3	4	5	6	7	8		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1	A	25	3	5	13	3	1	0	0	0	
	B		3	10	39	12	5	0	0	0	69
	C		12,0	20,0	52,0	12,0	4,0	0	0	0	
2	A	397	11	17	28	47	54	110	87	43	
	B		11	34	84	188	270	660	609	344	2200
	C		2,8	4,3	7,1	11,8	13,6	27,7	21,9	10,8	
3	A	58	3	6	11	25	5	8	0	0	
	B		3	12	33	100	25	48	0	0	221
	C		5,2	10,3	19,0	43,1	8,6	13,8	0	0	
4	A	519	4	13	25	47	109	146	113	62	
	B		4	26	75	188	545	876	791	496	3001
	C		0,8	2,5	4,8	9,1	21,0	28,1	21,7	12,0	
5	A	390	0	0	22	17	51	125	101	74	
	B		0	0	66	68	255	750	707	592	2438
	C		0	0	5,6	4,1	13,1	32,1	26,0	19,1	
6	A	34	9	19	5	0	1	0	0	0	
	B		9	38	15	0	5	0	0	0	67
	C		26,5	55,8	14,7	0	3,0	0	0	0	
7	A	254	4	17	26	34	87	69	11	6	
	B		4	34	78	136	435	414	77	48	1218
	C		1,6	6,7	10,3	13,4	34,4	27,3	4,4	2,4	
8	A	156	9	7	12	9	43	51	17	8	
	B		9	14	36	36	215	306	119	64	799
	C		5,8	4,3	7,7	5,8	27,6	32,7	11,0	5,1	
9	A	54	31	15	8	0	0	0	0	0	
	B		31	30	24	0	0	0	0	0	85
	C		57,4	27,8	14,8	0	0	0	0	0	
10	A	127	12	34	47	19	4	10	1	0	
	B		12	68	141	76	20	60	7	0	384
	C		9,5	26,8	37,0	15,0	3,2	7,8	0,7	0	
11	A	36	13	16	2	1	4	0	0	0	
	B		13	32	6	4	20	0	0	0	75
	C		36,1	44,5	5,0	2,8	11,6	0	0	0	

¹⁶ Характеристики жизненности: А – встречаемость с определенным баллом, В – количество баллов; С – процент от общего числа особей.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
12	A	9	6	2	1	0	0	0	0	0	
	B		6	4	3	0	0	0	0	0	13
	C		66,7	22,2	11,1	0	0	0	0	0	
13	A	566	37	56	92	183	139	34	18	7	
	B		37	112	276	732	695	204	126	56	2238
	C		6,5	9,9	16,3	32,3	24,6	6,0	3,2	1,2	
14	A	44	4	8	13	6	7	5	1	0	
	B		4	16	39	24	35	30	7	0	155
	C		9,1	18,2	29,6	13,7	15,8	13,4	2,2	0	
15	A	30	7	12	6	5	0	0	0	0	
	B		7	24	18	20	0	0	0	0	69
	C		23,3	40,0	20,0	16,7	0	0	0	0	
16	A	59	21	17	10	7	3	0	1	0	
	B		21	34	30	28	15	0	7	0	125
	C		35,6	28,9	16,9	11,8	5,0	0	1,8	0	
17	A	0									0
	B										
	C										
18	A	86	6	13	18	22	14	9	4	0	
	B		6	26	54	88	70	54	28	0	326
	C		7,0	15,1	21,0	25,6	16,3	10,4	4,6	0	
19	A	0									
	B										0
	C										
20	A	532	2	28	63	101	154	106	59	19	
	B		2	56	189	404	770	636	413	152	326
	C		0,4	5,3	11,9	19,0	28,6	19,9	11,2	3,7	
21	A	782	47	75	98	114	202	107	81	58	
	B		47	150	294	456	1010	642	567	464	3630
	C		6,0	9,6	12,5	14,6	25,8	13,7	10,4	7,4	
22	A	107	19	25	48	10	3	2	0	0	
	B		19	50	144	40	15	12	0	0	280
	C		17,8	23,2	44,9	9,4	2,8	1,9	0	0	
23	A	58	15	27	9	5	0	2	0	0	
	B		15	54	27	20	0	14	0	0	130
	C		25,9	46,5	15,5	8,6	0	3,5	0	0	

особей с определенным баллом жизненности среди растений этого возрастного периода. Здесь же для анализа жизненного состояния ЦП вслед за И.М.Ермаковой (1976, 1987) были приведены следующие показатели: 1) средний балл жизненности, который показывает средний уровень жизненности ЦП и отдельных

ее возрастных фракций (прегенеративной, генеративной и постгенеративной); 2) встречаемость особей с определенным баллом жизненности, то есть фактическое распределение в составе ЦП особей разной жизненности; 3) показатель жизненности ЦП (сумма баллов жизненности всех особей на учетной площади) – величина, характеризующая не отдельные особи, а всю ЦП в целом; 4) относительный показатель жизненности ($P_{отн.}$), позволяющий не только сравнивать ЦП друг с другом, но и оценивать их жизненность по сравнению с высшей.

Кроме того, для характеристики вариационного ряда жизненных состояний особей оценивали коэффициент асимметрии – (КА) – (Злобин, 1980а,б), который позволяет определить, какие особи преобладают в ЦП – мелкие, крупные, или распределение симметричное (табл. 5.12). Если преобладают особи с низкими баллами жизненности (в нашей работе за низкие приняты 1-4 баллы), говорят о левосторонней асимметрии и положительном КА, если с высоким (5-8 балл) – асимметрия правосторонняя и КА отрицательный. Если соотношение мелких и крупных особей примерно одинаково, популяция симметрична, а КА стремится к 0 (Миркин, Усманова, 1988).

Оценка жизненности ЦП цикория обыкновенного на изученных участках заключалась в сопоставлении полученных величин между собой, а также с типом возрастного спектра и плотностью конкретных ЦП. Фактические данные таблиц 5.8-5.11 свидетельствуют, что мощность той или иной ЦП *C. intybus* зависит от реализации эколого-ценотических адаптаций вида в конкретном сообществе. В настоящее время существует устойчивое мнение (Harper; 1977; Уиттекер, 1980; Злобин, 1980б; Усманов, Мартынова, 1988; Морозова, 2010), что у видов с преобладанием эксплерентного типа стратегии гетерогенность особей и популяций в целом гораздо выше, чем у видов с виолентным и пациентным типами стратегии.

Нами показано (Олейникова, 1999; 2004), что при реализации эксплерентных свойств адаптивного поведения для цикория характерно максимально быстрое разрастание на крайне нарушенных, но благоприятных для жизни местообитаниях за счет быстрого роста и хорошей семенной продуктивности.

Действительно, самое высокое жизненное состояние присуще ЦП, входящим в состав рудеральных, инвазионных или нарушенных сообществ (местообитания 2, 4, 5, 20, 21, приложение 3, табл. 5.8-5.11). Относительная жизненность этих ценопопуляций – 0,64–0,81; средний балл жизненности – 5,14-6,48. Наивысший показатель $P_{отн.}$ отмечен в м/о 5, где цикорий произрастал на покровных суглинках, образовавшихся после проведения на этом участке в 1994 году строительных работ. Наблюдения за этой ЦП велись с момента появления первых проростков осенью того же года. На начальных этапах формирования темпы развития особей были крайне высоки: уже в 1996 году доля средневозрастных генеративных растений составила около 6% от общей численности ЦП (Олейникова, 1999), тогда как при нормальном развитии особей для достижения состояния g_2 требуется 4-5 лет. Сокращение онтогене-за данных растений проходило за счет смены имматурного, виргинильного и молодого генеративного состояний в течение одного-двух вегетационных сезонов. Особи отличались повышенной мощностью и максимальными биометрическими показателями. В дальнейшем, по мере зарастания участка, особи стали развиваться обычными темпами. Ускорение темпов развития и повышение мощности ЦП явилось прямым следствием отсутствия конкуренции и наличия благоприятной экологической обстановки. К моменту определения КА в 1998 г. количество особей с высокими баллами было в 13,4 раза выше, чем особей с низшими баллами (табл. 5.12).

Наивысшее значение среднего балла жизненности по возрастным фракциям отмечено при инвазии (м/о 5, прегенеративные и генеративные растения и в рудеральном сообществе (м/о 21, сенильные растения). КА (табл. 5.12) в целом для всех указанных ЦП отрицательный, однако обращает на себя внимание сенильная фракция. В м/о 5 и 20 особи постгенеративного периода отсутствуют, что объясняется непродолжительным периодом существования ЦП, а в м/о 2 и 4 КА этой группы положительный, преобладают менее мощные растения с баллом не выше 4.

Таблица 5.9. Виталитетный анализ ценопопуляций *Cichorium intybus*.
Генеративные особи

Номер местообитания, характеристики жизненности ¹⁷	Особей в выборке	Встречаемость с баллом								Всего баллов	
		1	2	3	4	5	6	7	8		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1	A	63	10	21	25	4	3	0	0	0	
	B		10	42	75	16	15	0	0	0	158
	C		15,9	33,3	39,7	6,3	4,8	0	0	0	
2	A	416	0	4	9	36	61	98	125	83	
	B		0	8	27	144	305	588	875	664	2611
	C		0	1,0	2,2	8,7	14,6	23,6	30,1	19,8	
3	A	201	21	14	53	85	22	5	1	0	
	B		21	28	159	340	10	30	7	0	695
	C		10,5	6,9	26,4	42,3	10,9	2,5	0,5	0	
4	A	556	0	12	20	33	110	147	139	95	
	B		0	24	60	132	550	882	973	760	3387
	C		0	2,2	3,6	5,9	19,8	26,4	25,0	17,1	
5	A	330	0	0	0	11	35	76	116	92	
	B		0	0	0	44	175	456	812	736	2223
	C		0	0	0	3,3	10,6	23,0	35,2	27,9	
6	A	90	12	22	46	5	3	2	0	0	
	B		12	44	138	20	15	12	0	0	242
	C		14,5	24,4	51,1	5,6	3,3	2,1	0	0	
7	A	294	8	22	43	72	78	50	18	3	
	B		8	44	129	288	390	300	126	64	1247
	C		2,7	7,2	14,7	24,5	26,6	17,1	6,1	1,1	
8	A	282	10	18	29	92	78	37	15	3	
	B		10	36	87	368	390	222	105	74	1242
	C		3,6	8,0	10,2	32,6	27,7	13,2	4,6	1,1	
9	A	124	29	37	35	8	13	2	0	0	
	B		29	74	105	32	65	12	0	0	317
	C		23,4	29,8	28,2	6,5	10,5	1,6	0	0	
10	A	267	14	20	69	130	23	9	0	2	
	B		14	40	207	520	115	54	0	16	966
	C		5,2	7,5	25,8	48,7	8,6	3,4	0	0,8	
11	A	113	0	4	16	43	32	11	5	2	
	B		0	8	48	172	160	66	35	16	505
	C		0	3,5	14,2	38,1	28,3	9,7	4,4	1,8	

¹⁷ Аналогичны приведенным в таблице 5.8.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
12	A	101	23	38	35	2	1	2	0	0	
	B		23	76	105	8	5	12	0	0	229
	C		22,8	37,5	34,7	2,0	1,0	2,0	0	0	
13	A	715	2	7	36	32	153	195	227	63	
	B		2	14	108	178	612	975	1589	504	3932
	C		0,3	1,0	5,0	4,5	21,4	27,3	31,8	8,7	
14	A	90	13	29	37	2	6	3	0	0	
	B		13	58	111	8	30	21	0	0	241
	C		14,5	32,2	41,1	2,2	6,7	3,3	0	0	
15	A	149	17	27	54	19	17	8	7	0	
	B		17	54	162	76	85	48	49	0	491
	C		11,4	18,1	36,3	12,8	11,4	5,3	4,7	0	
16	A	159	8	31	47	51	18	4	0	0	
	B		8	62	141	204	90	24	0	0	529
	C		5,0	19,5	29,6	32,1	11,3	2,5	0	0	
17	A	70	29	16	9	5	7	2	2	0	
	B		29	32	27	20	35	12	14	0	169
	C		41,4	32,9	12,8	7,1	10,0	2,9	2,9	0	
18	A	258	5	12	28	54	76	58	18	7	
	B		5	24	84	216	380	348	126	56	1239
	C		1,9	4,4	10,8	21,0	29,5	22,5	7,0	2,8	
19	A	70	11	16	30	7	5	1	0	0	
	B		11	32	90	28	25	6	0	0	192
	C		15,7	22,8	42,9	10,0	7,2	1,4	0	0	
20	A	384	0	3	8	27	72	91	124	59	
	B		0	6	24	108	360	546	868	472	2384
	C		0	0,8	2,1	7,9	18,8	23,7	32,3	15,4	
21	A	644	0	17	28	53	96	64	199	87	
	B		0	34	84	212	480	984	1393	696	3883
	C		0	2,7	4,4	8,2	14,9	25,5	30,8	13,5	
22	A	194	24	31	43	66	17	8	2	3	
	B		24	62	129	264	85	48	14	24	650
	C		12,3	20,0	22,2	34,0	8,7	4,2	1,0	1,6	
23	A	80	10	13	28	24	2	1	2	0	
	B		10	26	84	96	10	6	14	0	246
	C		12,1	16,3	35,3	30,0	2,5	1,3	2,5	0	

Таблица 5.10. Виталитетный анализ ценопопуляций *Cichorium intybus*.
Постгенеративные особи

Номер местообитания, характеристики жизненности ¹⁸		Особей в выборке	Встречаемость с баллом								Всего баллов
			1	2	3	4	5	6	7	8	
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	A	33	19	12	2	0	0	0	0	0	
	B		19	24	6	0	0	0	0	0	49
	C		57,6	36,3	6,1	0	0	0	0	0	
2	A	115	11	7	28	34	13	7	3	2	
	B		11	14	84	136	65	42	21	16	389
	C		10,5	6,7	26,7	32,4	12,3	6,7	2,8	1,9	
3	A	38	7	21	6	4	0	0	0	0	
	B		7	42	18	16	0	0	0	0	83
	C		18,4	55,3	15,8	10,5	0	0	0	0	
4	A	21	4	2	5	6	2	0	1	1	
	B		4	4	15	24	10	0	7	8	72
	C		19,1	9,5	23,8	28,6	9,4	0	4,8	4,8	
5	A	0									
	B										0
	C										
6	A	46	27	16	3	0	0	0	0	0	
	B		27	32	9	0	0	0	0	0	68
	C		58,7	34,8	6,5	0	0	0	0	0	
7	A	0									
	B										0
	C										
8	A	65	19	25	15	6	0	0	0	0	
	B		19	50	45	24	0	0	0	0	138
	C		29,2	38,5	23,1	9,2	0	0	0	0	
9	A	74	20	34	13	5	2	0	0	0	
	B		20	68	39	20	10	0	0	0	157
	C		27,1	45,9	17,5	6,8	2,7	0	0	0	
10	A	87	13	30	36	6	1	1	0	0	
	B		13	60	108	24	5	6	0	0	216
	C		14,9	34,5	41,4	6,9	1,15	1,15	0	0	
11	A	56	18	27	7	3	0	1	0	0	
	B		18	54	21	12	0	6	0	0	101
	C		32,1	48,2	12,5	5,4	0	1,8	0	0	
12	A	109	61	48	0	0	0	0	0	0	
	B		61	96	0	0	0	0	0	0	157
	C		55,9	44,1	0	0	0	0	0	0	

¹⁸ Аналогичны приведенным в таблице 5.8.

Продолжение табл. 5.10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
13	A	132	27	45	39	8	5	3	2	3	
	B		27	90	117	32	25	18	14	24	347
	C		20,4	34,1	29,5	6,1	3,8	2,3	1,5	2,3	
14	A	46	9	23	11	1	1	1	0	0	
	B		9	46	33	4	5	6	0	0	103
	C		19,6	50,0	23,8	2,2	2,2	2,2	0	0	
15	A	40	16	12	5	1	3	3	0	0	
	B		16	24	15	4	15	18	0	0	97
	C		40,0	30,0	12,5	2,5	7,5	7,5	0	0	
16	A	73	17	24	13	19	0	0	0	0	
	B		17	48	39	76	0	0	0	0	180
	C		23,3	32,8	17,8	26,1	0	0	0	0	
17	A	94	43	45	3	1	2	0	0	0	
	B		43	90	9	4	10	0	0	0	166
	C		45,7	47,9	3,2	1,1	2,1	0	0	0	
18	A	54	9	21	14	4	2	3	1	0	
	B		9	42	42	16	10	18	7	0	144
	C		16,7	38,9	25,9	7,2	3,8	5,6	1,9	0	
19	A	94	37	40	13	3	1	0	0	0	
	B		37	80	39	12	5	0	0	0	173
	C		39,4	42,6	13,7	3,2	1,1	0	0	0	0
20	A	0									
	B										0
	C										
21	A	230	14	18	31	45	53	45	21	3	
	B		14	36	93	180	265	270	147	24	1029
	C		6,1	7,9	13,4	19,6	23,0	19,6	9,1	1,3	
22	A	78	16	25	27	8	2	0	0	0	
	B		16	50	81	24	10	0	0	0	181
	C		20,5	32,1	34,6	10,3	2,5	0	0	0	
23	A	49	17	21	5	5	1	0	0	0	
	B		17	42	15	20	6	0	0	0	99
	C		34,7	42,9	10,2	10,2	2,0	0	0	0	

Таблица 5.1.1. Показатели жизненности ЦП *Cichorium intybus*

Номер м/о	Кол-во баллов ЦП	Общее число особей в ЦП	Плотность особей на 1 м ²	Ср. балл жизненности особи в ЦП	Показатель жизненности ЦП	Средний балл жизненности				Жизненность ЦП	
						прегенеративные	генеративные	пост-генеративные	максимальная	относительная	
1	276	121	2,42	2,28	5,52	2,76	2,51	1,48	19,36	0,29	
2	5200	918	18,36	5,66	104,0	5,54	6,28	3,7	146,88	0,71	
3	999	297	5,94	3,36	19,96	3,81	3,46	2,18	47,52	0,42	
4	6460	1096	21,92	5,89	127,79	5,78	6,08	3,43	175,36	0,73	
5	4661	720	14,40	6,48	93,21	6,25	6,74	0	115,20	0,81	
6	377	170	3,4	2,22	7,55	1,97	2,69	1,48	27,20	0,28	
7	2465	548	10,92	4,51	49,25	4,81	4,26	0	87,36	0,56	
8	2179	503	10,06	4,33	43,56	5,12	4,40	2,12	80,48	0,54	
9	569	252	5,04	2,26	11,38	1,57	2,56	2,26	40,32	0,28	
10	1566	481	9,82	3,19	31,32	3,02	3,62	2,23	78,56	0,40	
11	681	205	4,1	3,32	13,62	2,08	4,47	1,80	82,8	0,42	
12	399	219	4,38	1,82	79,7	1,44	2,26	1,44	35,04	0,23	
13	6517	1413	27,86	4,68	130,38	3,95	5,50	2,63	222,88	0,59	
14	499	180	3,60	2,77	9,97	3,52	2,68	2,24	28,8	0,35	
15	726	219	4,38	3,32	14,54	2,30	3,30	2,43	35,04	0,41	
16	834	291	5,82	2,87	16,70	2,17	3,33	2,43	35,05	0,41	
17	325	164	3,28	1,98	6,49	0	2,29	1,76	26,24	0,25	
18	1709	398	7,96	4,29	34,15	3,79	4,80	2,66	63,68	0,64	
19	365	164	3,28	2,23	7,31	0	2,74	1,84	26,24	0,28	
20	5009	916	18,32	5,47	100,21	4,93	6,22	0	146,56	0,68	
21	8512	1656	33,12	5,14	170,24	4,64	6,01	4,34	264,96	0,64	
22	475	379	3,74	2,54	9,50	2,24	3,01	2,02	29,92	0,32	
23	1111	187	7,58	2,93	22,21	2,61	3,35	2,32	60,64	0,37	

Таблица 5.12. Распределение особей *Cichorium intybus* с низким и высоким баллами жизненности

№ м/о	Процентное соотношение особей низкого и высокого баллов жизненности				Число особей низкого и высокого балла жизненности				Общее число особей ЦП с низк. и высок. баллами
	прегене-ративные	гене-ративные	постгене-ративные	прегене-ративные	гене-ративные	постгене-ративные	прегене-ративные	постгене-ративные	
1	96,0/4,0	95,2/4,8	100,0/0	24/1	60/3	33/0	33/0	117/4	
2	26,0/74,0	11,9/88,1	76,3/23,7	103/294	49/367	90/25	90/25	242/686	
3	77,6/22,4	86,1/13,9	100,0/0	45/13	173/28	38/0	38/0	256/41	
4	17,2/82,8	11,7/88,3	81,0/19,0	89/430	65/491	17/4	17/4	171/925	
5	9,7/90,3	3,3/96,7	0	39/351	11/319	0	0	50/670	
6	97,0/3,0	95,6/5,4	100,0/0	33/1	86/5	46/0	46/0	165/6	
7	31,5/68,5	49,1/50,9	0	81/173	145/149	0	0	226/322	
8	23,6/76,4	54,4/45,6	100,0/0	37/119	149/133	65/0	65/0	251/252	
9	100,0/0	87,9/12,1	97,3/2,7	54/0	109/15	72/2	72/2	235/17	
10	88,3/11,7	87,2/12,8	97,6/2,4	112/15	233/34	85/2	85/2	430/51	
11	88,4/1,6	55,8/44,2	98,2/1,8	32/4	63/50	55/1	55/1	150/55	
12	100,0/0	97,0/3,0	100,0/0	9/0	98/3	109/0	109/0	216/3	
13	65,0/35,0	10,8/89,2	90,1/9,9	368/198	77/638	119/13	119/13	564/849	
14	70,6/29,4	90,0/10,0	95,6/4,4	31/13	81/9	44/2	44/2	156/24	
15	100,0/0	78,6/21,4	85,0/15,0	30/0	117/32	34/6	34/6	181/38	
16	93,2/6,8	86,2/13,8	100,0/0	55/4	137/22	73/0	73/0	265/26	
17	0	94,2/15,8	97,9/2,1	0	59/11	92/2	92/2	151/13	
18	68,7/31,3	38,1/61,9	88,7/11,3	59/27	99/159	48/6	48/6	206/192	
19	0	91,4/8,6	98,9/1,1	0	64/6	93/1	93/1	157/7	
20	36,6/63,4	10,8/89,2	0	194/338	38/346	0	0	232/684	
21	42,7/57,3	15,3/84,7	47,0/53,0	334/448	98/446	108/122	108/122	540/1016	
22	95,3/4,7	84,5/15,5	97,5/2,5	102/5	164/30	76/2	76/2	342/37	
23	96,5/3,5	93,7/6,3	98,0/2,0	56/2	75/5	48/1	48/1	179/8	

Очевидно, в последние годы антропогенный прессинг повысился (в частности, автостоянка в местообитании 4 возникла за три года до начала наблюдений), что привело к повышению численности, скорости развития и мощности ЦП цикория, включая генеративную фракцию. Существовавшие же ранее фитоценотические и экологические условия способствовали реализации пациентных свойств в поведении *C. intybus*, и, как следствие, виталитет особей был ниже.

ЦП, средний балл жизненности особей в которых колеблется от 3,19 до 4,68, а $P_{отн.}$ от 0,4 до 0,59, образуют группу ценопопуляций со средним уровнем жизненности. Это ценопопуляции, входящие в состав растительных сообществ, подвергшихся слабым антропогенным воздействиям (местообитания 7, 13), сообществ заливных и пойменных лугов или луговых сообществ на плакорах (местообитания 3, 8, 10, 11, 15, 18, приложение 3, табл. 5.8-5.11).

Наибольшее для этой группы значение среднего балла жизненности особей отмечено для ЦП на днище балки (м/о 8, прегенеративные растения), на пустыре близ поселка Подгоренский (м/о 13, генеративные растения) и на пойменном лугу (м/о 18, сенильные растения). Темпы развития особей оптимальны, длительность нисходящей ветви онтогенеза превышает восходящее развитие. За годы наблюдений не удалось обнаружить выпадения каких-либо возрастных состояний из большого жизненного цикла особей со средним уровнем жизненности, только в местообитании 7 отсутствовали сенильные растения. По всей вероятности, причиной могли явиться тип биоморфы и самоподдержания вида, поскольку ранее нами показано (Олейникова, 1999; Хмелев и др., 2002, 2003), что наличие только семенного размножения у стержнекорневых видов может приводить к выпадению некоторых онтогенетических групп в спектре ЦП, если в течение одного или двух сезонов происходила гибель проростков. Судя по отрицательному значению КА для прегенеративной фракции в м/о 7 (табл. 5.12), в дальнейшем в этом фитоценозе может сформироваться ЦП с высоким уровнем жизненности. Пограничное положение занимает также ЦП в м/о 13 – КА для пре- и постгенеративной фракций положительный, тогда как для генеративной фракции отрицательный, число особей с высо-

ким баллом в 8,3 раза превышает число особей с низким баллом. Вероятно, здесь имеет место активные сукцессионные процессы. В м/о 8 КА стремится к 0 (соотношение особей с низким и высоким баллом практически равно, табл. 5.12). Установление запovedного режима использования территории способствует формированию ЦП с невысокой плотностью (в среднем 10 особей на 1 м^2 , табл. 5.8.), однако микроусловия данного участка, в том числе рельефное преимущество и хорошее увлажнение, поддерживают достаточно высокий виталитет особей.

Группу ЦП с низшим уровнем жизненности образуют ЦП, произрастающие в степных сообществах, луговых и лугово-степных сообществах невысокого уровня увлажнения (м/о 1, 6, 9, 14, 16, 22, 23) и на меловых и засоленных субстратах (м/о 12, 17, 19, приложение 3, табл. 5.8-5.11). Средний балл жизненности особей уменьшается от 2,93 до 1,82, $P_{\text{отн.}}$ – от 0,37 до 0,23. Особи низкого уровня жизненности могут проходить неполный цикл развития: при ухудшении фитоценологических и экологических условий у средневозрастных генеративных особей с низким виталитетом прекращается образование ортотропных генеративных побегов и они переходят в сенильное состояние. Однако это явление не всегда четко отражается в возрастном спектре ЦП, так как акцент возрастных состояний смещается из-за нормального развития особей среднего уровня жизненности и длительности нахождения растений в генеративном состоянии. Наименьшее значение среднего балла жизненности особей для отдельных возрастных фракций отмечено на меловых обнажениях (м/о 12, 17, прегенеративные, генеративные и сенильные растения) и в ЦП цикория обыкновенного на суходольных лугах (м/о 1, 6, сенильные растения).

Проведенный далее анализ возрастных спектров показал, что существует взаимосвязь между количественным распределением особей разных возрастных групп и виталитетом. Возрастной спектр ЦП является ее качественным признаком, указывающим на длительность жизни, продуктивность и влияние широкого спектра эколого-фитоценологических факторов, поэтому в данном случае мощность ЦП, а следовательно, и ее жизненность, являются концентрированным показателем как экологических, так и ценологических условий среды (Проскуракова, 1968; Ермакова, 1976).

Согласно классификации популяций многолетних растений, разработанной А.А.Урановым и О.В.Смирновой (1969), самые высокие показатели жизненности отмечены в инвазионных (м/о 5, 20) и зрелых нормальных ЦП (м/о 2, 4, 21). ЦП со средним уровнем жизненности относятся к типу зрелых нормальных (м/о 3, 8, 10, 13, 18) и стареющих нормальных (м/о 11, 15), а в местообитании 7 – инвазионных. На понижение мощности в последнем случае оказывают влияние конкурентные взаимоотношения внутри ценоза. Мы намеренно не говорим о дефинитивных (Уранов, Смирнова, 1969) ЦП, поскольку очевидно, что биологические особенности вида не позволяют ЦП *C. intybus* оказываться в равновесии с условиями среды и задерживаться в дальнейшем развитии на неопределенно долгое время.

ЦП низкого уровня жизненности относятся к типу стареющих нормальных (м/о 1, 6, 9, 16), ложно-стареющих (м/о 22, 23), регрессивных (м/о 12, 17, 19) и зрелых нормальных (м/о 14).

Поскольку одновременно 23 ЦП *C. intybus* были использованы в качестве модельных для оценки онтогенетической и виталитетной структуры, мы имеем возможность сравнить две классификации ЦП, которые возможно использовать в современном популяционном анализе (Уранов, Смирнова, 1969 – обозначим ее как классификация 1; Животовский, 2001 – обозначим ее как классификация 2) – см. главу 5.1. и таблицу 5.13. Безусловно, что использование параллельно двух классификаций позволяет, с одной стороны, еще раз подтвердить общие тенденции, а с другой – расширить представления о состоянии и дальнейшем развитии ЦП. Так, «стареющая нормальная ЦП» по классификации 1 может быть «старой» (ЦП 11), располагаться на границе между «переходной» и «старой» (ЦП 1,9,16) или «переходной» и «стареющей» (ЦП 6,15) по классификации 2. «Зрелая нормальная ЦП» по классификации 1 является «переходной» (ЦП 3,8,10,14,18,21), «молодой» (ЦП 4) или пограничной между «переходной» и «молодой» (ЦП 2, 13) по классификации 2. «Инвазионные ЦП» соответствуют «молодым» (ЦП 5, 7, 20), «регрессивные» – «старым» (ЦП 12,17,19). «Ложно-стареющие ЦП» по классификации 1 относятся к «переходным» (ЦП 22) или «молодым» (ЦП 23) по классификации 2.

Таблица 5.13. Классификация типов ЦП *Cichorium intybus*

Номер ЦП	Типы ЦП	
	Классификация А.А. Уранова и О.В. Смирновой	Классификация Л.А. Животовского
1	стареющая нормальная	переходная - старая
2	зрелая нормальная	переходная - молодая
3	зрелая нормальная	переходная
4	зрелая нормальная	молодая
5	инвазионная	молодая
6	стареющая нормальная	переходная - стареющая
7	инвазионная	молодая
8	зрелая нормальная	переходная
9	стареющая нормальная	переходная - старая
10	зрелая нормальная	переходная
11	стареющая нормальная	старая
12	регрессивная	старая
13	зрелая нормальная	переходная - молодая
14	зрелая нормальная	переходная
15	стареющая нормальная	переходная - стареющая
16	стареющая нормальная	переходная - старая
17	регрессивная	старая
18	зрелая нормальная	переходная
19	регрессивная	старая
20	инвазионная	молодая
21	зрелая нормальная	переходная
22	ложно-стареющие	переходная
23	ложно-стареющие	молодая

В зависимости от возрастного состояния особей, а также эколого-ценотических условий и мощности, изменяются и темпы развития ЦП. Оптимальные условия произрастания могут приводить к сокращению онтогенеза у прегенеративных особей, тогда как у генеративных увеличивается длительность пребывания в состояниях g_1 и g_2 . Противоположная картина наблюдается у особей, растущих в более суровых для вида условиях. Так, в луговых сообществах комплекс неблагоприятных факторов приводит к растяжению прегенеративного состояния до 3-4 лет, тогда как генеративный период может сокращаться за счет выпадения состояния g_3 из цикла развития *C. intybus*. Это обстоятельство еще раз подчеркивает сложный механизм взаимодействия

между компонентами растительного сообщества и дифференцированное влияние факторов среды на мощность ЦП и ее составных частей. Очевидно, что в сообществах, где у цикория преобладают черты эксплерентного поведения, онтогенетическое развитие протекает в целом быстрее, чем в фитоценозах, где проявляются черты толерантности вида.

Для определения ценотической роли и оценки состояния вида было проанализировано фактическое распределений особей с определенным баллом жизненности в составе ЦП. С целью выявления дифференцированного влияния фитоценотических и экологических условий конкретных местообитаний на мощность растений отдельно рассматривались группы прегенеративных, генеративных и постгенеративных особей. В таблицах 5.8-5.10 указана доля участия (в %) растений с разными баллами жизненности, в таблице 5.11. приведены основные характеристики жизненности ЦП, а в таблице 5.12 приводится распределение особей *C. intybus* с низким и высоким баллами. Уровни развития (низкое и высокое) оценивали по аналогии с определением коэффициента асимметрии: 1-4 балла – низкий уровень, 5-8 баллов – высокий уровень.

Прегенеративный период. Ювенильные особи не учитывались ввиду их высокой смертности и низкой вариабельности биоморфологических признаков. Наши наблюдения показали, что имматурные и виргинильные особи оказываются наиболее подвержены влиянию внешних условий. Их выносливость выше, чем у взрослых растений, однако неблагоприятные факторы среды резко снижают мощность молодых особей. В м/о 1, 6, 9, 12, 16, 22, 23, доля молодых вегетативных растений с низким баллом жизненности оставляла 93,2-100 %, что прежде всего мы связываем с проявлением черт толерантности в популяционном поведении вида. Фитоценотическая и экологическая обстановка отнюдь не способствуют распространению цикория в данных сообществах, однако за счет снижения численности и мощности особей виду удастся найти свою экологическую нишу и закрепившись, пусть даже на низшем пределе численности и виталитета, продолжать неопределенно длительное время участие в формировании данных сообществ. Ранее Ю.А. Злобин указывал (1980б), что преобладание малых значений в распределении большинства параметров ЦП яв-

ляется результатом давления среды, под которым происходит торможение роста того или иного органа или функции. Одновременно у особей включаются компенсаторные механизмы (Усманов, Мартынова, 1988), позволяющие видам с лабильным популяционным поведением закрепиться в фитоценозе. Фенотипические отличия в виталитетных спектрах определяются соотношением между силой влияния внешнего воздействия и ответной реакцией на организменном и популяционном уровнях.

При увеличении влажности и богатства почвы луговых сообществ (м/о 3, 8, 10, 11, 14, 18) в ЦП возрастает доля участия прегенеративных растений высокого балла жизненности до 11,6 – 76,4 % от общего числа прегенеративной фракции (табл. 5.8, 5.11, 5.12). В рудеральных и нарушенных сообществах степень развития имматуров и виргинилов часто зависит от общей плотности фитоценозов, видового разнообразия и структуры почвы. Если почва рыхлая, задернение отсутствует или слабо выражено, а количество сопутствующих видов невелико, то доля молодых вегетативных растений высшего уровня развития может достигать 82,8–90,3 % (м/о 4, 5). Таким образом, в развитии особей прегенеративной фракции прослеживается четкая зависимость от экзогенных и эндогенных факторов среды, которая проявляется в изменении мощности как молодых вегетативных растений, так и всей ЦП.

Генеративный период. Доля участия растений высокого и низкого уровней развития изменяется в зависимости от возрастного состояния и влияния средообразующих факторов. За время исследований больше всего растений с высоким виталитетом было обнаружено среди средневозрастных особей, с низким – среди старых генеративных особей. Как и в начальном периоде онтогенеза, мощность генеративных растений увеличивается по мере уменьшения степени замкнутости ценоза и возрастания антропогенного воздействия. В ЦП цикория обыкновенного на пустырях, близ жилых и производственных помещений, вдоль дорог (м/о 2, 4, 5, 13, 20, 21) генеративные особи высшего уровня развития составляли от 84,7 до 96,7%. Чем сильнее условия произрастания удалены от оптимальных, тем выше процент участия в ЦП особей низкого уровня развития. В устойчивых лугово-степных сообществ-

вах (м/о 1, 6, 9, 12, 14, 19,23) доля участия особей с высшим баллом жизненности составила 3-12,1% (табл. 5.9, 5.11, 5.12).

Постгенеративный период. Старые вегетативные растения цикория обыкновенного чаще всего были отнесены к низшему и среднему уровню развития. В рассмотренных нами ЦП средний балл жизненности особи в постгенеративном периоде ниже, чем в генеративном (табл. 5.10-5.12). Потеря мощности является прямым следствием старения растения и отмирания отдельных частей. Тем не менее в изменении мощности у сенильных растений прослеживается тенденция, отмеченная нами для генеративного периода: большее количество хорошо развитых особей обнаружено в тех ЦП, где вид “у себя дома” (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922, Ценопопуляции ..., 1976). Ряд ЦП (м/о 2, 4, 13, 15, 18) имеют в своем составе 9,9-23,7% сенильных растений высшего уровня развития, в местообитании 21 их количество возрастает до 53%, что позволяет предположить, что 5-8 лет назад жизненность этих ЦП была выше за счет большей мощности генеративных особей.

Полагаем, что определение жизненности отдельно по периодам онтогенеза и распределение особей по уровню развития внутри возрастных фракций позволяет не только более дифференцированно судить о влиянии среды на жизненность ЦП, но и предположить ее прошлое развитие и спрогнозировать будущее.

В заключении отметим, что анализ виталитетной структуры ЦП *C. intybus* выявил неоднородность особей по жизненному состоянию и, как следствие, их различную роль в сложении конкретных фитоценозов. По результатам исследований можно сделать следующие выводы.

1. Особи цикория обыкновенного одного и того же возрастного состояния могут различаться по степени развития вегетативных и генеративных органов как в ЦП, произрастающих в отличных эколого-фитоценологических условиях, так и внутри одной ЦП. Наиболее вариабельной частью многобалловой шкалы жизненности является генеративная фракция благодаря более продолжительной жизни особей в этом периоде и различиям в строении вегетативных и генеративных органов растений разных возрастных состояний; внутри отдельных онтогенетических групп вариабельность выше у особей низших уровней жизненности. Вариабельность морфопараметров у особей *C. intybus*

разного уровня жизненности в широком диапазоне эколого-фитоценологических условий является проявлением фенотипической пластичности вида.

2. В оптимальных для вида условиях доля участия особей с высоким баллом жизненности может составлять 80-100%. Преобладание малых значений в распределении морфопараметров особей следует рассматривать как результат давления среды, замедляющий ростовые процессы и развитие особей в целом. Гетерогенность популяций цикория по мощности развития является следствием преобладания черт эксплерентности в популяционном поведении вида, тогда как наличие малочисленных ЦП в широком диапазоне эколого-ценотических условий и длительный период их развития свидетельствует о наличии выраженных черт пациентности; на количественное соотношение особей разных уровней развития заметный отпечаток накладывают условия произрастания. В конечном итоге условия жизни в фитоценозе определяют адапционную стратегию вида в данный момент времени.

3. На формирование фенотипического спектра ЦП оказывают влияние адаптивные эколого-ценотические стратегии вида, которые можно рассматривать как один из этапов реализации генотипических свойств вида. В свою очередь, включение компенсаторных механизмов приводит к повышению жизнеспособности особей.

4. Виталитетный анализ явился информативным диагностическим инструментом, позволяющим не только определить жизненность особи на момент наблюдения и более дифференцированно судить о влиянии среды на жизненность ЦП, но и оценить общее состояние ЦП, предположить ее прошлое развитие и спрогнозировать будущее.

Таким образом, генетически закрепленные адаптивные эколого-ценотические стратегии вида оказывают влияние на формирование фенотипического спектра популяции и включают компенсаторные механизмы, повышающие жизнеспособность особей.

5.3. Особенности пространственного размещения особей

Распределение растений в пространстве и их взаимоотношения определяются совокупностью экологических факторов: кли-

матических, эдафических и биотических (Сукачев, 1938; Шенников, 1952, 1964; Норин, 1970, 1979, 1980; Разумовский, 1981; Работнов, 1987, 1992), среди последних ведущую роль играет конкуренция за потребление ресурсов (Сукачев, 1938, 1953, 1959; Braun-Blanquet, 1951; Раменский, 1952; Elenberg, 1952, 1968; Odum, 1953; Марков, 1962; Харпер, 1964; McIntosh, 1970; Быков, 1970; Норин, 1980; Солбриг О., Солбриг Д., 1982; Миркин, 1983; Смирнова, 1987; Восточноевропейские ..., 1994, 2004а,б; Миркин и др., 2002; Keddy et al., 2002; Grime, 2006; Theoretical ..., 2007 и др.). Наличие конкуренции – одно из системных качеств, отличающее фитоценозы от открытых группировок растительности; конкуренция в фитоценозах составляет основной механизм их системной организации (Александрова, 1961, 1981; Куркин, 1973, 1976, 1984; Норин, 1979). Правда, тот же Б.Н. Норин подчеркивает (1980), что возникшие в результате конкуренции растения связи носят антагонистический характер, поэтому они «...не могут организовать, сплотить систему фитоценоза» (Норин, 1980: с.481). Но поскольку далее автор определяет растительное сообщество как открытую дискретную систему, обладающую невысокой целостностью и ценотической замкнутостью различной степени, мы считаем возможным рассматривать конкуренцию видов именно как один из структурообразующих элементов фитоценозов, так как в том числе и благодаря конкуренции в конечном итоге формируется фитоценоз конкретного пространства и времени. Несколько ранее (Норин, 1979) Борис Николаевич, признавая конкуренцию специфическим ценотическим явлением, подчеркнул, что в конечном итоге она ведет к отбору видов и особей растений, способных к совместному произрастанию в составе одного сообщества. Ценотическое влияние одних растений на другие регулирует количественные соотношения растений в фитоценозах и определяет пространственное расположение конкретных особей.

Как замечает Т.А. Работнов (1992), сам термин «конкуренция» неоднократно критиковался за его антропоморфность, однако ни в зарубежной, ни в отечественной литературе от него не отказались. Предпринятые попытки [F. Clements et al. (1929) – «соревнование»; Б.А. Быков (1962, 1970) – «аллелосполия»; Дж. Харпер (1964) – «интерференция»; В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова (1980)

– «распределение»] так и не привели к замене терминологии. Более того, К.А. Куркин (1984), оценивая данную тенденцию как попытку уклонения от анализа сущности и механизмов фитоценотической конкуренции, предлагает рассматривать теорию конкуренции как основу фитоценологии. Гораздо раньше Л.Г. Раменский (1952) констатировал, что наличие в фитоценозах напряженной конкуренции и ее «творческая роль» (с. 185) в филогенезе не подлежат сомнению. Ему вторит К. Сакаи (Sakai, 1957), предлагая выделять три вида конкуренции (или три типа взаимоотношений между организмами: 1) внутривидовую, 2) межвидовую, и 3) межвидовую).

Не отрицая значения конкуренции за жизненно важные факторы среды, Ю.В. Титов замечает (1978), что эта концепция не является универсальной и не в состоянии объяснить все эффекты внутривидовых взаимоотношений растений; на многочисленных примерах автор наглядно продемонстрировал возможность позитивных взаимных влияний одних растений на другие. В зависимости от расстояния между особями, характера их размещения на территории относительно друг друга, а также свойствами и состоянием среды их обитания осуществляется материально-энергетический обмен между растениями через среду. Анализируя варианты взаимоотношений растений в одновидовых группах на протяжении их онтогенеза, автор предлагает выделять два типа эффекта взаимодействия растений, проявляющиеся в различных симптомах как на уровне особи, так и в организации группы в целом – эффект группы и эффект плотности, которые отражают различные формы связей между растениями в процессе их роста и развития. К.А. Куркин (1989), рассматривая закономерности распределения видов на пастбищах, приходит к заключению о системном взаимодействии экотопических режимов с режимами конкуренции в определении как пространственного распределения видов на лугах, так и их динамики.

Под пространственной структурой понимается определенное взаимное размещение элементов ЦП – особей, клонов, парциальных кустов (Григорьева и др., 1977; Ценопопуляции ..., 1988; Лебедева и др., 2011, 2012) с учетом их размера и возрастного состава. Важность исследования пространственной структуры связана в

первую очередь с её значением в жизни ЦП, заключающимся в реализации устойчивости, продуктивности, адаптивных возможностей, осуществляющихся посредством пространственной организации особей в ценозе (Ценопопуляции..., 1988). Благодаря существованию пространственной неоднородности достигается возможность оптимальной плотности ЦП, необходимость которой продиктована конкурентными взаимоотношениями в ценозе и лимитирующим влиянием абиотических факторов (Скользнева и др., 2003). Отмечено (Czaran, 1984; Silvertown et al., 1993; Михайлова и др., 2008), что пространственные взаимоотношения могут сильно изменить условия существования ценопопуляций видов, поэтому, наряду с изучением геометрических особенностей размещения отдельных элементов ЦП, исследуется и функциональная структура – совокупность взаимодействий между отдельными элементами ЦП или фитоценоза в целом (Ценопопуляции ..., 1988; Лебедева и др., 2011, 2012). Детальное изучение характера и интенсивности воздействия отдельных растений на среду, а через нее – друг на друга позволило А.А.Уранову (1965, 1968, Уранов, Михайлова, 1974) разработать концепцию фитогенного поля как некоего фитоценотического пространства, в котором отдельные элементы связаны энергетическими и сигнальными взаимодействиями (Ценопопуляции ..., 1988), возникающими в результате жизнедеятельности особей.

Кроме пространственного обособления группировок растений, в природе широко распространено обособление групп во времени, проявляющееся в смене аспектов, или аспекттивности сообществ. Специфика смены аспектов в каждом конкретном сообществе зависит от соотношения в нем разных фенологических групп растений (феноритмотипов) и в определенной степени отражает взаимоотношения между феноритмотипами в ходе сезонного и годовичного развития сообщества (Раменский, 1952; Борисова, 1965).

Как отмечалось выше, особенности пространственного размещения растений являются результатом совместного действия целого ряда факторов (Kershaw, 1963; Ниценко, 1971; Greig-Smith, 1979): неоднородности экотопических условий, дальности рассеивания семян, взаимодействия с другими видами (Григорьева, 1975; Заугольнова, 1976а). В частности, именно число видов на определенной территории может определять в конечном итоге структуру

и динамику всего растительного сообщества, поскольку, согласно теории голландского эколога Ливена (Leewen, 1966), бедный флористический состав и значительное обилие особей соответствует, как правило, гомогенной в пространстве и нестабильной во времени растительности, тогда как богатый флористический состав и небольшое обилие, напротив, присущи гетерогенной в пространстве растительности, стабильной во времени. Взаимодействия видов осуществляются на основе совместного использования экологической емкости местообитания.

Пространственную неоднородность ЦП можно рассматривать как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. Вертикальная структура ЦП теснейшим образом связана с размерами и возрастным состоянием растений (Ценопопуляции ..., 1988) и отражает морфологические особенности строения разных возрастных групп, а также закономерности ярусного размещения в пространстве отдельных органов растений (Заугольнова, 1968; 1971). В основе горизонтальной неоднородности лежит неравномерное, чаще всего групповое размещение особей вида, составляющего ЦП (Грейг-Смит, 1967; Фрей, 1968; Работнов, 1969; Василевич, 1969, 1971, 1973; и др.). Можно различить несколько типов группового размещения (Заугольнова, Шорина, 1971): четкогрупповое, при котором границы групп хорошо очерчены, число особей вне групп ничтожно мало; диффузно-групповое – границы групп размыты, плотность особей может резко варьировать; может так же наблюдаться переходное размещение между первым и вторым типом.

К настоящему времени установлены отдельные черты пространственного размещения особей в пределах ЦП: различный тип размещения особей разных возрастных групп (Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971; Ибатулина, 2007); несходный характер пространственной структуры в разных ЦП одного вида (Шорина, 1970; Григорьева, 1972; Олейникова, 1999; Недосекина, 2004; Акшенцев, 2006); связь характера размещения с биологическими свойствами вида (Шорина, 1970; Григорьева, 1972; Заугольнова, 1974а; Кирик, 1999; Закамская, 2000; Отмахов, 2009; Олейникова, Ильичева, 2009; Ильичева, 2009); вариабельность возрастного состава в различных частях ценопопуляции

(Донскова, 1969, 1980; Уранов, Григорьева, 1975). В ряде работ отражен характер и механизмы развития ЦП во времени и в пространстве (Уранов, 1979; Григорьева, 1975; Заугольнова, 1976а; Смирнова и др., 2002; Шивцова, 2008;), а также показана взаимосвязь пространственной и функциональной структуры сообщества (Лебедева и др., 2011, 2012). Во всех перечисленных выше работах обращается внимание на то, что особи в ценозе размещены неравномерно (гетерогенно), образуя скопления, то есть контагиозно. Сами скопления, являясь прежде всего результатом дисперсии зачатков, способствуют эффективному удерживанию территории, изменению микроклимата в сторону усиления благоприятных условий для растений, успешному размножению вида, обеспечивая, таким образом, устойчивость вида в целом (Григорьева и др., 1977). Выделяют скопления разного уровня агрегированности, которые характеризуются различной плотностью и протяжённостью. Количественная характеристика скоплений в некоторых видовых ценопопуляциях позволяет выявить особенности размещения у растений различных жизненных форм с различным способом размножения и разной ролью в ценозе (Заугольнова, 1976а; Григорьева и др., 1977).

Пространственная структура является основой устойчивости ЦП разных видов растений (Ценопопуляции..., 1977, 1988) и в конечном итоге, наряду с мощностью развития, определяет продуктивность как самой ЦП, так и ценоза в целом (Заугольнова и др., 1989). Для анализа горизонтальной структуры ЦП был разработан ряд методов (Cottam et al., 1957; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1970, 1971, 1973). Однако в большинстве случаев использование этих методов не выявляет всех особенностей пространственного размещения элементов ЦП из-за ряда причин (Заугольнова, Шорина, 1971; Заугольнова, 1976а; Григорьева и др., 1977): очень часто скопления не имеют четко выраженных границ, их размеры сильно варьируют. Использование методов В. И. Василевича позволяет получить не количественные, а лишь альтернативные показатели и неприменимы в тех случаях, когда вид характеризуется большой численностью. Накопленный опыт исследования пространственной структуры позволяет выявить наиболее точный метод – картирование особей вида в пределах

трансекты с учетом их возрастного состояния и положения, а также последующий анализ размещения (Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971; Заугольнова, 1974а, 1976а, 1982а; Григорьева и др., 1977; Скользнева, 1996; Олейникова, 1999; Акшенцев, 2006; Олейникова, Ильичева, 2009; Отмахов, 2009).

При формировании рисунка пространственного размещения особей отдельного вида большое значение имеет роль этого вида в фитоценозе. Так как пространственная структура ЦП определяется комплексом экзогенных и эндогенных воздействий, то в зависимости от того, какое место в растительном сообществе занимает тот или иной вид, проявляется в большей или меньшей степени тот или иной тип взаимодействия (Заугольнова, 1982а,б). Пространственное размещение доминирующих видов в большей степени определяется внутривидовыми взаимодействиями. Если вид в сообществе занимает подчиненное положение, структура его ЦП во многом зависит от средообразующего влияния других видов.

Более того, О.В. Смирнова с соавторами неоднократно показывали (Смирнова, 1977, 1987; Восточноевропейские ..., 2004а,б; Смирнова и др., 2002), что пространственная структура популяций растений в силу прикрепленного характера жизни составляющих их элементов существенным образом определяется особенностями их биоморфы. Нам показалось интересным изучить пространственную организацию популяций стержнекорневых вегетативно-неподвижных видов особой морфобиологической формы □ «перекати поле». И.Г. Серебряков (1964) ставит особняком данную группу среди стержнекорневых травянистых поликарпиков. Характерный всем растениям прикрепленный образ жизни у данной группы несколько модифицирован (если можно так выразиться), поскольку в конце вегетационного сезона надземная часть особи отрывается и под порывами ветра перемещается на существенные расстояния (рис. 5.14). Если растение находится в генеративном состоянии, перемещение сопряжено с распространением семян. Таким образом, виды данной биоморфы имеют возможность более активно расширять потенциальную территорию обитания.

Пространственная структура ЦП стержнекорневых видов формы «перекати-поле» была изучена в трех фитоценозах в Бу-

турлиновском, Рамонском и Подгоренском районах (местообитания 4, 9, 10, приложение 2 и 4), в качестве объектов были выбраны *Gypsophila paniculata*, *Eryngium campestre* и *Phlomis pungens*. Отметим, что характерная для луговых сообществ горизонтальная неоднородность травостоя (Работнов, 1972; Лебедева и др., 2011) в полной мере присутствовала на выбранных нами участках. Наряду с доминантами были хорошо заметны локусы разнотравья, в том числе крупных стержнекорневых видов: синеголовников, зопника, свербиги, качима.



Рис. 5.14. Внешний вид растений «перекати-поле» в конце вегетационного сезона: 1 – *Eryngium campestre*, 2 – *Bunias orientalis*

Как уже упоминалось, в большинстве природных сообществ групповое распределение растений преобладает над диффузным и одновременно обусловлено как особенностями дисперсии зачатков, так и микрокомплексностью и мозаичностью эдафических условий, а также меж- и внутривидовыми взаимоотношениями растений (Раменский, 1938; Сукачев, 1950; Грейг-Смит, 1967; Корчагин, 1976; Титов, 1978 и др.). Метод трансект позволяет дать количественную характеристику скоплений в пределах ЦП (Заугольнова, 1976а, Скользнева, 1996) Первой методической задачей при изучении группового размещения особей является выделение участков с более высокой (скопления) и более низкой (промежутки между скоплениями) плотностью особей. Вторая задача состоит в получении отдельных параметров скоплений и их анализе. Вслед за Л.Б. Заугольновой (1976а) в качестве основных параметров размещения особей определяли плотность особей в пределах скоплений (S_c), плотность особей в

промежутках между скоплениями (S_n), дискретность скоплений (D_c), которая рассчитывалась по формуле:

$$D_c = \frac{S_c - S_n}{S_c}.$$

Показатель дискретности достигает максимального значения в том случае, когда плотность особей в промежутках между скоплениями равна нулю, то есть скопления полностью дискретны.

Картирование особей осуществляли на трансектах шириной 12 и длиной 20 м (общая площадь – 240 м²), которые были разделены на метровые площадки. После визуального анализа характера размещения всех зафиксированных особей трансекты были разбиты на последовательно расположенные участки размером 1×1 м, 2×2 м, 4×4 м. Соответственно, на каждой трансекте было выделено 240 участков площадью 1 м², 60 участков площадью 4 м² и 15 участков площадью 16 м² (рис. 5.15).

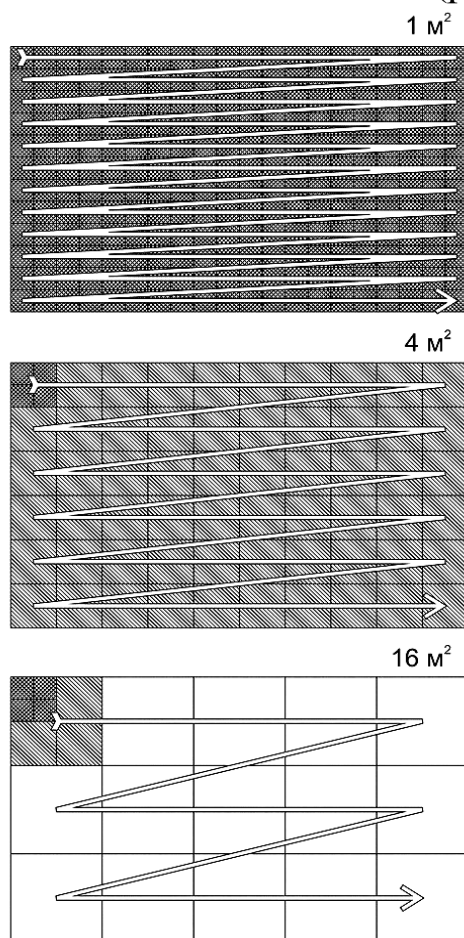


Рис. 5.15. Схема расположения участков разной площади (1 м², 4 м² и 16 м²) на трансекте

На основе учета всех особей внутри каждой площадки получены трехмерные модели (рис. 5.16–5.18), наглядно иллюстрирующие особенности пространственной организации ЦП стержнекорневых видов «перекати-поле». Хорошо заметно, что участки с высокой плотностью особей чередуются с участками, на которых почти или совсем отсутствуют особи анализируемых видов. Очевидно, что подобная мозаичность свидетельствует о гетерогенности пространственной структуры их ЦП.

Дробление трансект позволяет установить в ЦП *Eryngium campestre*, *Gypsophila paniculata* и *Phlomis pungens* от двух до трех порядков скоплений, достоверно отличающихся друг от друга по длине и плотности (табл. 5.14).

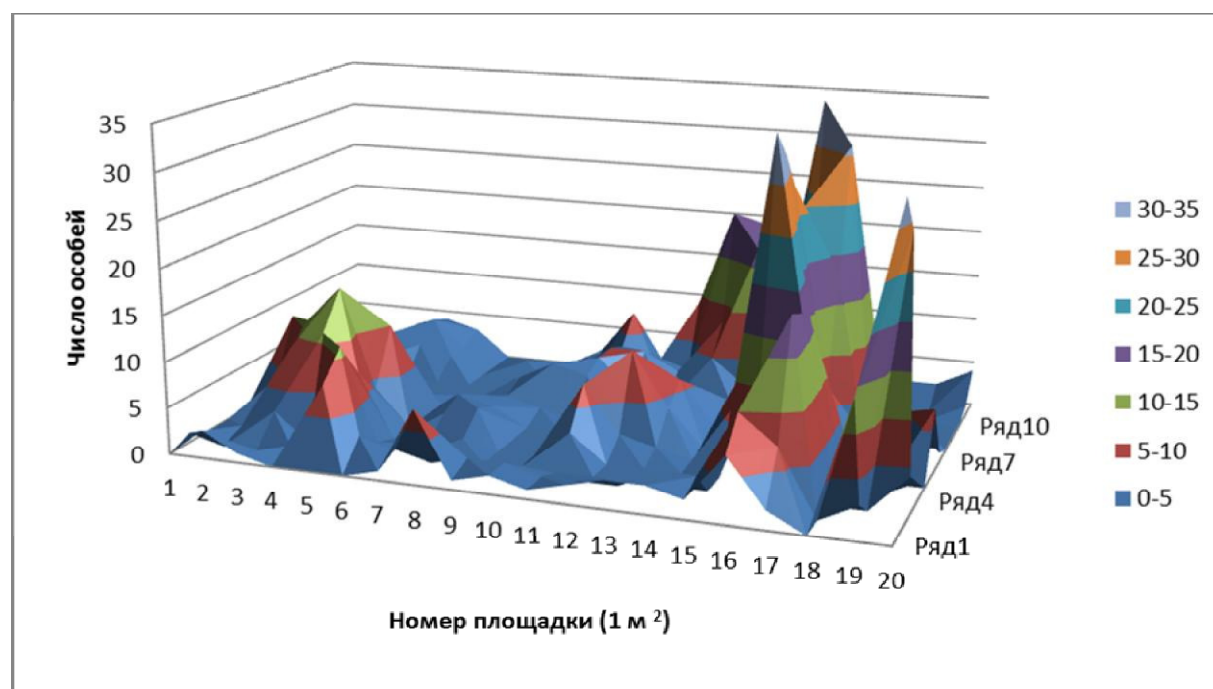


Рис. 5.16. Пространственная модель распределения особей *Eryngium campestre*

Для синеголовника и зопника выделяем три уровня агрегированности, поскольку плотность особей внутри скоплений и в промежутках между скоплениями отличается в несколько раз. Более того, на картируемом участке ЦП зопника из 240 площадок (1 м²), которые использовались для выделения I порядка скоплений, на 126 совсем не содержалось особей данного вида, что в конечном итоге дает нулевое значение дискретности для

первого уровня агрегированности. Безусловно, это объясняется биологическими свойствами *Phlomis pungens*, на которых мы останавливались в главе 5.1. У качима возможно выделить только два уровня, поскольку при средней плотности скоплений третьего уровня порядка 188 особей лишь на одном участке площадью 16 м² плотность составила 90 особей (что никак нельзя принять за минимальную, характерную для промежутков между скоплениями; на других участках показатель был еще выше – 102, 112, 119 особей).

Еще одной наглядной иллюстрацией являются кривые рядов численности на площадках разной площади (рис. 5.19 – 5.21). Их анализ показывает три уровня агрегированности у зопника и синеголовника, поскольку кривые численности разных порядков скоплений имеют четко обособленные вершины. У качима обособлены вершины лишь у кривых, описывающих площадки со стороной 1 и 2 м; у кривых, характеризующих площадки со стороной 2 и 4 м, почти все вершины совпадают, что и подтверждает наши рассуждения выше.

Таблица 5.14. Параметры скоплений разного уровня на отдельных участках ЦП

Уровень скоплений	Основные параметры		
	S _c	S _n	D _c
<i>Eryngium campestre</i>			
I	11,37±1,03	0,94±0,10	0,92±0,06
II	23,89±3,31	2,46±0,45	0,90±0,11
III	68,85±12,9	12,00±2,13	0,83±0,76
<i>Gypsophila paniculata</i>			
I	15,87±0,88	0,84±0,13	0,95±0,08
II	57,22±5,38	10,00±1,67	0,83±0,81
III	188,33±24,7	□	□
<i>Phlomis pungens</i>			
I	2,04±0,12	0	0
II	7,04±0,56	1,00±0,18	0,86±0,07
III	20,10±2,37	5,40±1,51	0,73±0,37

Для всех трех видов отмечаем высокую дискретность скоплений (табл. 5.13). Ранее (Олейникова, 1999), исследуя пространственную структуру стержнекорневого вида *Cichorium intybus*, в качестве основных структурообразующих факторов

пространственного размещения особей мы выделили такие особенности биологии вида, как отсутствие вегетативного размножения, высокую семенную продуктивность и большую продолжительность генеративного периода онтогенеза. Очевидно, что степень дискретности скоплений вегетативно-неподвижных растений связана в том числе с радиусом рассеивания семян, а у видов формы «перекати-поле» – с геометрией перемещения особей после отделения от корня. В результате формируются четко выделенные локусы, которые мы рассматриваем как базовые элементы горизонтальной структуры ЦП (прилож.7).

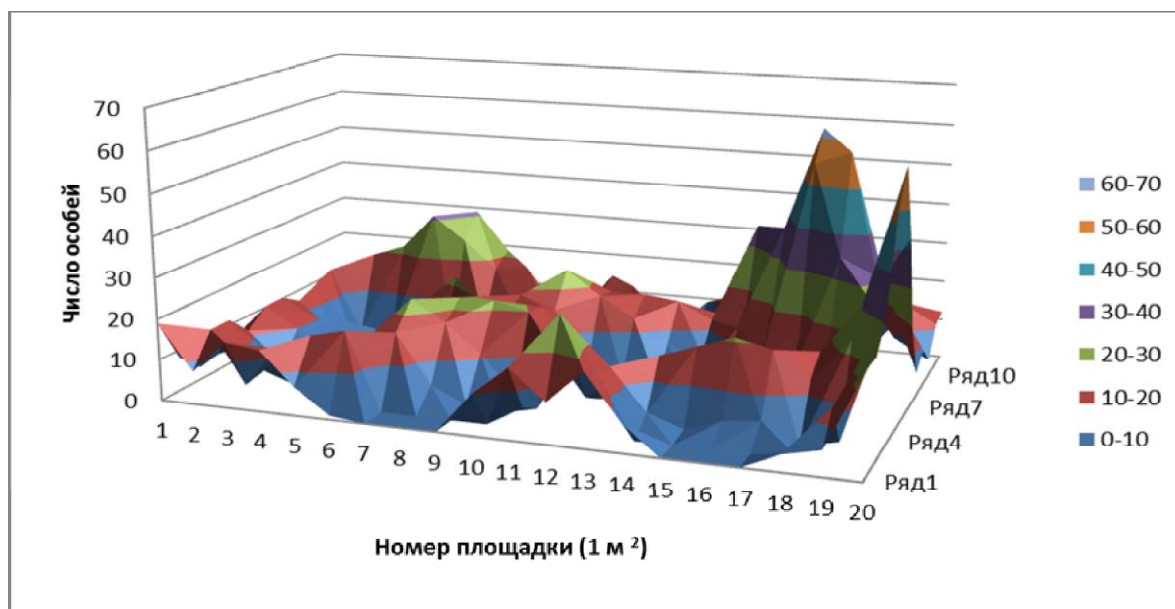


Рис. 5.17. Пространственная модель распределения особей *Gypsophila paniculata*

Локусы в ЦП *Eryngium campestre* и *Gypsophila paniculata* обладают значительной сомкнутостью, что является следствием хорошего семенного возобновления, приживаемости проростков и реализации патентных черт в жизненной стратегии этих видов. Безусловно, в ЦП синеговника и зопника также присутствуют и одиночные особи, однако основу пространственной структуры составляют именно популяционные локусы, которые формируют скопления I – III или I – II порядков. Наибольшая плотность скоплений всех уровней агрегированности отмечена в ЦП качима.

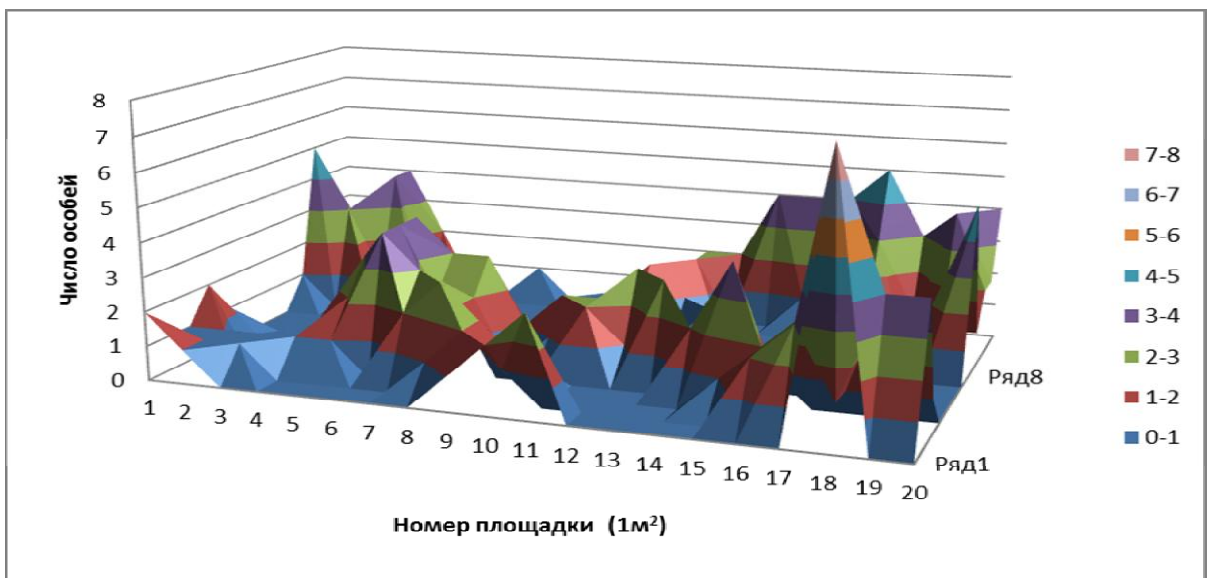


Рис. 5.18. Пространственная модель распределения особей *Phlomis pungens*

В ЦП *Phlomis pungens* наблюдается образование гораздо более малочисленных и пространственно разобщенных локусов, занимающих значительные площади при низкой численности скоплений разного порядка (табл. 5.14., прилож. 7).

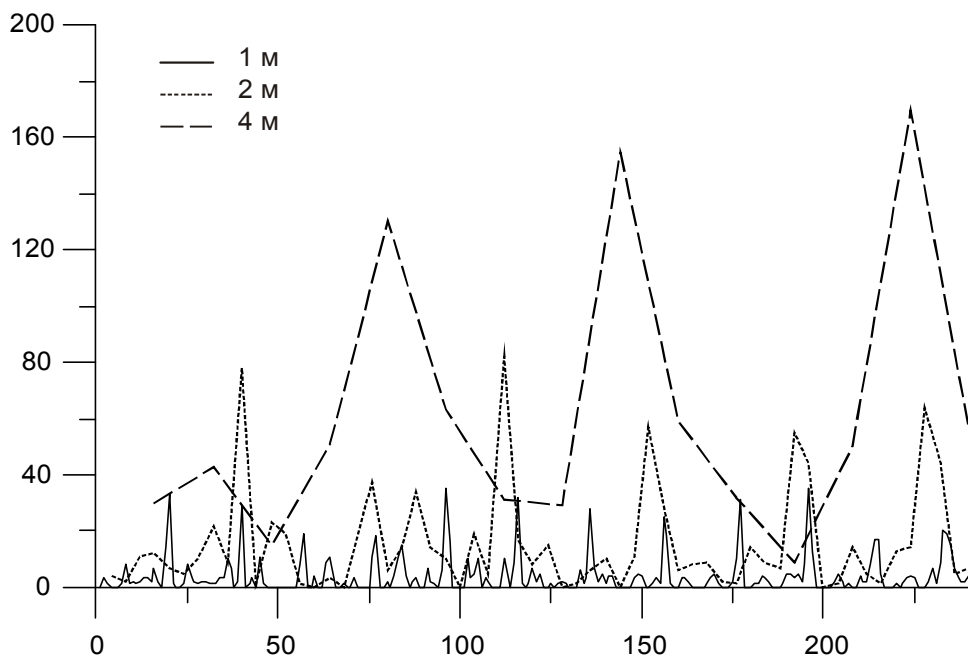


Рис. 5.19. Изменение численности особей *Eryngium campestre* на площадках размером 1 м^2 , 4 м^2 , 16 м^2 . (По оси абсцисс – длина трансекты, по оси ординат – число особей. 1 м, 2 м, 4 м – размер стороны учетной площадки)

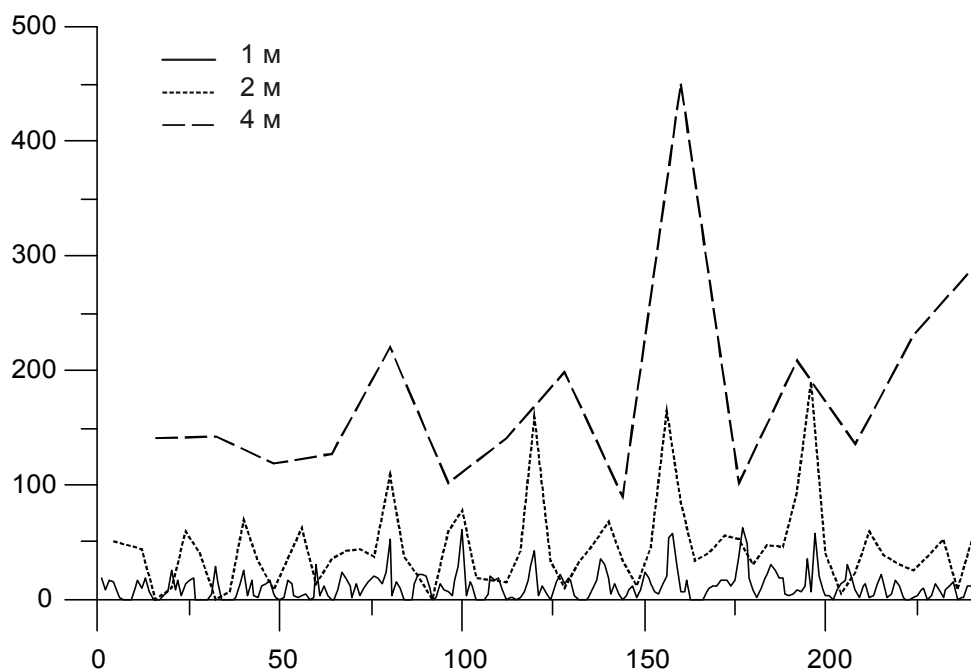


Рис. 5.20. Изменение численности особей *Gypsophila paniculata* на площадках размером 1 м², 4 м², 16 м².
(Пояснения аналогичны рис. 5.18.).

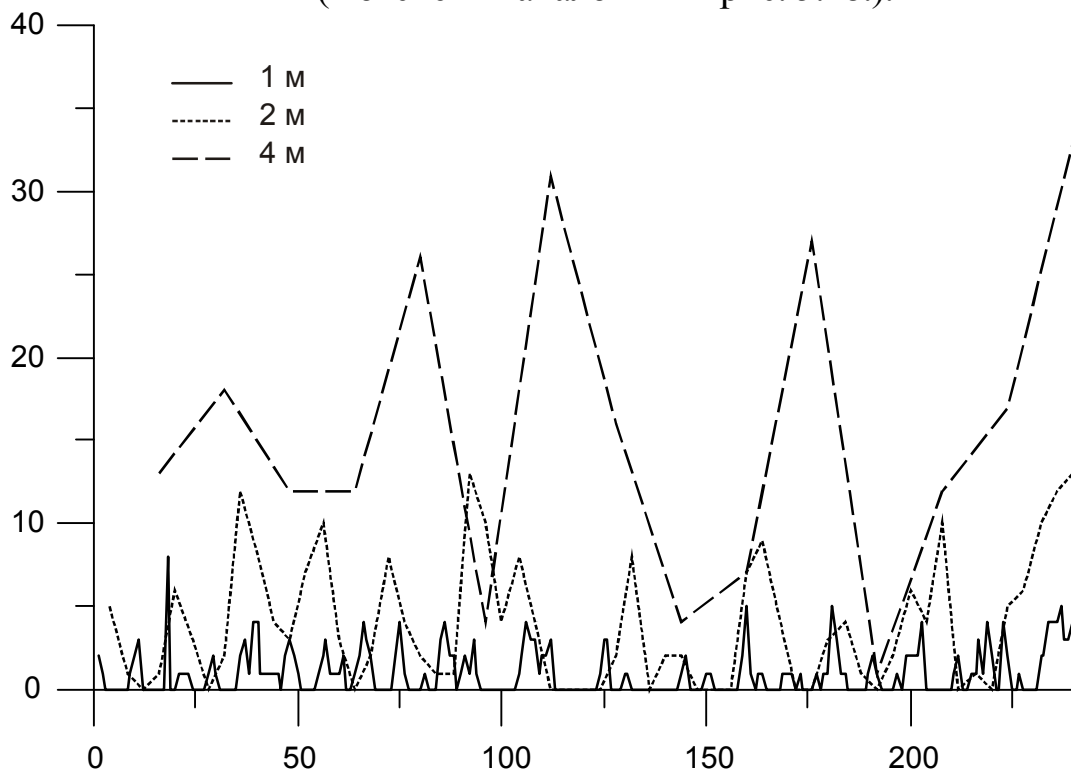


Рис. 5.21. Изменение численности особей *Phlomis pungens* на площадках размером 1 м², 4 м², 16 м².
(Пояснения аналогичны рис. 5.18.).

При анализе пространственной структуры растительных сообществ рядом исследователей (Hopkins, 1954; Moore, 1955; Грейг-Смит, 1967) был использован коэффициент агрегации (А), который рассчитывают по формуле: $A = \sigma^2 / x_{cp.}$, где σ^2 – дисперсия случайной величины, а $x_{cp.}$ – среднее значение признака. $A = 1$ при случайном, $A > 1$ при групповом и $A < 1$ при регулярном размещении особей. В нашем случае для всех уровней агрегированности каждого вида характерно групповое размещение особей ($A > 1$, табл. 5.15).

Таблица 5.15. Значение коэффициента агрегации для скоплений разного уровня

Вид	Уровень скоплений	Коэффициент агрегации
<i>Eryngium campestre</i>	I	11,33
	II	23,55
	III	40,16
<i>Gypsophila paniculata</i>	I	12,37
	II	30,90
	III	49,38
<i>Phlomis pungens</i>	I	1,87
	II	3,91
	III	6,38

Проведенный анализ позволил обнаружить пространственную однородность в размещении особей со сходными признаками экобиоморфы. Оценивая пространственную организацию ЦП модельных стержнекорневых видов, выделим наиболее характерные общие признаки.

1. Пространственная структура ЦП видов специфической морфобиологической группы – «перекати-поле» – определяется в первую очередь особенностями их размножения и дальнейшей дисперсии семязачатков. Все три вида размножаются только семенами, которые распространяются анемогеохорно после отламывания и перемещения сухих генеративных побегов в конце вегетации.

2. Базовыми элементами пространственной структуры являются популяционные локусы, которые могут быть более или менее сомкнуты в надземной части и хорошо выделяться при визуальном осмотре, картировании и построении рядов численности особей. Степень дискретности скоплений связана с траекторией перемещения особей после отделения от корня. Нами отмечено групповое размещение особей для всех порядков скоп-

лений в ЦП *Eryngium campestre*, *Gypsophila paniculata* и *Phlomis pungens*.

3. Для ЦП всех указанных видов следует отметить гетерогенность, которая обусловлена мозаичностью горизонтальной структуры – чередованием участков с высокой и низкой плотностью особей или участков, занятых и не занятых растениями исследуемых видов. Нами выделено от двух до трех уровней агрегированности особей.

Очевидно, что однотипный характер формирования пространственной структуры ЦП тесно связан с особенностями биоморфы, размножения и освоения территории особями анализируемых видов. Перемещение растений «перекасти-поле» в конце вегетационного сезона приводит к внедрению диаспор на обширных участках фитоценоза, что многократно повышает шансы вида на сохранение и закрепление своего присутствия в обществе. Семена зопника и качима, семянки синеголовника достаточно мелкие и легко проникают сквозь опад, достигая поверхности почвы. Даже при значительном задернении в фитоценозе всегда присутствуют микроучастки, пригодные для прорастания и дальнейшего развития новых особей, а компактная структура стержнекорневой биоморфы, особенно подземной части, позволяет данным видам расти на небольших площадях. Таким образом, пространственную организацию ЦП стержнекорневых растений можно рассматривать как один из инструментов, способствующий реализации механизмов биологической адаптации, а значит, и устойчивости видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Являясь административной территорией Центрально-Черноземного региона России, Воронежская область представляет большой интерес для эколого-ботанических исследований, поскольку занимает значительную площадь, характеризуется богатым флористическим составом, неоднородной растительностью и значительным многообразием природных условий, обусловленных геологической древностью территории, географическим положением и пролегающей границей между лесостепью и степью.

В результате изучения стержнекорневых травянистых растений области нами было выявлено 660 видов данной биоморфологической группы. На основе анализа морфологического разнообразия особей разработана классификация, позволившая выделить наиболее существенные биоморфологические признаки структурной организации стержнекорневых растений. Нами предложена иерархическая схема, которая в конечном итоге включает 11 моделей структурной организации, характерных для стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Структурное разнообразие достигается наличием элементарных метамеров трех типов – безрозеточных (удлиненных), розеточных (укороченных) и полурозеточных побегов, которые в одних случаях могут лишь в единственном числе участвовать в формировании тела растения, а в других – сменять друг друга на разных этапах развития (так, для полурозеточной МСО особи пре- и постгенеративного периода имеют розеточные побеги, а генеративные – полурозеточные, у безрозеточного вида *Lavatera thuringiaca* в прегенеративный период возможно образование розеточного побега и т.п.). Полагаем, что предложенная классификация стержнекорневой биоморфы в пределах средней полосы европейской части России может служить справочным материалом для дальнейших региональных исследований и одновременно характеризует биоразнообразие растительного покрова Воронежской области.

Оценка таксономической структуры стержнекорневых растений показала, что данная биоморфологическая группа является органичной составляющей флоры Воронежской области, лежащей в границах лесостепной зоны. В рамках класса *Magnoliopsida* наблюдается практически полное сходство систематической структуры флоры региона с установленным нами составом стержнекорневых растений области.

Длительный мониторинг хода онтогенеза видов позволяет говорить о поливариантности развития в рамках стержнекорневой биоморфы, нами описано VI типов и 15 вариантов прохождения онтоморфогенеза отдельными растениями. Развитие всех возможных вариантов происходит на базе особи семенного происхождения, как с наличием постгенеративного периода, так и без него, темпы развития могут существенно варьировать в зависимости от экологических и фитоценотических условий. В отдельных вариантах возможна старческая партикуляция, однако омоложения не происходит, партикулы сохраняют возраст материнской особи. В целом развитие одно- и малолетних растений имеет более жесткую программу и может идти по одному–двум вариантам, тогда как программа развития многолетних видов более лабильна и может реализовываться как минимум по двум, а как максимум – по четырем–пяти вариантам онтоморфогенеза в зависимости от биологии вида, эколого-ценотических условий, мощности особей и других внешних и внутренних факторов.

Изучение биоморфологических особенностей растений и всесторонний популяционно-онтогенетический анализ создают предпосылки для познания механизмов освоения растениями природных условий конкретных мест обитания, а также путей возникновения, характера и сущности приспособлений, благодаря которым растения занимают определенную экологическую нишу. Многолетний мониторинг позволил выявить широкий арсенал биологических адаптаций, присущих особям стержнекорневой биоморфы: структурное разнообразие побеговой и корневой (в пределах указанного типа) систем, поливариантность онтоморфогенеза, размерную дифференциацию особей и лабильность структуры их популяций в зависимости от видоспецифических и эколого-ценотических условий. Именно совокупность биологических адаптаций в конечном итоге складывается в жизненную стратегию видов, позволяющую им осваивать значительные и разнообразные территории.

Полагаем, что проведенные исследования могут служить научной базой для практического использования и грамотной реконструкции растительных сообществ в условиях возрастающего антропогенного стресса, позволяют разработать конкретные рекомендации по их сохранению. Кроме того, знание приспособительных свойств и специфики поведения дикорастущих видов в конкретных местообитаниях крайне важно и для работы с культурными растениями, при изучении их интродукции, селекции, механизмов устойчивости и т.п.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов, Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл / Н.В. Абрамов. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. – 192 с.
- Абрамова, Л.М. *Cyclachaena xanthiifolia* (Asteraceae) в южных районах Предуралья (Башкортостан) / Л.М. Абрамова // Бот. журн. – 2003. Т. 88, № 4. – С. 67-75.
- Агафонов, В.А. Псаммофильная флора Воронежской области / В.А. Агафонов // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2000. – № 6. – С. 151-177.
- Агафонов, В.А. О некоротых новых и редких видах растений Центрального Черноземья / В.А. Агафонов // Ботан. журн. – 2002. – Т.87, № 9. – С. 120-124.
- Агафонов, В.А. О новых и редких видах цветковых растений для юго-востока Центрального Черноземья / В.А. Агафонов // Ботан. журн. – 2003. – Т.88, № 7. – С. 123-125.
- Агафонов, В.А. Новые данные о распространении некоторых видов злаков (Poaceae) в лесостепной части бассейна Дона / В.А. Агафонов // Ботан. журн. – 2004. – Т.89, № 1. – С. 117-120.
- Агафонов, В.А. Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические комплексы Бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана / В.А. Агафонов. – Воронеж: Из-во ВГУ, 2006. – 250 с.
- Агафонов, В.А. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Воронежской области / В.А. Агафонов, А.П. Сухоруков, М.Л. Зайцев, В.В. Негробов, Б.И. Кузнецов, Е.В.Разумова // Ботан. журн. – 2011. – Т.96, № 2. – С. 274-279.
- Агафонов, В.А. Новые материалы к флоре Воронежской области / В.А. Агафонов, Е.В.Разумова, Б.И. Кузнецов, В.В. Негробов, О.В. Прохорова // Ботан. журн. – 2012. – Т.97, № 2. – С. 276-281.
- Агроклиматические ресурсы Воронежской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 108 с.
- Агromетeорoлогичeский бюллетeнь Воронeжскoгo гидрoмeтeобюрo пo Воронeжскoй oблaсти зa 1993-1996 гг. – Воронeжский oблaстнoй цeнтр пo гидрoмeтeорoлoгии и мoнитoрингу oкружaющeй срeды.
- Агromетeорoлогичeский бюллетeнь Воронeжскoгo гидрoмeтeобюрo пo Воронeжскoй oблaсти зa 2004-2008 гг. – Воронeжский oблaстнoй цeнтр пo гидрoмeтeорoлoгии и мoнитoрингу oкружaющeй срeды.
- Адерихин, П.Г. Почвы / П.Г. Адерихин // Воронежская область. Часть I. Природные условия. – Воронеж: Областное книгоиздательство, 1952. – С. 189-214.
- Адерихин, П.Г. Почвы Воронежской области, их генезис, свойства и краткая агропроизводственная характеристика / П.Г. Адерихин. – Воронеж: ВГУ, 1963. – 264 с.

- Адерихин, П.Г. Почвы Воронежской области и их охрана / П.Г. Адерихин // Природные ресурсы Воронежской области и их охрана. – Воронеж: ВГУ, 1974. – С. 32-35.
- Акульшина, Н.П. Сравнение экобиоморф однодольных трав в различных высотных ступенях Гиссаро-Дарваза / Н.П. Акульшина, О.Н. Елманова // Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование. – Баку: Элм, 1977. – С. 59-64.
- Акшенцев, Е.В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.В. Акшенцев. – Новосибирск, 2006. – 18 с.
- Алеев, Ю.Г. Экоморфология / Ю.Г. Алеев. – Киев: Наукова думка, 1986. – 423 с.
- Александрова, В.Д. Растительные сообщества в свете некоторых идей кибернетики / В.Д. Александрова // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1961. – Т. 66, вып. 3. – С. 101-113.
- Александрова, В.Д. Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация / В.Д. Александрова // Бот. журн. – 1981. Т. 66, № 5. – С. 636-649.
- Александрова, К.И. Флора Липецкой области / К.И. Александрова, М.В. Казакова, В.С. Новиков, Н.А. Ржевуская, В.Н. Тихомиров. – М.: Аргус, 1996. 376 с.
- Алехин В.В. Растительный покров степей Центрально-Черноземной области / В.В. Алехин. – Воронеж: Из-во Союза об-ва и организаций по изуч. ЦЧО, 1925. – 102 с.
- Алехин В.В. Методика полевого изучения растительности и флоры. – М.: Наркомпресс, 1938. – 208 с.
- Алехин, В.В. Методы геоботанических исследований / В.В. Алехин, В.С. Докторовский, В.А. Жадовский, А.А. Ильинский. – М.: Пучина, 1925. – 132 с.
- Алябышева, Е.А. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) / Е.А. Алябышева, Л.А. Жукова, О.Л. Воскресенская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 123-129.
- Аметов, А.А. Корневая система растений естественных фитоценозов аридной зоны Алма-Атинской области / А.А. Аметов // Корневая система растений пустынь Казахстана. – Алма-Ата: Из-во КазГУ, 1973. – С. 40-116.
- Асташенков, А.Ю. Структура и стратегия ценопопуляций стержнекорневых каудексовых степных поликарпиков юга Сибири: Автореферат дис. ... канд. биол. наук / А.Ю. Асташенков. – Новосибирск, 2008. – 16 с.
- Атлас Воронежской области. – Киев: Укргеодезкартография, 1994. – 48 с.
- Ахметов, У.А. Анатомическое изучение вегетативных органов цикория обыкновенного / У.А. Ахметов, Л.Ф. Лаврухин // Узбекский биол. журн. – 1981. № 2. – С. 36-39.
- Ахтырцев, Б.П. Почвы Донского Белогорья / Б.П. Ахтырцев // Донское Белогорье. – Воронеж: ВГУ, 1976. – С. 78-91.

- Ахтырцев, Б.П.* Почвенный покров / Б.П. Ахтырцев // Долина Дона: природа и ландшафты. – Воронеж, 1982. – С. 27-34.
- Ахтырцев, Б.П.* Почвы / Б.П. Ахтырцев // Среднерусское Белогорье. – Воронеж: ВГУ, 1985. – С. 41-53.
- Ахтырцев, Б.П.* Почвенный покров Среднерусского Черноземья / Б.П. Ахтырцев, А.Б. Ахтырцев. – Воронеж, 1993. – 216 с.
- Ахтырцев, А.Б.* Лугово-черноземные почвы центальных областей Русской равнины / А.Б. Ахтырцев, П.Г. Адерихин, Б.П. Ахтырцев. – Воронеж: ВГУ, 1981. – 165 с.
- Ахтырцев, Б.П.* Земельные ресурсы / Б.П. Ахтырцев, А.Б. Ахтырцев, А.Т. Цуриков // Природные ресурсы ЦЧЭР, перспективы их использования и охрана. Воронеж: ВГУ, 1985. – С.4-100.
- Байкова, Е.В.* Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia (Lamiaceae)* / Е.В. Байкова // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 9. – С. 28-38.
- Байкова, Е.В.* Опыт построения системы жизненных форм рода *Salvia (Lamiaceae)* / Е.В. Байкова // Бот. журн. – 2006. – Т. 91, № 6. – С. 856-870.
- Байтулин, И.О.* Корневая система сельскохозяйственных культур / И.О. Байтулин. – Алма-Ата: Наука, 1976. – 243 с.
- Байтулин, И.О.* Корневая система растений аридной зоны Казахстана / И.О. Байтулин. – Алма-Ата: Наука, 1979. – 184 с.
- Байтулин, И.О.* Строение и работа корневой системы растений (Обзор) / Байтулин И.О. – Алма-Ата: Наука, 1987. – 309 с.
- Байтулин, И.О.* Корневая система растений луговосероземных солончаковых почв межбарханной равнины / И.О. Байтулин, А.А. Аметов // Корневая система растений пустынь Казахстана. – Алма-Ата: Из-во КазГУ, 1973. – С. 137-143.
- Баландин, С.В.* Состояние популяции узколокального уральского эндемика *Astragalus kungurensis (Fabaceae)* / С.В. Баландин, И.В. Ладыгин // Ботан. журн. – 2008. – Т.93, № 11. С. 1715-1724.
- Балахонов, С. В.* Онтогенез волчьего лыка обыкновенного (*Daphne mezereum L.*) / С.В. Балахонов // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 40-47.
- Барыкина, Р.П.* Живокость полевая / Р.П. Барыкина, Н.В. Чубатова // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. – М.: Аргус, 1996. – С. 60-70.
- Барыкина, Р.П.* Онтогенез княжика красивого, или сибирского (*Atragene spesiosa Weinm.*) / Р.П. Барыкина, Н.В. Чубатова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Т.4. – С. 49-52.
- Барышникова, Г.В.* Возрастной состав ценопопуляций *Eremus regelii Vved.* в Западном Тянь-Шане / Г.В. Барышникова // Растительные ресурсы. – 1991. – Т 27. Вып. 2. – С. 31-39.
- Беднарская, И.А.* Онтогенез овсяницы песколюбивой (*Festuca psammophila* Hack. ex Šelak.)Fritsch) / И.А. Беднарская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 247-251.

Безделев, А.Б. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока / А.Б. Безделев, Т.А. Безделева. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 295 с.

Безделева, Т.А. Хохлатка расставленная – *Corydalis remota* Fisch. ex Maxim / Т.А. Безделева // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1991. – С. 99-115.

Безделева, Т.А. Структурное разнообразие травянистых растений флоры Дальнего Востока России / Т.А. Безделева // Бюл. БСИ ДВО РАН. Электронное издание. – 2010. – Вып. 5. – С.4-20.

Берко, И.Н. Биолого-морфологические особенности жизненного цикла *Lusorus europaeus* L. / И.Н. Берко // Укр. Ботан. журн. – 1982. – Т. 39, № 4. – С. 36-42.

Беспалова, З.Г. К биологии *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.B. / З.Г. Беспалова // Ботан. журн. – 1959. – Т.44, № 1. – С. 92-101.

Биологическая флора Московской области. – М.: Из-во МГУ / Под ред. Т.А. Работнова (вып. 1-7); В.Н. Павлова, Т.А. Работнова, В.Н. Тихомирова (вып. 8); В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова (вып. 9-13); В.Н. Павлова (вып. 14, 15) / Вып. 1. – 1974. – 216 с. / Вып. 2. – 1975. – 208 с. / Вып. 3. – 1976. – 182 с. / Вып. 4. – 1978. – 232 с. / Вып. 5. – 1979. – 192 с. / Вып. 6. – 1980. – 222 с. / Вып. 7. – 1983. – 263 с. / Вып. 8. – 1990. – 272 с. / Вып. 9, ч. 1. – 1993. – 112 с. / Вып. 9, ч. 2. – 1993. – 144 с. / Вып. 10. – 1995. – 208 с. / Вып. 11. – 1995. – 222 с. / Вып. 12. – 1996. – 182 с. / Вып. 13. – 1997. – 237 с. / Вып. 14. – 2000. – 246 с. / Вып. 15. – 2003. – 224 с.

Богомолова, Т.В. Сравнительно-морфологический анализ жизненных форм некоторых видов рода *Viola* L. : Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Богомолова Т.В. – М., 1985. – 16 с.

Бологова, В.Л. Функциональные и динамические аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Бологова В.Л. – М., 1989. – 16 с.

Борисова, И.В. К биологии *Potentilla humifusa* Willd. / И.В. Борисова // Бот. журн. – 1959. – Т.44, № 4. С. 563-568.

Борисова, И.В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана / И.В. Борисова // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1961, вып. 13. – с. 54-132.

Борисова, И.В. Изучение аспективности растительных сообществ / И.В. Борисова // Проблемы современной ботаники. – Т.1. – М.-Л.: Наука, 1965. – С. 291-295.

Борисова, И.В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» / И.В. Борисова // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, № 10. С. 1360-1367.

Брей, С.М. Азотный обмен в растениях / С.М. Брей. – М.: Агропромиздат, 1986. – 199 с.

Брем, А. Жизнь растений. Новейшая ботаническая энциклопедия / А. Брем. – М.: Эксмо, 2004. – 976 с.

- Бухало, М.А. Систематическая структура аборигенной флоры областей Центрально Черноземья в связи с его флористическим районированием / М.А. Бухало // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 5. – С. 638-650.
- Быков, Б.А. Геоботаника / Б.А. Быков. – Алма-Ата: Из-во АН Каз.ССР, 1957. – 2 изд. – 382 с.
- Быков, Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза / Б.А. Быков. – Алма-Ата: Из-во АН Каз.ССР, 1962. – Т.2. – 436 с.
- Быков, Б.А. Введение в фитоценологию / Б.А. Быков. – Алма-Ата: Наука, 1970. – 225 с.
- Быков, Б.А. Экологический словарь / Б.А. Быков. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 245 с.
- Былова, А.М. Онтогенез и возрастные группы василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.) / А.М. Былова // Вопр. морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 103-124.
- Былова, А.М. Большой жизненный цикл свербики восточной / А.М. Былова // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.: Наука, 1974. – С. 152-167.
- Былова, А.М. О старении некоторых стержнекорневых травянистых поликарпиков / А.М. Былова // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений, – М.: Наука, 1982. – С. 62-64
- Былова, А.М. Возрастная структура ценопопуляций щавеля конского и щавеля туполистного в разных условиях произрастания // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1991. – С. 69.
- Былова, А.М. Биологические особенности и возрастная структура щавеля туполистного (*Polygonaceae*) / А.М. Былова // Жизненные формы: онтогенез и структура. – М.: Прометей, 1993. – С. 83-89.
- Былова, А.М. Онтогенез жабрицы порезниковой (*Seseli libanotis* (L.) Koch.) / А.М. Былова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 96-99.
- Быченко, Т.М. Особенности биологии развития и онтогенетические состояния редкого вида Прибайкалья *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*) / Т.М. Быченко // Ботан. журн. – 2009. – Т. 94, № 3 – С. 352-359.
- Василевич, В.И. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ / В.И. Василевич // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир: Владимирский гос. пед. ин-т им. П.И. Лебедева-Полянского, 1970. – С. 66-83.
- Василевич, В.И. Площадь выделения локального обилия и понятие о ценкованте / В.И. Василевич // Количественные методы анализа растительности. – Рига, 1971. – С. 33-37.
- Василевич В.И. Ценковант как наименьшая пространственная единица растительного покрова / В.И. Василевич // Бот. журн. – 1973. – Т. 58, № 9. – С. 1241-1251.

- Васильев, А.Е. Ботаника: Анатомия и морфология растений / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.
- Васильевская, В.К. Структурные приспособления растений пустынь Средней Азии / В.К. Васильевская // Проблемы современной ботаники. – Т. II. – 1965.
- Васильченко, И.Т. Определитель всходов сорных растений / И.Т. Васильченко. – Л., 1979. – 343 с.
- Ведерникова, О.П. Онтогенез фиалки трехцветной (*Viola tricolor* L.) / О.П. Ведерникова, Г.О. Османова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 74-76.
- Ведерникова, О.П. Онтогенез родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.) / О.П. Ведерникова, Л.М. Никандрова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 199-205.
- Волкова, Л.В. Морфологическая специфичность некоторых видов зонтичных Западной Сибири на начальных этапах онтогенеза / Л.В. Волкова. – Бот. журн. – 2009. – Т. 94, № 2. – С. 188 – 200.
- Воронин, Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений / Н.С. Воронин // Уч. зап. Калужского государственного педагогического института. – 1964. – Вып. 13. – С. 3-179.
- Воронцова, Л.И. Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в южной полупустыни Западного Прикаспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л.И. Воронцова. – М., 1971. – 22 с.
- Воронцова, Л.И. Биоморфологические особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнодерновинных злаков / Л.И. Воронцова, Л.А. Жукова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 107-129.
- Воронцова, Л.И. Жизненность особей в ценопопуляциях / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, И.М. Ермакова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 44-60.
- Воронцова, Л.И. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л.И. Воронцова, Л.Б. Заугольнова // Журн. общ. биол. – 1978. – № 4. – С. 555-562.
- Воронцова, Л.И. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, А. А. Чистякова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – С. 7-24.
- Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. – М.: Наука, 1994. – 364 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В. Смирнова. – Кн. 1. – М.: Наука, 2004а. – 479 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В. Смирнова. – Кн. 2. – М.: Наука, 2004б. – 575 с.

- Высоцкий, Г.Н.* Ергеня. Культурно-фитоценотический очерк / Г.Н. Высоцкий // Тр. Бюро по прикл. бот., генет. и селекц. – 1915. – Т. 8, № 10-11. – 331 с.
- Вьюкова, Н.А.* Адвентивная флора Липецкой и сопредельных областей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н.А. Вьюкова. – М., 1985. – 16 с.
- Гаврилова, Н.М.* Онтогенез раkitника русского (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova) / Н.М. Гаврилова, Л.А. Жукова, Е.С. Закамская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 47-54.
- Гаммерман, А.Ф.* Лекарственные растения / А.Ф. Гамерман, Г.Н. Кадаев, А.А. Яценко-Хмелевский. – М.: Высшая школа, 1983. – 400 с.
- Гатцук, Л.Е.* Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при постоянном уровне песчаного субстрата / Л.Е. Гатцук // Онтогенез и возраст. состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 9-34.
- Гатцук, Л.Е.* Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка / Л.Е. Гатцук // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 52-80.
- Гатцук, Л.Е.* К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате / Л.Е. Гатцук // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1974. – Т. 79, вып. 3. – С. 84-100.
- Гатцук, Л.Е.* Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения / Л.Е. Гатцук // Проблемы экологической морфологии растений (Тр. МОИП, Т.42). – М.: Наука, 1976. – С.55-131.
- Гатцук, Л.Е.* Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне / Л.Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – с. 18-19.
- Гатцук, Л.Е.* Общие представления о жизненном состоянии особи и ценопопуляции / Гатцук Л.Е., Ермакова И.М. // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – С. 3-7.
- Глинка, К.Д.* Степное лесоразведение в связи с вопросом о причинах заселения русских степей преимущественно травянистой растительностью / К.Д. Глинка // Материалы по изучению русских почв. – 1893. – Вып. VII.
- Глинка, К.Д.* Геология и почвы Воронежской губернии / К.Д. Глинка / Воронеж. губернск. эконом. совещ., ред.-изд. комис. Наркомзема Средне-Черноземной обл. – Воронеж: Проф.-технич. школа, 1921. – 60 с.
- Глотов, Н.В.* Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н.В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. – С. 146-149.
- Головенкина, И.А.* Онтогенез тимьяна степного (*Thymus steposus* Klok et Scost.) / И.А. Головенкина, С.Я. Файзуллина // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 47-50.
- Голомедова, Т.И.* Строение подземных органов некоторых полупустынных растений / Т.И. Голомедова // Бот. журн. – 1959. – Т.44, № 3. С. 394-400.

- Голубев, В.Н. Материалы к эколого-морфологической и экологической характеристике жизненных форм травянистых растений / В.Н. Голубев // Ботан. журн. – 1957а. – Т. 42, № 7. – С. 1055-1072.
- Голубев, В. Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесо-луговой зоны / В.Н. Голубев // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1957б. – Т. 62, вып. 6. – С. 35-57.
- Голубев, В. Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией / В.Н. Голубев // Ботан. журн. – 1959. – Т. 44, № 12 – С. 1704-1716.
- Голубев, В.Н. К вопросу о классификации жизненных форм / В.Н. Голубев // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В.В. Алехина. – Курск, 1960. – Вып. VI. – С.117-156.
- Голубев, В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи / В.Н. Голубев // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В.В. Алехина. – Воронеж, 1962. – Вып. VII. – 511 с.
- Голубев, В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи / В.Н. Голубев. – М.: Наука, 1965. – 286 с.
- Голубев, В. Н. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии. / В.Н. Голубев // Ботан. журн. – 1968а. – Т. 53, № 8 – С. 1085-1092.
- Голубев, В. Н. О морфогенезе моноподиальных полукустарничков Крымской Яйлы / В.Н. Голубев // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1968б. – Т. 73, вып. 4. – С. 63-71.
- Голубев, В. Н. О морфогенезе симподиальных полукустарничков Крымской Яйлы // Укр. ботан. журн. – 1969. – № 2. – С. 37-43.
- Голубев, В. Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений / В.Н. Голубев // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1972. – Т. 77, вып. 6. – С. 72-80.
- Голубев, В. Н. К определению понятий жизненных форм полукустарничков, полукустарников, кустарничков и кустарников / В.Н. Голубев // Бюл. Никитск. Ботан. сада. – 1973. – Вып. I. – С. 9-12.
- Голубев, В.Н. Об аналитико-синтетическом моделировании жизненных форм антофитов / В.Н. Голубев // Успехи совр. биол. – 1977. – Т. 84, вып. 2 (5). – С. 281-293.
- Голубев, В. Н. Проблемы эволюции жизненных форм и филогения растений / В.Н. Голубев // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. – Киев: Наукова думка, 1981а. – С. 3-29.
- Голубев, В.Н. Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор / В.Н. Голубев. – Ялта: Из-во ГНБС, 1981б. – 29 с.
- Гончарова, С.Б. Подсемейство *Sedoideae* (*Crassulaceae*) флоры Сибири и Российского Дальнего Востока: Автореферат дис. ... д-ра биол. наук / С.Б. Гончарова. – Владивосток, 2006. – 36 с.
- Горнов, А.В. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza longifolia* (*Orchidaceae*) в Нерусско-Деснянском Полесье (Брянская область) / А.В. Горнов // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 3. – С. 449-460.

- Горшкова, А.А.* Биология степных пастбищных растений Забайкалья / А.А. Горшкова. – М.: Наука, 1966. – 296 с.
- Грейг-Смит, П.* Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – М.: Мир, 1967. – 296 с.
- Григорьева, Н.М.* Оценка условий существования люцерны желтой на основе анализа структуры ценопопуляций / Н.М. Григорьева // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. – М.: Наука, 1972. – 175 с.
- Григорьева, Н.М.* Некоторые особенности структуры популяций и биологии люцерны желтой на пойменных лугах р. Угры / Н.М. Григорьева // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.: Наука, 1974. – С. 10-25.
- Григорьева, Н.М.* Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны (*Medicago falcata* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук Н.М. Григорьева. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, – 1975. – 24 с.
- Григорьева, Н.М.* Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений / Н.М. Григорьева, Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М., 1977. – С. 20-36.
- Григорьевская, А.Я.* Флора города Воронежа / А.Я. Григорьевская. – Воронеж: Из-во ВГУ, 2000. – 200 с.
- Григорьевская, А.Я.* Антропогенная трансформация растительного покрова Среднерусской лесостепи: Автореф. дисс... д-ра. геогр. наук / А.Я. Григорьевская. – Воронеж, 2003. – 40 с
- Григорьевская, А.Я.* Сосудистые растения Воронежской области / А.Я. Григорьевская, О.В. Прохорова. – Воронеж: Из-во ВГУ, 2006. – 145 с.
- Григорьевская, А.Я.* Флора дубрав городского округа город Воронеж: биогеографический, экологический, природоохранный аспекты / А.Я. Григорьевская, Д.С. Зелепукин. – Воронеж: Из-во им. Е.А. Болховитинова, 2013. – 260 с.
- Григорьевская, А.Я.* Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты / А.Я. Григорьевская, Е.А. Стародубцева, Н.Ю. Хлызова, В.А. Агафонов. – Воронеж: Из-во ВГУ, 2004. – 320 с.
- Грищенко, М.Н.* Геологическое строение территории учебно-опытного лесхоза Ворон. лесотехнич. ин-та. / М.Н. Грищенко // Научн. зап. ВЛТИ. – 1963. Вып. 2. – С. 17-28.
- Грищенко, М.Н.* Геологические памятники / М.Н. Грищенко // Памятники природы Воронежской области. – Воронеж: ВГУ, 1970. – С. 5-37.
- Гродзинский, Д.М.* Надежность растительных систем / Д.М. Гродзинский. – Киев: Наукова Думка, 1983. – 365 с.
- Гроссет, Г. Э.* Новые материалы к флоре окрестностей г. Воронежа / Г.Э. Гроссет, Б.Н. Замятин // Бюл. об-ва естествоиспытателей при Воронеж. гос. ун-те. – 1925. – Т. 1, вып. 1. – С. 9-15.
- Гроссет, Г. Э.* Новые материалы по инвентаризации флоры окрестностей г. Воронежа / Г.Э. Гроссет, Б.Н. Замятин // Труды ВГУ. – 1935. – Т. 7. – С. 147-152.

- Губанов, И.А. Дикорастущие полезные растения СССР / И.А. Губанов, И.Л. Крылов, В.Л. Тихонов. – М.: Мысль, 1976. – 360 с.
- Губанов, И.А. Дикорастущие полезные растения / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков. – М.: Из-во МГУ, 1987. – 160 с.
- Губанов, И.А. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. – Т.1. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2002. – 526 с.
- Губанов, И.А. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. – Т.2. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – 666 с.
- Губанов, И.А. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. – Т.3. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. – 520 с.
- Гуленкова, М.А. Становление жизненной формы у *Lathyrus sylvestris* L. (Fabaceae) в онтогенезе / М.А. Гуленкова // Бот. журн. – 1977. – Т. 62, № 5. – С. 704-712.
- Гулисашвили, В.З. Стадийность в развитии растений в связи с их происхождением / В.З. Гулисашвили. – Тбилиси, Мецниереба, 1969. – 96 с.
- Гумбольт, А. География растений / А. Гумбольт. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1936. – 228 с.
- Гупало, П.И. Современное состояние теории индивидуального развития растений / П.И. Гупало // Пособие для студентов агрономич. ф-тов с.-х. вузов. – Житомир: ЖСХИ, 1968. – 36 с.
- Гупало, П.И. Возрастные изменения и их значение в растениеводстве / П.И. Гупало. – М.: Наука, 1969. – 252 с.
- Гуреева, И.И. Онтогенез *Origanum vulgare* L. и структура ее ценопопуляций в Кузнецком Алатау (Кемеровская область) / И.И. Гуреева, Е.Е. Тимошок, Е.Г. Наумова // Растительные ресурсы. – 1992. – Т.28, № 3. – 14-27.
- Дадыкин, В.П. К познанию корневых систем растительности, развивающейся на холодных почвах / В.П. Дадыкин // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1950. – Т. 55. Вып. 3. – С. 58-69.
- Данилова, М.Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем / М.Ф. Данилова. – Л.: Наука, 1974. – 206 с.
- Демьяненко, В.Г. Исследование в области технологии получения фенольных препаратов из надземной части цикория обыкновенного: Автореф. дис. ... канд. хим. наук / В.Г. Демьяненко. – Харьков, 1979. – 17 с.
- Денисова, Г.Р. Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracosephalum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г.Р. Денисова. – Новосибирск, 2006. – 16 с.
- Дервиз-Соколова, Т.Г. Анатомио-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S.phlebophylla* Anderss. / Т.Г. Дервиз-Соколова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71. Вып. 2. – С. 28-38.
- Дервиз-Соколова, Т.Г. Об определении жизненной формы растений / Т.Г. Дервиз-Соколова // Биол. науки. – 1981, № 12. – С. 62-68.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений / Под ред. Т.И. Серебряковой. – М.: МГПИ, 1983. – 96 с.

Димо, Н.А. В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Ч.II. Очерки и заметки по флоре юга Царицынского уезда / Н.А. Димо, Б.А. Келлер. – Саратов, 1907. – 200с.

Динамика ценопопуляций растений . – М.: Наука, 1985. – 206 с.

Доброхотов, В.Н. Семена сорных растений / В.Н. Доброхотов. – М.: Сельхозиздат, 1961. – 414 с.

Долина Дона: природа и ландшафты / Под ред. Ф.Н. Милькова. – Воронеж: Центр.-Черноз. кн. из-во, 1982. – 159 с.

Докучаев, В. В. Наши степи прежде и теперь / В.В. Докучаев . – СПб.: Типография Е. Евдокимова, 1892. – 128 с.

Донскова, А. А. Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* М.В.) в условиях высокогорий Кавказа /А.А. Донскова. – Бюлл. МОИП, Отд. биол. – 1968. – Т.73, вып. 4 С.47-62.

Донскова, А.А. Численность и возрастные спектры популяций чистой заросли сходного клевера (*Trifolium ambiguum* М.В.) // Биол. науки. – 1969. – № 5. – С. 80-86.

Донскова, А.А. Пространственная структура ценопопуляций клевера сходного // Онтогенез травянистых поликарпич. растений. – Свердловск: Из-во СвердлГУ 1980. – С. 69-74.

Дорогова, Ю.А. Онтогенез рябины обыкновенной (*Sorbis aucuparia* L.) / Ю.А. Дорогова, Л.В. Прокопьева // Онтогенетический атлас лекарственных растений / – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 24-29.

Дорохина, Л.Н. Жизненные формы и эволюционные отношения в подроде *Dracunculus* Bess. Рода *Artemisis* L. / Л.Н. Дорохина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. Вып. 2. – С. 77-89.

Дохунаев, В.Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии /В.Н. Дохунаев – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1988. – 174 с.

Егорова, В.Н. Жизненный цикл ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) на лугах в пойме реки Угры. Сообщение 1 / В.Н. Егорова //// Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т. 77. Вып. 4. – С. 118-129.

Егорова, В.Н. Жизненный цикл ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.). Сообщение 2 / В.Н. Егорова //// Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1973. – Т. 78. Вып. 2. – С. 89-99.

Егорова, В.Н. Структура и динамика ценопопуляций *Bromus inermis* L. (*Poaceae*) в пойменных ценозах реки Оки / В.Н. Егорова // Бот. журн. – 1982. – Т. 67, № 1. – С. 71-80.

Егорова, В.Н. Динамика видового состава спектра жизненных форм флоры поймы реки Оки в ходе естественных и антропогенных сукцессий/ В.Н. Егорова // Бот. журн. – 2004. – Т. 89, № 6. – С. 957-973.

Ежов, И.Н. Геология / И.Н. Ежов // Воронежская область. Часть I. Природные условия. – Воронеж: Областное книгоиздательство, 1952. – С. 15-40.

- Еленевский, А.Г. Растения Белгородской области (конспект флоры) / А.Г. Еленевский, В.Н. Радыгина, Н.Н. Чаадаева. – М.: Из-во МПГУ, 2004. – 120 с.
- Елисафенко, Т.В. Онтогенез и структура ценопопуляций *Coluria geoides* (*Rosaceae*) в Центральном Алтае // Т.В. Елисафенко // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 8. – С. 1239-1249.
- Ермакова, И.М. Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.М. Ермакова. – М., 1972. – 15 с.
- Ермакова, И.М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения / И.М. Ермакова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 92-105.
- Ермакова, И.М. Метод многобальной оценки жизненности и его применение для характеристики ценопопуляций / И.М. Ермакова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – С. 24-36.
- Ермакова, И.М. Онтогенез тмина обыкновенного (*Carum carvi* L.) / И.М. Ермакова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000а. – Т.2. – С. 95-103.
- Ермакова, И.М. Онтогенез борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.) / И.М. Ермакова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000б. – Т.2. – С. 130-133.
- Ермакова, И.М. Онтогенез синеголовника обыкновенного (*Eryngium planum* L.) / И.М. Ермакова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000в. – Т.2. – С. 154-162.
- Ермакова, И.М. Итоги изучения онтогенеза разных жизненных форм в естественных и искусственных ценозах / И.М. Ермакова, Е.И. Курченко, В.Н. Егорова, Н.С. Сугоркина // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанич. учрежден. Евразии. – Киев, 1995. – С. 45-46.
- Ермакова, И.М. Подходы к определению жизненных форм луговых растений при составлении спектра жизненных форм / И.М. Ермакова, Н.С. Сугоркина // Принципы и методы сохранения биоразнообразия. Матер. II Всерос. научн. конф.– Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С. 31-32.
- Ермакова, И.М. Жизненные формы растений Завидовских лугов Калужской области / И.М. Ермакова, Н.С. Сугоркина // Биоморфологические исследования в современной ботанике Матер. межд. конф.– Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. – С. 178-181.
- Ермакова, И.М. Жизненные формы растений Завидовских лугов Калужской области / И.М. Ермакова, Н.С. Сугоркина // Ботан. журн. – 2011. – Т. 96, №3. – С. 316-341.
- Желтикова, Т.А. Особенности строения корневых систем древесных пород на галечниках конусов выноса / Т.А. Желтикова, В.П. Фимкин // Растительность Таджикистана и ее освоение. – Душанбе: Дониш, 1974. – С. 181-192.

- Животовский, Л.А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л.А. Животовский // Экология. – 2001. – №1. – С. 3-7.
- Жмудь, Е.В. Состояние популяций эндемичного вида *Astragalus olchonensis* (Fabaceae) на острове Ольхон (Байкал) / Е.В. Жмудь, Т.В. Елисафенко, А.В. Верховина, Д.А. Кривенко, Н.С. Звягина, О.В. Дорогина // Бот. журн. – 2011. – Т. 96, №2. – С. 245-255.
- Жмылев, П.Ю. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – М., 2005. – 254 с.
- Жукова, Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л.А. Жукова. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, – 1967 а. – 19 с.
- Жукова, Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса / Л.А. Жукова // Биол. науки. – 1967 б. – № 7. – С. 67-72.
- Жукова, Л.А. Влияние географических и антропогенных факторов на возрастной состав ценопопуляций луговика дернистого / Л.А. Жукова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85. Вып. 6. – С. 87-100.
- Жукова, Л.А. Род Подорожник // Биол. флора Московской области. – 1983а. Вып. 7. – С. 188-209.
- Жукова, Л.А. Подорожник большой, подорожник средний, подорожник ланцетолистный / Л.А. Жукова // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1983б. – Ч. 3. – С. 36-46.
- Жукова, Л.А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений / Л.А. Жукова // Журнал общей биологии. – 1983в. – Т. 44, №3. – С. 361-374.
- Жукова, Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений / Л.А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им В.И. Ленина, 1986. – С. 105-114.
- Жукова, Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений / Л.А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова думка, 1987. – С. 9-19.
- Жукова, Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 223 с.
- Жукова, Л.А. Онтогенез лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* L.) / Л.А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 155-159.
- Жукова, Л.А. Основные направления исследований МарГУ / Л.А. Жукова // Бот. журн. – 1999. – т. 84, №1. – С. 156-160.
- Жукова, Л.А. Популяционно-онтогенетическое направление в России / Л.А. Жукова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2001. – Т.106, вып. 5. – С.17-24.
- Жукова, Л.А. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений / Л.А. Жукова, А.С. Комаров // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 450-461.

- Жукова, Л.А. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок / Л.А. Жукова, А.С. Комаров // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 51-66.
- Жукова, Л.А. Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. в искусственных посадках / Л.А. Жукова, Э.В. Шестакова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100. Вып. 3. – С. 95-101.
- Жукова, Л.А. Онтогенез княженики (*Rubus arcticus* L.) / Л.А. Жукова, С.А. Белова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 60-64.
- Жукова, Л.А. Введение / Л.А. Жукова, Э.В. Шестакова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 3-27.
- Жукова, Л.А. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений / Л.А. Жукова, Н.В. Глотов // Онтогенез. – 2001. – Т. 32, № 6. – С. 455-461.
- Жукова, Л.А. Введение / Л.А. Жукова, О.П. Ведерникова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 3-7.
- Жукова, Л.А. Онтогенез валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.) / Л.А. Жукова, Н.В. Илюшечкина, О.В. Минина, Е.В. Теленкова, Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябышева // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997а. – Т.1. – С. 115-117.
- Жукова, Л.А. Онтогенез подорожника большого (*Plantago major* L.) / Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, С.В. Балахонов, Н.В. Ившин, Т.К. Пигулевская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997б. – Т.1. – С. 118-132.
- Жукова, Л.А. Онтогенез ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) / Л.А. Жукова, И.М. Ермакова, Е.В. Зубкова, О.Л. Воскресенская, М.Г. Половникова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007а. – Т.5. – С. 252-261.
- Жукова, Л.А. Онтогенез донника лекарственного (*Melilotus officinalis* (L.) Pall) / Л.А. Жукова, Э.В. Шестакова, Ю.Ю. Семенова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007б. – Т.5. – С. 96-100.
- Завражнов, В.И. Лекарственные растения Центрального Черноземья / В.И. Завражнов, Р.И. Китаева, К.Ф. Хмелев. – Воронеж: Из-во ВГУ, 1976. – 423 с.
- Зайнагабдинова, Г.И. Онтогенез гвоздики иглолистной (*Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.) / Г.И. Зайнагабдинова, М.М. Ишмуратова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 69-73.
- Закамская, Е.С. Онтогенез желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides* L.) / Е.С. Закамская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 65-68.
- Закамская, Е.С. Особенности организации и динамика продуктивности ценопопуляций *Asarum europaeum* L. в республике Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.С. Закамская. – Воронеж, 2000. – 22 с.

- Закамская, Е.С. Онтогенез костяники каменистой (*Rubus saxatilis* L.) / Е.С. Закамская, Г.М. Панова, Л.А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 61-67
- Закржевский, Б.С. Экологические особенности главнейших растений Бетпака-Дала / Б.С. Закржевский, Е.П. Коровин // Труды Среднеазиатского госуниверситета. – Ташкент, 1935, серия VIII – b, вып. 23. – С.3-74.
- Запрыгаева, В.И. Корневые системы некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана / В.И. Запрыгаева // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1952. – Т. 57, вып. 3. – С. 32-48.
- Запрыгаева, В.И. Биологические особенности фисташки в связи с ее культурой в Таджикистане / В.И. Запрыгаева // Бот. журн. – 1954. – Т. 39, № 3 – С. 326-342.
- Запрыгаева, В.И. Дикорастущие плодовые Таджикистана / В.И. Запрыгаева // М.-Л.: Наука, 1964. – 695 с.
- Заугольнова, Л.Б. Возрастные типы в онтогенезе ясеня обыкновенного *Fraxinus escelsior* L./ Л.Б. Заугольнова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 81-102.
- Заугольнова, Л.Б. Анатомо-морфологическое строение листьев и почек у разных возрастных групп ясеня обыкновенного (*Fraxinus escelsior* L.) / Л.Б. Заугольнова // Биол. науки. – 1971. – № 9. – С. 56-64.
- Заугольнова, Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucescens* Willd. ex Schlecht. / Л.Б. Заугольнова // Бот. журн. – 1974а. – Т. 59, № 9. – С. 1302-1310.
- Заугольнова, Л.Б. Образование двух биоморф в ценопопуляции *Galium ruthenicum* Willd./ Л.Б. Заугольнова // Биол. науки. – 1974б, № 8. – С. 65-72.
- Заугольнова, Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams.) / Л.Б. Заугольнова // Бот. журн. – 1976а. – Т. 61, № 2. – С. 187-196.
- Заугольнова, Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Л.Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976б. – С. 81-92.
- Заугольнова, Л.Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков / Л.Б. Заугольнова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1982а. – Т. 87. Вып. 2. – С. 68-81.
- Заугольнова, Л.Б. Методика изучения ценопопуляций редких видов растений с целью оценки их состояния / Л.Б. Заугольнова // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. – М., 1982б. – С. 74-78.
- Заугольнова, Л.Б. Опыт анализа размещения особей в ценопопуляциях / Л.Б. Заугольнова, Н.И. Шорина // Количественные методы анализа растительности. – Рига, 1971. – Т. 2. – С. 105-113.

- Заугольнова, Л.Б.* Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика / Л.Б. Заугольнова., О.В. Смирнова // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 6. – С. 849-857.
- Зиман, С.Н.* Жизненные формы и биология степных растений Донбасса / С.Н. Зиман. – Киев: Наукова думка, 1976. – 190 с.
- Злобин, Ю. А.* О неравноценности особей в ценопопуляциях растений / Ю.А. Злобин // Бот. журн. – 1980а. – Т. 65, № 3. – С. 311-322.
- Злобин, Ю. А.* Ценопопуляционная диагностика экотопа / Ю.А. Злобин // Экология. – 1980б. – № 2. – с. 22-30.
- Злобин, Ю.А.* Об уровнях жизнеспособности растений / Ю.А. Злобин // Журн. общ. биол. – 1981. – Т. 42, № 4. – С. 492-505.
- Злобин, Ю. А.* Ценопопуляционный анализ в фитоценологии / Ю.А. Злобин . – Владивосток: Препринт / АН СССР, Дальневост. науч. центр, Тихоок. ин-т географии, региональная школа-семинар по природоохранной тематике, 1984. – 59 с.
- Злобин, Ю.А.* Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю.А. Злобин // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769-781.
- Злобин, Ю.А.* Структура фитоценопопуляций / Ю.А. Злобин // Усп. совр. биологии. – 1996. – Т. 116, вып. 2. – С. 133-146.
- Зозулин, Г.М.* Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова / Г.М. Зозулин // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В.В. Алехина – Курск, 1959. – Вып. V. – С.3-314.
- Зозулин, Г.М.* Система жизненных форм высших растений / Г.М. Зозулин // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, № 1. С. 3-20.
- Зозулин, Г.М.* Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений / Г.М. Зозулин // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 2. – С. 3-20.
- Зозулин, Г.М.* Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане / Г.М. Зозулин // Труды МОИП. – 1976а. – Т. 42. – С. 45-54.
- Зозулин, Г.М.* Жизненные формы растений в аспекте учения о биосфере / Г.М. Зозулин // Бот. журн. – 1976б. – Т. 61, № 11. – С. 1506-1514.
- Золотокрылин, А.Н.* Климатообусловленная динамика лесостепной, степной и полупустынной растительности России и Казахстана / А.Н. Золотокрылин, Т.Б. Титкова // Изв. Российск. АН Сер. Географическая. – 2010. – № 2. – С. 40-48.
- Игнатьева, И.П.* Морфогенез водосбора обыкновенного / И. П. Игнатьева // Бот. журн. – 1964. – Т. 49, № 3. – С. 358-371.
- Игнатьева, И.П.* О жизненном цикле стержнекорневых и корневищнокорневых травянистых поликарпиков / И. П. Игнатьева // Бот. журн. – 1965. – Т. 50, № 7. – С. 903-916.
- Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – 74 с.

- Ильичева, О.В.* Онтоморфогенез и популяционный анализ стержнекорневых травянистых видов семейства *Asteraceae* урбазкосистем (на примере г. Воронежа): Дис... канд. биол. наук / О.В. Ильичева. – Воронеж, 2009. – 228 с.
- Илюшечкина, Н.В.* Онтогенез короставника полевого (*Knautia arvensis* (L.) Coult.) / Н.В. Илюшечкина // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С.133-138.
- Ипатов, В.С.* Некоторые аспекты общественной жизни растений / В.С. Ипатов // Вестник ЛГУ. – 1967. – № 15. Сер. биол., вып.3. – с. 97-106.
- Ипатов, В.С.* Функциональный подход к синузии / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова // Бот. журн. – 1980. Т. 65, № 4. – С. 470-477.
- Ипатов, В.С.* Фитоценология / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова. – СПб.: Из-во Санкт-Петербург. ун-та, 1997. – 316 с.
- Исаева, Б.К.* Корневая система многолетних травянистых интродуцентов в предгории Заилинского Алатау / Б.К. Исаева // Экоморфоз корневых систем растений в природных сообществах и в культуре. – Алма-Ата: Наука, 1984. – С. 69-90.
- Исайкина, А.П.* Цмин песчаный / А.П. Исайкина // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1974. – Вып. 1. – С. 160-168.
- Исаченко, Т.И.* Ботанико-географическое районирование / Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко // Растительность европейской части СССР. – М: Наука, 1980. – С. 10-20.
- Йорданова, Р.И.* Влияния затопления корневой системы на фотосинтез и содержание антиоксидантов в растениях ячменя / Р.И. Йорданова, В.С. Алексеева, Л.П. Попова // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 2. – С. 183-187.
- Казакевич, Л.И.* Материалы к биологии растений Юго-Востока России. I. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников / Л.И. Казакевич // Изв. Саратовск. обл. с.-х. оп. ст. – 1922. – Т.3, вып. 3,4. – С. 99-117.
- Казакевич, Л.И.* Экология корневых систем / Л.И. Казакевич // Краткий отчет о работе отдела прикладной ботаники за 1924 г. Саратовской областной с.-х. опытной станции. – Саратов, 1925. – С. 3-12.
- Казакова, М.В.* Флора Рязанской области / М.В. Казакова. – Рязань: Русское слово, 2004. – 388 с.
- Казанцева, Т.И.* Динамика растительности 100-летней степной залежи (Каменная степь, Воронежская область) / Т.И. Казанцева, Н.И. Бобровская, А.И. Пащенко, В.В. Тищенко // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 4. – С. 620-633.
- Казарян, В.О.* Старение высших растений / В.О. Казарян. – М.: Наука, 1969. – 313 с.
- Калачская возвышенность / Под ред. Ф.Н. Милькова. – Воронеж: ВГУ, 1972. – 180 с.
- Калинкина, В.А.* Жизненные формы *Trifolium pacificum* Vobr. / В.А. Калинкина // Бюл. БСИ ДВО РАН. Электронное издание. – 2010 г. – Вып. 6. – С.14-17.
- Камышев, Н.С.* Растительность Воронежской области / Н.С. Камышев. – Воронеж: Коммуна, 1948. – 68 с.

- Камышев, Н.С.* Естественный растительный покров / Н.С. Камышев // Воронежская область. Часть I. Природные условия. – Воронеж: Областное книгоиздательство, 1952. – С. 215-240.
- Камышев, Н.С.* Сорно-полевые растения центрально-черноземной полосы и меры борьбы с ними / Н.С. Камышев // Труды ВГУ. – 1953. – Т. 28. – С. 142-143.
- Камышев, Н.С.* К классификации антропохоров / Н.С. Камышев // Бот. журн. – 1959а. – Т. 44, № 11. – С. 1613-1616.
- Камышев, Н.С.* Определитель сорных растений ЦЧО / Н.С. Камышев. – Воронеж: Из-во ВГУ, 1959б. – 112 с.
- Камышев, Н.С.* Основы классификации степей Центрально-Черноземных областей / Н.С. Камышев // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1961. – Т. 66. Вып. 3. – С. 51-67.
- Камышев, Н.С.* Опыт систематизации фитоценозов Центрального Черноземья / Н.С. Камышев // Известия Ворон. отд. Всесоюзн. ботан. об-ва. – 1963. – С. 35-41.
- Камышев, Н.С.* К географии, фитоценологии и эволюции лесостепного комплекса / Н.С. Камышев // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В.В. Алехина –Воронеж, 1965. – Вып. VIII. – С.107-114.
- Камышев, Н.С.* Флора Центрального Черноземья и ее анализ / Н.С. Камышев. – Воронеж: Из-во ВГУ, 1978. – 116 с.
- Камышев, Н.С.* Растительный покров Воронежской области и его охрана / Н.С. Камышев, К.Ф. Хмелев. – Воронеж: Из-во ВГУ, 1976. – 182 с.
- Карнаухова, Н.А.* Онтогенез и структура ценопопуляций *Hedysarum zundukii* (*Fabaceae*) – эндемика западного побережья озера Байкал / Н.А. Карнаухова, И.Ю. Селютина, С.Г. Казановский, Е.С. Черкасова // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 5. – С. 744-755.
- Катуков, Г.Н.* Культивируемые и дикорастущие лекарственные растения / Г.Н. Катуков. – Киев: Наукова думка, 1974. – 176 с.
- Качура, Н.Н.* Побегообразование клевера красного на Камчатке / Н.Н. Качура // Биол. ресурсы суши севера дальнего востока. – Владивосток, 1971. – С. 109-122.
- Келлер, Б.А.* Выступление на дискуссии по докладу В.Н. Сукачева «Что такое фитоценоз?» / Б.А. Келлер // Советская ботаника. – 1934. – № 5. – с. 30-31.
- Келлер, Б.А.* Основы эволюции растений / Б.А. Келлер. – М.: Из-во АН СССР, 1948 – 206 с.
- Кирик, А.И.* Структура и динамика ценопопуляций видов семейства *Crassulaceae* DC. бассейна Среднего Дона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.И. Кирик. – Воронеж, 1999. – 23 с.
- Киришин, И.К.* Онтогенез травянистых поликарпических растений / И.К. Киришин // Индукция цветения и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений. – Свердловск: Из-во СвердлГУ, 1975. – С. 3-28.

- Кияк, В.Г.* Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат / В.Г. Кияк, Ю.И. Кобив, Н.И. Сварнык // Экология популяций. – М.: Наука, 1991. – С. 150-165.
- Кобозева, Е.А.* Онтогенез *Lilium martagon* (*Liliaceae*) / Е.А. Кобозева // Бот. журн. – 2009. – Т. 94, № 2. – С. 200-211.
- Козо-Полянский, Б.М.* Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения / Б.М. Козо-Полянский. – Воронеж: Обл. книгоиздательство, 1937. – 256 с.
- Козо-Полянский, Б.М.* Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение / Б.М. Козо-Полянский // Труды Воронеж. гос. ун-та. – 1945. – Т.13, №1. – С. 46-50.
- Колегова, Е.Б.* Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (*Lamiaceae*) в Хакасии // Е.Б. Колегова, В.А. Черемушкина // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, № 2. – С. 173-183.
- Колесников, В.А.* Методы изучения корневой системы древесных растений / В.А. Красильников. – М.: Лесная промышленность, 1972. – 152 с.
- Котт, С.А.* О некоторых особенностях развития сорных растений Сибири / С.А. Котт // Сов. ботаника. – 1944. – № 4-5. – С. 17-25.
- Котт, С.А.* Сорные растения и борьба с ними / С.А. Котт. – М.: Сельхозгиз, 1961. – 365 с.
- Красильников, П.К.* К методике полевого изучения корневой системы кустарников / П.К. Красильников // Ботан. журн. – 1957. – Т. 42, № 2. – С. 249-254.
- Красильников, П.К.* Методика полевого изучения подземных частей растений / П.К. Красильников. – Л.: Наука, 1983. – 208 с.
- Красная книга Воронежской области / научн. редактор В.А. Агафонов. – Т.1. Растения. Лишайники. Грибы. – Воронеж: МОДЭК, 2011. – 472 с.
- Кренке, Н.П.* Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение / Н.П. Кренке. – М.: Сельхозгиз, 1940. – 135 с.
- Кружилин, А.С.* Биология двулетних растений / А.С. Кружилин, З.М. Шведская. – М.: Наука, 1966. – 328.
- Крылов, А.Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов / А.Г. Крылов. – Л.: Наука, 1984. – 181 с.
- Кулагин, Ю.З.* Индустриальная дендрэкология и прогнозирование / Ю.З. Кулагин. – М.: Наука, 1985. – 116 с.
- Культиасов, М. В.* Проблема становления жизненных форм у растений / М.В. Культиасов // Проблемы ботаники – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1950. – Вып.1. – С. 250-263.
- Кунаева, Т.И.* Растительный покров меловых обнажений Воронежской области: Автореф. дис...канд. биол. наук / Т.И. Кунаева. – Воронеж, 1985. – 19 с.
- Куперман, Ф.М.* Морфофизиология растений /Ф.М. Куперман. – М.: Прогресс, 1977. – 300 с.
- Курдов, А.Г.* Реки Воронежской области: водный режим и охрана / А.Г. Курдов. – Воронеж: ВГУ, 1984. – 164 с.

- Куркин, К.А. Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов / К.А. Куркин // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 137-148.
- Куркин, К.А. Системные исследования динамики лугов / К.А. Куркин. – М.: Наука, 1976. – 284 С.
- Куркин, К.А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики / К.А. Куркин // Ботан. журн. – 1984. – Т. 69, № 4. – С. 437-447.
- Курсанов, А.Л. Круговорот органических веществ в растении и деятельность корневой системы / А.Л. Курсанов // Вопросы ботаники. – М.-Л.: Наука, 1954. – Т. 1. – С.129-153.
- Курсанов, А.Л. Корневая система как орган обмена веществ / А.Л. Курсанов // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1957. – № 6. С. 689-705.
- Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях / А.Л. Курсанов. – М.: Наука, 1976. – 646 с.
- Курченко, Е.И. Особенности развития полевицы Сырейщикова (*Agrostis syreistschikowii* P. Smirn.) в условиях плотного задернения / Е.И. Курченко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т.77. Вып. 5. – С. 94-102.
- Курченко, Е.И. Онтогенез и разногодичная изменчивость состава популяций полевицы (*Agrostis tenuis* Subth.) / Е.И. Курченко // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.:Наука, 1974. – С. 70-87.
- Курченко, Е.И. Онтогенез и разногодичные особенности ценопопуляций полевицы собачей (*Agrostis canina*) / Е.И. Курченко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т.84. Вып. 4. – С. 44-54.
- Курченко, Е.И. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций полевицы северной (*Agrostis borealis* Harm.) в условиях плотного задернения / Е.И. Курченко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т. 96. Вып. 5. –С. 53-58.
- Курченко, Е.И. К вопросу о классификации жизненных форм злаков. I. Классификация жизненных форм злаков по признакам вегетативных органов в связи с систематикой (на примере рода *Agrostis* L.) / Е.И. Курченко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2006а. – Т. 111. Вып. 1. – С. 57-62.
- Курченко, Е.И. К вопросу о классификации жизненных форм злаков. II. Физиономическая классификация жизненных форм, включающая структуру вегетативной сферы и соцветий *Agrostis* L. (*Poaceae*) связи с систематикой / Е.И. Курченко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2006б. –Т. 111. Вып. 4. – С. 32-40.
- Лавренко, Е.М. Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов Нижнеднепровских песков / Е.М. Лавренко // Проблемы растениеводческого освоения пустынь. – Л.: Изво ВАСХНИЛ, 1935. – Вып. 3. – С. 75-94.
- Лавренко, Е.М. Наблюдение над предзимним состоянием и корневой системой некоторых растений южной Киргизии / Е.М. Лавренко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1950. – Т. 55. Вып. 4. – С. 51-62.

Лавренко, Е.М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений / Е.М. Лавренко // Труды Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). – 1952. – Вып. 8. – С. 40-70.

Лавренко, Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения / Е.М. Лавренко // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1959. – Т.1. – С. 13-75.

Лавренко, Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова / Е.М. Лавренко // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1964. – № 1. – С. 32-46.

Лавренко, Е.М. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове / Е.М. Лавренко, В.М. Свешникова // Основные проблемы современной геоботаники. – Л.: Наука, 1968. – С. 10-15.

Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

Лебедев, В.П. Онтогенез и структура ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых сорных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1984. – 15 с.

Лебедев, Н.П. Об эрозии почв на правом берегу Среднего Дона / Н.П. Лебедев // Вопросы географии. – 1953. – Вып. 32. – С. 232-246.

Лебедева, В.Х. К вопросу о структуре лугового растительного сообщества / В.Х. Лебедева, М.Ю. Тиходеев, В.С. Ипатов // Бот. журн. – 2011. – Т. 96, №1. – С. 3-21.

Лебедева, В.Х. О функциональной структуре луговых и лесных сообществ / В.Х. Лебедева, М.Ю. Тиходеев, В.С. Ипатов // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, №4. – С. 496-511.

Левин, Г.Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция / Г.Г. Левин // Бот. журн. – 1963. – Т. 48, №7. – С. 1039-1059.

Левин, Г.Г. Индивидуальность и жизненные циклы растений / Г.Г. Левин // Бот. журн. – 1964. – Т. 49, №2. – С. 272-280.

Леонова, Т.В. Эколого-ценотическая характеристика и онтогенез *Coluria geoides* (Rosaceae) в Хакасии / Т.В. Леонова, С.В. Водолазова, В.А. Черемушкина // Бот. журн. – 2010. – Т. 95, № 1. – С. 48-59.

Лесостепь и степь. – М.: Из-во АН СССР, 1953. – 296 с.

Маевский, П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР / П.Ф. Маевский. – Л.: Колос, 1964. – 882 с.

Маевский, П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России / П.Ф. Маевский. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – 600 с.

Мазуренко, М.Т. Онтогенез багульника подбелого *Ledum hypoleucum* Kom. (Ericaceae) на юге Дальнего Востока / М.Т. Мазуренко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90. Вып. 3. – С. 73-84.

Мазуренко, М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера / М.Т. Мазуренко. – М.: Наука, 1986. – 208 с.

Мазуренко, М.Т. Структура и морфогенез кустарников / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков. – М.: Наука, 1977. – 160 с.

- Мазуренко, М.Т. Онтогенез *Chosenia arbutiolia* (Salicaceae) в Магаданской области / М.Т. Мазуренко, Т.А. Москалюк // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 5. – С. 601-613.
- Майр, Э. Зоологический мир и эволюция / Э Майр. – М.: Мир, 1968. – 598 с.
- Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
- Майсурия, Н.А. Определитель семян и плодов сорных растений / Н.А. Майсурия, А.И. Атабекова. – М.: Колос, 1978. – 288 с.
- Маклаюк, В.П. Лекарственные растения в народной медицине / В.П. Маклаюк. – М.: Нива России, 1992. – 477 с.
- Мальшиев, Л.И. Флористические спектры Советского Союза / Л.И. Мальшиев // История флоры и растительности Евразии. – Л.: Наука, 1972. – С. 17-40.
- Марков, М. Вас. Общая геоботаника / М. Вас. Марков. – М.: Высш. школа, 1962. – 450 с.
- Марков, М.В. О направлении, развиваемом Джоном Л. Харпером в популяционной экологии растений / М.В. Марков // Бот. журн. – 1976а. – Т. 61, №7. – С. 999-1004.
- Марков, М.В. Проявление пластичности и состав популяций пастушьей сумки в посевах разных полевых культур / М.В. Марков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976б. – Т. 81. Вып. 4. – С. 118-123.
- Марков, М.В. Популяционная биология растений / М.В. Марков. – Казань: КазГУ, 1986. – 110 с.
- Марков, М.В. Популяционная биология короткоживущих монокарпических растений / М.В. Марков // Биол. науки. – 1987. – № 8. – С. 39-46.
- Марков, М.В. Алгоритм популяционно-ботанического анализа малолетних растений: архитектурная модель – жизненная форма – эколого-ценотическая стратегия / М.В. Марков // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 90-104.
- Марков, М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений / М.В. Марков. – Казань: КазГУ, 1990. – 186 с.
- Марков, М.В. Жизненный цикл двулетних растений с общебиологических позиций / М.В. Марков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т. 96. Вып. 4. – С. 51-67.
- Марков, М.В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / М.В. Марков. – Москва, 1992. – 35 с.
- Марков, М.В. Особенности метамерного строения малолетних растений и аллометрический анализ репродукции в их популяциях / М.В. Марков // Бюл. МОИП. – Отд. биол. – 2001. – Т. 106. Вып. 5. – С. 83-90.
- Марков, М.В. Онтогенез лужницы водной (*Limosella aquatica* L.) / М.В. Марков // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 80-83.
- Марков, М.В. Популяционная биология растений / М.В. Марков. – Москва: Тво научных изданий КМК, 2012. – 387 с.

- Марьяхина, И.Я. Особенности органогенеза двулетних растений / И.Я. Марьяхина, Ф.М. Куперман // Экспериментальный морфогенез цветковых растений. – М.: Из-во МГУ, 1972. – С. 152-156.
- Матвеев, А.Р. Большой жизненный цикл тимофеевки луговой *Phleum pratense* L. / А.Р. Матвеев // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т. 77. Вып. 3. – С. 114-123.
- Матвеев, В.И. Биоэкологические исследования амброзии трёхраздельной и циклахены дурнишниковидной в г. Самаре / В.И. Матвеев, В.В. Соловьёв, Н.Ю. Никитин // Фитоценологические и геоботанические исследования в Европейской России. Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию проф. А.Д. Фурсаева. – Саратов, Из-во СГУ, 2000. – С. 230-322.
- Микулинский, С.Р. Альфонс Декандоль / С.Р. Микулинский, Л.А. Маркова, Б.А. Старостин. – М.: Наука, 1973. – 296 с.
- Мильков, Ф.Н. Лесостепь Русской равнины / Ф.Н. Мильков. – М.: Из-во АН СССР, 1950. – 296 с.
- Мильков, Ф.Н. Геологическое строение и рельеф / Ф.Н. Мильков // Центральные черноземные области. – М.: Из-во АН СССР, 1952. – С. 7-28.
- Мильков, Ф.Н. Ландшафтные районы центральных черноземных областей / Ф.Н. Мильков // Тр. Воронеж. гос. ун-та. – 1957. – Т.37. – С. 5-65.
- Мильков, Ф.Н. Средняя полоса Европейской части СССР / Ф.Н. Мильков. – М.: Географгиз, 1961. – 222 с.
- Мильков, Ф.Н. География Воронежской области / Ф.Н. Мильков, В.Б. Михно, Ю.В. Поросенков. – Воронеж: ВГУ, 1994. – 130 с.
- Миркин, Б.М. Узловые вопросы курса общей геботаники / Б.М. Миркин. – Уфа: БашГУ, 1970. – 88 с.
- Миркин, Б.М. О типах эколого-ценологических стратегий у растений / Б.М. Миркин // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, №5. – с. 603-613.
- Миркин, Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Л.Г. Розенберг, Л.Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 224 с.
- Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. – М.: Логос, 2002. – 264 с.
- Михайлова, Н.В. Имитационная решетчатая модель динамики популяций неморальных видов трав на неоднородной территории / Н.В. Михайлова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2008. – Т. 113. Вып. 5. – С. 68-75.
- Михайловская, И.С. О возрасте популяций *Lotus corniculatus* L. / И.С. Михайловская // Бот. журн. – 1967. – Т. 52, № 3. – С. 379-385.
- Михайловская, И.С. Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* Rchb. / И.С. Михайловская // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81. Вып. 6. – С. 95-111.
- Михайловская, И.С. Корни и корневые системы растений / И.С. Михайловская. – М.: МГПИ им. В.И.Ленина, 1981. – 137 с.
- Михно, В.Б. Геолого-геоморфологическое строение / В.Б. Михно // Донское Белогорье. – Воронеж: ВГУ, 1976 – С. 27-48.

- Михно, В.Б. Геолого-геоморфологическое строение / В.Б. Михно // Среднерусское Белогорье. – Воронеж: ВГУ, 1985. – С. 9-21.
- Молиш, Г. Физиология растений как теория садоводства / Г. Молиш. – М.-Л.: Госиздат, 1933. – 343 с.
- Морозова, Г.Ю. Сравнительный анализ структуры популяций злаков (*Poa* spp.) / Г.Ю. Морозова // Бот. журн. – 2010. – Т. 95, № 4. – С. 538-547.
- Мусина, Л.С. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав / Л. С. Мусина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81. Вып. 6. – С. 123-132.
- Мухаметвафина, А.А. Онтогенез лилии кудреватой (*Lilium martagon* L.) / А.А. Мухаметвафина, М.М. Ишмуратова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 292-296.
- Мухитдинов, Н.М. Подземная часть растений естественных фитоценозов субальпийского пояса Заилинского Алатау / Н.М. Мухитдинов, М. Курмангалиев // Экоморфоз корневых систем растений в природных сообществах и в культуре. – Алма-Ата: Наука, 1984. – С. 106-117.
- Мяделец, М.А. Онтогенез котловника сибирского (*Nepeta sibirica* L.) / М.А. Мяделец, Е.Б. Коллеганова, С.В. Водолазова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 220-224.
- Недосекина, Т.В. Структурная организация и состояние ценопопуляций *Scutellaria supine* L. (*Lamiaceae*) на территории Среднерусской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т.В. Недосекина. – Воронеж, 2004. – 23 с.
- Недосекина, Т.В. Морфогенез и возрастные состояния *Scutellaria supine* L. (*Lamiaceae*) в условиях Среднерусской возвышенности / Т.В. Недосекина, В.А. Агафонов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2006. – Т. 111. Вып. 2. – С. 89-94.
- Нечаева, Н.Т. Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. / Н.Т. Нечаева. – Ашхабад: Из-во АН Туркм. СССР. – 1958. – 214 с.
- Нечаева, Н.Т. Искусственное зимнее пастбище в предгорных пустынях Средней Азии / Н.Т. Нечаева, С.Я. Приходько. – Ашхабад: Из-во АН Туркм. СССР. – 1966. – 227 с.
- Нечаева, Н.Т. Жизненные формы растений пустыни Каракумы / Н.Т. Нечаева, В.К. Василевская, К.Г. Антонова. – М.: Наука, 1973. – 244 с.
- Николаева, В.Г. Растения, применяемые народами СССР при заболеваниях печени и желчевыводящих путей / В.Г. Николаева // Растительные ресурсы. – 1977. – Т. 13, № 2. – С. 396-403.
- Николаева, В.Г. К вопросу изучения растений, применяемых народами СССР при заболеваниях желудочно-кишечного тракта / В.Г. Николаева // Фармация. – 1978. – Т. 27, № 5. – С. 56-61.
- Николаева, В.Г. Анатомическое строение вегетативных органов цикория обыкновенного / В.Г. Николаева // Растительные ресурсы. – 1981. – Т.17, № 4. – С. 550-553.

Никулин, А.В. Анализ возрастной структуры ценопопуляций цикория обыкновенного в условиях заповедного и неохраяемого режимов / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Роль охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия: Матер. IV междунар. конф. – Канев: Каневский природный заповедник, 1998. – С. 56-60.

Никулин, А.В. Возрастная структура ценопопуляций как показатель адаптивных свойств вида / А.В. Никулин, Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова, И.Г. Орловская // Итоги научно-исследовательских работ агрономического факультета: Сб. научн. трудов, посвященный 90-летию со дня образования агрономического факультета ВГАУ им. К.Д. Глинки. – Воронеж: ВГАУ, 2004. – с. 33-40.

Ниценко, А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова / А.А. Ниценко // Бот. журн. – 1969. – Т. 54, № 7. – С. 1002-1014.

Ниценко, А.А. Опыт применения количественного анализа к вопросу о причинной обусловленности границ в растительном покрове / А.А. Ниценко // Количественные методы анализа растительности. – Рига, 1971. – Т. 2. – С. 216-220.

Новиков, В.С. Дикорастущие растения. Популярный атлас-определитель / В.С. Новиков, И.А. Губанов. – М.: Дрофа, 2004. – 416 с.

Нозирова, Г.Р. Онтогенез змеголовника кустарничкового (*Dracoscephalus fruticosum* Steph.) / Г.Р. Нозирова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Т.4. – С. 57-60.

Норин, Б.Н. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры / Б.Н. Норин // Бот. журн. – 1970. – Т. 55, №2. – С. 170-183.

Норин, Б.Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры / Б.Н. Норин. – Л.: Наука, 1979. – 200 с.

Норин, Б.Н. Растительное сообщество как система / Б.Н. Норин // Бот. журн. – 1980. – Т. 65, № 4. – С. 478-484.

Нухимовский, Е.Л. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 1. Обзор значений термина / Е.Л. Нухимовский // Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение. – 1968. – № 5. – С. 36-43.

Нухимовский, Е.Л. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 2. Современное состояние вопроса / Е.Л. Нухимовский // Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение. – 1969а. – № 1. – С. 55-62.

Нухимовский, Е.Л. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 3. Многообразие каудексов и отличие их от других структурных образований / Е.Л. Нухимовский // Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение. – 1969б. – № 2. – С. 71-78.

Нухимовский, Е.Л. Структурная организация и морфогенез некоторых семенных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.Л. Нухимовский. – М., 1970. – 15 с.

Нухимовский, Е.Л. Осевая и побеговая системы семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Известия ТСХА. – 1971. – Вып. 1. – С. 54-66.

- Нухимовский, Е.Л. О понятии «жизненная форма» / Е.Л. Нухимовский // Интродукция новых лекарственных растений. – М.: ВИЛР, 1973. – Вып. 5. – С. 222-232.
- Нухимовский, Е.Л. Проблема классификации в биоморфологии семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Успехи совр. биол. – 1980 – Т. 90, вып. 2 (5). – С. 286-307.
- Нухимовский, Е.Л. Особенности фенетической организации биоморф семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Успехи совр. биол. – 1986 – Т. 102, вып. 2 (5). – С. 289-306.
- Нухимовский, Е.Л. Статус биоморфологии и первый принцип фенетической организации биоморф семенных растений / Е.Л. Нухимовский // Успехи совр. биол. – 1987 – Т. 104, вып. 2 (5). – С. 231-250.
- Нухимовский, Е.Л. Второй принцип фенетической организации биоморф семенных растений и эволюция на рубежах пластичности / Е.Л. Нухимовский // Успехи совр. биол. – 1988 – Т. 105, вып. 2. – С. 300-318.
- Нухимовский, Е.Л. Основы биоморфологии растений: Теория организации биоморф / Е.Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – Т.1. – 630 с.
- Нухимовский, Е.Л. Основы биоморфологии растений: Габитус и формы роста в организации биоморф / Е.Л. Нухимовский. – М.: Оверлей, 2002. –Т.2 – 859с.
- Обидов, А.О. Изучение ценопопуляций изеня в зависимости от вертикальной поясности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.О. Обидов . – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1988. – 22 с.
- Обидов, А.О. Онтогенез и семенная продуктивность изеня *Kochia prostrata* (L.) Schrad. (*Chenopodiaceae*) / А.О. Обидов // Жизненные формы: онтогенез и структура. – М.:Наука, 1993. – С. 78-83.
- Олейникова, Е.М. Онтогенез и возрастные группы цикория обыкновенного / Е.М. Олейникова // Экология и интродукция растений Центрального Черноземья. – Воронеж: Из-во ВГУ, 1997. – С. 124-129.
- Олейникова, Е.М. Структура и динамика ценопопуляций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи: Дис. ... канд. биол. наук / Е.М. Олейникова. – Воронеж, 1999. – 211 с.
- Олейникова, Е.М. Популяционная биология *Cichorium intybus* L. (*Asteraceae*) бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Экология. – № 6. – 2004. – С. 423-429.
- Олейникова, Е.М. Эколого-ценотические подходы к изучению структуры популяций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / Е.М. Олейникова // Особь и популяция – стратегии жизни: Сб. матер. IX Всеросс. популяц. семинара.- Вып. 2. – 2-6 октября 2006 г. Республика Башкортостан, г. Уфа. – Уфа: Издательский дом ООО «Вилли Окслер», 2006. – с.262-267.
- Олейникова, Е.М. Онтоморфогенез и возрастные группы *Eryngium campestre* L. бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Матер. междунар. конференции.– Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. – С. 327-330.

Олейникова, Е.М. Классификация моделей структурной организации травянистых стержнекорневых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2010а. – № 1. – С. 99-106.

Олейникова, Е.М. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Eryngium campestre* (Asteraceae) бассейна Среднего Дона (Воронежская область) / Е.М. Олейникова // Растительные ресурсы. – 2010б. – Т. 46. Вып. 3. – С. 33-43.

Олейникова, Е.М. Эндемичный кальцефит *Pimpinella tragioides* (Apiaceae) на мелах Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. – № 1. – 2011 г. – С. 179-183.

Олейникова, Е.М. Онтоморфогенез и структура ценопопуляций *Salvia verticillata* L. / Е.М. Олейникова // Вестник Воронежского ГАУ. – 2012. – № 4 (35). – С. 61-67.

Олейникова, Е.М. Онтогенез шалфея мутовчатого (*Salvia verticillata* L.) / Е.М. Олейникова // Онтогенетический атлас растений. – Т.7. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 196-201.

Олейникова, Е.М. Онтогенез лопуха большого (*Arctium lappa* L.) / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичёва // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 101-104.

Олейникова, Е.М. Онтогенез и структура ценопопуляций *Cyclachaena xanthifolia* (Asteraceae) в окрестностях города Воронежа / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичева // Растительные ресурсы. – 2008а. – Т. 44. Вып. 3. – С. 66-74.

Олейникова, Е.М. Анализ структуры и сезонной динамики ценопопуляций малолетних стержнекорневых растений семейства Asteraceae бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов III Всероссийск. научн. конф. – Йошкар-Ола- Пушкино: МарГУ, 2008б. – С. 363-365.

Олейникова, Е.М. Пространственная структура ценопопуляций *Chondrilla juncea* (Asteraceae) / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичева // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2009. – № 2. – С. 110-115.

Олейникова, Е.М. Онтогенез качима метельчатого (*Gypsophila paniculata* L.) / Е.М. Олейникова, Е.И. Горелова // Онтогенетический атлас растений. – Т.6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. – С.90-93.

Онтогенетический атлас лекарственных растений: в 6-ти томах. / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ. – Т. I. – 1997. – 239 с. / Т. II. – 2000. – 267 с. / Т. III. – 2002. – 280 с. / Т. IV. – 2004. – 239 с. / Т. V. – 2007. – 271 с. / Т. VI. – 2011. – 336 с. / Т. VII. – 2013. – 364 с.

Османова, Г.О. Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. / Г.О. Османова. – VI Международная конференция по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 1999. – С. 165-168.

Османова, Г.О. Особенности формирования специализированных побегов и разнообразие жизненных форм *Plantago lanceolata* L. / Г.О. Османова // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений: Тез докл. Всерос. совещ. – Сыктывкар, 2000. – С. 85-86.

- Османова, Г.О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. / Г.О. Османова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – 175 с.
- Османова, Г.О. Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (*Plantaginaceae* Juss.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Г.О. Османова. – Оренбург, 2009. – 37 с.
- Османова, Г.О. Онтогенез ослинника двулетнего (*Oenothera biennis* L.) / Г.О. Османова, С.Е. Королев // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 81-83.
- Отмахов, Ю.С. Биологические особенности *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. и *S. annua* (Pall.) Schischk. в природе и интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю.С. Отмахов. – Новосибирск, 2009. – 16 с.
- Паршутина, Л.П. Современная степная растительность балок «Каменной степи» (Воронежская область) / Л.П. Паршутина // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, № 1. – С. 73-86.
- Пастушенков, Л.В. Лекарственные растения / Л.В. Пастушенков, А.Л. Пастушенков, В.Л. Пастушенков. – Л.: Наука, 1990. – 384 с.
- Персикова, З.И. Формирование дерновины и жизненный цикл белоуса торчащего / З.И. Персикова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1959. – Т.64. Вып. 6. – С. 185-196.
- Петровский, В.В. Синузии как формы совместного существования растений / В.В. Петровский // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, № 11. – С. 1615-1626.
- Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
- Пичугина, Е.В. Биоморфология и структура популяций наголоватки васильковой (*Jurinea cyanoides* (L.) Reichb.) и гвоздики песчаной (*Dianthus arenarius* L.) на северо-востоке Европейской России в связи с их охраной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.В. Пичугина. – Сыктывкар, 2007. – 20 с.
- Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – 78 с.
- Покровская, Т.М. Онтоморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов / Т.М. Покровская // Проблемы экологической морфологии растений (Тр. МОИП, Т.42). – М.: Наука, 1976– С. 156-166.
- Покровская, Т.М. Жизненные формы люпинового клевера *Trifolium lupinaster* L. в условиях Ильменского хребта Южного Урала и Зауралья / Т.М. Покровская // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. – С. 29-39.
- Полевая геоботаника. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1964. – Т.3. – 530 с.
- Полуянов, А.В. Флора Курской области / А.В. Полуянов. – Курск: Из-во КГУ, 2005. – 264 с.
- Полянская, Т.А. Онтогенез майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.) / Т.А. Полянская, И.И. Леонтьева, Э.В. Шестакова, С.Я. Файзуллина // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 210-215.
- Попов, В.И. Лекарственные растения / В.И. Попов, Д.К. Шапиро, И.К. Данусевич – Минск: Полымя, 1990. – 304 с.

- Попов, М.Г. Род *Erigeron* в горах Средней Азии / М.Г. Попов // Тр. БИН АН СССР. – 1948. – Сер 16, вып. 7. – С. 7-44.
- Похабова, О.А. Структура ценопопуляций и морфологические особенности *Thalictrum minus* L. разной эколого-фитоценотической приуроченности в Южном Прибайкалье / О.А. Похабова // Растительные ресурсы. – 1992. – Т. 28, № 2. – С. 14-20.
- Пошкурлат, А.П. Строение и развитие дерновины чия / А.П. Пошкурлат // Ученые зап. Моск. гос. пед. института им. В.И. Ленина. – 1941. – Т. 30. – С. 101-155.
- Пошкурлат, А.П. Развитие подземных органов виргинильных растений горицвета весеннего / А.П. Пошкурлат // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. Вып. 5. – С. 118-128.
- Пошкурлат, А.П. Горицветы СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А.П. Пошкурлат. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1973. – 43 с.
- Пошкурлат, А.П. Возрастные периоды горицвета туркестанского *Adonis turkestanicus* (Korsh.) Adolf., произрастающего в Таджикистане / А.П. Пошкурлат // Растительность Таджикистана и ее освоение. – Душанбе: Дониш, 1974. – С. 106-124.
- Пошкурлат, А.П. Большой жизненный цикл горицвета весеннего / А.П. Пошкурлат // Растительные ресурсы. – 1975. – Т. 11, № 2. – С. 483-492.
- Правдин, Ф.Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема / Ф.Н. Правдин // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. – С. 3-8.
- Прозоровский, А.В. О биологических типах растений пустыни / А.В. Прозоровский // Бот. журн. – 1936. – Т. 21, № 5. С. 559-563.
- Прозоровский, Н.А. Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений / Н.А. Прозоровский // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В.В. Алехина – Москва, 1940. – Вып. I. – С. 273-301.
- Проскуракова, Г.И. О количественных соотношениях доминантов степной растительности Большого Балхана / Г.И. Проскуракова // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 4. – С. 524-530.
- Рабинович, М.И. Ветеринарная фитотерапия / М.И. Рабинович. – М.: Росагропромиздат, 1988. – 174 с.
- Работнов, Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа / Т.А. Работнов // Бот. журн. – 1945. – Т. 30, № 4. – С. 167-177.
- Работнов, Т.А. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений / Т. А. Работнов // Успехи совр. биол. – 1947. – Т. XXIV. – Вып 1 (4). – С. 133-149.
- Работнов, Т.А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций / Т.А. Работнов // Научн.-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам РСФСР. – 1949. – Вып. 12. – С. 41-48.
- Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950а. – Вып. 6. – С. 7-204.

- Работнов, Т.А.* Новые данные о длительности жизни и возрастном составе популяций полукустарников и многолетних трав / Т.А. Работнов // Успехи совр. биологии. – 1950б. – Т. 29. Вып. 1. – С.158-160.
- Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т.А. Работнов // Проблемы ботаники. – 1950в. – Т. 1. – С. 465-483.
- Работнов Т.А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе / Т.А. Работнов // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С. 132-145.
- Работнов, Т.А.* Некоторые аспекты изучения ценологических популяций / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т.74. Вып. 1 – С. 141-149.
- Работнов, Т.А.* Луговедение / Т.А. Работнов. – М.: Из-во МГУ, 1984. – 319 с.
- Работнов, Т.А.* Экспериментальная фитоценология / Т.А. Работнов. – М: Из-во МГУ, 1987. – 160 с.
- Работнов, Т.А.* О некоторых терминах, используемых при изучении фитоценологических ценопопуляций / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1989. – Т. 94. Вып. 5. – С. 91-94.
- Работнов, Т.А.* Фитоценология / Т.А. Работнов. – М: Из-во МГУ, 1992. – 352 с.
- Работнов, Т.А.* Численность и возрастной состав некоторых ценологических популяций лютиков / Т.А. Работнов, Н.И. Саурина // Бот. журн. – 1971. – Т. 56, № 4. – С. 476-484.
- Разумовский, С.М.* Закономерности динамики биоценозов / С.М. Разумовский. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
- Раменский, Л.Г.* О геоботанике. (Замечания на тезисы В.Н. Сукачева) / Л.Г. Раменский // Советская ботаника. – 1934. – № 5. – с. 42-43.
- Раменский, Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
- Раменский, Л.Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники / Л.Г. Раменский // Ботан. журн. – 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181-201.
- Раменский, Л.Г.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цацекин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
- Раскатов, Г.И.* Геоморфология и неотектоника территории Воронежской антеклизы / Г.И. Раскатов. – Воронеж: ВГУ, 1969. – 164 с.
- Рахимов, С.* Особенности онтогенеза некоторых представителей флоры полусаванн Западного Памиро-Алтая: Автореф. дис... д-ра биол. наук / С. Рахимов. – Новосибирск, 2007. – 33 с.
- Рысин, Л.П.* Об изучении жизненности у травянистых растений и кустарничков / Л.П. Рысин // Бот. журн. – 1959. – Т. 44, № 10. – С. 1476-1478.
- Рысин, Л.П.* Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях / Л.П. Рысин, Т.Н. Казанцева // Бот. журн. – 1975. – Т. 60, № 2. – С. 199-209.
- Рысин, Л.П.* Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений / Л.П. Рысин, Г.П. Рысина. – М.: Наука, 1987. – 208 с.

- Рысина, Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г.П. Рысина. – М.: Наука, 1973. – 216 с.
- Сабинин, Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений / Д.А. Сабинин // IX Тимирязевские чтения. – М.: Из-во АН СССР, 1949. – 48 с.
- Сабинин, Д. А. Физиологические основы питания растения / Д.А. Сабинин. – М.: Наука, 1955. – 512 с.
- Сабинин, Д.А. Физиология развития растений / Д.А. Сабинин. – М.: АН СССР, 1963. – 196 с.
- Савиных, Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Н.П. Савиных. – М., 2000. – 32 с.
- Савиных, Н.П. Модули у растений / Н.П. Савиных. – Матер. межд. конф. по анатомии и морфологии растений. Санкт-Петербург, 14-18 октября 2002 г. – СПб.: БИН им. Комарова РАН, 2002. – С. 95-96.
- Савиных, Н.П. Онтогенез вероники дубравной (*Veronica chamaedrys* L.) / Н.П. Савиных // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Т.4. – С. 153-160.
- Савиных, Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм / Н.П. Савиных. – Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. – 324 с.
- Савиных, Н.П. Модульная организация цветковых растений и ее последствия / Н.П. Савиных. – Modern Phytomorphology: 2nd International Scientific conference on Plant Morphology «Modern Phytomorphology» (14-16 May 2013, Lviv). – 2013. – V. 3. – P. 139-145.
- Савиных, Н.П. Модуль у растений как структура и категория / Н.П. Савиных, Т.А. Мальцева // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 227-234.
- Савиных, Н.П. Структурная поливариантность растений с позиций модульной организации / Н.П. Савиных, О.П. Дегтерева, И.А. Журавлева, Е.И. Чупракова, С.В. Шабалкина. – Modern Phytomorphology: 2nd International Scientific conference on Plant Morphology «Modern Phytomorphology» (14-16 May 2013, Lviv). – 2013. – V. 1. – P. 37-41.
- Сандина, И.Б. Особенности строения и формирование подземных органов у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) / И.Б. Сандина // Бот. журн. – 1977. – Т. 62, № 3. – С. 371-381.
- Свешникова, В.М. Корневые системы растений Памира / В.М. Свешникова // Труды Ботан. ин-та.: – Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. – Вып. 4. – 1952. – 121 с.
- Свешникова, В.М. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира / В.М. Свешникова // Труды Ботан. ин-та.: Душанбе: Изд-во АН ТаджССР. – Вып. 19. – 1962. – 247 с.
- Селютин, И.Ю. Структура ценопопуляций редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla* (*Fabaceae*) в Центральном Алтае / И.Ю. Селютин, Е.С. Черкасова, Н.А. Карнаухова // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 9. – С. 1414-1423.

- Семенова-тян-Шанская, А.М. Корневые системы субальпийских лугов Юго-Осетии / А.М. Семенова-тян-Шанская // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1948, вып. 5. – С. 89-119.
- Сенянинова-Корчагина, М. В. К вопросу о классификации жизненных форм / М.В. Сенянинова-Корчагина // Ученые записки ЛГУ, сер. географ. наук. – Т. 104, вып. 5. – 1949. – С. 54-151.
- Серебровский, А.С. Некоторые проблемы органической эволюции / А.С. Серебровский. – М.: Наука, 1973. – 168 с.
- Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. – М.: Наука, 1952. – 391 с.
- Серебряков, И.Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных / И.Г. Серебряков // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина, каф. ботаники. – Т.37, вып. 2. – 1954. – С. 21-89.
- Серебряков, И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений / И.Г. Серебряков // Бюлл. МОИП, отд. биол. - 1955. – Т. 60, вып. 3. – С. 71-91.
- Серебряков, И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования / И.Г. Серебряков // Уч. записки Московск. гор. пед. инст. – 1959. – Т.100, вып. 5 (Вопросы биологии растений). С. 3-38.
- Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. - М: Высш. школа, 1962. – 378 с.
- Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И.Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – М.-Л: Наука, 1964. – Т. 3. – С.146-205.
- Серебряков, И.Г. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников / И.Г. Серебряков, Т.И. Серебрякова // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 2. – С. 67-81.
- Серебряков, И.Г. Экологическая морфология высших растений в СССР / И.Г. Серебряков, Т.И. Серебрякова // Бот. журн. – 1967. – Т. 52, № 10. – С. 1449-1471.
- Серебряков, И.Г. Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах / И.Г. Серебряков, Т.И. Серебрякова // Бот. журн. – 1969. – Т. 54, № 9. – С. 1321-1326.
- Серебряков, И.Г. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений /И.Г. Серебряков, Т.И.Серебрякова // Бот. журн. – 1972. – Т.57, № 5. – С. 417-445.
- Серебрякова, Т.И. О некоторых морфологических закономерностях побегообразования у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) / Т.И. Серебрякова // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1959. – Т. 64, вып. 6. – С. 89-98.
- Серебрякова, Т.И. Жизненные формы лесных и луговых рыхлокустовых злаков и возможные пути их эволюции / Т.И. Серебрякова // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 6. – С. 60-79.
- Серебрякова, Т.И. Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков / Т.И. Серебрякова // Научн. доклады высшей школы. Биол. науки. – 1967. – № 2. – с. 61-73.

Серебрякова, Т.И. Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca L.*) в связи с их эволюцией / Т.И. Серебрякова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 7-51.

Серебрякова, Т.И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений / Т.И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1971а. – Т. 76. Вып. 1. – С. 105-119.

Серебрякова, Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971б. – 359 с.

Серебрякова, Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т.И. Серебрякова // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: Изд-во ВИНТИ, 1972. – С. 84-169.

Серебрякова, Т.И. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений / Т.И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1973. – Т. 78. Вып. 3. – С. 76-88.

Серебрякова, Т.И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Роа L.* / Т.И. Серебрякова // Проблемы филогении высших растений. – М.: Наука, 1974. – С. 116-152.

Серебрякова, Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования / Т.И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – Т. 82. Вып. 5. – С. 112-128.

Серебрякова, Т. И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Sentiana L.* / Т.И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84, вып. 6. – С. 97-109.

Серебрякова, Т.И. Ещё раз о понятии «жизненная форма» у растений / Т.И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85. Вып. 6. – С. 75-86.

Серебрякова, Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Т.И. Серебрякова // Жизненные формы, структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161-179.

Серебрякова, Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений / Т.И. Серебрякова // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, №5. – С. 579-593.

Серебрякова, Т. И. Деякі актуальні проблеми екологічної морфології рослин / Т.И. Серебрякова // Український ботанічний журнал. – 1985. – Т. 42, № 6. – С. 729-742.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав / Т.И. Серебрякова // Морфогенез и ритм развития высших растений. (Межвузовский сборник научных работ). – М., 1987. – С. 3-19.

Серебрякова, Т. И. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola L. (Violaceae)* / Т.И. Серебрякова, Т.В. Богомолова // Бот. журн. – 1984. – Т. 69, № 6. – С. 729-742.

Серебрякова, Т.И. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica L.* секции *Pseudolysimachium*

- Koch / Т.И. Серебрякова, Т.Н. Кагарлицкая // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т. 77. Вып. 6. – С. 81-98.
- Серебрякова, Т.И. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. / Т.И. Серебрякова, Н.А. Полынцева // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 79. Вып. 6. – С. 78-97.
- Сибирцев, Н.М. Избранные сочинения / Н.М. Сибирцев. – М.: Сельхозгиз, 1951. – Т.1. – 472с.
- Сибирцев, Н.М. Избранные сочинения / Н.М. Сибирцев. – М.: Сельхозгиз, 1953. – Т. 2. – 583 с.
- Сила, В.И. Дикорастущий цикорий как лекарственное средство в народной медицине / В.И. Сила // Врач. дело. – 1948, № 6. – С. 533-534.
- Скляревский, Л.Я. Лекарственные растения / Л.Я. Скляревский, И. А. Губанов И.А. – Воронеж: Центр.-Черноз. книжн. из-во, 1973. – 248 с.
- Скляревский, Л.Я. Лекарственные растения в быту / Л.Я. Скляревский, И.А. Губанов И.А. – М.: Россельхозиздат, 1986. – 272 с.
- Скользнева, Л.Н. Структура и динамика ценопопуляций *Potentilla pitripinelloides* L. в Среднерусской лесостепи: Дис. ... канд. биол. наук / Л.Н. Скользнева. – Воронеж, 1996. – 183 с.
- Скользнева, Л.Н. Популяционная экология растений. Практический курс / Л.Н. Скользнева, А.И. Кирик, В.А. Агафонов. – Воронеж: Из-во ВГУ, 2003. – 120 с.
- Скочилова, Е.А. Морфологическая и физиологическая оценка онтогенеза *Chenopodium majus* L. / Е.А.Скочилова, Т.К. Пигулевская, Л.А.Жукова // Бот. журн. – 2000. – Т. 85, № 10. – С. 55-61.
- Скрипка, П.А. Корневая система травянистой и древесной растительности Нижнеднепровских песков / П.А. Скрипка // Земледелие. – 1953. – № 7. – С. 54-58.
- Скрипчинский, В.В. Некоторые вопросы теории онтогенеза растений / В.В. Скрипчинский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1963. – Т. 68. Вып. 3. – С. 61-75.
- Скрипчинский, В.В. Эволюция онтогенеза растений / В.В. Скрипчинский. – М.: Наука, 1977. – 84 с.
- Смелов, С.П. Биологические основы луговодства / С.П. Смелов. – М.: Сельхозгиз, 1947. – 367 с.
- Смелов, С.П. Теоретические основы луговодства / С.П. Смелов. – М.: Колос, 1966. – 232 с.
- Смирнова, О.В. Ритм роста корневых систем некоторых травянистых растений дубрав / О.В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71. Вып. 2. – С. 54-63.
- Смирнова, О.В. Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andr.) / О.В. Смирнова // Биол. науки. – 1967а. – № 9. – С. 76-84.
- Смирнова, О.В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) / О.В. Смир-

- нова // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений . – М.: Наука, 1967б. – С. 100-113.
- Смирнова, О.В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросами самоподдержания популяций / О.В. Смирнова // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.: Наука, 1974. – С. 168-195.
- Смирнова, О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 207 с.
- Смирнова, О.В. Эколого-демографическая характеристика синузий трав / О.В. Смирнова, Н.А. Торопова // Восточноевропейские широколиственные леса. – М.: Наука, 1994. – С. 171-190.
- Смирнова, О.В. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций / О.В. Смирнова, М.М. Паленова, А.С. Комаров // Онтогенез. – 2002. – Т. 33, № 1. – С. 5-15.
- Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
- Стародубцева, Е.А. Флора Воронежского заповедника. Сосудистые растения / Е.А. Стародубцева // Флора и фауна заповедников. – Вып. 78. / Флора Воронежского заповедника: сосудистые растения, мохообразные, лишайники, грибы. (Аннотированные списки). – М., 1999. – С. 5-96.
- Старостенкова, М.М. О жизненном цикле черемши (*Allium ursinum* L.) / М.М. Старостенкова // Биол. науки. – 1974, № 7. – С. 74-82.
- Стешенко, А.П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира / А.П. Стешенко // Труды Ботан. ин-та.: Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. – Вып. 5. – 1956. – 162 с.
- Стешенко, А.П. Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира / А.П. Стешенко // Проблемы ботаники. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1965. – Вып. VII. – С. 42-60.
- Стешенко, А.П. Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире / А.П. Стешенко // Проблемы ботаники. – Л.: Наука, 1969. – Вып. XI. – С. 284-300.
- Строкова, Н.П. Онтогенез горицвета весеннего (*Adonis vernalis* L.) / Н.П. Строкова, Е.В. Акшенцев // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т.5. – С. 163-168.
- Сукачев, В.Н. Введение в учение о растительных сообществах / В. Н. Сукачев. – М.: Изд-во А.С. Панафидиной, 1915. –128 с.
- Сукачев, В.Н. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове / В.Н. Сукачев // Растительность СССР. – Т.1. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1938–с. 15-37.
- Сукачев, В.Н. О некоторых основных вопросах фитоценологии / В.Н. Сукачев // Проблемы ботаники. – Т.1. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1950. с. 449-464.
- Сукачев, В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений / В.Н. Сукачев // Сообщ. Института леса. – 1953. – №1. – С. 5-44.

- Сукачев, В.Н. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений / В.Н. Сукачев // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1959. – Т. 64, вып. 4. – С. 35-46.
- Тарановская, М.Г. Методы изучения корневых систем / М.Г. Тарановская. – М.- Л.: Сельхозгиз, 1957. – 216 с.
- Таршис, Г.И. Подземные органы травянистых многолетников, их структура и изменчивость: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Г.И. Таршис. – Свердловск, 1980. – 50 с.
- Таршис, Л.Г. Структурное разнообразие подземных органов высших растений / Л.Г. Таршис. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 196 с.
- Таршис, Л.Г. Морфолого-анатомические особенности подземных органов некоторых видов цветковых растений в связи с их адаптацией к экологическим условиям / Л.Г. Таршис // Экология. – 2005. – № 2. – С. 97-105.
- Таршис, Л.Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений / Л.Г. Таршис. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 222 с.
- Тахтаджан, А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений / А.Л. Тахтаджан // Тр. Ереван. ун-та. – 1943. – Т. 22. – С. 71-176.
- Тахтаджан, А.Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике / А.Л. Тахтаджан // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1947. – Т. 52, вып. 5. – С. 95-120.
- Тахтаджан, А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных / А.Л. Тахтаджан. – М.: Из-во МОИП, 1948. – 301 с.
- Тахтаджан, А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений / А.Л. Тахтаджан. – Л.: Из-во ЛГУ, 1954. – 213 с.
- Тахтаджан, А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А.Л. Тахтаджан. – М.-Л.: Наука, 1964. – 236 с.
- Терентьева, Л.И. Онтогенез цмина песчаного *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. / Л.И. Терентьева, Н.В. Илюшечкина, Л.А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 110-115.
- Тетерюк, Л.В. Онтогенез лядвенца печорского (*Lotus peczoricus* Min. et Ulle) / Л.В. Тетерюк, Е.В. Барменков // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Т.4. – 75-78.
- Тимирязев, К.А. Факторы органической эволюции / К.А. Тимирязев. Собр. соч. Т.5. – М.: Сельхозгиз, 1949. – С. 109-142.
- Тимофеев-Ресовский, Н.В. Краткий очерк теории эволюции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1969. – 301 с.
- Тимошок, Е.Е. Возрастная структура ценопопуляций *Vaccinium vitisidaea* L. в Западной Сибири / Е.Е. Тимошок, Н.В. Паршина // Растительные ресурсы. – 1992. – Т. 28, № 3. – С. 1-14.
- Титов, Ю.В. Исследование эффекта группы. 1. Сезонная динамика скорости прорастания семян и роста первичного корешка *Vicia sativa* L. при одиночном и групповом прорастании / Ю.В. Титов // Бот. журн. – 1975. – Т. 60, № 9. – С. 1351-1360.

- Титов, Ю.В. Изучение взаимоотношений растений в элементарных группах / Ю.В. Титов // Проблемы аллелопатии. – Киев: Наукова думка, 1976. – С. 96-98.
- Титов, Ю.В. Эффект группы у растений / Ю.В. Титов. – Ленинград: Наука, 1978. – 151 с.
- Тихомиров, Б.А. Некоторые проблемы и аспекты в изучении жизненных форм растений Арктики / Б.А. Тихомиров // Проблемы ботаники – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1962. – Вып. VI. – С. 182-197.
- Тихомиров, Б.А. Очерки по биологии растений Арктики / Б.А. Тихомиров. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1963. – 153 с.
- Тихомиров, В.Н. Новые материалы к флоре Воронежской области // В.Н. Тихомиров // Биол. науки. – 1987. – № 6. – С. 74-78.
- Тищенко, М.П. Онтогенез рябины сибирской (*Sorbus sibirica* Held.) / М.П. Тищенко // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Т. 4. – С. 31-36.
- Толмачев, А.И. О приложении учения А.Н.Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений / А.И. Толмачев // Бот. журн. – 1951. – Т. 36, № 3. – С. 225-239.
- Толмачев, А.И. О некоторых количественных соотношениях во флоре Земного шара / А.И. Толмачев // Вестник ЛГУ. Биология. – 1970. – Вып. 15, № 3. – С. 62-74.
- Трубина, М.Р. Эколого-генетическая структура изменчивости в популяциях скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) / М.Р. Трубина. – Экология. – 2001. – № 1. – С. 38-43.
- Трубина, М.Р. Внутрипопуляционная дифференциация скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) по скорости роста розетки и темпам развития особей. Эффект последствия длительного стресса / М.Р. Трубина. – Экология. – 2005. – № 4. – С. 243-251.
- Трулевич, Н.В. Изучение возрастного состава популяций растений злаково-полынных пастбищ и охрана их продуктивности / Н.В. Трулевич // Вопр. географии. – 1960. – Вып. 48. – С. 205-222.
- Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
- Уранов, А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе / А.А. Уранов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1960. – Т. 65. Вып. 3. – С. 77-92.
- Уранов, А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) / А.А. Уранов // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3-9.
- Уранов, А.А. Большой жизненный цикл и возрастные спектры ценопопуляций цветковых растений / А.А. Уранов // Тез. докл. V делегатского съезда Всесоюз. бот. об-ва. – Киев, 1973. – С. 5-7.
- Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / Уранов А.А. // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.

- Уранов, А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций / А.А. Уранов // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – С. 8-20.
- Уранов, А.А. Методологические основы систематики растений / А.А. Уранов. – М.: МГПИ, 1979. – 141 с.
- Уранов, А.А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. Вып. 1. – С. 119-134.
- Уранов, А.А. Изменчивость возрастных спектров желтой люцерны в Липецкой области / А.А. Уранов, Н.М. Григорьева // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. Вып. 2. – С. 36-43.
- Усманов, И.Ю. Формирование неравноценности особей в ценопопуляциях растений с разными типами адаптивных стратегий / И.Ю. Усманов, А.В. Мартынова // Экология. – 1988. – № 5. – С. 21-27.
- Файзуллина, С.Я. Онтогенез цикория обыкновенного (*Cichorium intybus* L) / С.Я. Файзуллина, Л.Ю. Ганич, Г.И. Мухамадянова, Л.З.Асапова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – С. 100-104.
- Федоров, А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений / А.А. Федоров, М.Э.Кирпичников, З.Т. Артюшенко. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1962. – 352 с.
- Физико-географическое районирование центральных черноземных областей / Под ред. Ф.Н. Милькова. – Воронеж: ВГУ, 1961. – 262 с.
- Фисюнов, А.В. Определитель всходов сорных растений / А.В. Фисюнов. – Киев: Урожай, 1976. – 232 с.
- Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина. – Т 1-30. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1934-1964 гг.
- Фрей, Т.А. Некоторые математические и фитоценотические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе / Т.А. Фрей // Учен. зап. Тартуского гос. ун-та. – 1968. – Вып. 204. Тр. по ботанике, № 8. – С. 59-70.
- Харпер, Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений / Дж. Харпер // Механизмы биологической конкуренции. – М.: Мир, 1964. – С. 11-54.
- Хлызова, Н. Ю. Динамика флоры и растительности водоемов Усманского бора / Н.Ю. Хлызова // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях: Труды Воронеж. гос. биосферн. заповедн. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1997. – С. 39-62.
- Хлызова, Н. Ю. Особенности формирования и современного состояния растительности Воронежского водохранилища / Н.Ю. Хлызова // Лесные экосистемы зеленой зоны г. Воронежа. – Воронеж: Из-во ВГУ, 1999. – С. 52-56.
- Хлызова, Н. Ю. Адвентивный компонент в составе водной флоры водоемов лесостепной части бассейна Дона / Н.Ю. Хлызова, В.А. Агафонов // Антропогенное влияние на флору и растительность: Материалы конф., посвящ. памяти Н. С. Камышева, 30 ноября 2001 г. – Липецк, 2001. – С. 49-54.

- Хлызова, Н. Ю. Особенности новейшего этапа формирования адвентивного компонента флоры Воронежской области / Н.Ю. Хлызова, В.А. Агафонов // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. – Тула, 2003. – С. 115-116.
- Хмелев, К. Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья / К.Ф. Хмелев. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1985. – 168 с.
- Хмелев, К.Ф. Принципы и новые подходы в изучении редких и реликтовых растений Центрального Черноземья / К.Ф. Хмелев, Л.Н. Скользнева // Проблемы реликтов Среднерусской лесостепи в биологии и ландшафтной географии. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1997. – С. 27-29.
- Хмелев, К.Ф. Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона / К.Ф. Хмелев, Т.И. Кунаева. – Воронеж: Из-во ВГАУ им. К.Д. Глинки, 1999. – 214 с.
- Хмелев, К. Ф. Биоэкологические особенности флоры пойменных озер Верхнего и Среднего Дона / К.Ф. Хмелев, Н.Ю. Хлызова // Бот. журн. – 2002. – Т. 87, № 5. – С. 10-19.
- Хмелев, К.Ф. Онтогенез *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / К.Ф. Хмелев, А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Раст. ресурсы. – 2002. – Вып. 4. – С. 42-48.
- Хмелев, К.Ф. Сезонная и погодичная динамика численности и возрастного состава ценопопуляций *Cichorium intybus* L. в Русской лесостепи / К.Ф. Хмелев, А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Раст. ресурсы. – 2003. – Вып. 1. – С. 3-11.
- Хохряков, А.П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений / А.П. Хохряков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1973. – Т. 78. Вып. 1. – С. 59-69.
- Хохряков, А.П. Закономерности эволюции растений / А.П. Хохряков. – Новосибирск: Наука (Сибирское отд.), 1975. – 202 с.
- Хохряков, А.П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе / А.П. Хохряков // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. XXXIX, № 3. – С. 357–372.
- Хохряков, А.П. Принципы классификации жизненных форм растений / А.П. Хохряков // Известия АН СССР, сер. биолог. – 1979. – № 4. – с. 586-598.
- Хохряков, А.П. Эволюция биоморф растений / А.П. Хохряков. – М.: Наука, 1981. – 168 с.
- Хохряков, А.П. Биология репродуктивных органов растений / А.П. Хохряков // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 121-122.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, В.Н. Егорова, Л.А. Жукова и др. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1977. – 183 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 236 с.
- Цуцупа, Т.А. Биолого-морфологический анализ некоторых представителей трибы *Loteae* семейства *Leguminosae*: Дис. ... канд. биол. наук / Т.А Цуцупа. – М., 2003. – 350 с.

- Чайлахян, М.Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений / М.Х. Чайлахян. – М.: Из-во АН СССР, 1958. – 80 с.
- Чайлахян, М.Х. Факторы генеративного развития растений / М.Х. Чайлахян // Тимирязевские чтения. – М.: Наука, 1964. – т. 25. – 58 с.
- Чайлахян, М. Х. Регуляция цветения высших растений / М.Х. Чайлахян. – М.: «Наука», 1988. – 558 с.
- Чайлахян, М.Х. О терминологии онтогенеза растений / М.Х. Чайлахян, Н.П. Аксенова, В.Н. Кефели. – М.: Наука, 1973. – 39 с.
- Черемушкина, В.А. Онтогенез лука голубого (*Allium caeruleum* Pall.) / В.А. Черемушкина // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Т.4. – С. 202-205.
- Черемушкина, В.А. Ценопопуляции *Dracoscephalum krylovii* (*Lamiaceae*) в Горной Шории (Кемеровская область) / В.А. Черемушкина, С.А. Шереметова, Т.Е. Буко // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 10. – С. 1565-1577.
- Черепанов, С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья–95, 1995. – 992 с.
- Чернобылова, М.В. Растительный покров музея-заповедника «Дивногорье»: Автореф. дис... канд. биол. наук / М.В. Чернобылова. – Воронеж, 1997. – 21 с.
- Чистякова, А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А.А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. Вып. 2. – С. 129-138.
- Чистякова, А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. / А.А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84. Вып. 1. – С. 85-97.
- Чистякова, А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе на примере широколиственных деревьев / А.А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1988. – Т. 93. Вып. 6. – С. 93-105.
- Шалыт, М.С. Методика изучения корневой системы травянистых полукустарниковых и кустарниковых растений и ценозов в естественных условиях / М.С. Шалыт // Полевая геоботаника. (Науч.- метод. записки Главного управления по заповедникам РСФСР. Вып. 12). – М., 1949. С. 186-220.
- Шалыт, М.С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Ч. 1. Травянистые и полукустарничковые растения и фитоценозы лесной (луга) и степной зон / М.С. Шалыт // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950, вып. 6. – С. 205-442.
- Шалыт, М.С. Подземная часть некоторых луговых, степных и полупустынных растений и фитоценозов. Ч.2. Травянистые, полукустарничковые и кустарничковые растения и фитоценозы пустынной зоны / М.С. Шалыт // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1952, вып. 8. – С.71-139.
- Шалыт, М.С. Система жизненных форм степных растений / М.С. Шалыт // Уч. записки Тадж. гос. ун-та. Т.6. Труды факультета естественных наук. – 1955, вып. 1. – С. 47-55.

- Шалыт, М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ / М.С. Шалыт // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1960. – Т.2. – С. 369 – 489.
- Шалыт, М.С. Партикуляция у высших растений / М.С. Шалыт // Проблемы совр. ботаники. . – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1965. – Т.2. – С. 117-122.
- Шафранова, Л.М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в разных условиях произрастания / Л.М. Шафранова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1964. – Т. 69. Вып. 4. – С. 101-110.
- Шафранова, Л.М. Морфогенез и жизненные формы лапчатки мелколистной (*Potentilla parvifolia* Fisch.) в связи с переходом кустарников к травам у лапчаток (*Potentilla* L. s.l.) / Л.М. Шафранова // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 35-51.
- Шафранова, Л.М. О метамерности и метамерах у растений / Л.М. Шафранова // Журн. общей биологии. – 1980. – Т.41, № 3. – С. 437-447.
- Шафранова, Л.М. Проблема гомологии в растительном мире: растение как объект гомологизации / Л.М. Шафранова // Гомология в ботанике: опыт и рефлексия. – Сю-Пб.: Из-во Санкт-Петербургского союза ученых, 2001. – С. 30-38.
- Шафранова, Л.М. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система / Л.М. Шафранова, Л.Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – с. 6-7.
- Шафранова, Л.М. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии / Л.М. Шафранова, Л.Е. Гатцук, Н.И. Шорина. – М.: МПГУ, 2009. – 86 с.
- Шенников, А.П. О некоторых способах критики теории развития растительности / А.П. Шенников // Бот. журн. – 1952. – Т. 37, № 4. – С. 507-518.
- Шенников, А.П. Введение в геоботанику / А.П. Шенников. – Л.: Из-во ЛГУ, 1964. – 447 с.
- Шереметьев, С.Н. Экология водного режима степных растений Монголии / С.Н. Шереметьев, Л. Жаргалсайхан. – Л.: Наука, 1990. – 110 с.
- Шестакова, Э.В. Онтогенез укропа пахучего (*Anetum graveolens* L.) / Э.В. Шестакова, С.А. Токарева, Л.А. Жукова, Н.П. Грошева, О.Л. Воскресенская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 83-86.
- Шивцова, И.В. Эколого-морфологические особенности особе и организация популяций *Fragaria vesca* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.В. Шивцова. – Сыктывкар, 2008. – 23 с.
- Шорина, Н.И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum spesiosum* Stev.) в условиях субальпийских лугов Западного Закавказья / Н.И. Шорина // НДВШ. Биол. науки. – 1964, № 1. – с. 113-119.
- Шорина, Н.И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum spesiosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья / Н.И. Шорина // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967а. – С. 70-99.

- Шорина, Н.И. Возрастной спектр популяций *Colchicum spesiosum* Stev. в некоторых ассоциациях Западного Закавказья / Н.И. Шорина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1967б. – Т. 72. Вып. 4. – С. 141-142.
- Шорина, Н.И. Особенности пространственного размещения разновозрастных особей в ценопопляциях подснежника Воронова / Н.И. Шорина // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 347-369.
- Шорина, Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса *Polypodiidae* / Н.И. Шорина. – Автореф. дис ... д-ра биол. наук. – М., 1994. – 34 с.
- Шорина, Н.И. Популяционная биология спорофитов *Polypodiidae* / Н.И. Шорина // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. – Кострома: КГУ, 1996. – С. 65-66.
- Шорина, Н.И. Онтогенез подснежника Воронова (*Galantus woronowii* Los.) / Н.И. Шорина // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т.1. – С. 146-149.
- Шорина, Н.И. Биологические свойства видов и возрастной спектр ценопопуляций / Н.И. Шорина, Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова // Структура и динамика растительного покрова. – М.: Наука, 1976. – С. 157-158.
- Шохина, Н.К. Опыт интродукции *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. В новосибирскую область / Н.К. Шохина, А.Г. Валущкая // Растительные ресурсы СССР. – Л.: Наука, 1984. – Т.20, вып. 4. – С. 515-525.
- Шулькина, Т.В. Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. / Т.В. Шулькина // Бот. журн. – 1977. – Т.62, № 8, С. 1102-1114.
- Шулькина, Т.В. Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss.s.str: Дис. ... д-ра биол. наук / Т.В. Шулькина. – Л., 1983. – 413 с.
- Щеглова, С.Н. Биоморфологическая и фитоценотическая характеристика *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A.DC. (*Campanulaceae*) в условиях Восточного Забайкалья: Автореф. дис... канд. биол. наук / С.Н. Щеглова. – Новосибирск, 2009. – 16 с.
- Юрцев, Б.А. Некоторые данные о корневых системах травянистых многолетних подмосковных широколиственных лесов / Б.А. Юрцев // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1951. – Т. 56. Вып. 4. – С. 80-85.
- Юрцев, Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники / Б.А. Юрцев // Проблемы экологической морфологии растений (Тр. МОИП, Т.42). – М.: Наука, 1976. – С. 9-43.
- Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Гуманитар. изд. центр Владос, 2005. – 463 с.
- Arntz, A.M. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations/ A.M. Arntz, L.F. Delph // Oecologia. – 2001. – V. 127. – P. 455-467.
- Bell, A.D. Adaptive architecture in rhizomatous plants / A.D. Bell, P.B. Tomlinson // Bot. Journ. Linnean Soc. – 1980. – V. 80. – P. 125-160.

- Bierhorst, David W* Morphology of vascular plants / David W Bierhorst. – New York: The Macmillian Company, 1971. – 560 p.
- Böhm, W.* Methods of studying root systems / W. Böhm. – Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1979. – 188 p.
- Borchert, R.* Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions / R. Borchert // *Physiol. plantarum.* – 1973. – V. 29, № 4. – P. 171-180.
- Borchert, R.* Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak / R. Borchert // *Physiol. plantarum.* – 1975. – V. 35, № 2. – P. 152-157.
- Braun-Blanquet, J.* Vocabulaire de sociologie Vegetale / J. Braun-Blanquet, J. Pavillard. – Montpellier. – 1922. – 376 s.
- Braun-Blanquet, J* Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde / J. Braun-Blanquet. – H. 2. – Aufl. Wien, 1951. – 632 s.
- Burdon, J. J.* Relative growth rate of individual members of a plant population / J J. Burdon, J.L. Harper // *Ecology.* – 1980. –V. 68. –P.953-957.
- Burlage, H.* Studies on toxic plants for antibacterial effect / H. Burlage, S. Gibson, G. McKenna, A.Taylor // *Texas Repts Biol. and Med.* – 1954. – V. 12, № 2. – P. 229-235.
- Byers, D.L.* Variation in seed characters in *Nemophilla menziesii*: evidence of genetic basis for maternal effect / D.L. Byers, G.A.J. Platenkamp, R.G. Shaw // *Evolution.* – 1997. – V. 51. – № 5. – p. 1445-1456.
- Cannon, W. A.* The root habits of desert plants / W.A. Cannon. – Carnegie Inst. Wash. Publ. – 1911, № 131. – 96 p.
- Cannon, W. A.* A tentative classification of root systems. / W.A. Cannon. – *Ecology.* –1949. – V.30, № 4. – p. 542-548.
- Carlquist, Sh.* Comparative plant anatomy / Sh. Carlquist. – New York: Holt, Rinehart and Winston, 1961. – Chapter 7 «Root». – P. 94-101.
- Clements, T.E.* Plant competitions / T.E. Clements, I.E. Weaver, H.C. Hanson. – Washington, 1929. – 346 p.
- Corner, E.J.* The Durian-theory of the origin of the modern tree / E.J. Corner – *Ann. Bot. N.S.* – 1949. – V. 13, № 52. – P. 23-66.
- Cottam, G.* Some sampling characteristics of a series of aggregated populations / G. Cottam, J.Curtis, A. Catana // *Ecology.* – 1957. – V.38, № 4. – P. 610-622.
- Crawford, R.M.M.* Oxygen Availability as an Ecological Limit to Plant Distribution / R.M.M.Crawford // *Adv. Ecolog. Res.* – 1992. – V. 23. – P. 93-185.
- Csapody, V.* Keimlungsbestimmungsbuch der Dikotyledonen / V. Csapody. – Budapest, 1968. – 286 S.
- Czaran, T.* A simulation model for generativity patterns of sessile populations / T. Czaran // *Abstract of Botany.* – 1984. – № 8. – p. 4-13.
- De Candolle, A.P.* Organographie vegetale / A.P. De Candolle. – V.1, 2. – Paris. – 1827.
- De Candolle, A.P.* Constitution de groupes, physiologiques / A.P. De Candolle. – Bibliotheca universelle, 1874.
- Du-Reitz, G. E.* Live forms of terrestrial flowering plants / G.E. Du-Reitz. – I. *Acta Phytogeogr. Suecica.* III Uppsala: Almqvist and Wiksell. – 1931. – P. 1-95.

Earnshaw, M.J. Arrhenius plots of root respiration in some Arctic plants / M.J. Earnshaw // Arctic and Alpine Research. – 1981. – Vol. 13, № 4. – P. 425-430.

Ellenberg, H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten / H. Ellenberg // Ber. Deut. Bot. Ges. – 1952. – H. 65. – S. 350-361.

Ellenberg, H. Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke / H. Ellenberg // Naturwissenschaften. – 1968. – Bd 55, № 10. – S. 462-470.

Falinska, K. The demography of coenopopulation of forest herbs. Population structure of vegetation / K. Falinska // Handbook of vegetation science. Pt. 3. Lancaster: Junkpubl. – 1985. – P. 241-264.

Falinska, K. Genet disintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for population dynamics and vegetation succession / K. Falinska // Ibid. – 1995. – V. 83. – P. 9-21.

Farris, M.A., Functional interactions among traits that determine reproductive success in a native annual plant / M.A.Farris, M.J Lechowicz. // Ecology. – 1990. –V. 71. № 2. – P. 548-557.

Fekete, G. A survey of the plant life-form systems and the respective research approaches / G. Fekete, J. Szujko-Lacza // Ann. Histor.-Natur. Musei Nat. Hungarici. – T. 62. – Pars Botanica. – 1970, II. – P. 116-127.

Gatzuk, L.F. Age states of plants of various grows forms: a review / L.F. Gatzuk, O.V. Smirnova, L.I. Vorontzova // Ibid. – 1980. – V. 68, № 4. – P. 675 – 696.

Greathouse, D.C. The scott-growth rhythm of a tropical tree *Theobroma cacao* / D.C. Greathouse, W.M. Laetsh, B.O. Phinney // Amer. J. Bot. – 1971. – V. 58. – P. 281-286.

Greig-Smith, P. Pattern in vegetation / P. Greig-Smith // Journal of Ecol. – 1979. – V. 67, № 5. – P.755-779.

Grodzinska-Zachwieja, Z. Bacteriostatic action of chicory (*Cichorium intybus* L.) / Z. Grodzinska-Zachwieja, W. Kahl, K.Pose // Bull. Asad polon sci. sersceliol. – 1962. – V. 10, № 12. – P. 513-518.

Gross, K.L. Predictions of fate from rosette size in four "biennial" plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota* and *Tragopogon dubius* / K.L. Gross // Oecologia. – 1981. – V. 48. № 2. –P. 209-213.

Günther, K.-F. Beitrage zur Morphologie und Verbreitung der Papaveraceae 1 Teil: Infloreszenzmorphologie der Papaveraceae; Wuchsformen der Chelidonieae / K.-F. Günther // Flora, 1975. – Bd. 164, Heft 2/3. – S. 185-234.

Halle, F. The concept of architectural models in vascular plants / F.Halle // XII Междунар. ботан. конгресс: Тез. докл. – Л.: Наука, 1975. – Т. 1. – С. 216.

Halle, F. Essai sur rarchitecture et la dynamique de crossance des arbres tropicaux / E. Halle, R.A.A. Oldeman. Paris: Mason, 1970. – 178 p.

Harper, J. The demography of plants / J. Harper, J. Wite // Ann. Revier of Ecology and Systematics. – 1974. – V. 5. – P. 419-463.

Harper, J. Population biology of plants / J. Harper. – London: Acad. Press, 1977. – 892 p.

- Hoffmann, G.* Charakterisierung des Wachstumsverhaltens von Pflanzen durch Wachstumsschemata / G. Hoffmann, H. Lyr // *Flora*. – 1973. – Bd. 162. – H. 1/2. – S. 81-98.
- Holderegger, R.* Changes in rosette size distribution of *Saxifraga mutata* in a successional sere / R. Holderegger // *Bull. Geobot. Inst. ETH*. – 2000. – V. 66. – P.3-10.
- Humboldt, A.* Ideen zur einer Physionomik der Gewächse / A. Humboldt. – Tübingen, 1806. – 28 s.
- Kershaw, K.* Pattern in vegetation and its casuality / K. Kershaw // *Ecology*. – 1963. – V. 44, № 2. – P. 377-388.
- Körner, C.* Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems/ C.Körner // *Alpine Plant Life*. – Berlin: Heidelberg, 2003. – P. 424-430.
- Kudoke, J.* Untersuchungen zu wurzelverhältnissen einiger Askerunkraut gemeinschaften des Rostocker Ruumes. II Mitt / J. Kudoke // *Wiss Z. Wihelm – Riesk – Univ. Rostock. Naturwiss.R.* – 1983. – H. 32, № 5. – S. 68-78.
- Kutchera, L.* Wurzelatlas mittelenropäischer Asker – unkerkranter und Kulturtflanzen / L. Kutchera. – Frankfurt-Main, 1960. – 210 s.
- Leeuwen, C.G. van /* A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation / C.G. van Leeuwen // *Wentia*. –1966. – V. 15. – p. 25-46.
- Loszert, I.* Cicoarea (*Cichorium intybus* L.) / I. Loszert // *Apicultura*. – 1958. – V. 31, № 10. – P.439-440.
- Lovato, A.* La valutazione dee germogli normali ed anormali in prove di germinazione di “semi” *Cichorium intybus* L. e *Cichorium endivia* L. / A. Lovato // *Ann. sperim. agrar.* – 1961. – 15, № 1. – P.179-189.
- Loveys, B. R.* Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species / B. R. Loveys, I. J. Atkinson, D. J. Sherlock // *Global Change Biology*. – 2003. № 9. – P. 895-910.
- Maddox G., Antonovics J.* Experimental ecological genetics in *Plantago*: a structural equation approach to fitness components in *P. aristata* and *P. patagonica* / G. Maddox, J. Antonovics // *Ecology*. – 1983. –V. 64. № 5. – P. 1092-1099.
- Marschner, H.* Mineral nutrition of higher plants / H. Marschner // London etc.: Academic Press, 1995. – 889 p.
- McIntosh, R.P.* Community, completion and adaptation / R.P. McIntosh // *Quart. Rev. Biol.* – 1970. – V. 45, №3. – P. 259-280.
- Molisch, H.* Die Lebensdauer der Pflanzen / H. Molisch.– Jena: Gustav Fischer Verlag, 1929. – 168 s.
- Odum, E.P.* Fundamentals of Ecology / E.P. Odum // Philadelphia: W.B. Saunders, 1953. – 546 p.
- Pigliucci, M.* Phenotypic plasticity of growth trajectories in two species of *Lobelia* in response to nutrient availability / M. Pigliucci, P. Diiorio, C.D.Schtichting // *J. Ecology*. – 1997. –V. 85. № 3– P. 265-276.
- Raunkiaer, C.* Planterigets Livisformer og deres Betydning for Geographien / C. Raunkiaer. – Koebenhavn, 1907. – 132 p.
- Raunkiaer, C.* The live forms of plants and statistical plant geography / C. Raunkiaer. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.

- Rucher, G.* Polyacetylene in der unberirdischen feilen von *Cichoriun intybus* / G. Rucher, U. Noldenn // *Planta med.* – 1991. – H. 57. – S. 97-98.
- Sakai, K.* Studies on competition in plants. VII. Effect on competition of a varying number of competing and non-competing individuals / K. Sakai // *J. Genetics.* – 1957. – V. 55, № 2. – P. 227-234.
- Sarunkhan, J.* Studies on plant demography *Ranunculus repens* L., *R. bulbosum* L., *R. acris* L. / J. Sarunkhan., J. Harper // *J. Ecol.* – 1974. – V. 61, № 4. – P. 675-716.
- Schmid, B.* Effects of maternal and paternal environment and genotype on offspring phenotype in *Solidago altissima* L. / B. Schmid, C. Dolt // *Evolution.* – 1994. – V. 48. № 5. – P. 1525-1549.
- Schroeder, F.-G.* Zur Klassifizierung der Antropochoren / F.-G. Schroeder // *Vegetatio.* – 1969. – Bd. 16. № 5/6. – S. 225-238.
- Schuurman, J. J.* Methods for the examination of root systems and roots 2nd ed., / J.J. Schuurman, M. A. G o e d e w a a g e n // Wageningen, 1971, – p. 373-383.
- Scott, B.J.H.* Bioelectric fields of bean roots and their relation to salt accumulation / B.J.H. Scott, D.W. Martin // *Austral. J. Biol. Sci.* – 1962. – V. 5, № 1. – P. 83-100.
- Shorina, N.I.* Coexistens of Gametophytes and Sporophytes in homospotous Fern coenopopulatio / N.I. Shorina // *Pteridophyte in Perspective.* – London.: Kew, 1996. – P. 669-670.
- Silverton, J.* Death of the elusive biennial / J. Silverton // *Nature.* – 1984. – V.310, № 5975. – P. 271-273.
- Silverton, J.* Comparative plant demography – relative importance of lifecycle components to the finite rate of increase in wooly and herbaceous perennials / J. Silverton, M. Franco, I. Picanty, A. Mendosa // *Journal of Ecol.* – 1993. – Vol. 81. – P. 465-467.
- Slavonovsky, F.* Novy plavici pristroj k oddelovani podzemni hmoty rostlin od pudy / F. Slavonovsky // *Spisy Pfirod. fak. Univ. J. E. Purkyne,* – 1968, cis. 493, r. 211-216.
- Solbrig, O.T.* Principles and Methods of Plant Biosystematics / O.T. Solbrig. – New York: Macmillan, 1970. – 333 p.
- Szujko-Lacza J.* Survey of the plant life-form systems and the respective research approaches / J. Szujko-Lacza,, G. Fekete // *Ann. Histor.-Natur. Musei Nation. Hungarici.* – T. 61. – Pars Botanica. – 1969, I. – P. 129-139.
- Taerum, R.* Methods for studying grass roots under East African conditions and some preliminary results / R.Taerum, M. D. Gwynne // *East Afr. Agric. For. J.,* – 1969, N 35. – P. 55–65.
- Tamm, C.* Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots / C. Tamm // *Oikos.* – 1972 a. – V. 23. – P.23-28.
- Tamm, C.* Survival and flowering of perennial herbs.III. The behaviour of *Primula veris* on permanent plots / C. Tamm // *Ibid.* – 1972 b. – V. 23. – P. 159-166.
- Tarshis, L.G.* Principles of an analysis of age changes in the roots of drug plants undet cultivation's conditions / L.G. Tarshis, G.I. Tarshis, T.A. Komarova, E.A. Goncharova et al. // *Root Demographics and their efficiencies in sustainable agriculture,*

grasslands, and forest ecosystems: Abstracts Fifth Symposium International society of root reseach. – South Carolina, USA, 1996 a. – P. 123.

Tarshis, L.G. The inventory of structural diversity of the root systems of wild herbs and dwarf shrubs of the Urals / L.G. Tarshis, G.I. Tarshis // Root Demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands, and forest ecosystems: Abstracts Fifth Symposium International society of root reseach. – South Carolina, USA. – 1996 b. – P. 40.

Tarshis, L.G. Ecological tolerance of roots of higher plants / L.G. Tarshis // Plant under environmental stress. (International Symposium Moscow K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology). – M., 2001. – P. 291-292.

The population structure of vegetation. – Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. – Pt. III. – 666 p.

Theoretical Ecology: Principles and Applications / Eds. R.M. May, A.R. McLean. – Oxford: Oxford University Press, 2007. – 257 p.

Tikhomirov, B.A. Principal stages of vegetation development in Northern USSR as related to climatic fluctuations and the activity of plant / B.A. Tikhomirov // Canad. Geographer. – 1963. – V. 7, № 2. – P. 55-71.

Tikhomirov, B.A. The peculiarities of the structure of arctic plant communities / B.A. Tikhomirov // Tenth International Botanical Congress. – Abstract of Papers, Edinburg, 1964. – P. 491.

Titarenko, T.Y. Test Parameters of Revealing the Degree of Fruit Plant Tolerance to the Root Hypoxia Caused Flooding of Soil / T.Y. Titarenko // Plant Physiol. Biochem. – 2000. – V. 38. – P. 115.

Tjoelker M. G, Craine J. M., Wedin D. et al. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species / M.G. Tjoelker, J.M. Craine, D.A. Wedin // New Phytologist. – 2005. – Vol. 167. – № 2. – P. 493–508.

Troll, W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen / W. Troll. // Vegetationsorgane. – Bd. 1. Teil 1. – Berlin, 1937 – 955 s.

Troll, W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie/ W. Troll. // Der vegetative Aufbau. – Bd. 1. – Jena, 1954. – 258 S.

Troll, W. Die Infloreszenzen / W. Troll. – Bd. 1. – Jena, 1964. – 615 S.

Troll, W. Die Infloreszenzen / W. Troll. – Bd. 2, t. 1, – Jena, 1969. – 630 S.

Warming, E. Über perenne Gewächse / E. Warming // Bot. Centralblatt. – 1884. – Bd. 18, № 19. – S. 16-22.

Weaver, J. E. Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance / J. E. Weaver. – Ecology. – 1958, vol. 39. – P. 393-401.

Wedwarte, M. *Cichorium intybus* L. / M. Wedwarte // Apoth. Mag. – 1992. – H. 10, № 9. – S. 214-215.

Количественное распределение стержнекорневых видов с различными МСО по семействам

Семейство	Кол-во видов	ПДБ	ПДП	ПДР	ПКБ	ПКП	ПКР	МДБ	МДП	МКБ	МКП	МКР
<i>Asteraceae</i>	100		15	7		11	4	4	24	19	16	
<i>Brassicaceae</i>	87		8		4	2			9	9	54	1
<i>Fabaceae</i>	58	15	7	7				9	2	18		
<i>Apiaceae</i>	54		15			3			13	2	21	
<i>Chenopodiaceae</i>	48							13		34	1	
<i>Caryophyllaceae</i>	45	4	9		2	9				8	13	
<i>Scrophulariaceae</i>	30	2		1	1				6	20		
<i>Boraginaceae</i>	29		1		1	3			5	6	13	
<i>Lamiaceae</i>	29	10	5	1	1	2				10		
<i>Polygonaceae</i>	27		7					1	1	17	1	
<i>Rosaceae</i>	14					8					6	
<i>Ranunculaceae</i>	12	3		2		1	1	2		3		
<i>Solanaceae</i>	11									10	1	
<i>Malvaceae</i>	9	2								7		
<i>Plantaginaceae</i>	9			4			2			1		2
<i>Dipsacaceae</i>	8		3						4		1	
<i>Linaceae</i>	8				5					3		
<i>Campanulaceae</i>	7		1						3		3	
<i>Cucurbitaceae</i>	7									7		
<i>Geraniaceae</i>	7										7	

Продолжение приложения 1

Семейство	Кол-во видов	ПДБ	ПДП	ПДР	ПКБ	ПКП	ПКР	МДБ	МДП	МКБ	МКП	МКР
<i>Amaranthaceae</i>	6							3		3		
<i>Limoniaceae</i>	6			6								
<i>Euphorbiaceae</i>	5	3								2		
<i>Onagraceae</i>	5					2			3			
<i>Paraveraceae</i>	5		1					1	1		2	
<i>Violaceae</i>	5					2					3	
<i>Polygalaceae</i>	4				4							
<i>Gentianaceae</i>	4									1	3	
<i>Primulaceae</i>	4									1		3
<i>Fumariaceae</i>	3									3		
<i>Santalaceae</i>	3				3							
<i>Rubiaceae</i>	2				1					1		
<i>Cannabaceae</i>	2							2				
<i>Hydrophyllaceae</i>	1										1	
<i>Hypericaceae</i>	1				1							
<i>Molluginaceae</i>	1										1	
<i>Portulacaceae</i>	1									1		
<i>Resedaceae</i>	1										1	
<i>Thymelaeaceae</i>	1									1		
<i>Urticaceae</i>	1									1		
Всего видов	660	39	72	28	23	43	7	35	71	188	148	6

Эколого-ценотическая характеристика растительных сообществ с участием модельных стержнекорневых видов

№ п/п	Географическое положение	Тип местности	Проективное покрытие	Доминирующие виды	Хозяйственное использование
1	2	3	4	5	6
1.	Рамонский р-н, урочище в 1,5 км от с. Солнце-Дубрава	Склон северо-восточной экспозиции	95-98 %	<i>Phleum pratense</i> + <i>Seseli libanotis</i> + <i>Fragaria viridis</i>	Нерегулярно косимый участок с пешеходными тропинками
2.	Рамонский р-н, урочище в 3 км от с. Голубая рожанка	Склон западной экспозиции, доходящий до дна оврага	95-98 %	<i>Agrostis tenuis</i> + <i>Atopocurus pratensis</i> + <i>Calamagrostis epigeios</i>	Нерегулярно косимый крутой склон
3.	Рамонский район, п. Комсомольский	Плакор	85-90 %	<i>Medicago falcata</i> + <i>Elytrigia repens</i> + <i>Poa angustifolia</i>	Участок между старым шоссе и лесополосой
4.	Рамонский р-н, 484 км федеральной трассы М-4 «Дон»	Плакор	90-95 %	<i>Festuca pratensis</i> + <i>Phleum pratense</i> + <i>Gypsophila paniculata</i>	Естественный луговой травостой на неудобье между федеральной трассой и полем
5.	г. Воронеж, Опытная станция ВГАУ	Вершина припоймающей террасы водохранилища	98-100 %	<i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Lotus corniculatus</i> + <i>Trifolium pratense</i>	Опушка Воронежской нагорной дубравы, прилегающая к территории детской областной больницы и автостоянки
6.	г. Воронеж, сосновый лес в 5 км от с. Никольское	Плакор	35-45 %	<i>Poa bulbosa</i> + <i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Helichrysum arenarium</i>	Опушка соснового бора искусственного насаждения
7.	Подгоренский р-н, слобода Подгорное	Степной склон южной и юго-западной экспозиции с выходами мела	70-80%, на мел. обнаж. – 30-55%	<i>Festuca cretaceae</i> + <i>Koeleria talievii</i> + <i>Pimpinella tragioides</i>	Иредка выпасаемый участок близ мелового карьера
8.	Подгоренский р-н, с. Костомарово	Склон южной экспозиции	50-60%	<i>Stipa capillata</i> + <i>Koeleria cristata</i> + <i>Asperula cynanchica</i>	Степной участок с черноземно-карбонатной почвой на территории женского монастыря

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6
9.	Подгоренский р-н, х. Голубин	Склон юго-западной экспозиции с выходами мела	80-90 %	<i>Stipa capillata</i> + <i>Stipa pennata</i> + <i>Savvia nitans</i>	Склоновый участок около хутора, используется для нерегулярного выпаса
10.	Окрестности г. Бутурлиновка (3 км к северозападу)	Крутой склон северо-восточной экспозиции	95-100 %	<i>Festuca rubra</i> + <i>Elytrigia repens</i> + <i>Fragaria vesca</i>	Естественный луговой травостой близ Шипова леса. Редкая косыба и сбор ягод
11.	Острогожский р-н, с. Солдатское	Песчаная терраса р. Потудань	35-45 %	<i>Bromus squarrosus</i> + <i>Poa bulbosa</i> + <i>Jurinea arachnoidea</i>	Участок между трассой Р 194 и сосновым бором искусственной посадки
12.	Острогожский р-н, с. Бузенки	Лугово-степной склон юго-западной экспозиции с выходами мела	80-85 %	<i>Poa bulbosa</i> + <i>Stipa capillata</i> + <i>Bromopsis riparia</i>	Естественный лугово-степной травостой, нерегулярный выпас
13.	Лискинский р-н, х. Дивногорье	Лугово-степной склон западной и северо-западной экспозиции	70-75 %	<i>Bromopsis riparia</i> + <i>Poa angustifolia</i> + <i>Astragalus albi-caulis</i>	Участок музея-заповедника «Дивногорье»
14.	Кантемировский р-н, с. Волоконовка	Меловая корvejка (Виноградов и др, 1960), склон южной и юго-западной экспозиции	25-45 %	<i>Festuca valesiaca</i> + <i>Artemisia salsoloides</i> + <i>Thymus calcareus</i>	Естественный травостой нижних альп (Виноградов и др., 1960), нерегулярный выпас
15.	Кантемировский р-н, с. Гартмашевка	Плакор	50-60%	<i>Bromus wolgensis</i> + <i>Koeleria sabuletorum</i> + <i>Xeranthemum annuum</i>	Участок разреженной песчаной степи
16.	Эртильский р-н, с. Большой Самовец	Склон северо-западной экспозиции.	80-85 %	<i>Bromopsis inermis</i> + <i>Onobrychis arenaria</i> + <i>Euphorbia virgata</i>	Естественный луговой травостой. Урочище недалеко от коммерческого пруда

Эколого-ценоотическая характеристика растительных сообществ с участием *Cichorium intybus*

№ м/о	Географическое положение	Тип местности	Пр. покрытие	Доминирующие виды	Хозяйственное использование
1	2	3	4	5	6
1.	Рамонский р-н, урочище в 3 км от с. Горожанка	Склон западной экспозиции, доходящий до дна оврага	95-98 %	<i>Agrostis tenuis</i> + <i>Alopecurus pratensis</i> + <i>Calamagrostis epigeios</i>	Естественный луговой травостой, нерегулярный выпас
2.	Рамонский р-н, урочище в 1,5 км от с. Солнце-Дубрава	Склон северо-восточной экспозиции	85-95 %	<i>Phleum pratense</i> + <i>Seseli tibaniotis</i> + <i>Fragaria viridis</i>	Нерегулярно косимый участок с пешеходными тропинками
3.	Лискинский р-н, х. Дивногорье	Прирусловая часть поймы Тихой Со-сны	80-90 %	<i>Alopecurus aequalis</i> + <i>Nardus stricta</i> + <i>Ranunculus acris</i>	Естественный луговой травостой (заливной участок)
4.	Воронеж, Опытная станция ВГАУ	Вершина припойменной террасы водохранилища	90-100 %	<i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Lotus corniculatus</i> + <i>Trifolium pratense</i>	Опушка Воронежской нагорной дубравы, прилегающая к территории детской областной больницы и автостоянки
5.	Воронеж, Опытная станция ВГАУ	Вершина припойменной террасы водохранилища	80-85 %	<i>Elytrigia repens</i> + <i>Medicago falcata</i> + <i>Cichorium intybus</i>	Покровные суглинки пятилетней давности
6.	Кантемировский р-н, с. Волоконовка	Прирусловая часть поймы Белой	60-70%	<i>Calamagrostis canescens</i> + <i>Sanguisorba officinalis</i> + <i>Silaum silaus</i>	Естественный луговой травостой
7.	Подгоренский р-н, х.Голубин	Склон юго-восточной экспозиции	85-90%	<i>Stipa capillata</i> + <i>Poa bulbosa</i> + <i>Amorpha montana</i>	Изредка косимый участок склона
8.	Лискинский р-н, з-к "Дивногорье"	Центральная часть поймы	90-95 %	<i>Dactylis glomerata</i> + <i>Poa angustifolia</i> + <i>Lotus corniculatus</i>	Естественный луговой травостой
9.	Таловский р-н, с. Александровка	Плакор	60-65 %	<i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Thymus marschallianus</i>	Естественный луговой травостой
10.	Подгоренский р-н, с. Костомарово	Прирусловая пойма Дона	95-100 %	<i>Elytrigia repens</i> + <i>Agrostis stolonifera</i> + <i>Medicago romanica</i>	Естественный луговой травостой, редкий выпас
11.	Каменский р-н, с. Верхние Марки	Плакор	90-95 %	<i>Poa angustifolia</i> + <i>Bromus jaronicum</i> + <i>Securigera varia</i>	Естественный луговой травостой

Продолжение приложения 3

1	2	3	4	5	6
12.	Подгоренский р-н, слобода Подгорное	Степной склон южной и юго-западной экспозиции с выходами мела	70-80%, на мел. обнаж. – 30-55%	<i>Festuca cretaceae</i> + <i>Koeleria talievii</i> + <i>Pimpinella tragium</i>	Изредка выпасаемый участок близ мелового карьера
13.	Эртильский р-н, с. Большой Самовец	Склон северо-западной экспозиции.	80-85 %	<i>Bromopsis inermis</i> + <i>Onobrychis arenaria</i> + <i>Euphorbia virgata</i>	Естественный луговой травостой. Урочище недалеко от коммерческого пруда.
14.	Подгоренский р-н, с. Белогорье	Центральная часть поймы Дона	75-80 %	<i>Bromopsis inermis</i> + <i>Agropyron pectinatum</i> + <i>Taraxacum officinalis</i>	Двухукосный луг
15.	Острогожский р-н, с. Корогояк	Притеррасная часть поймы Дона	70-80 %	<i>Festuca valesiaca</i> + <i>Koeleria cristata</i> + <i>Carex humilis</i>	Естественный луговой травостой
16.	Острогожский р-н, с. Бузенки	Лугово-степной склон юго-западной экспозиции с выходами мела	80-85 %	<i>Poa bulbosa</i> + <i>Stipa capillata</i> + <i>Bromopsis riparia</i>	Естественный лугово-степной травостой, нерегулярный выпас.
17.	Кантемировский р-н, с. Волоконовка	Меловая корvejка склон южной и юго-западной экспозиции	25-45 %	<i>Festuca valesiaca</i> + <i>Artemisia sal-soloides</i> + <i>Thymus cretaceus</i>	Естественный травостой сниженных альп (Виноградов и др., 1960), нерегулярный выпас
18.	Рамонский р-н, с. Кривоборье	Центральная часть поймы Дона	85-90 %	<i>Alopecurus pratensis</i> + <i>Medicago falcata</i> + <i>M. sativa</i>	Естественный луговой травостой
19.	Таловский р-н, балка Таловая, ВГПБЗ, участок «Каменная степь»	Склон восточной экспозиции	60-75 %	<i>Festuca valesiaca</i> + <i>Bromopsis riparia</i> + <i>Artemisia santonica</i>	Естественный луговой травостой
20.	Рамонский р-н, п. Комсомольский	Плакор	80-85 %	<i>Elytrigia repens</i> + <i>Poa angustifolia</i> + <i>Cichorium intybus</i>	Участок у придорожного кафе
21.	Бутурлиновский р-н, с. Озёрки	Плакор	90-95 %	<i>Bromopsis inermis</i> + <i>Medicago sativa</i> + <i>Galium aparine</i>	Пустырь в конце сельской улицы
22.	Россошанский р-н, с. Поповка	Плакор	70-75 %	<i>Poa pratensis</i> + <i>Medicago falcata</i> + <i>Plantago media</i>	Естественный лугово-степной травостой, выпас скота
23.	Богучарский р-н, с. Луговое	Склон юго-западной экспозиции	70-75 %	<i>Stipa lessingiana</i> + <i>Bromopsis riparia</i> + <i>Medicago romanica</i>	Естественный лугово-степной травостой, нерегулярный выпас скота

Геоботаническое описание стационарных участков, используемых
для изучения структуры ЦП модельных видов

Местообитание № 1. Урочище в 1,5 км от с. Солнце-Дубрава Рамонского района. Склон северо-восточной экспозиции. ПП – 95-98 %. 4 июля 2005 г.

Вид	Обилие ¹⁹	Вид	Обилие
<i>Achillea millefolium</i> L.	2	<i>Melampyrum agryrocomum</i>	3
<i>A. nobilis</i> L.	1	Fisch. ex Steud.	2
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	2	<i>Melilotus albus</i> Medik.	2
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	3	<i>M. officinalis</i> (L.) Pall	2
<i>Allium angulosum</i> L.	1	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC	2
<i>Amoria montana</i> (L.) Soják	2	<i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst.	2
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	2	<i>P. pratense</i> L.	4
<i>Asparagus onobrychis</i> L.	2	<i>Phlomidoides tuberosa</i> (L.)	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leuss.) Holub.	2	Moench	
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	3	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	2
<i>Campanula glomerata</i> L.	2	<i>Plantago lanceolata</i> L.	2
<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	1	<i>Potentilla arenaria</i> Borkh.	2
<i>Centaurea pseudomaculosa</i> Dobroc.	2	<i>P. argentea</i> L.	3
<i>Cichorium intybus</i> L.	2	<i>Prunella vulgaris</i> L.	2
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	2	<i>Ranunculus acris</i> L.	2
<i>Daucus carota</i> L.	2	<i>Rumex crispus</i> L.	2
<i>Eryngium planum</i> L.	2	<i>R. confertus</i> Willd.	2
<i>Euphorbia subtilis</i> Prokh.	2	<i>R. polyanthemos</i> L.	1
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	2	<i>Salvia tesquicola</i> Klok. et	2
<i>Festuca rubra</i> L.	2	Pobed.	
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	1	<i>S. pratensis</i> L.	1
<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Weston	4	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2
<i>Galium verum</i> L.	2	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	2
<i>Geranium sanguineum</i> L.	1	<i>Senecio jacobaea</i> L.	2
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	2	<i>Seseli annuum</i> L.	2
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	2	<i>S. libanotis</i> (L.) Koch	4
<i>Hypericum elegans</i> Steph.	1	<i>Tragopogon major</i> Jacq.	2
<i>Inula britannica</i> L.	2	<i>T. pratensis</i> L.	2
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	2	<i>Trifolium pratense</i> L.	3
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2	<i>Verbascum nigrum</i> L.	1
<i>Lotus corniculatus</i> L.	2	<i>V. thapsus</i> L.	2
<i>Medicago falcata</i> L.	3	<i>Veronica dentata</i> F.W. Schmild	2
		<i>Vicia cracca</i> L.	3
		<i>Viola arvensis</i> Murr.	1

¹⁹ Оценено по шкале обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989): 1 – ≤ 1%, 2 – 1-5%, 3 – 5-10%, 4 – 10-20%, 5 – 25-50%. Показано максимальное обилие в отдельных локусах.

Местообитание № 2. Урочище в 3 км от с. Горожанка Рамонского района. Склон западной экспозиции, доходящий до дна оврага. ПП – 95-98%. 10 июля 2005 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea millefolium</i> L.	2	<i>Leonurus quinquelobatus</i>	2
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	2	Gilib.	
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	4	<i>Lotus corniculatus</i> L.	3
<i>A. gigantea</i> Rotch	2	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	1
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	4	<i>L. vulgaris</i> L.	2
<i>Amoria montana</i> (L.) Soják	3	<i>Matricaria recutita</i> L.	2
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoff	2	<i>Medicago falcata</i> L.	3
<i>Arctium lappa</i> L.	2	<i>Melampyrum argyrocomum</i>	3
<i>Artemisia absinthium</i> L.	3	Fisch. ex Steud.	
<i>A. campestris</i> L.	2	<i>M. nemorosum</i> L.	2
<i>Avena futua</i> L.	2	<i>Nonea rossica</i> Stev.	2
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC	3	<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.	2
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	4	<i>Oenothera biennis</i> L.	2
<i>Campanula glomerata</i> L.	2	<i>Onopordum acanthium</i> L.	3
<i>C. patula</i> L.	1	<i>Phlomidoides tuberosa</i> (L.) Moench	1
<i>C. rapunculoides</i> L.	1	<i>Picris hieracioides</i> L.	2
<i>Carduus nutans</i> L.	3	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	2
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	2	<i>Plantago lanceolata</i> L.	3
<i>Cichorium intybus</i> L.	2	<i>P. media</i> L.	2
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	2	<i>Potentilla argentea</i> L.	2
<i>Echium vulgare</i> L.	2	<i>Prunella vulgaris</i> L.	2
<i>Eremogone longifolia</i> (Bieb.) Fenzl	2	<i>Rumex confertus</i> Willd.	2
<i>Eryngium planum</i> L.	2	<i>Salvia verticillata</i> L.	3
<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Weston	3	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	2
<i>Galium aparine</i> L.	2	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2
<i>G. verum</i> L.	3	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	3
<i>Genista tinctoria</i> L.	2	<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	3
<i>Geranium pretense</i> L.	1	<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis.	2
<i>G. sanguineum</i> L.	2	<i>Stellaria holostea</i> L.	1
<i>Geum urbanum</i> L.	2	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	3
<i>Hypericum elegans</i> Steph.	2	<i>Thalictrum minus</i> L.	1
<i>H. perforatum</i> L.	2	<i>Tragopogon pratensis</i> L.	2
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	2	<i>Trifolium alpestre</i> L.	2
<i>Lapulla squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	2	<i>T. pratense</i> L.	2
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2	<i>Verbascum lychnitis</i> L.	2
		<i>V. nigrum</i> L.	1
		<i>Veronica dentata</i> F.W. Schmild	2
		<i>V. prostrata</i> L.	1

Местообитание № 3. Рамонский район, п. Комсомольский. Участок между старым шоссе и лесополосой. ПП – 85-90 %. 20 июля 2006 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea millefolium</i> L.	3	<i>Linaria vulgaris</i> L.	2
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	2	<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2
<i>Agropyron pectinatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Matricaria recutita</i> L.	2
<i>Agrostis canina</i> L.	3	<i>Medicago falcata</i> L.	4
<i>Allium rotundum</i> L.	1	<i>M. sativa</i> L.	3
<i>Amoria montana</i> (L.) Soják	3	<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	2
<i>Arctium lappa</i> L.	3	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall	3
<i>A. tomentosum</i> Mill.	1	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit)	2
<i>Artemisia absinthium</i> L.	1	DC	
<i>A. austriaca</i> Jacq.	2	<i>Origanum vulgare</i> L.	1
<i>A. vulgaris</i> L.	1	<i>Phalacrolooma annuum</i> (L.) Dumort.	2
<i>Astragalus glycyphyllos</i> L.	2	<i>Picris hieracioides</i> L.	2
<i>A. onobrychis</i> L.	1	<i>Plantago lanceolata</i> L.	2
<i>Atriplex patula</i> L.	2	<i>P. major</i> L.	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leuss.) Holub	3	<i>P. media</i> L.	2
<i>Bunias orientalis</i> l.	2	<i>Poa angustifolia</i> L.	4
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	3	<i>Polygonum aviculare</i> L.	2
<i>Campanula glomerata</i> L.	2	<i>Potentilla anserina</i> L.	2
<i>Carduus acanthoides</i> L.	2	<i>Psammophiliella muralis</i> (L.) Ikonn.	2
<i>Centaurea pseudomaculosa</i> Dobroc.	2	<i>Rumex confertus</i> Willd.	2
<i>C. scabiosa</i> L.	2	<i>R. crispus</i> L.	2
<i>Cichorium intybus</i> L.	3	<i>Salvia pratensis</i> L.	1
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	3	<i>S. tesquicola</i> Klok. et Pobed.	2
<i>Daucus carota</i> L.	2	<i>S. verticillata</i> L.	3
<i>Dianthus deltoids</i> L.	1	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2
<i>Echium vulgare</i> L.	2	<i>Senecio jacobaea</i> L.	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevsky	4	<i>S. vulgaris</i> L.	1
<i>Eryngium planum</i> L.	2	<i>Seseli annum</i> L.	2
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit.	3	<i>S. libanotis</i> (L.) Koch	3
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	3	<i>S. tortuosum</i> L.	1
<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Weston	2	<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	2
<i>Galium verum</i> L.	2	<i>Stachys annua</i> (L.) L.	2
<i>Geum urbanum</i> L.	2	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	2
<i>Lactuca serriola</i> L.	3	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	3
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	2	<i>Thalictrum minus</i> L.	2
		<i>Trifolium alpestre</i> L.	1
		<i>T. arvense</i> L.	2
		<i>T. pretense</i> L.	3
		<i>Verbascum lychnitis</i> L.	2
		<i>Vicia cracca</i> L.	3

Местообитание № 4. Рамонский район, 484 км федеральной трассы М-4 «Дон». Лугово-степной участок между федеральной трассой и полями. ПП – 90-95%. 7 июля 2007 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea millefolium</i> L.	2	<i>Herniaria glabra</i> L.	2
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	2	<i>Inula britannica</i> L.	2
<i>Agropyron pecticatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	2
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	3	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	3
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl	2	<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	2
<i>A. montana</i> (L.) Soják.	3	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	3
<i>A. repens</i> (L.) C. Presl	3	<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2
<i>Anthemis cotula</i> L.	2	<i>Leontodon autumnalis</i> L.	2
<i>Anthyllis macrocephala</i> Wend.	2	<i>Linaria vulgaris</i> Miller	2
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	2	<i>Lotus corniculatus</i> L.	3
<i>Bromopsis inermis</i> (Leuss.) Holub	3	<i>Melampyrum argyrocomum</i> Fisch. ex Steud	3
<i>Bromus squarrosus</i> L.	2	<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	2
<i>Bunias orientalis</i> L.	2	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall	3
<i>Campanula persicifolia</i> L.	2	<i>Phleum pretense</i> L.	4
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic.	2	<i>Plantago lanceolata</i> L.	2
<i>Carex praecox</i> Schreb.	2	<i>P. major</i> L.	2
<i>Centaurea jaceae</i> L.	3	<i>Poa annua</i> L.	3
<i>C. pseudomaculosa</i> Dobrocz.	1	<i>Potentilla arenaria</i> Borkh.	2
<i>C. scabiosa</i> L.	1	<i>P. argentea</i> L.	3
<i>Cerastium arvense</i> L.	2	<i>Prunella vulgaris</i> L.	2
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	2	<i>Psammophiliella muralis</i> (L.) Ikonn.	1
<i>Cichorium intybus</i> L.	2	<i>Rumex aceticella</i> L.	2
<i>Dactylis glomerata</i> L.	3	<i>Salvia pratensis</i> L.	1
<i>Dianthus deltoids</i> L.	1	<i>S. tesquicola</i> Klok et Pobed.	3
<i>Erigeron acris</i> L.	2	<i>S. verticillata</i> L.	2
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst.& Kit	2	<i>Saponaria officinalis</i> L.	2
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	2	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	4	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	3
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	2	<i>Senecio jacobaea</i> L.	2
<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Weston	3	<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch.	2
<i>Galium verum</i> L.	2	<i>Sinapis arvensis</i> L.	2
<i>Genista tinctoria</i> L.	2	<i>Thalictrum minus</i> L.	1
<i>Geum urbanum</i> L.	2	<i>Tragopogon pratensis</i> L.	2
<i>Gypsophila paniculata</i> L.	4	<i>Verbascum lychnitis</i> L.	2
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	3	<i>Vicia cracca</i> L.	2

Местообитание № 5. Северная окраина г. Воронежа. Участок, прилегающий к Воронежской нагорной дубраве. ПП 95-100 %. 12 июня 2004 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea millefolium</i> L.	2	<i>Lamium album</i> L.	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	2	<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2
<i>Agropiron cristatum</i> (L.) Beauv.	3	<i>Leontodon autumnalis</i> L.	2
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	3	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	2
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	2	<i>Lotus corniculatus</i> L.	4
<i>Arctium lappa</i> L.	1	<i>Matricaria recutita</i> L.	2
<i>Artemisia absinthium</i> L.	2	<i>Medicago falcata</i> L.	3
<i>A. vulgaris</i> L.	1	<i>M. lupulina</i> L.	2
<i>A. austriaca</i> Jacq.	2	<i>M. sativa</i> L.	2
<i>Astragalus glycyphyllos</i> L.	2	<i>Melilotus albus</i> Medik.	3
<i>Atriplex patula</i> L.	1	<i>M. officinalis</i> (L.) Pall.	2
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	2	<i>Onobrichis arenaria</i> (Kit.) DC.	2
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	1	<i>Onopordum acanthium</i> L.	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub.	3	<i>Phleum pratense</i> L.	2
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	4	<i>Picris hieracioides</i> L.	2
<i>Campanula glomerata</i> L.	1	<i>Plantago lanceolata</i> L.	2
<i>C. trachelium</i> L.	1	<i>P. major</i> L.	1
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	1	<i>Poa angustifolia</i> L.	3
<i>Carduus acanthoides</i> L.	2	<i>P. nemoralis</i> L.	1
<i>Centaurea pseudomaculosa</i> Dobrocz.	2	<i>Polygonum aviculare</i> L.	1
<i>C. scabiosa</i> L.	2	<i>Potentilla argentea</i> L.	2
<i>Chenopodium album</i> L.	1	<i>Prunella vulgaris</i> L.	1
<i>Cichorium intybus</i> L.	3	<i>Psammophiliella muralis</i> (L.) Ikonn.	1
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	2	<i>Rumex acetosella</i> L.	2
<i>Consolida regalis</i> S.F. Gray	1	<i>R. confertus</i> Willd.	1
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	3	<i>Salvia pratensis</i> L.	2
<i>Dactylis glomerata</i> L.	3	<i>S. verticillata</i> L.	1
<i>Daucus carota</i> L.	2	<i>Saponaria officinalis</i> L.	2
<i>Echium vulgare</i> L.	2	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski.	3	<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Schult.	2
<i>Erigeron acris</i> L.	2	<i>S. viridis</i> (L.) Beauv.	1
<i>Eryngium planum</i> L.	2	<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	2
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	2	<i>Stellaria graminea</i> L.	2
<i>Filago arvensis</i> L.	1	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	2
<i>Galium mollugo</i> L.	1	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	3
<i>G. verum</i> L.	1	<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	1
<i>Geum urbanum</i> L.	2	<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	2
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench.	1	<i>Trifolium medium</i> L.	2
<i>Hieracium pilosella</i> L.	2	<i>T. pratense</i> L.	4
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1	<i>Tussilago farfara</i> L.	2
<i>Inula britannica</i> L.	2	<i>Urtica dioica</i> L.	1
		<i>Verbascum thapsus</i> L.	2
		<i>Vicia cracca</i> L.	2

Местообитание № 6. г. Воронеж, участок около соснового леса в 5 км от с. Никольское. ПП. 35-45 %. 26 июня 2006 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Androcace elongata</i> L.	1	<i>Lotus corniculatus</i> L.	2
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	1	<i>Mollugo cerviana</i> (L.) Ser.	1
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	4	<i>Oenothera biennis</i> L.	2
<i>Carex ericetorum</i> Poll.	2	<i>O. rubricaulis</i> Klebahn.	1
<i>Carlina biebersteinii</i> Bernh. et Hornem.	2	<i>Onobrichis arenaria</i> (Kit.) DC.	2
<i>Conisa canadensis</i> (L.) Cronq.	1	<i>Plantago arenaria</i> Waldst. et Kit	2
<i>Dianthus campestris</i> Bieb.	1	<i>Poa bulbosa</i> L.	3
<i>D. deltoides</i> L.	1	<i>Potentilla argenteiformis</i> Kauffm.	2
<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muehl.	1	<i>P. norvegica</i> L.	2
<i>D. sanguinalis</i> (L.) Scop.	1	<i>Psammophiliella muralis</i> (L.) Ikonn.	2
<i>Elytrigia lolioides</i> (Kar. et Kir.) Nevski	2	<i>Rumex acetosella</i> L.	2
<i>Eragrostis minor</i> Host	2	<i>Scorsonera purpurea</i> L.	2
<i>Erophila verna</i> (L.) Bess.	1	<i>Sedum acre</i> L.	1
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit.	2	<i>Sempervivum ruthenicum</i> Schnittsp. et C.B. Lehm.	1
<i>Filago arvensis</i> L.	2	<i>Seseli annuum</i> L.	2
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench.	3	<i>S. tortuosum</i> L.	2
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	2	<i>Silene borysthenica</i> (Grun.) Walters	2
<i>Herniaria glabra</i> L.	1	<i>Tragopogon podolicus</i> (DC) S. Nikit.	2
<i>Hieracium pilosella</i> L.	2	<i>Trifolium arvense</i> L.	2
<i>Hordeum jubatum</i> L.	2	<i>Verbascun densiflorum</i> Bertol.	2
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	2	<i>Viola canina</i> L.	2
<i>Linaria vulgaris</i> L.	2		

Местообитание № 7. Подгоренский район, слобода Подгорное, участок близ мелового карьера (крейды). Степной склон южной и юго-западной экспозиции с выходами мела. ПП – 70-80%, на отдельных меловых обнажениях – 30-55%). 18 июля 2007 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea nobilis</i> L.	2	<i>Helictotrichon desertorum</i>	3
<i>Adonis vernalis</i> L.	1	(Less.) Nevski	
<i>Ajuga chia</i> Schreb.	1	<i>Hieracium virosus</i> Pall.	2
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl	2	<i>Hyssopus cretaceus</i> Dubjan.	2
<i>A. montana</i> (L.) Soják	2	<i>Jurinea arachnoidea</i> Bunge	2
<i>Anisanta tectorum</i> (L.) Nevski	2	<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	2
<i>Anthyllis macrocephala</i> Wend.	2	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	2
<i>Artemisia hololeuca</i> M. Bieb. ex Besser	2	<i>K. talievii</i> Lavr.	4
<i>A. nutans</i> Willd.	2	<i>Linum austriacum</i> L.	2
<i>Asparagus officinalis</i> L.	1	<i>L. hirsutum</i> L.	1
<i>Asperula cynanchica</i> L.	2	<i>L. ucranicum</i> Czern	2
<i>A. tephrocarpa</i> Czen. ex M. Pop. et Chrshan.	1	<i>Marrubium praecos</i> Janka	1
<i>Astragalus albicaulis</i> DC.	1	<i>Medicago romanica</i> Prod.	2
<i>A. austriacus</i> Jacq.	1	<i>Nepeta parviflora</i> Bieb.	2
<i>A. onobrychis</i> L.	2	<i>Nonea rossica</i> Stev.	1
<i>A. ucrainicus</i> M. Pop. et Klok.	2	<i>Onosma simplicissima</i> L.	2
<i>Campanula sibirica</i> L.	1	<i>Orobanche elatior</i> Sutt.	2
<i>Centaurea biebersteinii</i> DC.	1	<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	2
<i>C. orientalis</i> L.	1	<i>Phlomis pungens</i> Willd.	2
<i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.	2	<i>Pimpinella tragium</i> Vill.	4
<i>Diplotaxis cretacea</i> Kotov	2	<i>Plantago urvillei</i> Opiz	2
<i>Echinops ruthenicus</i> Bieb.	2	<i>Poa compressa</i> L.	3
<i>Elytrigia intermedia</i> (Host) Nevski	2	<i>Polygala cretaceae</i> Kotov	2
<i>Erucastrum armoracioides</i> (Czern. ex Turcz.) Cruchet	2	<i>Potentilla humifusa</i> Willd ex Schlecht.	2
<i>E. gallicum</i> (Willd.) O.E. Schulz	2	<i>Ranunculus auricomus</i> L.	1
<i>Eryngium campestre</i> L.	3	<i>Reseda lutea</i> L.	2
<i>Erysimum canescens</i> Roth	2	<i>Salvia nutans</i> L.	3
<i>E. cretaceum</i> (Rupr.) Schmalh.	2	<i>Scrophularia cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	2
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	2	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	2
<i>Festuca cretaceae</i> T. Pop. et Proskor.	4	<i>Stachys recta</i> L.	1
<i>Genista tanaitica</i> P. Smirn.	2	<i>Stipa pennata</i> L.	3
<i>Glaucium corniculatum</i> (L.) J. Rudolph	1	<i>Taraxacum serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir.	2
<i>Gypsophila altissima</i> L.	3	<i>Teucrium polium</i> L.	2
		<i>Thesium procumbens</i> C.A. Mey.	2
		<i>Thymus calcareus</i> Klok et Schort.	2
		<i>Veronica multifida</i> L.	1

Местообитание № 8. Подгоренский район, с. Костомарово, степной участок с черноземно-карбонатной почвой. Склон южной экспозиции. ПП – 50-60%. 16 июля 2007 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Agropyron pectinatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	3
<i>Alyssum turkestanicum</i> Regel et Schmalt.	2	<i>Hypericum elegans</i> Steph.	2
<i>Anthemis tinctoria</i> L.	2	<i>Hyssopus cretaceus</i> Dubjan.	2
<i>Artemisia nutans</i> Willd.	2	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	4
<i>A. sericea</i> Web. tx Stechm.	1	<i>Linaria biebersteinii</i> Bess.	2
<i>Asperula cynanchica</i> L.	4	<i>Linum flavum</i> L.	2
<i>A. exasperata</i> V.Krecz. ex Klok.	2	<i>L. ucranicum</i> Czern.	2
<i>Astragalus albicaulis</i> DC.	2	<i>Matthiola fragrans</i> Bunge	2
<i>A. danicus</i> Retz.	2	<i>Medicago falcata</i> L.	1
<i>A. onobrychis</i> L.	2	<i>M. romanica</i> Prod.	2
<i>Bupleurum falcatum</i> L.	3	<i>Meniocus linifolius</i> (Steph.) DC.	2
<i>Campanula altaica</i> Ledeb.	2	<i>Nepeta pannonica</i> L.	3
<i>C. sibirica</i> L.	1	<i>Nonea rossica</i> Stev.	1
<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv.	1	<i>Pimpinella tragium</i> Vill	3
<i>Carex humilis</i> Leyss.	3	<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	2
<i>C. pediformis</i> C.A. Mey.	2	<i>Potentilla obscura</i> Willd	1
<i>Centaurea orientalis</i> L.	2	<i>P. recta</i> L.	1
<i>C. pseudomaculosa</i> Dobrocz.	2	<i>Reseda lutea</i> L.	2
<i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.	3	<i>Salvia nutans</i> L.	2
<i>Chaenorhinum minus</i> (L.) Lange	2	<i>S. pratensis</i> L.	1
<i>Cichorium intybus</i> L.	1	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2
<i>Clausia aprica</i> (Steph.) Korn.-Tr.	2	<i>Stachys recta</i> L.	1
<i>Erysimum canescenc</i> Roth	1	<i>Stipa capillata</i> L.	4
<i>E. cretaceum</i> (Rupr.) Schmalh.	2	<i>Taraxacum serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir.	2
<i>Festuca cretaceae</i> T. Pop. et Proskor.	3	<i>Thymus calcareus</i> Klok. et Shost.	3
<i>Galatella angustissima</i> (Tausch) Novopokr.	2	<i>Tragopogon major</i> Jacq.	2
		<i>Vervascum phoeniceum</i> L.	1
		<i>V. orientale</i> (L.) All.	2
		<i>Vinsetoxicum albovianum</i> (Kusn.) Podeb.	1

Местообитание № 9. Подгоренский район, х. Голубин. Склон юго-западной экспозиции с выходами мела, пересекается грунтовой дорогой. ПП – 80-90 %. 11 июля 2007 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea millefolium</i> L.	2	<i>Hyssopus cretaceus</i> Dubjan.	2
<i>Agropyron pectinatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Inula germanica</i> L.	1
<i>Alissum gymnopodium</i> P. Smirn.	2	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	3
<i>A. turkestanicum</i> Regel et Schmalt.	1	<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2
<i>Allium globosum</i> Bieb. ex Re-douté	1	<i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh) Nutt.	1
<i>Anthemis ruthenica</i> Bieb.	2	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1
<i>Artemisia absintium</i> L.	2	<i>Linaria biebersteinii</i> Bess.	1
<i>A. annua</i> L.	2	<i>Marrubium praecox</i> Janka	2
<i>A. armeniaca</i> Lam.	1	<i>M. vulgare</i> L.	2
<i>A. nutans</i> Willd.	1	<i>Medicago lupulina</i> L.	2
<i>Asperula cynanchica</i> L.	2	<i>M. romanica</i> Prod.	1
<i>Astragalus cicer</i> L.	2	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC	1
<i>A. danicus</i> Retz.	2	<i>Origanum vulgare</i> L.	1
<i>A. onobrychis</i> L.	1	<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC	1
<i>A. sulcatus</i> L.	1	<i>Phlomis pungens</i> Willd.	2
<i>Campanula cervicaria</i> L.	1	<i>Plantago lanceolata</i> L.	2
<i>Carex humilis</i> Leyss.	2	<i>P. major</i> L.	1
<i>Ceratocephala uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.	2	<i>Poa angustifolia</i> L.	2
<i>Cerinthe minor</i> L.	2	<i>P. compressa</i> L.	1
<i>Cichorium intybus</i> L.	2	<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	1
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	1	<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2	<i>Reseda lutea</i> L.	2
<i>Diploaxis cretaceae</i> Kotov	2	<i>Salvia nutans</i> L.	4
<i>Eryngium campestre</i> L.	2	<i>S. tesquicola</i> Klok et Pobed.	3
<i>E. planum</i> L.	1	<i>S. verticillata</i> L.	2
<i>Erysimum canescens</i> Roth	1	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2
<i>E. cretaceum</i> (Rupr.) Schmalt.	2	<i>Sedum acre</i> L.	1
<i>Euphorbia seguiriana</i> Neck.	3	<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	2
<i>E. stepposa</i> Zoz	2	<i>Sideritis montana</i> L.	2
<i>Festuca rubra</i> L.	2	<i>Stachys recta</i> L.	2
<i>F. valesiaca</i> Gaudin	3	<i>Stipa capillata</i> L.	4
<i>Galatella linosyris</i> (L.) Reichb. fil.	2	<i>S. pennata</i> L.	4
<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	2	<i>Taraxacum serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir.	2
<i>G. verum</i> L.	1	<i>Teucrium polium</i> L.	2
<i>Gypsophila altissima</i> L.	2	<i>Thymus calcareus</i> Klok. et Shost.	2
<i>Hieracium virosus</i> Pall.	2	<i>Trifolium alpestre</i> L.	2
<i>Hypericum elegans</i> Steph.	2	<i>Veronica multifida</i> L.	1
		<i>Vinsetoxicum hirundinaria</i> Medik.	1

Местообитание № 10. Окрестности г. Бутурлиновка. Крутой склон северо-восточной экспозиции. ПП – 95-100%. 3 августа 2007 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea nobilis</i> L.	2	<i>Helictotrichom desertorum</i>	2
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	1	(Less.) Nevski	
<i>Allium sphaerocephalon</i> L.	1	<i>H. pubescens</i> (Huds.) Pilg.	1
<i>Amoria montana</i> (L.) Soják	2	<i>Hieracium pilosella</i> L.	1
<i>A. hybrida</i> (L.) C. Presl	2	<i>Jurinea arachnoidea</i> Bunge	2
<i>Androsace septentrionalis</i> L.	1	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	3
<i>Artemisia armeniaca</i> Lam.	2	<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2
<i>Bromopsis riparia</i> (Rehm.)	3	<i>Lotus corniculatus</i> L.	2
Holub		<i>Medicago falcata</i> L.	3
<i>Bupleurum falcatum</i> L.	3	<i>Melampyrum argyrocomum</i>	2
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.)	2	Fisch. ex Steud.	
Roth		<i>M. cristatum</i> L.	2
<i>Campanula glomerata</i>	1	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	2
<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.	2	<i>Peucedanum ruthenicum</i>	2
<i>Carex praecox</i> Schreb.	1	Bieb.	
<i>Carlina biebersteinii</i> Bernh.	1	<i>Phleum pretense</i> L.	2
ex Hornem		<i>Phlomis pungens</i> Willd.	1
<i>Centaurea jaceae</i> L.	1	<i>Phlomoidea tuberosa</i> (L.)	1
<i>C. scabiosa</i> L.	2	Moench	
<i>Cichorium intybus</i> L.	1	<i>Plantago lanceolata</i> L.	1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2	<i>P. major</i> L.	2
<i>Daucus carota</i> L.	1	<i>Prunella vulgaris</i> L.	1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	4	<i>Psammophiliella muralis</i> (L.)	1
<i>Eryngium campestre</i> L.	2	Ikonn.	
<i>E. planum</i> L.	1	<i>Rosa canina</i> L.	2
<i>Euphorbia stepposa</i> Zoz et	2	<i>Salvia nutans</i> L.	3
Proh.		<i>S. tesquicola</i> Klok. et Pobed.	2
<i>F. viridis</i> (Duch.) Weston	2	<i>Senecio jacobaea</i> L.	2
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	2	<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz. et	2
<i>Festuca rubra</i> L.	4	Thell.	
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	1	<i>Spiraea hypericifolia</i> L.	1
<i>Fragaria vesca</i> L.	4	<i>Thalictrum minus</i> L.	1
<i>Galatella dracunculoides</i>	2	<i>Trifolium medium</i> L.	2
(Lam.) Nees		<i>Verbascum lychnitis</i> L.	2
<i>Galium humifusum</i> Bieb.	2	<i>Veronica spicata</i> L.	1
<i>Gypsophila paniculata</i> L.	3	<i>Vincetoxicum albowianum</i>	1
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	(Kusn.) Pobed.	
(L.) Mill			

Местообитание № 11. Острогужский район, с. Солдатское. Песчаная терраса р. Потудань. Участок между трассой Р 194 и сосновыми насаждениями. ПП – 35-45 %. 21 июня 2006 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Alyssum gmelinii</i> Jord.	2	<i>Litospermum officinale</i> L.	1
<i>Androcace elongata</i> L.	2	<i>Myosurus minimus</i> L.	1
<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	3	<i>Nonea rossica</i> Stev.	1
<i>A. sieversiana</i> Willd.	2	<i>Poa bulbosa</i> L.	4
<i>Bromus mollis</i> L.	2	<i>P. compressa</i> L.	2
<i>B. squarrosus</i> L.	4	<i>Polycnemum arvense</i> L.	2
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	2	<i>Potentilla arenaria</i> L.	2
<i>Carex caryophyllea</i> Latourr.	2	<i>P. humifusa</i> Willd. ex Schlecht.	1
<i>Centaurea apiculata</i> Lebed.	1	<i>Ranunculus illyricus</i> L.	1
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	1	<i>Salsola collina</i> Pall	1
<i>Condrilla juncea</i> L.	1	<i>Scleranthus annuus</i> L.	1
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	1	<i>Scorsonera ensifolia</i> Bieb.	2
<i>Erophila verna</i> (L.) Bess.	2	<i>S. vernalis</i> Waldst. et Kit.	1
<i>Festuca rubra</i> L.	2	<i>Tragopogon podolicus</i> (DC.) S. Nikit.	2
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench.	2	<i>Tribulus terrestris</i> L.	1
<i>Herniaria polygama</i> J. Gay	2	<i>Trifolium arvense</i> L.	2
<i>Hieracium echioides</i> Lumn.	1	<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	1
<i>H. umbellatum</i> L.	1	<i>V. thapsus</i> L.	1
<i>Jurinea arachnoidea</i> Bunge	4	<i>Veronica incana</i> L.	1
<i>Leymus racemosus</i> (Lam.) Tzvel.	2		

Местообитание № 12. Острогожский район, с. Бузенки. Лугово-степной склон юго-западной экспозиции с выходами мела, используется для выпаса скота. III – 80-85%. 9 июня 2003 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea nobilis</i> L.	2	<i>Lepidium ruderae</i> L.	1
<i>Acinos arvensis</i> Lam. Dandy	1	<i>Linum flavum</i> L.	2
<i>Adonis vernalis</i> L.	1	<i>Meniocus linifolius</i> (Steph.) DC.	1
<i>Alyssum calycinum</i> L.	2	<i>Nonea rossica</i> Stev.	1
<i>Amoria montana</i> (L.) Soják.	2	<i>Onopordum acanthium</i> L.	2
<i>Anemone sylvestris</i> L.	2	<i>Onosma simplicissima</i> L.	1
<i>Asperula cynanchica</i> L.	2	<i>Ornithogalum fischerianum</i>	1
<i>A. tephrocarpa</i> Czen. ex M. Pop. et Chrshan.	1	Krasch.	
<i>Astragalus austriacus</i> Jacq.	1	<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	1
<i>A. danicus</i> Retz.	2	<i>Pedicularis kaufmannii</i> Pinzg.	1
<i>A. macropus</i> Bunge	1	<i>Phlomis pungens</i> Willd.	1
<i>A. onobrychis</i> L.	2	<i>Phlomoides tuberosa</i> (L.) Moench	1
<i>Bromopsis riparia</i> (Rehm.) Holub	4	<i>Pimpinella tragiunum</i> Vill.	2
<i>Campanula altaica</i> Lebed.	1	<i>Plantago urvillei</i> Opiz	1
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	1	<i>Poa angustifolia</i> L.	2
<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.	2	<i>P. bulbosa</i> L.	4
<i>Centaurea sumensis</i> Kalen.	2	<i>P. compressa</i> L.	2
<i>Ceratocephala falcata</i> (L.) Pers.	1	<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	2
<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC.	1	<i>Potentilla arenaria</i> Borkh.	2
<i>Cichorium intybus</i> L.	2	<i>Reseda lutea</i> L.	1
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	1	<i>Senecio schvetzovii</i> Korsh.	1
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	1	<i>Silene sibirica</i> (L.) Pers.	1
<i>Eremogone longifolia</i> Bieb. Fenzl	1	<i>Sisymbrium polymorphum</i>	2
<i>Eryngium campestre</i> L.	2	(Murr.) Roth	
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	2	<i>Stachys recta</i> L.	1
<i>Euphorbia seguieriana</i> Nesk.	2	<i>Stipa capillata</i> L.	4
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	2	<i>S. lessingiana</i> Trin. et Rupr.	3
<i>Festuca valesiaca</i> Caudin	2	<i>S. pennata</i> L.	2
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	1	<i>Tanacetum achilleifolium</i> (Bieb.)	1
<i>Fragaria vesca</i> L.	3	Sch. Bip.	
<i>Galium tinctorium</i> (L.) Scop.	2	<i>Taraxacum serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir.	2
<i>Gentaurium erythraea</i> Rafn	1	<i>Thalictrum flexuosum</i>	1
<i>Gypsophila altissima</i> L.	2	<i>Thesium procumbens</i> C.A. Mey.	1
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.	1	<i>Thymus calcareous</i> Klok. et Shost.	2
<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski	2	<i>Trinia multicaulis</i> (Poir.)	1
<i>Hyoscyamus niger</i> L.	1	Schischk.	
<i>Inula hirta</i> L.	1	<i>Vervascum lichnitis</i> L.	2
<i>Jurinea arachnoidea</i> Bunge	1	<i>V. phoeniceum</i> L.	1
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers	2	<i>Vinsetoxicum hirundinaria</i>	1
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	1	Medik.	
		<i>Viola pumila</i>	1

Местообитание № 13. Лискинский район, участок музея–заповедника «Дивногорье». Лугово-степной склон западной и северо-западной экспозиции. ПП – 70-75%. 30 июня 2005 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	3
<i>A. nobilis</i> L.	2	<i>Linaria vulgaris</i> L.	2
<i>Adonis vernalis</i> L.	1	<i>Medicago romanica</i> Prod.	2
<i>Agropyron pecticatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Mentha vulgare</i> L.	1
<i>Ajuga chia</i> Schreb.	1	<i>Nonea rossica</i> Stev.	1
<i>Amoria repens</i> (L.) C.Presl	2	<i>Orphanthella lutea</i> (L.) Raushert	1
<i>Artemisia absintium</i> L.	2	<i>Peucedanum ruthenicum</i> Bieb.	2
<i>A. austriaca</i> Jacq.	2	<i>Phlomis pungens</i> Willd.	1
<i>Astragalus albicaulis</i> DC.	4	<i>Pimpinella tragiunum</i> Vill.	2
<i>A. austriacus</i> Jacq.	2	<i>Plantago lanceolata</i> L.	1
<i>A. onobrychis</i> L.	2	<i>P. media</i> L.	2
<i>Bromopsis riparia</i> (Rehm.) Holub	4	<i>Poa angustifolia</i> L.	4
<i>Bupleum falcatum</i> L.	2	<i>Potentilla arenaria</i> L.	2
<i>Carex praecox</i> Schreb.	3	<i>P. anserina</i> L.	2
<i>Centaurea pseudomaculosa</i> Dobroc.	2	<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	2
<i>C. ruthenica</i> Lam.	2	<i>Reseda lutea</i> L.	2
<i>Cichorium intybus</i> L.	2	<i>Salvia nutans</i> L.	3
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	2	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	2
<i>Crambe tataria</i> Sebeok	2	<i>Seseli tortuosum</i> L.	2
<i>Echium vulgare</i> L.	1	<i>Stachys krynkensis</i> Kotov	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	3	<i>Taraxacum erythrospermum</i> Andr.	1
<i>Eryngium campestre</i> L.	2	<i>T. officinale</i> Wigg.	2
<i>E. planum</i> L.	2	<i>Thalictrum minus</i> L.	1
<i>Euphorbia semivillosa</i> Prokh.	1	<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	2
<i>E. stepposa</i> Zoz et Prokh.	2	<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	2
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	3	<i>Valeriana collina</i> Wallr.	1
<i>Galium aparine</i> L.	2	<i>Verbascum orientale</i> L.	2
<i>G. mollugo</i> L.	1	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	1
<i>G. ruthenicum</i> Willd.	1	<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.	1
<i>Geum urbanum</i> L.	1		
<i>Goniolimon tataricum</i> (L.) Boiss.	2		

Местообитание № 14. Кантемировский район, с. Волоконовка. Меловая корвешка, склон южной и юго-западной экспозиции. ПП – 50-60 %. 23 июля 2008 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Agropyron pecticatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Festuca cretaceae</i> T. Pop. et Proskor.	2
<i>Allium globosum</i> Bieb. ex Redouté	2	<i>F. valesiaca</i> Gaudin	4
<i>Alyssum gymnopodium</i> P. Smirn.	2	<i>Galatella angusticcima</i> (Tausch) Novopokr.	1
<i>A. hirsutum</i> Bieb.	1	<i>Gypsophila altissima</i> L.	2
<i>Artemisia hololeuca</i> M. Bieb. ex Besser	2	<i>Hedysarum grandiflorum</i> Pall.	1
<i>A. salsoloides</i> Willd.	3	<i>Hieracium virosum</i> Pall.	1
<i>Asperula cynanchica</i> L.	2	<i>Hyssopus cretaceus</i> Dubjan.	2
<i>A. tephrocarpa</i> Czen. ex M. Pop. et Chrshan.	2	<i>Lepidium meyeri</i> Claus	2
<i>Astragalus albicaulis</i> DC.	2	<i>Linaria cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	2
<i>A. dasyanthus</i> Pall.	2	<i>Linum ucranicum</i> Czern.	2
<i>A. ucrainicus</i> M. Pop. et Klok.	1	<i>Marrubium praecos</i> Janka	1
<i>Atraphaxis frutescens</i> (L.) C. Koch	1	<i>Matthiola fragrans</i> Bunge	2
<i>Bupleurum falcatum</i> L.	2	<i>Onosma simplicissima</i> L.	1
<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.	2	<i>Pimpinella tragium</i> Vill	2
<i>Centaurea ruthenica</i> Lam.	2	<i>Plantago salsa</i> Pall.	3
<i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.	2	<i>Poa compressa</i> L.	3
<i>Clausia aprica</i> (Steph.) Korn.-Tr.	2	<i>Polygala cretacea</i> Kotov	2
<i>Diplotaxis cretacea</i> Kotov	3	<i>Reseda lutea</i> L.	2
<i>Echinops ruthenicus</i> Bieb.	2	<i>Scrophularia cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	2
<i>Elytrigia inremedia</i> (Host) Nevski	2	<i>Scutellaria supina</i> L.	1
<i>E. tesquicola</i> (Procud.) Klok.	3	<i>Silene cretacea</i> Fisch. ex Spreng.	1
<i>Ephedra distachya</i> L.	1	<i>Taraxacum serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir.	1
<i>Erysimum cretaceum</i> (Rupr.) Schmalh.	2	<i>Teucrium polium</i> L.	1
		<i>Thalictrum minus</i> L.	1
		<i>Thymus calcareus</i> Klok et Shost.	3

Местообитание № 15. Кантемировский район, с. Гартмашевка. Участок разреженной песчаной степи. ПП – 50-60%. 25 июля 2008 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Achillea setacea</i> Waldst. et Kit.	2	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench.	2
<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy	2	<i>Herniaria glabra</i> L.	2
<i>Agropyron pectinatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Hierochloë repens</i> (Host) Beauv.	2
<i>Allium flavescens</i> Bess.	1	<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichenb.	1
<i>Alyssum turkestanicum</i> Regel et Schmalh.	2	<i>Kochia laniflora</i> (S.G. Gmel.) Borb.	2
<i>Amoria montana</i> (L.) Soják	2	<i>Koeleria sabuletorum</i> (Domin) Klok.	4
<i>Anthemis ruthenica</i> Bieb.	2	<i>Leymus ramosus</i> (Lam.) Tzvel.	1
<i>Arabis sagittata</i> (Bertol.) DC.	2	<i>Medicago falcata</i> L.	2
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	2	<i>M. lupulina</i> L.	1
<i>Artemisia campestris</i> L.	1	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	1
<i>A. marschalliana</i> Spreng.	1	<i>Pilosella caespitosa</i> (Dumort.) P.D.Sell et C. West	1
<i>A. scoparia</i> Waldst. et Kit.	2	<i>Plantago lanceolata</i> L.	1
<i>Astragalus falcatus</i> Lam.	2	<i>P. urvillei</i> Opiz	2
<i>A. varius</i> S.G. Gmeel.	2	<i>Poa bulbosa</i> L.	2
<i>Bromus wolgensis</i> Fisch. ex Jacq.	4	<i>Polygonum patuliforme</i> Worosch.	2
<i>Buglossoides arvensis</i> (L.) Johnst.	1	<i>Pulsatilla pratensis</i> (L.) Mill.	2
<i>Carex colchica</i> J. Gay	2	<i>Rumex acetosella</i> L.	2
<i>C. supina</i> Willd. ex Wahlenb.	2	<i>R. thyrsiflorus</i> Fingerh.	1
<i>Centaurea adpressa</i> Lebed.	1	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2
<i>Cerastium semidecandrum</i> L.	2	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	2
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	2	<i>Syrenia cana</i> (Pill. et Mitt.) Neilr.	2
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klásková	2	<i>Thymelea passerina</i> (L.) Coss. et Germ.	2
<i>Chondrilla graminea</i> Bieb.	1	<i>Thymus pallasianus</i> H.Br.	2
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	1	<i>Tragopogon major</i> Jacq.	1
<i>Corispermum declinatum</i> Steph. ex Iljin	2	<i>Trifolium arvense</i> L.	3
<i>Draba murrallis</i> L.	2	<i>Veronica verna</i> L.	1
<i>Eremogone biebersteinii</i> (Schlecht.) Holub	1	<i>Xeranthemum annuum</i> L.	3
<i>Euphorbia gmelinii</i> Steud. ex Kryl.	3		

Местообитание № 16. Эртильский район, с. Большой Самовец. Склон северо-западной экспозиции. Урочище в 300 м. от коммерческого пруда. ПП– 70-80 %. 12 июня 2010 г.

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Agropyron pectinatum</i> (Bieb.) Beauv.	2	<i>Gypsophila paniculata</i> L.	3
<i>Agrostis canina</i> L.	2	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	2
<i>A. gigantea</i> Roth	3	<i>Koeleria delavignei</i> Czern. ex	2
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	3	<i>Domin</i>	
<i>Artemisia absinthium</i> L.	2	<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2
<i>A. austriaca</i> Jacq.	2	<i>Medicago falcata</i> L.	3
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	2	<i>M. romanica</i> Prod.	2
<i>A. onobrychis</i> L.	1	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	2
<i>Bromopsis inermis</i> (Leuss.) Holub	4	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.)	4
<i>Bromus japonicus</i> Thunb.	3	DC	
<i>Campanula patula</i> L.	2	<i>Ononis arvensis</i> L.	1
<i>Carex contigua</i> Hoppe	3	<i>Plantago lanceolata</i> L.	2
<i>Chondrilla juncea</i> L.	2	<i>P. media</i> L.	1
<i>Cichorium intybus</i> L.	2	<i>Poa pratensis</i> L.	3
<i>Cirsium polonicum</i> (Petrak) Iljin	2	<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertn.	1
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	3	<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	1
<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	3	<i>Salvia nutans</i> L.	3
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2	<i>S. tesquicola</i> Klok et Pobed.	3
<i>Daucus carota</i> L.	2	<i>S. verticillata</i> L.	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	2	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	1
<i>Eryngium planum</i> L.	3	<i>Seseli annuum</i> L.	2
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit.	4	<i>Stellaria graminea</i> L.	2
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	2	<i>Teucrium marschallianus</i>	2
<i>Festuca regeliana</i> Pavl.	2	Willd.	
<i>Geranium pratense</i> L.	2	<i>Trifolium pratense</i> L.	2
		<i>Verbascum lychnitis</i> L.	2
		<i>Veronica longifolia</i> L.	2
		<i>Vicia cracca</i> L.	3

Усредненные онтогенетические спектры ЦП модельных видов

Eryngium campestre

ЦП 1							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
124	117	135	27	51	21	13	488
25%	24%	28%	6%	10%	4%	3%	100%

ЦП 2							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
58	40	41	44	59	27	19	288
20%	14%	14%	15%	20%	9%	7%	100%

ЦП 3							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
68	44	72	50	75	34	29	372
18%	12%	19%	13%	20%	9%	8%	100%

ЦП 4							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
14	10	7	5	8	3	2	49
29%	20%	14%	10%	16%	6%	4%	100%

ЦП 5							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
125	70	54	10	49	66	51	425
29%	16%	13%	2%	12%	16%	12%	100%

E. planum

ЦП 1							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
355	307	266	174	201	189	73	1565
23%	20%	17%	11%	13%	12%	5%	100%

ЦП 2							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
189	100	156	114	87	56	38	740
26%	14%	21%	15%	12%	8%	5%	100%

ЦП 3							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
113	77	187	49	83	76	50	635
18%	12%	29%	8%	13%	12%	8%	100%

ЦП 4							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
173	139	145	72	93	60	44	726
24%	19%	20%	10%	13%	8%	6%	100%

ЦП 5							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
105	81	46	60	75	32	16	415
25%	20%	11%	14%	18%	8%	4%	100%

Salvia nutans

ЦП 1							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
144	99	119	93	150	117	83	805
18%	12%	15%	12%	19%	15%	10%	100%

ЦП 2							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
402	355	317	202	298	163	121	1858
22%	19%	17%	11%	16%	9%	7%	100%

ЦП 3							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
214	201	397	185	214	117	99	1427
15%	14%	28%	13%	15%	8%	7%	100%

ЦП 4							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
207	156	130	94	77	58	43	765
27%	20%	17%	12%	10%	8%	6%	100%

ЦП 5							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
185	140	131	87	103	90	71	807
23%	17%	16%	11%	13%	11%	9%	100%

S. verticillata

ЦП 1							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
144	107	93	113	164	76	39	736
20%	15%	13%	15%	22%	10%	5%	100%

ЦП 2							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
249	134	101	163	188	209	83	1127
22%	12%	9%	14%	17%	19%	7%	100%

ЦП 3							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
136	71	95	81	98	129	51	661
21%	11%	14%	12%	15%	20%	8%	100%

ЦП 4							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
115	163	110	83	137	95	47	750
15%	22%	15%	11%	18%	13%	6%	100%

ЦП 5							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
89	57	43	46	77	58	38	408
22%	14%	11%	11%	19%	14%	9%	100%

Pimpinella tragium

ЦП 1							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
7	23	29	40	59	31	9	198
4%	12%	15%	20%	30%	16%	5%	100%

ЦП 2							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
143	214	183	109	144	127	89	1009
14%	21%	18%	11%	14%	13%	9%	100%

ЦП 3							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
113	172	153	117	207	81	39	882
13%	20%	17%	13%	23%	9%	4%	100%

ЦП 4							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
213	156	131	99	118	100	73	890
24%	18%	15%	11%	13%	11%	8%	100%

ЦП 5							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
188	130	154	146	109	64	56	847
22%	15%	18%	17%	13%	8%	7%	100%

Phlomis pungens

ЦП 1							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
9	14	22	8	12	7	3	75
12%	19%	29%	11%	16%	9%	4%	100%

ЦП 2							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
37	21	12	8	7	5	3	93
40%	23%	13%	9%	8%	5%	3%	100%

ЦП 3							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
31	12	6	6	3	1	0	59
53%	20%	10%	10%	5%	2%	0%	100%

ЦП 4							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
40	48	13	5	11	3	9	129
31%	37%	10%	4%	9%	2%	7%	100%

ЦП 5							
j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма
39	16	24	7	9	6	6	107
36%	15%	22%	7%	8%	6%	6%	100%

Поливариантность хода онтоморфогенеза стержнекорневых видов



1. 2. 3.
Рис.1. Развитие особей *Trifolium arvense* (1), *Melandrium album* (2) и *Melilotus albus* (3) по первому и второму типу онтоморфогенеза



1. 2. 3.



4. 5.
Рис 2. Фазы первичного и рыхлого куста в БЖЦ *Pulsatilla patens* (1,2), *P. pratensis* (3), *Pimpinella tragium* (4), *Plantago salsa* (5)



1. 2. 3.
Рис. 3. Фаза рыхлого куста в БЖЦ разных видов: *Oxytropis pilosa* (1), *Gypsophila paniculata* (2), *Cephalaria uralensis* (3)



1. 2. 3.
Рис. 4. Различные типы прохождения БЖЦ особями *Salvia nutans* (1 – фаза рыхлого куста; 2 – фаза кустящейся партикулы) и *S. verticillata* (3 – частичная поздняя неспециализированная дезинтеграция старых генеративных особей)



1. 2.
Рис. 5. Различные типы прохождения БЖЦ особями *Helichrysum arenarium*: 1 – рыхлый куст (IV тип, 3 вариант), 2 – кустящаяся партикула (IV тип, 4 вариант)

Популяционные локусы, образовавшиеся благодаря перемещению надземных побегов особей «перекати-поле».



1. – *Eryngium campestre*



2. – *Gypsophila paniculata*



3. – *Phlomis pungens*

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. Краткий очерк природных условий Воронежской области . . .	10
1.1. Географическое положение, геологическое строение и рельеф . . .	10
1.2. Климат	15
1.3. Почвы	16
1.4. Растительный покров	18
ГЛАВА 2. Объекты и методы исследования	22
2.1. Объекты исследования	22
2.2. Методы исследования	27
ГЛАВА 3. Биоморфологический и систематический анализ стержне- корневых травянистых растений Воронежской области	31
3.1. Оценка структурного разнообразия травянистых растений	31
3.2. Классификационная схема и характеристика основных типов биоморф	54
3.3. Аннотированный список стержнекорневых видов Воронеж- ской области	72
3.4. Таксономическая структура стержнекорневых травянистых растений	112
ГЛАВА 4. Большой жизненный цикл и поливариантность развития осо- бей в онтогенезе	119
4.1. Становление жизненной формы в онтогенезе поликарпиче- ских стержнекорневых травянистых растений	125
4.2. Онтоморфогенез и онтогенетические состояния монокарпи- ческих стержнекорневых травянистых растений	173
4.3. Типы онтоморфогенеза стержнекорневых травянистых расте- ний Воронежской области	201
ГЛАВА 5. Организация популяций видов стержнекорневой биоморфы .	210
5.1. Онтогенетическая структура	211
5.2. Виталитетная структура	245
5.2.1. Размерная дифференциация особей	248
5.2.2. Оценка жизнестойкости ценопопуляций	255
5.3. Особенности пространственного размещения особей	274
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	290
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	292
ПРИЛОЖЕНИЕ	339

Научное издание

Е. М. Олейникова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ
СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ
ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Монография

Публикуется в авторской редакции
Компьютерная верстка И.А. Остапенко

Подписано в печать 18.07.2014. Формат 60×84¹/₁₆
Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Бумага офсетная. П. л. 21,0. Тираж 500 экз. Заказ № 10341

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего профессионального образования
«Воронежский государственный аграрный университет
имени императора Петра I»

Типография ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ
394087, г. Воронеж, ул. Мичурина, 1