

Министерство общего и профессионального образования
Российской Федерации

МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ
АТЛАС
ЛЕКАРСТВЕННЫХ
РАСТЕНИЙ

Йошкар-Ола, 1997

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

Редакционная коллегия: *д.б.н. Н.В. Готов, к.б.н. Э.В. Шестакова, С.Е. Королев.*

Рецензенты: *к.б.н., доцент Макарова О.А., к.б.н., доцент Файзуллина С.Я.*

Атлас печатается при частичной поддержке грантов РФФИ и Министерства образования “Ноосфера и устойчивое развитие”, “Обобщение материалов по изучению онтогенеза...”.

Печатается по решению редакционно-издательского совета МарГУ.

**О59 Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие - Йошкар-Ола, МарГУ, 1997, 240с.
ISBN 5-230-000497-5**

Онтогенетический атлас лекарственных растений включает описания онтогенезов 33 видов цветковых растений и 1 лишайника. Во введении даны современные теоретические представления об онтогенезе и поливариантности развития растений. Для каждого объекта приводится краткая биоморфологическая характеристика, диагнозы и рисунки всех онтогенетических состояний, включая семена или нераскрывающиеся плоды, сведения об использовании в качестве лекарственных средств, правила ограничения сборов в нарушенных популяциях и сообществах.

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

О 3704020000-041 Без объявл.
6N(03)-97

ББК 42

ISBN 5-230-000497-5

© Марийский государственный университет, 1997

ВВЕДЕНИЕ

В последнюю четверть XX века во всем мире неизмеримо возросло применение лекарственных растений. Преимуществом фитопрепаратов является их относительно малая токсичность и возможность длительного использования вследствие отсутствия коммулятивного эффекта. Однако широко распространенные в различных странах, в том числе и в России, промышленные посадки лекарственных растений не могут полностью обеспечить потребности фармацевтической промышленности и медицины в полноценном лекарственном сырье. Поэтому рациональное использование их природных популяций становится все более актуальным. В то же время ограниченность растительных ресурсов и ухудшающееся состояние природных экосистем при все возрастающих антропогенных нагрузках должны определить новую стратегию экологического контроля, правил эксплуатации и охраны популяций лекарственных растений.

В настоящее время для разработки теоретических основ экологического мониторинга, оценки состояния возобновляемых биологических ресурсов необходимы более глубокие знания о популяционной жизни растений. Это невозможно без популяционно-онтогенетического аспекта изучения неоднородности популяций лекарственных растений.

Именно такой подход развивается в России с середины XX века. Его основоположниками - профессорами Т.А. Работновым (1945, 1949, 1950а, б, 1974) и А.А. Урановым (1967, 1975) - сформулирована концепция дискретного описания индивидуального развития и онтогенетической гетерогенности популяции растений. Их ученики разработали алгоритмы выделения онтогенетических состояний растений разных биоморф (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Диагнозы и ключи онтогенетических состояний, 1980, 1983а, б, 1987, 1989; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Gatzuk et al., 1980; The population structure of vegetation, 1985).

Развитие популяционно-онтогенетического направления показало, что глубокое изучение популяционной жизни растений и анализа гетерогенности их популяций невозможно без подробного описания полного онтогенеза особей или рамет.

Онтогенез - индивидуальное развитие организма. Это наиболее распространенная общебиологическая трактовка, уточняемая и дополняемая разными авторами (Левин, 1963, 1964; Гупало, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973; Скрипчинский, 1977).

Достаточно часто эмбриологи и физиологи животных считают, что онтогенез - это период становления организма до его зрелости, а этапы жизни взрослого организма остаются за пределами онтогенеза и составляют постонтогенетический (постэмбриональный период).

Очевидно, различие подходов зоологов и ботаников определяется спецификой объектов исследования, разными принципами их организации (Бигон и др. 1989). Первый принцип организации - унитарный - типичен для большинства животных. Унитарные организмы подвижны, их развитие и рост прекращаются во взрослом состоянии.

Поэтому объектом изучения всегда является особь (индивид), онтогенез которой можно назвать простым (Левин, 1961).

Второй принцип организации особей - модулярный - реализуется у растений, грибов и некоторых животных (губки, гидроиды, кораллы, мшанки), для которых характерна метамерность, полярность строения и неограниченность ростовых процессов (Ценопопуляции растений, 1988; Заугольнова и др., 1988). Следствием этого является модульная структура тела с относительной автономностью отдельных его частей (структурных модулей - Harper, 1977), а также потенциальной возможностью их отделения и дальнейшего существования в виде самостоятельных рамет (Harper, 1977) или партикул. Каждая рамета обладает своей индивидуальной жизнью, включающей последовательность генетической программы развития. Тогда совокупность этапов развития генеты составляет сложный онтогенез (Левин, 1961). Поэтому традиционная трактовка онтогенеза как индивидуального развития одной особи применима у растений лишь к организмам, неспособных к вегетативному размножению.

Если попытаться охватить все многообразие модулярных организмов, то можно принять следующее определение онтогенеза: **п о л н ы й онтогенез - это генети-чески обусловленная по**

льная последовательность всех этапов развития одной особи или ряда поколений особей от зиготы или любой диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах вследствие старения (Жукова, 1983).

Это совпадает с представлениями о большом жизненном цикле (Смелов, 1947) или о полном развитии генеты (Бигон и др., 1989). В случае более раннего отмирания особи или возникновения ее из вегетативной диаспоры (раметы) онтогенез будет неполным.

Сокращенным следует считать онтогенез особи (или раметы), в течение которого возможен пропуск онтогенетических состояний или целых периодов.

Термин "частный онтогенез" целесообразнее использовать для обозначения онтогенеза отдельных органов: побега, парциального куста, листа и т.д.

В ходе онтогенеза происходит рост и развитие организма, в определенной последовательности совершаются биохимические, физиологические и морфологические процессы. Онтогенетические или возрастные изменения включают все аспекты развития особей и рамет: 1) энергетические и обменные процессы; 2) гистогенез и органогенез; 3) разрастание и дезинтеграция; 4) воспроизведение и размножение; 5) старение и омоложение.

В XX веке как в отечественной (Морозов, 1903, цит. по Морозов, 1931; Гордягин, 1921; Пошкурлат, 1941; Работнов, 1945), так и в зарубежной литературе (Watt, 1947; Harper, 1967; Silvertawn, 1982 и др.) независимо друг от друга были предприняты многочисленные попытки подразделения онтогенеза. В 1950 году Т.А. Работнов предложил более подробную периодизацию онтогенеза растений.

Дальнейшие работы в этом направлении (Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции растений 1976, 1977, 1988; Жукова 1983, 1988, 1995; Смирнова 1987; Заугольнова с соавт., 1988) детализировали и дополнили периодизацию онтогенеза: обоснована возрастная неравноценность особей в популяциях растений разных биоморф, введено подразделение генеративного периода на молодое, средневозрастное и старое генера-

тивные состояния, а в постгенеративном периоде выделены отмирающие растения (sc).

Одновременно А.А. Урановым (1975) предложены индексы состояний, обозначаемые первыми буквами их латинских названий. Используя оригинальный подход в измерении биологического времени, А.А. Уранов рассчитал условную "цену" каждого возрастного или онтогенетического состояния как относительную долю поглощенной энергии к данному этапу онтогенеза (таблица 1).

В 1991 году Э.В. Шестаковой было описано еще одно состояние — скрытогенеративное (g_0).

В монографии "Ценопопуляции растений" (1976) возрастное (онтогенетическое) состояние особи рассматривается как определенный этап онтогенеза растения, отличающийся специфическим физиолого-биохимическим состоянием, наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков, определенным положением особи в пространстве и особым взаимоотношением со средой. Каждый этап онтогенеза характеризует биологический возраст особи.

**Периодизация полного онтогенеза растений
(Уранов, 1975, с дополнениями)**

Периоды	Возрастное состояние	Индексы	Возраст- ность
I. Латентный	1. Семя или нераскрывающийся односемянной плод	se	0,0025
II. Прегенеративный (виргинильный)	2. Проросток	p	0,0067
	3. Ювенильное	j	0,0180
	4. Имматурное	im	0,0474
	5. Виргинильное (молодое вегетативное)	v	0,1192
III. Генеративный	6. Скрытогенеративное	go	
	7. Молодое (раннее генеративное)	g1	0,2700
	8. Средневозрастное (зрелое генеративное)	g2	0,5000
	9. Старое (позднее генеративное)	g3	0,7310
IV. Постгенеративный (сенильный)	10. Субсенильное	ss	0,8808
	11. Сенильное	s	0,9529
	12. Отмирающее растение	sc	0,9819

Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производится на основании комплекса качественных признаков (Уранов, 1967, 1975). Наиболее существенными из них являются следующие: способ питания (связь с семенем), наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и способность особей к семенному или вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и

отмирания, степень сформированности у особи основных признаков биоморфы. В данном случае, вслед за И.Г. Серебряковым (1964), Т.И. Серебряковой (1972, 1981) и другими исследователями, жизненная форма (биоморфа) определяется по взрослым особям. Окончательное становление жизненной формы наблюдается в разных возрастных состояниях: от V до g2 (редко - g3). В ряде случаев завершение формирования жизненной формы уже в виргинильном состоянии объясняется тем, что появление генеративных органов не всегда изменяет габитус особи. Иногда окончательное становление жизненной формы может задержаться до середины или даже до конца генеративного периода, если на всем его протяжении возможны новообразования (формирование плагиотропных побегов разрастания, переход к партикуляции и др.).

Ниже приводятся наиболее общие качественные признаки онтогенетических состояний для растений разных биоморф, несколько видоизмененные по сравнению с тем, как они были сформулированы А.А. Урановым (1975) и во введении к монографии "Ценопопуляции растений" (Жукова с соавт., 1976):

1. Семена (se) или невскрывающиеся односемянные плоды: орешки, семянки и др. - находятся в состоянии первичного покоя; морфологические характеристики видоспецифичны.

2. Проростки (p) - смешанное питание (за счет веществ семени и собственной ассимиляции первых листьев); наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) корня и побега; сохранение связи с семенем.

3. Ювенильные растения (j) - простота организации, сохранение некоторых зародышевых структур (корня, побега); потеря связи с семенем; как правило, отсутствие семядолей; несформированность признаков и свойств, присущих взрослым растениям. Наличие листьев иной формы и расположения, иной тип нарастания и ветвления побегов и корней, чем у взрослых особей.

4. Имматурные растения (im) - наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных растений к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа, появление отдельных взрослых черт в структуре побегов, начало ветвления, одновременное сохранение отдельных элементов первичного побега.

5. Виргинильные растения (v) - появление основных черт, типичных для данной жизненной формы. Растения имеют характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему. Генеративные органы еще не сформир-

рованы, процессы отмирания почти не выражены, за исключением сезонной смены моно-дициклических побегов и гибели небольшого числа корней (иногда главного, чаще - боковых или придаточных).

6. Скрытогенеративные растения (g_0) - по морфологическим признакам сходны с виргинильными, но в их почках уже закладываются генеративные органы (цветки или соцветия); в ряде случаев обнаружены специфические, макроморфологические признаки состояния; степень расчленения листа, край листа и др. (Шестакова, 1991). Если они отсутствуют и нет возможности проверить наличие генеративных почек, то скрытогенеративное состояние не выделяется, хотя фактически оно всегда наличествует хотя бы в течение очень короткого временного интервала.

7. Молодые генеративные растения (g_1) - появление первых генеративных органов. В некоторых случаях окончательное формирование взрослых структур: более крупных побегов, листьев и биоморфы в целом. Преобладание процессов новообразования над отмиранием.

8. Средневозрастные растения (g_2) - уравнивание процессов новообразования и отмирания побегов и корней. Максимально выраженные для конкретных экологических условий показатели биомассы, семенной продуктивности, морфологических параметров, наличие отмерших побегов, листьев, корней, участков дерновин и т.д.

9. Старые генеративные растения (g_3) - преобладание процессов отмирания над процессами новообразования, резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов корне- и побегообразования. В некоторых случаях - упрощение жизненной формы, выражающееся в ослаблении или потере способности к образованию побегов разрастания: увеличение количества отмерших побегов, корней и других органов.

Нередко в популяциях растений регистрируются перерывы в цветении и тогда среди генеративных растений встречаются временно (в данном году) нецветущие молодые, средневозрастные и старые генеративные особи, для которых целесообразно ввести соответствующие индексы g_{1v} , g_{2v} и g_{3v} . Эти группы четко выделяются по остаткам ("пенькам") прошлогодних генеративных побегов, по рубцам от них при отступении генеративных побегов в текущем году.

10. Субсенильные растения (ss) - резкое преобладание процессов отмирания над новообразованием, отсутствие генеративных побегов, возможное упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа

нарастания (или в потере способности к ветвлению), вторичное появление листьев переходного (имматурного или ювенильного) типа; накопление отмерших частей растения.

11. Сенильные растения (s) - преобладание отмерших и прекративших рост частей растения. Предельное упрощение жизненной формы, вторичное появление некоторых ювенильных черт организации (формы листьев, характер побегов и др.). В некоторых случаях - полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.

12. Отмирающие растения (sc) - завершающий этап полного онтогенеза растений, отсутствие живых надземных побегов, сохранение спящих почек, немногих живых корней и подземных побегов. Описаны для немногих изученных видов из-за трудности их обнаружения.

Таким образом, полный онтогенез многолетних растений включает 12 онтогенетических состояний, к которым могут добавиться 3 группы временно нецветущих элементов. Для монокарпиков, включая однолетники, полный онтогенез завершается генеративным периодом, постгенеративный отсутствует. Поэтому число онтогенетических состояний у малолетников равно 9 (6). В этом случае генеративный период подразделяется только на g_0 и g состояния, а далее у генеративных растений выделяют фазы.

У некоторых видов растений при замедленном развитии особей в прегенеративном периоде целесообразна более дробная периодизация онтогенеза и выделение в пределах некоторых онтогенетических состояний 2-3 подгрупп, отличающихся четкими морфологическими маркерами. Так, в приведенном в настоящем атласе описании онтогенезов полукустарничка *Rubus arcticus* L. выделены 2 подгруппы имматурных (im_1 и im_2 состояния), характеризующиеся различным расчленением листовых пластинок, а у многолетнего монокарпика *Sesili libanotis* (L.) Koch. описаны 3 подгруппы виргинильных растений (v_1 , v_2 , v_3), отличающиеся степенью расчленения сегментов листа, числом пар сегментов, наличием и количеством листовых рубцов на корневище и его толщиной (Былова, 1983).

Непрерывность процессов морфогенеза и варьирование в различных экологических ситуациях темпов развития особей определяют появление промежуточных онтогенетических состояний, сочетающих признаки соседних этапов онтогенеза. Так, в засушливые годы ускоренный темп развития особей *Plantago major* ssp. *pleiosperma* Pilger приво-

дит к быстрому переходу растений в генеративное состояние и появлению зацветающих имматурных и даже ювенильных особей.

Вероятно, в этом случае целесообразно использовать двойные индексы: $g1-(j)$, $g1-(im)$, подчеркивая этим своеобразие их морфологической структуры и неоднородность группы молодых генеративных растений (рис. 18б).

Для характеристики возрастных состояний особей, выделенных на основании качественных морфологических признаков, в онтогенетических исследованиях используют ряд дополнительных количественных признаков (морфологических, анатомических, физиологических).

Наиболее часто определяют число, размеры, площадь и биомассу отдельных частей (органов и тканей) или особей в целом.

Биометрические показатели, характерные для определенного возрастного состояния, изменяются как во времени (погодичная изменчивость в пределах одного ценоза), так и в разных эколого-географических условиях и при разном хозяйственном использовании ценозов (Воронцова, 1967; Жукова, Ермакова, 1967, 1985; Ермакова, 1984, 1976; Заугольнова и др., 1976, 1991; Жукова, 1980а, б; 1983а-г; 1985, 1988, 1995; Zhukova, Vedernikova 1993).

В отличие от качественных признаков биометрические показатели на протяжении онтогенеза изменяются непрерывно. Изменения большинства из них описываются одновершинной кривой, максимум которой довольно часто приходится на средневозрастное генеративное состояние.

Для некоторых биометрических показателей максимум может смещаться в диапазоне от v до $g3$ состояния. Часть признаков, отражающих старение особи, изменяется по типу логистической кривой.

Одновременно статистически значимые отличия биометрических показателей молодых и средневозрастных генеративных растений могут свидетельствовать о генетической гетерогенности местной (локальной) популяции данного вида.

В настоящее время изучение физиологических показателей наряду с морфологическими все чаще используется для диагностики возрастных состояний растений.

Прежде всего, морфометрические показатели дают возможность судить об изменении интенсивности ростовых процессов в онтогенезе растений, а также оценить динамику роста побегов и корней. Учет изменений интенсивности фотосинтеза, водного режима и дыхания, активно-

сти отдельных окислительно-восстановительных ферментов, содержания пигментов, витаминов, флавоноидов и др. дает более детальную характеристику онтогенетических состояний растений. Начало этому направлению было положено в работах учеников А.А. Уранова - А.М. Быловой и Н.П. Грошевой (1973), которые получили прямые количественные данные об изменении интенсивности биохимических процессов в онтогенезе, в частности, о содержании РНК и белкового азота у особой *Seseli libanotis* (L.) Koch в разных возрастных состояниях.

На кафедре ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ были составлены физиологические характеристики различных онтогенетических состояний *Calendula officinalis* (Жукова, Воскресенская, Грошева, 1995), *Chelidonium majus* (Пигулевская, Скочилова, 1995), *Plantago major* (Пигулевская, 1991), *Polemonium coleruleum*, *Valeriana officinalis* и др. лекарственных растений.

Таким образом, современная периодизация полного онтогенеза растений позволяет рассматривать онтогенетические состояния как узловые моменты развития, отличающиеся особенностями морфогенеза, определенными отношениями новообразования и отмирания, морфологическими маркерами, спецификой физиолого-биохимических процессов.

Однако сложность природных явлений, в том числе индивидуально-го развития, не укладывается в рамки статических представлений об онтогенетических состояниях. Уже в популяционных работах 70-х годов для некоторых видов степных, луговых и лесных растений (*Artemisia lerchiana* Web. ex Stechn., *Galium ruthenicum* Willd, *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, *Medicago falcata* L., *Phleum pratense* L., *Tilia cordata* L. и др.) были обнаружены различные модификации онтогенетических состояний (Снаговская, 1965; Матвеев, 1975; Григорьева с соавт., 1977; Воронцова, Заугольнова, 1978; Чистякова, 1978; Жукова, 1979). Это явление получило название многовариантности, мультивариантности, поливариантности развития (Сабинин, 1963; Ценопопуляции растений, 1976). Основные причины, лежащие в основе огромной пластичности растительных организмов - их модулярная организация, неограниченный рост, прикрепленный образ жизни и мультипотентность меристематических клеток (Заугольнова, Жукова, Шорина, 1988). Все эти свойства реализуются у растений в широком наборе структурных единиц (модулей, или фитомеров), в их разнообразных сочетаниях у разных биоморф, в неодинаковой скорости их формирования и длительности жизни. Поэтому для каждого онтогенетического состояния особой любого вида может существовать в меняющихся экологических условиях широкий диапазон

варьирования структурной организации, жизненности, способов размножения и темпов развития.

Наличие поливариантности развития создает известные трудности при описании онтогенеза, при выделении признаков-маркеров для отдельных его этапов, классов виталитета и других подгрупп.

В настоящее время предложена классификация разных проявлений поливариантности онтогенеза, выделены 2 надтипа и 5 ее типов: А - структурный (типы: размерный, морфологический, способов размножения); Б - динамический (типы: ритмологический и временной, или по темпам развития (Жукова, 1986, 1988, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991; Заугольнова с соавт., 1988). Для характеристики размерной поливариантности нужны детальные морфометрические показатели каждого онтогенетического состояния. В пределах каждой возрастной группы это позволит выявить особи и рамы разных классов жизненности. Жизненное состояние, жизненность (виталитет) - это характеристика степени процветания особи в ценозе и перспектив ее дальнейшего развития (Гатцук, Ермакова, 1987). Оно проявляется в мощности вегетативных и репродуктивных органов (размерная поливариантность), в устойчивости к неблагоприятным воздействиям.

Последнее зависит от способности к регенерации и поэтому определяется размером и числом жизнеспособных почек, придаточных побегов и корней. В онтогенетических группах прегенеративного и постгенеративного периодов обычно выделяют 2-3 класса жизненности, в генеративном - от 3 до 8 (Уранов, 1960; Воронцова, 1967; Ермакова, 1987). Размерная поливариантность в пределах каждой онтогенетической группы позволяет выявить различные пути онтогенеза при разных уровнях жизненности. Впервые это было предложено для анабазиса безлистного, овсяницы луговой, хохлатки полой, ясеня обыкновенного (Ценопопуляции растений, 1976). В дальнейшем в экосистемах Украинских Карпат для ценопопуляций белоуса торчащего, ожики лесной, подбельника альпийского, сальдонеллы венгерской установлены четкие корреляции между уровнем жизненности особей этих видов и длительностью полного онтогенеза или отдельных его этапов (Малиновский с соавт., 1984).

Еще более многочисленны примеры морфологической поливариантности. В монографиях И.Г. Серебрякова "Экологическая морфология растений" (1964) и Т.С. Серебряковой "Морфогенез и жизненные формы злаков" (1971) дан огромный фактический материал о многообразии морфологических структур древесных и травянистых растений. В настоящее время предпринята попытка классификации различных проявлений

морфологической поливариантности у растений, выделены основные модусы морфологической изменчивости (Жукова, 1995) - таблицы 2, 3.

Морфологическая поливариантность вегетативной сферы

Модусы преобразований	Проявления и объекты	Этапы онтогенеза	Спонтанная частота, (%) <u>Макс. известная частота</u>
1	2	3	4
I. Смена алгоритмов дифференциации конуса нарастания			
разрастание элементов метамера	изменение формы пластинки листа (<i>Plantago major</i> L.)	v-g1-g3-ss	<u>3.0-5.0</u> 90
	изменения края пластинки листа (<i>Plantago major</i> ssp. <i>pleiosperma</i>)	im-g1-g3-ss	<u>1-3</u> до 50
растяжение элементов метамера	столоно-розеточные побеги (<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv., <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> L.)	g1-g3-ss	<u>1-2</u> 80
	Плагитропная часть стрелки (<i>Plantago major</i> ssp. <i>pleiosperma</i>)	g1-g3	<u>3-5</u> 78
срастание метамеров и их элементов	листьев и стеблевой части побега (<i>Plantago major</i> L.)	g1-g3	<u>1-2</u> -
изменение числа элементов метамера	увеличение числа листьев в узле (<i>Valeriana officinalis</i> L.)	v-g1-g3	<u>2.8-4.5</u> 34.8
	увеличение числа сегментов листа или долей (<i>Achillea millefolium</i> L.)	v-g1-g3	- до 80 <u>1-2</u> до 30
увеличение числа метамеров	моно -> ди-> полициклические побеги (<i>Poa annua</i> L., <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.)	j-g1-g3	<u>5.0</u> 90
редукция органов, метамеров или их элементов	редукция главного корня (<i>Inula britannica</i> L.)	im-v-g1-g3-s	<u>1-3</u> 70
	Превращение поли-> ди- или моноциклические побеги (<i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Festuca pratensis</i> Huds.)	p-g1-g3-ss	<u>3.0-4.0</u> 70
сохранение редуцируемых органов	сохранение главного корня до конца онтогенеза (<i>Plantago major</i> L.)	p-s	- до 80

1	2	3	4
II. Изменение числа точек роста побегов и корней			
увеличение числа элементов	образование дополнительных розеточных побегов придаточных почек (Plantago major L.)	v-g1-g3	$\frac{2.0}{40}$
	появление корневых систем смешанного типа (Inula britannica L.)	im-v1-g3-g-s	$\frac{3.0}{10-15}$
	формирование полицентрических систем у моноцентрических видов (Inula britannica L.)	v-g1-g3-ss	$\frac{1.0}{70}$

Таблица 3

Морфологическая поливариантность развития генеративной сферы травянистых растений

Модусы преобразований	Проявления и объекты	Этапы онтогенеза	Спонтанная частота
1	2	3	4
I. Смена алгоритмов дифференциации конуса нарастания			
разрастание элементов метамера	превращение тычинок в стаминодии и лепестки; превращение прицветников в ассимилирующие листья (Plantago major L.)	g1-g2	$\frac{0.1-1.0}{3}$
растяжение элементов метамера	превращение простого колоса в кисть или метелку (Plantago major L.)	g1-g2-g3	$\frac{0.3-1.0}{70}$
срастание метамеров или их элементов	срастание цветоножек, чашелистиков, лепестков и тычинок (Lysimachia nummularia L.)	g1-g2-g3	$\frac{1.0-2.8}{12-14}$
увеличение числа элементов и числа метамеров	увеличение числа семязачатков (Plantago major ssp. pleiosperma) чашелистиков, лепестков, тычинок, пыльников (Lysimachia nummularia L.)	g1-g2-g3	$\frac{0.1}{1-2}$
	двойной венчик (Lysimachia nummularia L.) появление дополнительной тычинки	g1-g2	$\frac{3.2}{12}$

1	2	3	4
редукция ме-тамеров или их элементов	редукция осей 2-3 порядка в соцветии (<i>Valeriana officinalis</i> L.)	g1-g2-g3	$\frac{1,0-2,0}{15}$
видоизмененные генеративных органов	мужская стерильность (<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.);	g1-g3	$\frac{0,1}{100}$
	отсутствие сформированных семян (<i>Valeriana officinalis</i> L.);	g1-g2	$\frac{4}{100}$
	появление дополнительной тычинки (<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.)	g1	$\frac{0,1}{100}$
II. Изменение числа точек роста побегов			
увеличение	увеличение числа генеративных побегов (<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	g1-g3	$\frac{1,0-2,5}{\text{до } 90}$
уменьшение	сокращение числа генеративных побегов (<i>Achillea millefolium</i> L.);	g1-g3	$\frac{3-5}{20-30}$
	сокращение числа соцветий (<i>Achillea millefolium</i> L.)	g1-g3	$\frac{-}{50-70}$

Приведенные в таблицах 2 и 3 примеры показывают, что побеговые и корневые системы растений обладают достаточно высокой степенью лабильности в каждом онтогенетическом состоянии в пределах одной или разных ценопопуляций. В крайних проявлениях это приводит к формированию тератов или нескольких вариантов биоморфы у взрослых особей одного вида и как результат — к нескольким вариантам онтогенеза.

Поливариантность размножения обеспечивает дополнительные способы вегетативного размножения, а иногда и разную степень омоложения диаспор на некоторых этапах онтогенеза в различных экологических ситуациях.

Ритмологическая поливариантность проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей одной ценопопуляции или в разных локальных популяциях. Исследования Н.В. Глотова с сотрудниками и М.М. Паленовой (Глотов, 1983; Паленова, 1991, 1993) показали, что постоянный сдвиг сроков цветения может быть обусловлен генетически и является стабилизирующим фактором для сохранения самоподдержания ценопопуляций при неблагоприятных воздействиях.

Наблюдения за маркированными растениями в искусственных и природных популяциях позволили выявить высокую вариабельность скорости индивидуального развития особей семенного и вегетативного происхождения. Это пятый, наименее изученный тип - временной поливариантности или поливариантности по темпам развития, представленной в каждый конкретный момент следующими классами: 1) нормально развивающиеся растения; 2) ускоренно развивающиеся растения; 3) растения с замедленным развитием; 4) растения в состоянии вторичного покоя; 5) растения с реверсией развития (омоложение); 6) растения, в онтогенезе которых пропущены один или несколько этапов. Возможно, одним из проявлений этого класса поливариантности можно считать и квазисенильность (Работнов, 1974; Смирнова, с соавт., 1984).

Возможные сочетания разных темпов развития на протяжении онтогенеза одной особи обеспечивают существование разных путей онтогенеза, расширяют адаптационные возможности популяции, определяют ее постоянную гетерогенность, а, следовательно, и ее устойчивость.

Вычислительные эксперименты на ЭВМ, проведенные с помощью дискретных алгоритмических моделей (Жукова, Комаров, 1990, 1991) показывают, что исключение из популяций растений с замедленным или ускоренным развитием приводит ее в ряде случаев в критическое состояние.

Таким образом, каждая онтогенетическая группа гетерогенна и может включать разнообразные подгруппы: виталитетные, биоморфологические, ритмологические, по темпам развития, способам разложения, а в некоторых случаях по физиологическим и биохимическим характеристикам, еще реже у растений - по половым признакам.

Однако многочисленные исследования онтогенеза более чем у 400 видов цветковых растений позволяют утверждать, что в большинстве случаев существует более распространенный, модальный путь онтогенеза и многочисленные дополнительные пути, обусловленные, главным образом, динамической или морфологической поливариантностью развития. Один из наиболее ярких примеров - сокращенный онтогенез одно-малолетников, реже - многолетних травянистых растений, связанный с ускоренным развитием в прегенеративном периоде.

В результате этого часть элементов не проходят *im*- или *v*- состояния (иногда то и другое). В этом случае особи с морфологическими признаками имматурных или даже ювенильных растений могут зацвести.

Подобный ход онтогенеза описан для *Plantago major* (Жукова с соавторами, 1996 б; рис. 18 б). Дальнейшая судьба таких растений может быть различна: либо они погибают, либо переходят в типичное g2 состояние, либо становятся сразу субсенильными или даже сенильными, а иногда уходят в состояние вторичного покоя.

Длительные наблюдения в ценопопуляциях травянистых растений позволили выделить следующие нетипичные варианты онтогенеза (таблица 4).

Таблица 4

Типы динамической поливариантности онтогенеза

Типы онтогенеза	Последовательность этапов
Нормальная последовательность	se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
Задержка развития	se-p-j-j-j-im-v-g0-g1-g2-g2-g3-ss-s-sc-x
Ускорение развития при пропуске состояний - прегенеративного периода - генеративного периода - трех периодов	se-p-j-im-/-g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x se-p-j-//g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x se-p-j-im-/-g0-g1-/-g3-ss-s-sc-x se-p-j-/-g0-g1-/-g3-ss-/-x
Реверсии (омоложение) - короткие (неглубокое омоложение) - средние (глубокое омоложение) - длинные (еще более глубокое омоложение)	se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-g3-ss-s-sc-x se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-g1-g2-g3-ss-s-sc-x se-p-j-im-g0-g1-g2-g3-ss-j-im-v-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
Вторичный покой в периодах - прегенеративном - генеративном - постгенеративном - в двух периодах	se-p-j-im-o-g1-g2-g3-ss-s-sc-x se-p-j-im-v-g0-g1-o-g3-ss-s-sc-x se-p-j-im-v-g0-g1-g2-g3-ss-o-s-x se-p-j-im-o-g1-g2-o-g3-ss-s-sc-x

Примечание: o - состояние вторичного покоя; x - отмирание, / - пропуск

Вероятно, к пропуску и сокращению отдельных состояний и периодов онтогенеза приводит воздействие различных абиотических факторов (засуха, влияние гербицидов, применение высоких доз минеральных удобрений и др.) или биотических факторов: внутривидовая и межвидовая конкуренция.

К настоящему времени в разных фитоценозах умеренного климата получены данные по онтогенезу более 400 видов растений, их описания

приводятся в отдельных статьях, отчасти собранных в серии изданий МГУ им. М.В. Ломоносова, МГПИ им. В.И. Ленина и других (Биологическая флора Московской области, М., Т. I-XII, 1974-1996; Диагнозы и ключи..., ч. 1-5, М., (1980-1989), Смирнова, 1987; Жукова, 1988, 1995 и др.). В последние годы онтогенез более 70 видов лекарственных растений изучен и описан на кафедре ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ.

В предлагаемом читателю атласе приводятся морфологические характеристики описания диагнозов и рисунки онтогенетических состояний, краткие сведения об ареалах и лекарственных свойствах 33 видов цветковых растений и одного вида лишайника. Поэтому атлас может быть использован исследователями для сопоставления собираемых гербарных материалов с эталонными образцами на рисунках и проверки правильности выделения онтогенетических состояний. В случае отсутствия диагнозов для интересующего читателя конкретного вида рекомендуется изучить описания онтогенеза других видов той же биоморфы для выявления признаков - маркеров.

В атласе описываемые виды располагаются согласно классификации жизненных форм, предложенной И.Г. Серебряковым (1964) и Т.И. Серебряковой (1971). Принципы выделения и характеристики основных групп жизненных форм приведены в учебнике А.Е. Васильева, Н.С. Воронина, А.Г. Еленевского, Т.И. Серебряковой "Анатомия и морфология растений" (1988). В настоящем атласе мы используем один из вариантов этой классификации (таблица 5), опубликованной ранее в программе популяционного мониторинга (Жукова, с соавт., 1989).

Таблица 5

Эколого-морфологическая классификация растений	Демографическая классификация растений*				Примеры
	I	II	III	IV	
1	2	3	4	5	6
ДЕРЕВЬЯ					
Прямостоячие одноствольные немногоствольные (плейокормные) -непартикулирующие	+				Дуб черешчатый Береза пушистая

длиннопобеговые	+	+			Вереск обыкновенный
подушковидные	+				Миуартия арктическая
ПОЛУКУСТАРНИКИ					
-непартикулирующие	+				Кохия распростертая
-партикулирующие	+	+			Полынь полевая
ПОЛУКУСТАРНИЧКИ					
каудексовые	+				
стелющиеся					
длиннопобеговые	+	+			Княженика
подушковидные	+	+	+		Тимьян степной
ТРАВЫ					
Монокарпика					
однолетние	+				Желтушник левкойный
					Крупка весенняя
малолетние	+				Козлобородник восточный
					Календула лекарственная
					Ослинник двулетний
многолетние	+				Борщевик сибирский
Поликарпика					
стержнекорневые некаудексовые	+				Подорожник степной
стержнекорневые каудексовые					
-непартикулирующие	+				Бедренец камнеломка
-партикулирующие	+				Цикорий обыкновенный
					Василек скабиозолистный
					Василек сумский
вертикальнокороткокорневищные					
и кистекарневые	+				Подорожник большой

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5	6
	+				Лютик едкий
					Валериана лекарственная
					Синюха голубая
луковичные и клубнелуковичные					
-непартикулирующие	+				Лук огородный
-партикулирующие	+				Подснежник Воронова
дерновинные					Пролеска сибирская
-непартикулирующие	+				Лисохвост коленчатый
<i>рыхлодерновинные</i>					Душистый колосок

-партикулирующие <i>плотнoderновинные</i> <i>рыхлoderновинные</i>	+	+		Ежа сборная
горизонтально и косокоротко- корневищные			+	Примула Сибторпа
			+	Лапчатка прямостоячая
				Медуница неясная
				Копытень европейский
				Купена многоцветковая
короткоподземностолонные				
-недерновинные		+		Кипрей болотный
-дерновинные		+		Мятлик расставленный
длиннокорневищные			+	Ландыш майский
				Мать-и-мачеха обыкновенная
				Пырей ползучий
				Кошачья лапка
длинностолонные				
-розеткообразующие			+	Лютик ползучий
				Лапчатка гусиная
-луковичные	+	+		Тюльпан Биберштейна
-клубневые	+	+		Хохлатка
-дерновинные	+	+		Лерхенфельдия извилистая
наземноползучие			+	Луговой чай
полуползучие			+	Будра плющевидная
корнеотпрысковые	+	+		Щавель малый
				Осот полевой

* I - Моноцентрические, II - Полицентрические, III - Неявнополицентрические, IV - Ацентрические

Описание онтогенетических состояний растений любой биоморфы невозможно без корректного использования понятий и терминов классической морфологии растений и современных представлений о принципах морфологической организации элементов популяций (моно-, поли-, неявиополицентричность), способах нарастания побегов (симподиальный и моноподиальный); направления их роста (ортотропность, анизотропность, плагиотропность); структуре побегов (безрозеточные, розеточные, полурозеточные); длительности жизни (цикличности); кратности образования генеративных органов (моно- и поликарпичность); детального анализа структуры соцветий и метаморфизированных органов.

При выделении онтогенетических состояний у лекарственных растений нативными методами особое значение приобретает изучение специфики строения листа: наличие или отсутствие влагалища, прилистников, черешка, форма, размеры и степень расчленения листовой пластинки, край, верхушка, основание листовой пластинки, жилкование. Все эти признаки часто выступают в качестве хороших маркеров при периодизации онтогенеза растений вне зависимости от систематического положения и принадлежности к той или иной биоморфе. Одновременно нам кажется целесообразным привести перечень качественных признаков, специфичных для растений разных жизненных форм.

Особенности онтогенеза деревьев, кустарников и полукустарников подробно описаны в методической разработке "Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники" (1989).

В качестве основных признаков маркеров онтогенетических состояний деревьев и кустарников в этом пособии используются: длительность жизни скелетных осей, число стволов, высота стволов, форма и размеры кроны, порядок ветвления побегов, диаметр ствола; характеристика покровных тканей ствола; размещение в кроне генеративных побегов, форма листьев, количество отмерших ветвей, наличие ксилоризомов, радиус и глубина проникновения корневой системы, характер их покрова, корневые отпрыски. Для полукустарников помимо перечисленных признаков отмечается степень одревеснения побегов.

Для кустарничков и полукустарничков отмечаются признаки - маркеры, применяемые как для древесных, так и травянистых полицентрических биоморф: длительность жизни скелетных осей, соотношение одревесневших и травянистых частей, число и высо-

та стволиков, число и расположение парциальных образований, характер их отмирания, направление их роста, особенности подземных органов - корней, корневищ.

При изучении онтогенеза травянистых растений необходимо учитывать специфику каждой группы биоморф. В то же время для всех многолетних, малолетних и однолетних травянистых растений побеговая система описывается по общему плану: следует обратить внимание на развитие надземных побегов, тип побега, ветвление, особенности листьев: форма, размеры, степень расчленения листовой пластинки, формирование генеративных органов; характер отмирания надземной и подземной частей побеговой системы.

Столь же подробно регистрируется формирование корневой системы: время появления главного и боковых корней, размеры, число, время и характер отмирания.

Для стержнекорневых растений важно охарактеризовать длительность сохранения и степень развития главного корня, глубину его проникновения, диаметр; формирование каудекса, начало и степень партикуляции, характер разрушения каудекса, главного и боковых корней.

У корнеотпрысковых растений следует отметить проявление придаточных почек на корнях, образование корневых отпрысков и характер отмирания.

У кистекорневых растений дополнительно нужно проследить развитие корневой системы: поведение главного корня, развивающегося на начальных этапах онтогенеза и время его отмирания, порядок формирования придаточных корней на укороченной подземной части побега, вертикальном эпиогенном корневище время появления и степень развития боковых корней, их цвет, количество, отмирание.

У короткокорневищных растений - появление, развитие главного корня (на начальных этапах онтогенеза), начало и характер формирования корневища (эпигеогенного или гипогеогенного происхождения), его ветвление, цвет, степень разрушения, развитие системы придаточных корней; число, цвет, образование, отмирание корней.

У длиннокорневищных отмечается поведение главного корня, сохраняющегося на начальных этапах онтогенеза; появление и формирование, как правило, гипогеогенного корневища (отбега) с удлинненными междуузлиями, число побегов, парциальных образований,

соотношение молодых отбегов и коммуникационных корневищ (Смирнова, Торопова, 1974).

У дерновинных следует проследить направление и характер роста боковых побегов (интравагинальные - у плотнoderновинных; экстравагинальные с короткими корневищами - у рыхлoderновинных), формирование дерновины, ее диаметр, форма, соотношение живых и отмерших участков дерновины и побегов, характер отмирания дерновины, ее партикуляция, цикличность побегов, число и размеры листьев, соотношение длины листовой пластинки и влагалища листа; появление придаточных корней, их количество, цвет, отмирание.

У клубнеобразующих важно обратить внимание на разные надземные и подземные типы побегов, особенно на появление клубней, их развитие, морфологическую природу, расположение, размеры клубней и их отмирание.

У столонноклубневых и столонно-образующих - на появление и развитие столонов.

У луковичных следует отметить появление, форму, величину, формирование, морфологическую природу, расположение лукович, их развитие, отмирание, образование дочерних лукович, характер и развитие корневой системы, число, длину и диаметр, образование и отмирание корней.

У надземно-столонных - появление и формирование столонов, количество столонов и дочерних розеточных побегов, их морфологическая природа, характер образования, укоренения, разрушение междоузлий у столонов; особенности системы придаточных корней.

У наземно-ползучих - тип побега, направление роста, появление плагиотропных побегов, их развитие, укоренение, отмирание.

Описание и определение морфологических структур и понятий можно найти в учебниках ботаники (Васильев, Воронин, Еленевский, Серебрякова, 1988), монографиях И.Г. Серебрякова (1952а, 1964) и Т.И. Серебряковой (1971).

Удачное соединение двух научных школ - эколого-популяционной А.А.Уранова и экоморфологической И.Г. и Т.И. Серебряковых обеспечило быстрое развитие популяционно-онтогенетического направления, ставшего приоритетным для отечественной науки.

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

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

Атлас может представлять интерес для специалистов ботаников и экологов, проводящих фундаментальные исследования в области популяционной экологии, для сотрудников ботанических садов, национальных парков, заповедников, для специалистов по интродукции и возделыванию лекарственных растений, для преподавателей и студентов биологических факультетов, для школьников, обучающихся в классах с углубленным изучением биологии и экологии.

Авторы выражают благодарность за ценные замечания и рекомендации профессору Н.В. Глову, за создание компьютерного варианта атласа — Д.А. Смертину, за помощь в оформлении рисунков — аспиранту С.Е. Королеву, за перевод на английский язык SUMMARY и CONTENT — А.В. Тикиной и Г.А. Ребровой.

Серьезный вклад в создание онтогенетического атласа сделан аспирантом кафедры ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ С.В. Балахоновым, безвременно трагически погибшим.

Авторы атласа посвящают свой труд светлой памяти Сергея Владимировича Балахонova.

ДИАГНОЗЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

СЕМЕНА И ПЛОДЫ

Обязательным условием существования ценопопуляции любого вида в ценозе является семенное размножение особей. В редких случаях растение размножается почти исключительно вегетативным путем, не прибегая к семенному размножению. Поэтому жизнеспособные семена - это один из наиболее важных компонентов популяции любого вида семенных растений, а у однолетних растений - это единственный способ размножения и самоподдержания популяции.

Классификация возрастных состояний, разработанная Т.А. Работновым (1950) и дополненная А.А. Урановым (1975), включает в себя и покоящиеся семена. Они составляют период первичного покоя (латентный) и обозначаются индексом Se.

Описывая этапы онтогенеза растений, многие авторы нередко исключают этот период; тем самым они рассматривают неполный онтогенез. И даже если семена не прорастают и не образуют нового растения, они не являются потерянными для популяции, так как могут сохранять жизнеспособность многие годы, тем самым образуя покоящийся семенной банк. В почве раз-

личных фитоценозов могут находиться семена таких растений, которых нет в активной части популяции (т.е. их онтогенез представлен лишь одним возрастным состоянием - покоящимися семенами). Присутствие семян позволяет судить о полночленности современных фитоценозов. Поэтому полный учет флористического богатства фитоценозов требует и знание семян прошлого фитоценоза. Для этого необходимо знать морфологические признаки семян различных видов для определения, не прибегая к методу проращивания. К тому же довольно часто легче определить вид растения по семенам, чем по проросткам и даже по ювенильным растениям. Поэтому знание их биологии позволит точнее описать эти онтогенетические состояния. Кроме того, у многих растений лекарственными свойствами обладают плоды и семена. Поэтому возрастает значимость их определения.

В описаниях и рисунках семян и плодов даны наиболее распространенные качественные и количественные признаки, характерные для спелых плодов и семян и наиболее часто употребляемые морфологические термины (Левина, 1981), поэтому при определении нужно учитывать следующее:

1. Субъективизм в определении морфологических признаков семян приводит к разным описаниям, приведенных в литературных источниках. Поверхность семени одним исследователем может определяться как мелкобородавчатая, другим - мелкобугорчатая, третьим - глубокошероховатая.

2. Значительное варьирование каждого признака: размеров, окраски, поверхности и т.д. Это вызывает необходимость устанавливать некоторый средний показатель признака, а иногда выражать его двойным или тройным определением.

3. Степень зрелости исследуемых и описываемых семян.

4. Местоположение семян в соцветии и плоде. Следует учитывать, что растения могут содержать семена, не характерные для данного вида в период созревания.

5. Длительность и условия хранения, влияющие на изменение признаков семян.

6. Потеря некоторых характерных частей семени от механического воздействия: потеря остей (облом), стирание опушения, деформация и т.д.

7. Если плод невскрывающийся, то нужно описывать и его.

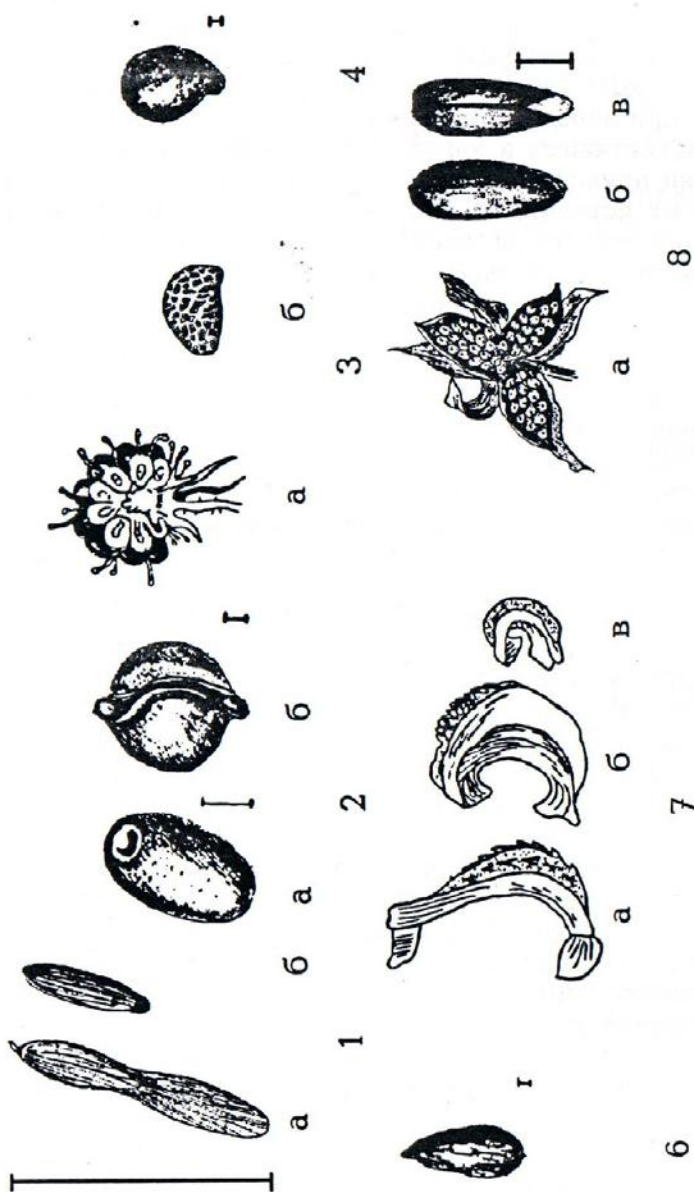
Для большей точности на рисунках показан масштаб. При наличии гетерокарпической неоднородности семян на рисунках изображены все найденные разновидности, например, у календулы лекарственной.

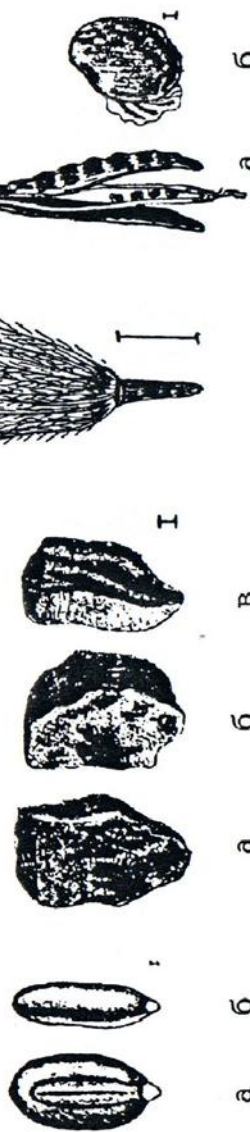
Рисунки плодов и семян 3 б, 13, 16, 22 предоставлены авторами онтогенезов, остальные выполнены Королевым С.Е. (таблица 6); номера рисунков семян и плодов в таблице соответствуют номерам описаний и рисунков онтогенезов.

Описании плодов даны в соответствии с классификацией, разработанной Р.Е. Левиной (Левина, 1974). В описании семян использованы основные признаки по Н.А. Майсурияну и Т.И. Серебряковой (Майсуриян, Атабекова, 1978; Васильев и др., 1988).

Краткие описания семян приведены в диагнозах онтогенетических состояний для 7, 8, 10, 14, 20, 24, 27, 29, 30, 31 видов, составлены Королевым С.Е.

Рисунки плодов и семян лекарственных растений





а б

а

б

в

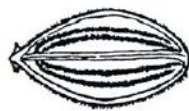
а б

9

10

11

12



а

б

а

б

а

а

а

б

а

б

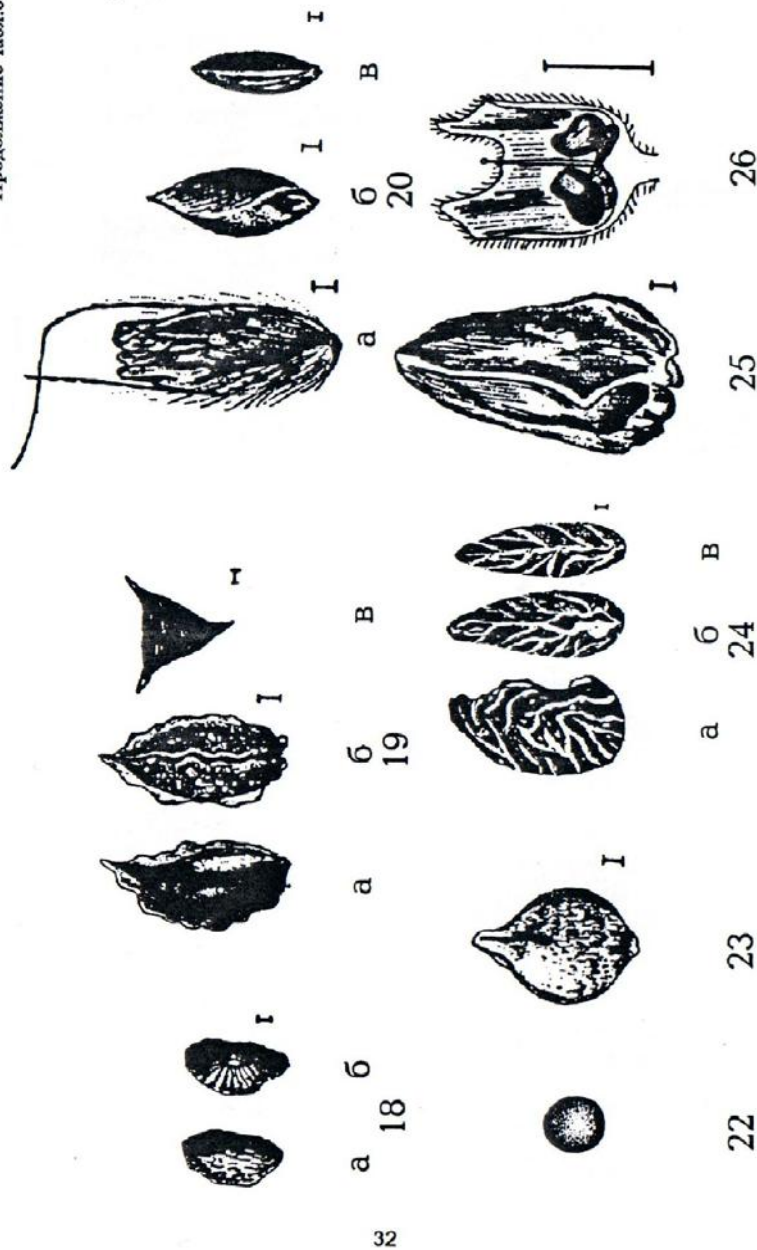
13

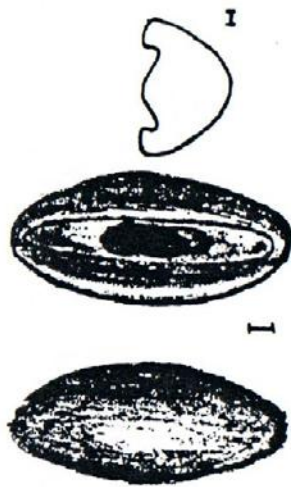
14

15

16

17

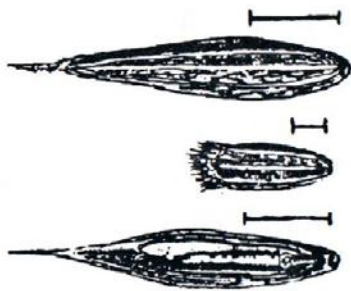




а б в 27



а б 29



а б в 30



а б 31



а б 32

ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Деревья

1. Онтогенез ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.)

Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.) - древесное растение сем. маслиновых (*Oleaceae*). Дерево с высоко поднятой кроной, пепельно-серой гладкой корой. Листья непарно-перистосложные, лиственничное расположение очередное, почки черного цвета. Тычиночные и пестичные цветки расположены на одном растении, кроме однополых цветков есть обоеполые. Ветроопыляемое.

Кора имеет горький вкус и употреблялась вместо хины при лечении лихорадок и против глистов. В сборах с корнем шиповника, листьями вахты, цветками ромашки и травой золототысячника используется при лечении дизентерии (Воробьев, 1996). В народной медицине отвар листьев употребляют внутрь при радикулите, лихорадке, кашле (Подымов, Суслов, 1990). Ясень обыкновенный распространен в лесной и в лесостепной зонах на территории Европы и в горах Малой Азии. Северная граница ареала проходит по Скандинавскому полуострову, достигая 63°40' с.ш., затем идет по территории России на Ленинград до р. Волги; восточная граница совпадает с долиной р. Суры, доходя местами до Волги (Шустов, 1971). Южная граница захватывает Крым, Кавказ. В пределах Московской области встречается на Верхне-Волжской низменности, часто на Клинско-Дмитровской гряде, редко - в междуречье Москвы и Оки (Заугольнова, 1974).

ПЛОД ясеня - односемянная крылатка.

Период покоя семян длится около года, он связан с недоразвитием зародыша и слабой степенью дифференциации тканей (Заборовский, Варасова, 1959; Викторов, Раскатов, 1960). В первую весну после плодоношения прорастает только 5% семян, основная масса прорастает только через год после опадения; всхожесть сохраняется в течение 6 лет (Wardle, 1961), (таблица 6 (1), а) плод; б) семя, Бородин, 1904).

Онтогенез *Fraxinus excelsior* представлен на рис. 1.

ПРОРОСТКИ. Прорастание семян надземное, растянуто по срокам: начинается в конце апреля, а заканчивается в конце мая. Семядоли резко отличаются от всех остальных листьев ясеня и сохраняются почти до конца сезона. Первые настоящие листья простые, формируются в мае.

К концу лета под пологом леса проростки ясеня имеют побег всего с одной парой настоящих листьев высотой 7-10 см, включающий гипокотиль (длиной 5-7 см) и эпикотиль (длиной 2-3 см). Верхушечная почка прикрыта одной парой почечных чешуй и содержит одну пару листовых зачатков, с тройчатым расчленением или нерасчлененных.

Проростки ясеня отличаются высокой теневыносливостью (Луг, Hoffman, Engel, 1965). У них хорошо выражен главный корень, который к концу лета проникает на глубину 7-10 см. Корни второго порядка (боковые) являются всасывающими и достигают длины от 1 до 5 см и более.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи - не ветвящиеся растения, характеризующиеся менее сложными, нежели у взрослых особей, листьями с 3-5-7 листочками исключительно теневой структуры. При нормальной жизненности нарастание моноподиальное, при пониженной может периодически меняться на симподиальное. Высота растения 10-70 см. Часто наблюдается полегание стволиков и образование плагиотропного участка побега с придаточными корнями (Пятницкий, 1933; Wardle, 1961; Заугольнова, 1968, 1974). Корневая система стержневого типа, хорошо выделяется главный корень, форма ее в разных экологических условиях меняется незначительно. Весной появление листьев у ювенильных особей обычно опережает примерно на неделю или больше развертывание листьев у взрослых деревьев (Заугольнова, 1968).

ИММАТУРНЫЕ особи - ветвящиеся растения. Имматурные I-й подгруппы выходят из травостоя, имеют II порядок ветвления, небольшое количество боковых ветвей (1-5), листья с 9-11 листочками.

Имматурные II-й подгруппы находятся в подлеске, боковые ветви более многочисленные, листья с 11-13 листочками. Увеличивается площадь листа, число устьиц и количество жилок на единицу поверхности. Особи этого возрастного состояния растут при освещенности не ниже 10% от полной. Корневая система по происхождению комбинированная, по форме - поверхностно-стержневая или в условиях избыточного увлажнения - поверхностная с придаточными корнями (Заугольнова, 1968).

Особи пониженной жизненности, в отличие от растений нормальной жизненности, имеют более медленные темпы роста в высоту, симподиальную лидерную ось. Сублетальные квазисенильные растения способны полегать и формировать довольно большие по протяженности (до 50-70 см) плагиотропные участки стебля с придаточными корнями.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи характеризуются обликом, типичным для дерева.

Выделяется ствол, очищенный от мелких ветвей, до высоты 1,3 м; наблюдается максимальный годовой прирост главных и боковых осей. У деревьев хорошей жизненности в кроне четко выделяется лидерная ось; у особей пониженной жизненности она тоже выделяется, но не столь отчетливо. В базальной части ствола начинается формирование корки с тонкими трещинами. Листья взрослого типа.

Площадь листа и отдельного листочка достигает максимальных размеров (Заугольнова, 1968, 1974). В этом возрастном состоянии верхушечная почка имеет наибольший размер конуса нарастания и максимальное расчленение листовых зачатков. Листья преимущественно темного типа.

Корневая система различная и зависит от экологических условий: поверхностно-стержневая, поверхностно-якорная или поверхностная.

Основная масса корней находится в верхних (20 см) слоях почвы (Гоцуляк, 1952; Сакс, 1953; Заугольнова, 1968).

У виргинильных особей I-й подгруппы крона разветвлена незначительно, корка или отсутствует, или образуется только у комля.

Виргинильные особи II-й подгруппы имеют широко разветвленную крону, корку с тонкими трещинами до высоты 1-1,5 м. Позднее образование корки на стволах ясеня приводит к тому, что они сильно повреждаются оленями.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи - деревья с интенсивно разветвленной островершинной кроной, максимальная ширина ее находится ближе к основанию. Ствол покрыт тонкой коркой. Плодоношение только начинается.

Корневая система взрослых ясеней различна в разных почвенно-грунтовых условиях: I) поверхностно-стержневая с хорошо выделяющимся стержневым корнем, идущим до глубины 6-8 м в условиях дефицита влаги и глубокого залегания грунтовых вод (Гурский, 1939); II) поверхностно-якорная, не имеющая стержневого корня, с массой вертикальных корней, идущих до глубины 1-3 м на свежих дерновоподзолистых (Гоцуляк, 1952; Сакс, 1953) и на перегнойнокарбонатных почвах; III) поверхностная без вертикальных корней в условиях избыточного увлажнения (Заугольнова, 1968). Тип корневой системы сохраняется у

ясеня в последующих возрастных состояниях, меняются только размеры.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют округло-вершинную крону, в которой лидерная ось не выделяется в связи с уменьшением темпов ее роста. Максимальная ее ширина приходится на ее среднюю или верхнюю часть. На стволе, примерно до половины его длины, формируется толстая трещиноватая корка. Деревья нормальной жизненности по сравнению с пониженными выше и мощнее по размерам кроны.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ деревья характеризуются разреженной, округло обратноконической кроной, максимальная ширина которой приходится на ее верхнюю часть. Идет отмирание крупных ветвей. Оси III-IV порядков сильно искривлены в результате многократных перевершиниваний. Побег с ассимилирующими листьями сосредоточены на апикальных участках осей IV-V порядков. В остальной части кроны олиственных побегов практически нет, в результате крона становится очень редкой, ажурной. Весь ствол покрыт толстой коркой с глубокими трещинами. Для корневой системы характерно образование максимально толстых (20-30 см в диаметре) боковых горизонтальных корней, отмирание коммуникационных и скелетных корней. Уменьшается интенсивность образования всасывающих корней по сравнению со средневозрастными генеративными особями (Солдатов, 1955; Заугольнова, 1968).

СЕНИЛЬНЫЕ особи ясеня имеют сухую или сломленную верхушку, живые ветви — только в базальной части кроны. Крона небольшая, вторичная.

Ассимилирующие побеги приурочены к среднему и апикальному участкам нижних скелетных ветвей, сформированы из верхних почек. Такие особи встречаются редко, чаще яшень отмирает в старом генеративном состоянии во время ветровалов.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Возможно естественное вегетативное размножение ясеня на начальных этапах развития (j-v) при полегании и укоренении главного или боковых побегов. При отделении такого укоренившегося побега может возникать новая особь. Доля особей естественного вегетативного происхождения в ценопопуляциях ясеня невелика и может составлять 5-10%

от соответствующей возрастной группы. Вегетативно возникшие особи имеют те же возрастные состояния, что и семенного происхождения, кроме проростка. Под пологом леса темпы их роста довольно быстро (в $\text{m}^{-1}\text{v}^{-1}$) приближаются к темпам роста растений семенного ряда. Наиболее существенное их отличие от семенных особей состоит в формировании корневой системы только из придаточных корней.

Онтогенез ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.)

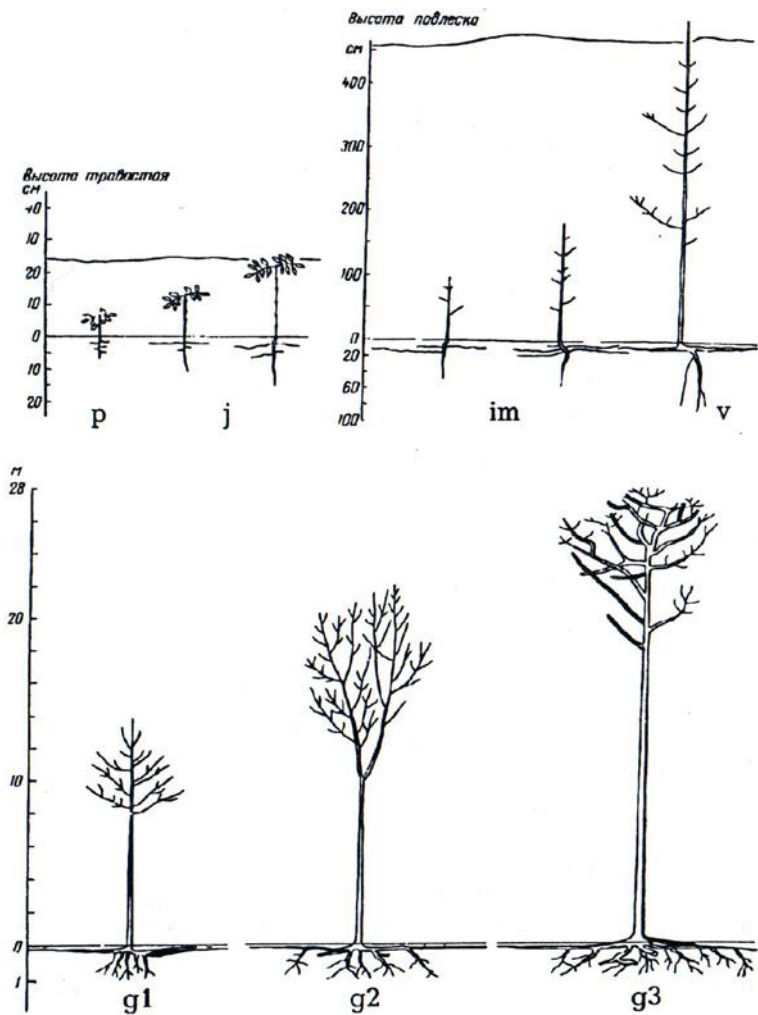


Рис. 1

Кустарники

2. Онтогенез волчьего лыка обыкновенного (*Daphne mezereum* L.)

Волчье лыко обыкновенное (волчник, волчягодник) - небольшой, до 1,2-1,5 м, маловетвистый многолетний летнезеленый листопадный кустарник древовидной формы (деревце - термин Истоминой, Богомолвой, 1991) из семейства Thymelaeaceae. Хамефит-нанофанерофит.

Цикл развития прироста - 2 года. Листья развиваются только на приростах текущего вегетационного сезона, простые, очередные, цельнокрайние, продолговато-обратноланцетные, к основанию суженные, с коротким черешком, сверху — синеовато-темно-зеленые, снизу — сизые, по краю — короткореснитчатые.

Почки красновато-бурые, отстоящие, закрытые, яйцевидно-удлиненные, с большим количеством наружных спиральнорасположенных чешуй. Чешуи почек заостренные, голые, с ясно выраженной каймой.

Почечный покров образован из сравнительно малоизмененных целых листьев (Новиков, 1965). Свойственна каулифлория с развитием цветков на приростах предшествующего вегетационного сезона.

Цветки волчьего лыка актиноморфные, обоеполые, розовые (var. *tubrum* Ait.), собраны пучками по 2-5 или поодиночке в пазухах прошлогодних опавших листьев. Околоцветник простой, четырехраздельный, тычинок 8, пестик 1. Завязь верхняя, одногнездная. Плод - паракарпная, нижняя псевдоморфная сочная костянка ярко-красного цвета (Каден, 1965, цит. по Вахрамеевой, Денисовой, 1974).

Ассектатор подлеска хвойных и широколиственных лесов.

Встречается на территории почти всей Европы, северо-востоке Турции, севере Ирана. В пределах границ бывшего СССР произрастает по всей территории лесной зоны европейской части, за исключением южных районов. Северная граница распространения проходит по югу Карелии, через Архангельскую, Кировскую, северную часть Пермской области.

Южная граница идет через Оренбургскую и Житомирскую области; встречается в восточной и западной (кроме севера) Сибири (басс. верхнего и среднего Енисея, Ангары и верхней Лены, юго-восточные побережья оз. Байкал) (Флора СССР, 1949; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1986).

Согласно токсикологической классификации волчье лыко относится к безусловно ядовитым растениям; ядовит как в свежем, так и сухом состоянии, особенно кора (луб), листья, цветки, плоды. Отравление, протекающее по типу геморрагического гастроэнтерита, наступает при поедании ягод, жевании коры, вдыхании пыли из коры растения. При контакте кожи с влажной корой или попадании на нее сока вызывает дерматиты; при попадании в глаза — раздражает конъюнктиву (Орлов и др., 1990).

Используется в народной медицине в качестве слабительного и рвотного средства, а также при желтухе, дизентерии, золотухе и водянке. Отвар корней применяется как снотворное, противозипилептическое и при злокачественных опухолях. Листья — при асците. Плоды — при тромбозах и тромбозах. Спиртовую настойку коры употребляют при подагре, параличах, опухолях, фурункулах (для ускорения созревания нарывов) и скрофулезе (Растительные ресурсы..., 1988). Размоченную в воде или слабом растворе уксуса кору используют как отвлекающее средство при хроническом ревматизме и невралгиях. Известно лечебное действие коры волчегородника при параличе мышц языка (Подымов, Суслов, 1990).

Кору волчьего лыка в лечебных целях заготавливают рано весной, плоды — по мере созревания — в июне-июле (Махлаук, 1992).

Материал для описания онтогенеза волчьего лыка собран в сосново-широколиственных лесах Южной тайги (Республика Марий Эл) и в Московской области (ГИЗЛ, Горки Ленинские). При описании проростков использованы данные И.Т. Васильченко (1960).

Онтогенез *D. mezereum* представлен на рис. 2.

СЕМЕНА волчьего лыка характеризуются замедленным развитием зародыша (Guegen, 1916, цит. по Вахрамеевой, Денисовой, 1974) и, как правило, не способны к прорастанию в год их формирования. В естественных условиях прорастание семян обычно приходится на весну следующего после диссеминации года (таблица 6 (2), а) плод; б) семя).

ПРОРОСТКИ. Прорастание подземное; первоначально трогается в рост главный корень и гипокотиль. Семядоли этиолированные, овальные, на верхушке округлые, остаются под землей. На первых этапах развития проростка сохраняют перикарп. Размеры эпикотили сформированного проростка — 10-17 мм. Первые настоящие листья обратно-яйцевидные, почти сидячие, с тонкой, четко выраженной средней жил-

кой и отходящими от нее косо вверх малозаметными боковыми жилками, по 3-4 с каждой стороны.

Корневая система стержневая. Боковых корней 3-5, по размерам уступают главному. Ветвление боковых корней незначительно и редко достигает третьего порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи формируются в первый год жизни растения; представляют небольшие (до 5-10 см), неветвящиеся растения с моноподиальным типом нарастания. Число листьев на годичном побеге — 4-6. Листья ювенильного типа: листовая пластинка обратно-эллиптическая; возможно развитие листьев эллиптической и продолговатой форм. Боковых жилок 5-10.

Особи первого года вегетации сохраняют зеленую окраску стебля. Базальные части эпикотила, скрытые в почвенном субстрате, — белые. Гипокотиль утолщен, часто полегает. Формирование вторичных покровных тканей происходит на второй год жизни растения. Корневая система смешанного типа. Система главного корня дополнена системой придаточных корней, отходящих от базальной части эпикотила. Главный корень, как правило, переходит к горизонтальному нарастанию.

Продолжительность ювенильного состояния 2-4 года.

ИММАТУРНЫЕ растения сохраняют моноподиальный тип нарастания; при повреждении верхушечной почки тип нарастания — симподиальный.

Главный побег не ветвится, но имеет более крупные размеры по сравнению с особями предыдущего состояния. Листья по форме и размерам приближаются к таковым у взрослых растений: листовая пластинка овально-ланцетная, либо обратно-яйцевидная с заостренной верхушкой. Базальная подземная часть стебля, как правило, несет хорошо выраженный плагиотропный участок или петлеобразный изгиб.

Стволики одревесневающие, в верхней трети — гладкие, коричневатозеленые, ниже — покрыты рано сформировавшейся коркой пепельносерого цвета. Высота растений 22-40 см. Корневая система смешанная: помимо боковых, имеются придаточные корни, развивающиеся на подземной части стволика. На последующих этапах онтогенеза глубина проникновения корневой системы остается практически неизменной, так как завершается нарастание корней в глубину.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения - полностью сформировавшиеся, но не плодоносящие кустарники. Вступление в виргинильное состояние характеризуется началом ветвления, появлением боковых осей второго

порядка. Темпы годового прироста побегов максимальны. Высота растений - от 45 до 95 см. Корневая система поверхностная, главный корень не выделяется среди равных по диаметру 3-5 боковых и придаточных корней. В нижней части стебля появляются трещины на корке.

В ряде случаев возможна смена жизненной формы растения с моноцентрической на полицентрическую: полегание главной оси кустарника вследствие ослабления камбиальной деятельности приводит к возникновению ксилоризомов эпигеогенного происхождения и последующего формирования рыхлых геоксилнокорневищных кустов (рис. 2а). Стволик и ветви кустарника при этом окореняются, дистальные части ветвей, проявляя отрицательный геотропизм, приподымаются и продолжают нарастать. Изменение положения оси растения в пространстве приводит к пробуждению нескольких спящих почек на стволике и формированию новых побегов - побегов формирования или дополнения. При дезинтеграции полегающих окорененных побегов происходит вегетативное размножение, которое может повторяться на протяжении ряда поколений.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНОЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ волчьего лыка достаточно продолжительно - более 10 месяцев. Заложение цветочных почек в пазухах листьев текущего вегетационного сезона происходит в середине мая, а с середины декабря растение полностью готово к цветению (Вахрамеева, Денисова, 1974). Цветение волчьего лыка начинается с середины апреля — начала мая, хотя известны факты зимнего цветения (Вахрамеева, Денисова, 1974).

Цветоносные побеги *D. mezereum* лишены зеленых ассимилирующих листьев - за почечными чешуями сразу расположены кроющие листья цветков и цветки. Эти побеги являются наиболее резко специализированными генеративными побегами (Серебряков, 1952б), развитие которых влечет весьма раннее зацветание - не тратится время на развертывание и рост листьев.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений структура вегетативной сферы сходна с растениями виргинильного состояния. Форма листовых пластинок не меняется. Приросты остаются достаточно высокими, однако несколько меньшими, чем в период, непосредственно предшествующий плодоношению: 8-15 и 9-10 см соответственно. Порядок ветвления побегов - 2-3.

Признаки отмирания и усыхания надземной и подземной сферы нами не отмечен. Число цветков на растении достигает 10-15 (30).

При отсутствии цветков и плодов в осенне-зимний период генеративные особи хорошо маркируются остатками генеративных побегов, долгое время (до десяти лет и более) сохраняющихся на стеблях растения.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются максимально развитой кроной; порядок ветвления побегов достигает 3-4 порядка.

Высота особей - от 80 до 125 (150) см. Корневая система поверхностная, максимально развитая. В кроне появляются отдельные усыхающие побеги. Число цветков на растении — до 70-75 и более.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи волчегонника обыкновенного в естественных популяциях встречаются редко. У растений, достигших этого возрастного состояния, отмечается выраженное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: идет отмирание крупных скелетных ветвей I-II порядка; тип нарастания побегов в большинстве случаев симподиальный. Генеративная функция растений ослаблена.

Форма корневой системы сохраняется, хотя возможно отмирание отдельных скелетных корней.

У эпигеогенно-геоксильнокорневищных растений возможно начало процессов партикуляции.

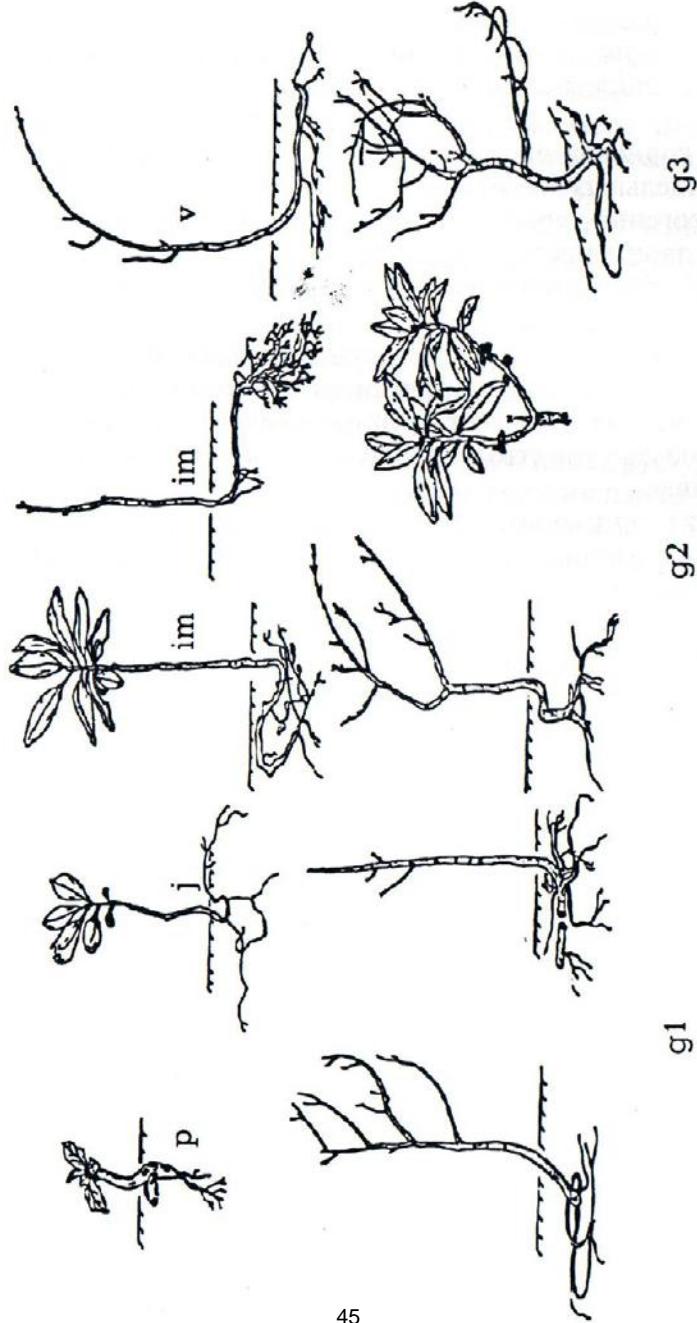
СЕНИЛЬНЫЕ растения представляют собой усыхающие, неплодоносящие особи.

Живые части надземных вегетативных побегов небольшие, высотой до 25- 35 см, с выраженным перевершиниванием. В корневой системе отмирают крупные скелетные корни. Продолжительность существования растений в сенильном состоянии не велика.

В случае эпигеогенно-корневищной формы кустарника, при переходе растений в сенильное состояние партикулирует; ксилоризомы рамет старые, разрушающиеся со слабым окоренением.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез волчьего лыка обыкновенного (*Daphne mezereum* L.)



Геокально-эпигеотенно-корневичная форма *D. mezergum*

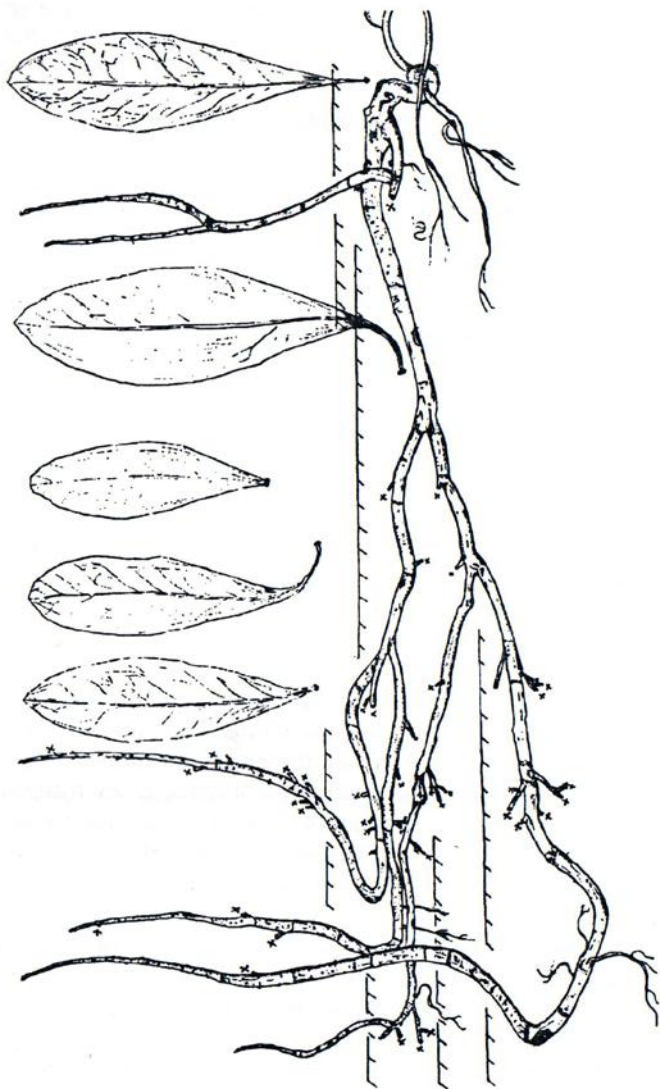


Рис. 2а

3. Онтогенез малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.)

Малина обыкновенная (семейство Rosaceae — Розоцветные) — геоксильный (настоящий) кустарник, вегетативно подвижный благодаря корневым отпрыскам (Серебряков, 1962). По мнению И.И. Истоминой (1994), малину следует считать гипогеогенно-геоксильным (настоящим) кустарником.

Обычно выделяют 9 разновидностей малины обыкновенной (Синькова, 1972). Рассмотренный нами вид относится к типовой разновидности *R. idaeus* var. *idaeus*.

Высота побегов малины сильно варьирует, от 0,5 до 1,5 метров, реже — до 3 метров (Dalmath, 1991).

Подземная часть - многолетняя. Чаще всего главный корень и боковые корни быстро отмирают и заменяются придаточными, которые образуют мощную корневую систему (Бологовская, 1949).

Одной из характерных особенностей малины является обилие придаточных почек и этиолированных побегов на придаточных корнях.

В результате этого образуется масса подземных побегов (корневых отпрысков), расположенных на разном расстоянии от родительского куста (Казаков, Кичина, 1985).

Каждый надземный побег малины имеет двулетний жизненный цикл развития симподиального типа (Мазуренко, Хохряков, 1977). Из боковых почек ксиллоподия берут свое начало побеги формирования n+I порядка, а из придаточных почек боковых корней - корневые отпрыски (Казаков, 1994). В пазухах листьев побега формирования закладывается по 2 почки, из которых на следующий год могут образоваться генеративные побеги с соцветиями, формируя побег n+II порядка. Чаще возникает один генеративный побег из почки, расположенной ближе к стеблю.

После плодоношения двулетний побег отмирает. На смену ему вырастают побеги формирования n+I порядка нового поколения. Как правило, в кусте есть побеги формирования n+I и n+II порядков (Мочалов и др., 1974).

Однолетние побеги формирования n+I порядка - травянистые, неветвистые, прямостоячие, цилиндрические, светло-зеленые, щетинистые у основания стебля, с легким восковым налетом. Средняя часть побегов - без шипов, верхушка (осенью) скудно или обильно шероховато-шиповатая. Двулетние побеги формирования II порядка - одревеснев-

шие, буро-коричневые, с редкими шипами, у верхушки слегка ветвистые, несут плодовые веточки. Шипы у них - тонкие, прямые, иногда - щетинистые. Редко встречаются ремонтантные побеги, способные к цветению и плодоношению в однолетнем возрасте.

Листья малины - сложные, непарноперистые, с 3-5 (7) листочками у однолетних побегов и с 3 листочками - у двулетних. Сверху они - голые или рассеяно волосистые, а снизу - зеленовато-беловолочные, усажены редкими шипиками. Конечный листочек продолговато-яйцевидный, с длиннозаостренной верхушкой, черешковый. Боковые листочки - продолговато-овальные, сидячие или на коротких черешках (Маевский, 1964). Край листовой пластинки - тонко-пильчатый. Прилистники - линейные или нитевидные, в нижней части приросшие к черешку.

Цветки собраны в пазушные малоцветковые кистевидные дихазии или - конечные пазушные. Цветки - небольшие, до 1 см в диаметре, обоеполые, правильные, с двойным околоцветником. Плод - сборная костянка или многокостянка (Левина, 1987), сочный, причем костянки прочно скреплены между собой и с цветоложем; косточки округлой формы. Цветоложе - коническое, при созревании легко отделяется от многокостянки. Плоды продолговато-овальные или конусовидные, бархатистые, темно-красного, красного, реже - желтого цвета, до 1,5 см в диаметре (таблица 6 (3), а) плод в разрезе; б) семя, Сельскохозяйственный энциклопедический словарь, 1989).

Малина обыкновенная - евросибирский бореальный вид с разорванным ареалом, основной участок которого охватывает лесную зону и прилегающие районы лесостепной зоны европейской части бывшей СССР, Западной и Восточной Сибири.

Малина - ценное лекарственное растение, богатый источник летучих антибиотиков, обладающих антисептическими свойствами для лечения верхних дыхательных путей и предупреждения простудных заболеваний (Мочалов и др., 1974; Федоров, 1991; Казаков, 1994).

Значительное содержание клетчатки (до 5%) способствует лучшей перистальтике кишечника. Наличие кумарина (0,8-4 мг%) нормализует свертываемость крови и снижает уровень протромбина. Потогонный эффект вызывает в основном салициловая кислота, содержащаяся во всех органах малины. В плодах много антоцианов, обладающих свойством укрепления капилляров, они определяют антисклеротические показатели малины (Турова, Сапожникова, 1990).

Плоды малины употребляют в пищу, заготавливают на зиму в виде варений, компотов, сиропов, киселей. В народной медицине используются плоды и листья при простудных заболеваниях, желудочных болях, для укрепления пищеварительной системы, как потогонное и жаропонижающее средство, при малокровии, цинге, атеросклерозе.

Сухая малина входит в состав потогонных сборов. Заготовление плодов малины осуществляется при полном их созревании с середины июля до конца августа.

Малину можно отнести к явнополицентрическому типу биоморф.

Этот тип характеризуется наличием нескольких четко выраженных центров разрастания особи, являющихся одновременно центрами воздействия на среду. Такой относительно автономной частью особи в качестве счетной единицы мы выбрали парциальный куст.

Онтогенетические возрастные состояния малины обыкновенной представлены на рис. 3.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД. Костянки округлые, мелкие (около 2 мм в диаметре). Многие костянки бывают недоразвитыми и содержат лишь зачаточный эндокарп (Казаков, Кичина, 1985). Плодики малины характеризуются большой жизнеспособностью, они обнаружены исследователями в почве лесов многих типов (Бологовская, 1949; Карпов, 1969). Прорастание семян тормозится толстым эндокарпом, поэтому семенам необходима скарификация (Grime et al., 1988). Прорастание семян - наземное, гипокотильярное (Соколова, 1974).

ПРОРОСТКИ. Высота проростка колеблется от 3-4 до 5-7 см. Они представлены однобоговыми растениями с семядолями и небольшими лопастными листьями. Стебель слабо развит и имеет короткие междуузлия, корневая система стержневая. Главный корень - короткий. Для всего растения характерно обильное железистое опушение.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ. Для ювенильного состояния характерно отсутствие семядолей и преобладание простых лопастных, только частично разделенных листочков с обильным железистым опушением. Эпикотиль и 3-4 междузлия побега сильно укорочены. Начиная с 5-го листа междузлия несколько удлиняются. Высота стебля - от 5-6 до 12-14 см. Корневая система стержневая.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ. У растения имеются листья трехлопастные, рассеченные. В нижней части побега сохраняются простые листья с обильным железистым опушением. Стебель слабо развитый с короткими междуузлиями, высотой от 10-12 до 25-30 см.

Только семенные экземпляры проходят онтогенетические состояния проростка и ювенильного растения. Имматурное онтогенетическое состояние характерно также для растений вегетативного происхождения, причем отличить особи семенного и вегетативного происхождения в полевых условиях практически невозможно.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ.

Молодые виргинильные растения (V1). Обычно растение представлено однолетними побегами формирования I порядка. Молодые виргинильные растения первого года жизни к концу лета могут достигать высоты от 15-16 до 40-50 см, имеют 1-2 побега.

Для них характерно обильное железистое опушение стебля и листьев, укороченные междоузлия и листья взрослого типа, обычно с 5 листочками.

Средневозрастные виргинильные растения (V2). Это обычно семенные растения второго года жизни, имеют 2-5 побегов высотой 60-100 см и выше. Характерны листья взрослого типа: непарноперистые с 3-5 листочками, восковым налетом и незначительным опушением. Эти травянистые побеги способны перезимовывать и развиваться на второй год жизни в побег формирования II порядка.

К молодому виргинильному возрастному состоянию относят также однолетние побеги корневых отпрысков, развивающиеся из почек на придаточных корнях, морфологически они могут отличаться от экземпляров семенного происхождения только отсутствием вертикального главного корня. Парциальные кусты второго года жизни и старше вегетативного происхождения также могут соответствовать виргинильному средневозрастному состоянию.

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД.

Молодое генеративное растение (g1) характеризуется наличием 1-2 побегов формирования с генеративными побегами (плодовыми веточками). Как правило, такие растения мало плодоносят, поскольку соцветий на побеге не более 6. Высота побегов формирования II порядка - 90-120 см. Абсолютный возраст куста обычно — 3-4 года. Кусты семенного и вегетативного происхождения практически не отличаются между собой.

Средневозрастные генеративные растения (g2) - это крупные, обильно плодоносящие кусты.

Число одно- и двулетних побегов — 4-10. На двулетних побегах формирования II порядка число плодовых веточек — 15-30. Высота побегов формирования II порядка — 140-220 см.

Характерно сильное развитие ксилоподия. Абсолютный возраст семенного куста - от 4 до 10 лет.

Старые генеративные растения - это старые, мало плодоносящие кусты с мощным ксилоподием. Число цветущих побегов — 1-2 с 18-20 плодовыми веточками. Стебли — небольшой высоты, слабые, плохо олиственные. Чаще всего в этом состоянии материнский парциальный куст погибает. Абсолютный возраст - 5-10 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются мощным развитием ксилоподия, наличием 1-2 побегов формирования I и II порядков. На двулетних побегах отсутствует плодоношение. Однолетние побеги с короткими междоузлиями, высотой до 50 см. Разрушение корневой системы материнского куста ведет к отделению дочерних кустов и образованию клона.

СЕНИЛЬНОЕ растение характеризуется 1-2 однолетними побегами.

Ксилоподий разрушается. Двулетних побегов нет.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.)

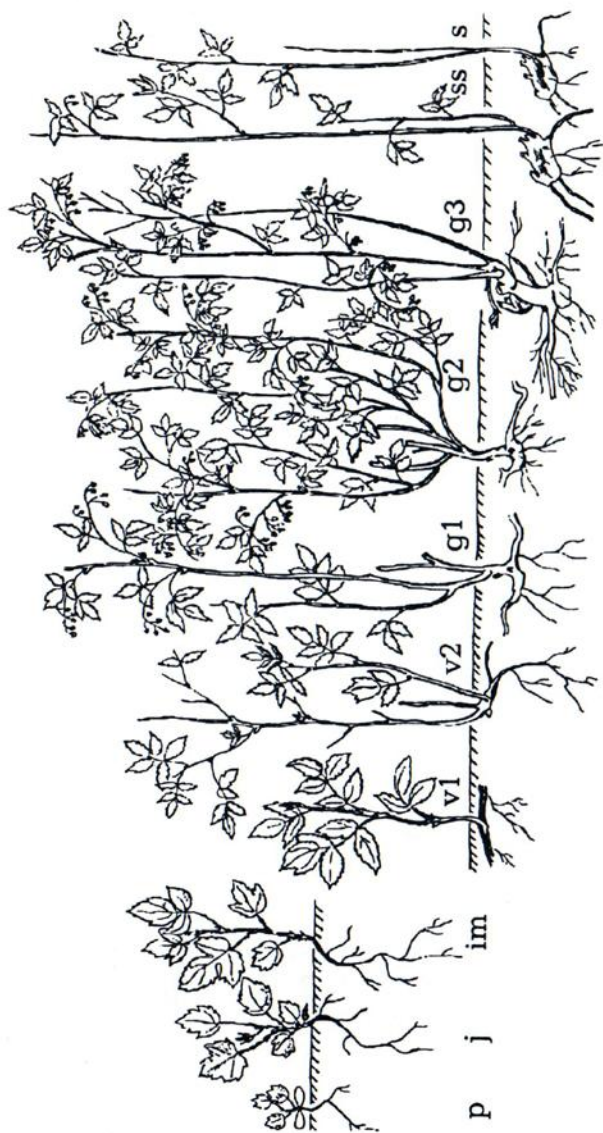


Рис. 3

Строение колонии малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.)

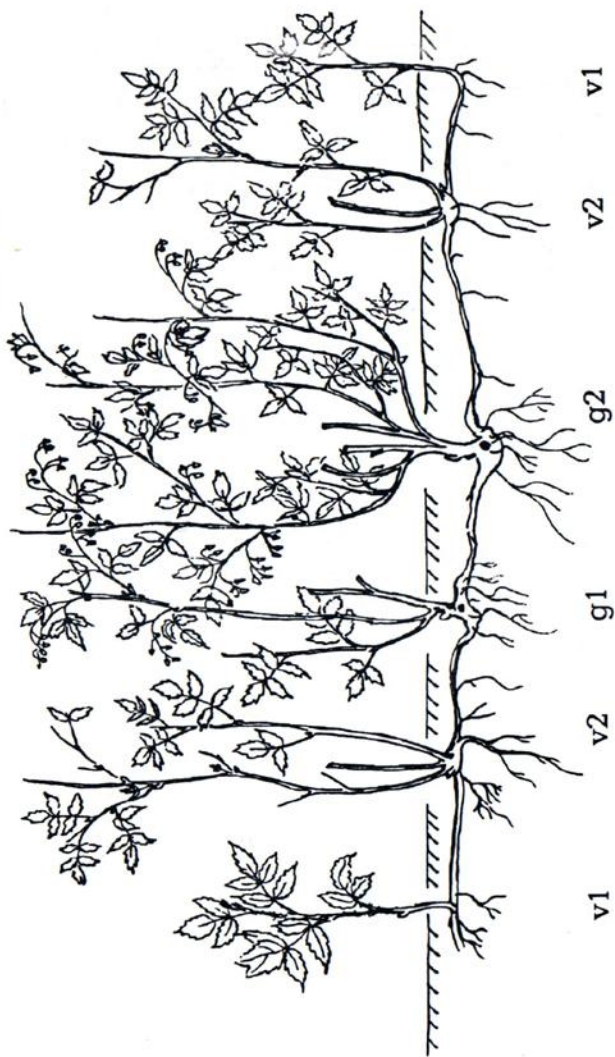


Рис. 3а

Кустарнички

4. Онтогенез тимьяна ползучего (*Thymus serpyllum* L.)

Тимьян ползучий (чабрец обыкновенный, богородская трава) - многолетний моноподиально нарастающий стержнекорневой кустарничек шпалерного типа. Образует мелкие куртины. Скелетные оси обычно сильно ветвятся и укореняются. Ортотропные неветвящиеся генеративные побеги отходят от узлов этих осей. Стебель в нижней части деревянистый. Листья супротивные, мелкие (5-10 мм длины и 1,5-3,5 мм ширины), эллиптические или продолговато-эллиптические, цельнокрайние, суженные в короткий реснитчатый черешок. На нижней стороне пластинки листа хорошо заметны выпуклые жилки и многочисленные точечные железки (Иванова, 1988). Соцветие - открытый тирс (Строчкова и др., 1979). Цветки зигоморфные, чашечка красноватая, опушенная. Венчик двугубый, розово-фиолетовый, редко белый. Цветет в июне-августе.

Плод - ценобий, состоящий из 4-х эремов, часто называемых орешками (Вехов и др., 1974); шаровидный с ямчато-шероховатой поверхностью. Окраска черно-бурая. Диаметр 0,5-0,6 мм (таблица 6 (4)), (Фисюнов, 1984).

Тимьян ползучий - чисто европейский вид (Гогина, 1975). Это растение боров, боровых пустошей, песчаных степей; индикатор южных черноземных малогумусных щебнистых почв (Виноградов, 1964).

Богородская трава принадлежит к числу ценных лекарственных растений. Заготавливают побеги тимьяна во время цветения, срезая их надземную часть. Листья содержат эфирные масла, тимол и другие биологически активные вещества. Используется для лечения заболеваний верхних дыхательных путей, при невритах, бессоннице, ревматизме, головной боли, кожных заболеваниях, с целью возбуждения аппетита, улучшения пищеварения, для ароматизации ванн, подкуривания напуганных детей, в качестве примочек при воспалении глаз и компрессов, как болеутоляющее при кожных заболеваниях. Жидкий экстракт тимьяна ползучего входит в состав препарата "Пертуссин" (Носаль, 1960; Гаммерман и др., 1975; Подымов, Суслов, 1990; Иванова, 1988а, 1988б).

Исследуемый материал был собран на опушке сосняка с разреженным пологом трав и зеленых мхов на флювиогляциальных песках неподалеку от ст. Кундыш Республики Марий Эл.

В онтогенезе тимьяна ползучего выделено и описано 9 возрастных состояний. Описания проростков и ювенильных растений даны по публикациям Е.Е. Гогиной (1975; 1990).

Онтогенез *Thymus serpyllum* представлен на рис. 4.

ПРОРОСТКИ (всходы) формируют побег высотой 0,3-0,7 см с 1-2 узлами выше семядолей и характеризуются мелкими листьями, не превышающими 2-3 мм длины и довольно рано сменяющимися листьями обычного размера (Гогина, 1990). Корневая система стержневая, сохраняющаяся в течение всей жизни растения; боковые корни I порядка в количестве 1-2.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют высоту от 0,8 до 2,2 см и представлены главным вегетативным побегом с 3-5 сформированными узлами выше семядолей (Гогина, 1990). Листья достигают длины 0,4-0,7 см и в дальнейшем в онтогенезе их размеры практически не меняются.

Длина тонкого нитевидного главного корня может быть от 2,5 до 6 см, диаметр — около 0,1 см; боковые корни I и II порядков.

ИММАТУРНЫЕ растения представляют собой невысокий (до 4 см) ветвящийся или переходящий к ветвлению главный побег, причем "первыми начинают расти ветви в пазухах семядолей" (Гогина, 1990).

Корневая система стержневая, главный корень длиной от 3,5 до 7 см и диаметром 0,1-0,2 см; ветвление боковых корней достигает III порядка.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи представлены куртинками, диаметр которых в среднем равен 11,5 см. Плагитропные побеги (2-3 шт.) — полудревесневшие, могут укореняться с помощью придаточных корней. Главный корень длиной 5-14 см, диаметром 0,2-0,4 см с большим количеством боковых корней II и III порядков.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются интенсивным ветвлением.

Средний диаметр их куртины равен 18 см. Главные скелетные оси нарастают моноподиально и стелются по земле. На более молодых участках горизонтальных вегетативных побегов развивается до 18 ортотропных моноциклических генеративных побегов. Длина главного корня варьирует от 7,6 до 17 см, его диаметр — от 0,3 до 0,6 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Их побеговая и корневая системы достигают наибольшего развития: средняя величина диаметра куртины — 24 см, скелетные оси сильно ветвятся и укореняются придаточными корнями. Генеративных побегов может быть до 180

(в среднем — 59). Развит мощный главный корень длиной до 11,5-27 см и диаметром 0,5-11,1 см со множеством боковых корней (I, II и III порядков). Накапливаются отмершие прошлогодние части растения.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений диаметр куртины составляет 20,5 см. Доля генеративных побегов сокращается до 18,0.

Процессы разрушения наиболее ярко выражены в средней части куртины.

Длина главного корня составляет примерно 15,5 см, диаметр — 0,85 см; уменьшается количество боковых и придаточных корней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения. В данном возрастном состоянии уменьшается диаметр куртины в среднем до 8,0 см. Генеративные побеги отсутствуют. Ростовые процессы практически прекращаются. Уменьшается количество боковых корней, может быть частично разрушен и главный корень, средняя длина которого 12,8 см, диаметр — 0,8 см.

СЕНИЛЬНЫЕ растения. Обычно они представляют собой часть бывшей куртины (средняя величина диаметра 6,0 см) с большим количеством отмерших побегов. Процессы новообразования практически отсутствуют.

Сохраняется несколько живых побегов (4-5) с листьями, как у генеративных растений. Главный корень становится дуплистым (средняя длина его 12,0 см, диаметр — 0,9 см).

ОТМИРАЮЩИЕ растения. По визуальному определению это практически мертвые растения, побеговая и корневая системы которых полностью разрушены. Средняя величина диаметра куртины - 6 см. Листья в очень небольшом количестве.

Диагностическими признаками возрастных состояний тимьяна ползучего являются: наличие или отсутствие генеративных побегов, число скелетных осей и диаметр куртин, состояние корневой системы. Форма и размеры листа не могут быть признаками-маркерами.

Следует помнить, что тимьян обладает медленным ростом и хрупкостью побегов, поэтому при его заготовке необходимо пользоваться ножницами. Учитывая способность чабреца к вегетативному размножению, рекомендуем его интродукцию на садовых участках, для чего достаточно пересадить кустик до 10 см в диаметре, который в благоприятных условиях за один вегетационный период может образовать куртину диаметром до 50 см.

Онтогенез тимьяна ползучего (*Thymus serpyllum* L.)

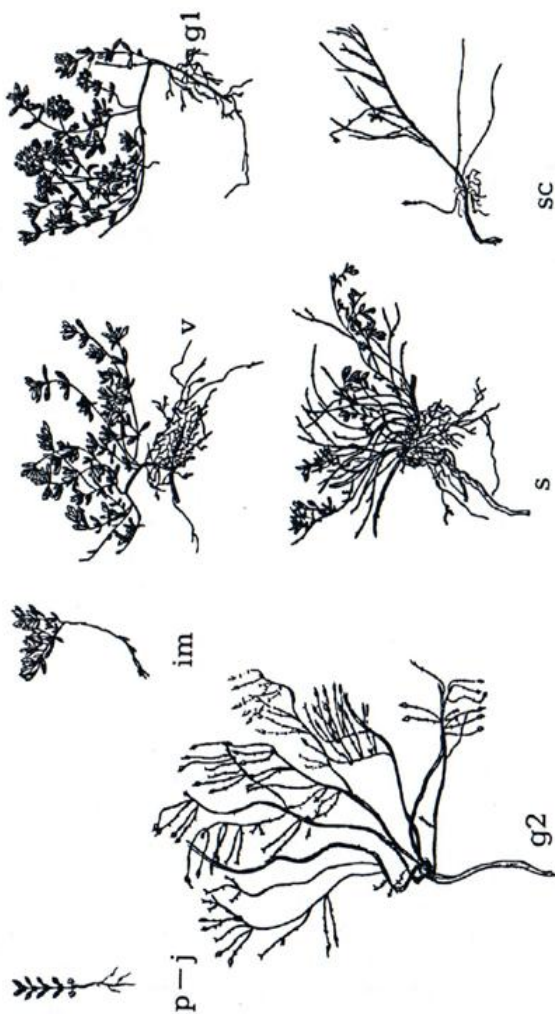


Рис. 4

ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Полукустарнички

5. Онтогенез княженики (*Rubus arcticus* L.)

Княженика - многолетний гипогеогенный полукустарничек из семейства Rosaceae, факультативно корнеотпрысковый. Высота взрослых растений 20,0-35,0 см. Надземные побеги полициклические с одревесневающей нижней многолетней частью. Листья тройчато-сложные с прилистниками.

Верхушечный листочек листа взрослого типа обратно-яйцевидно-ромбический на коротком черешочке; боковые листочки - ассиметричные, широкообратно-яйцевидные, почти сидячие; край зубчатый, верхушка в очертании тупая, основание сердцевидное, жилкование сетчатое. Прилистники на коротких черешочках, узко-обратно-яйцевидные, верхушка тупая, округлая. Лист сверху почти голый, снизу покрыт редкими волосками; нижняя сторона листовой пластинки более светлая. Цветки розовые, актиноморфные, пятичленные, пятикруговые с двойным околоцветником. Плод сочный, апокарпный, сложная костянка. Цветет с июня по август.

Встречается на вырубках, лесных полянах, опушках хвойных лесов (Флора Северного Края, 1936).

Гемикриптофит.

Пищевое, кормовое, лекарственное растение. Используется в народной медицине как источник витамина С, при простудных заболеваниях.

Онтогенез *Rubus arcticus* представлен на рис. 5.

ПРОРОСТКИ имеют розеточный побег с 2 ассимилирующими семядолями овальной формы, неопушенными, с сетчатым жилкованием и 2-3 простыми округлыми листьями с 5 крупными зубчиками и длинным черешком.

Прилистники овальные, не отделены от основания черешка; листья и черешки сильно опушены. Корневая система стержневая, хорошо заметен главный корень с 1-2 боковыми корнями, иногда ветвящимися до III порядка. Высота проростка 3 см, длина подземной части 1-1,5 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения небольшие по размерам, возвышаются над поверхностью земли на 2-3 см. Главный побег розеточный. Нижние листья простые, более мелкие, с 5 зубчиками. Верхушка тупая, основа-

ние сердцевидное, жилкование сетчатое, черешки средней длины (I тип листа). Верхние листья крупнее, с 7-9 зубчиками, черешки длинные. Могут сохраняться засохшие семядольные листья. Два прилистника прирастают к основанию черешка не полностью: их верхушка отделена. Листья и черешки сильно опушены. Среднее количество листьев — 2,0-3,6. Корневая система стержневая, представлена хорошо выраженным главным корнем с боковыми корнями II, III и IV порядков, длина корня намного превышает высоту надземной части.

ИММАТУРНЫЕ растения 1. Высота их надземной части 3-3,5 см.

Побег розеточный с листьями трех типов: I-й тип — нижние — простые, округлые, с 5-9 зубчиками, с тупой верхушкой и сердцевидным основанием; II-й тип — средние — простые, трехраздельные, край зубчатый, верхушка тупая; III-й тип — верхние — простые, ассиметричные, один листочек отделен, верхушка тупая, основание сердцевидное.

Листья и черешки сильно опушены; опушенные прилистники еще в большей степени отделяются от основания черешка. Стержневая корневая система более разветвленная (до III-IV порядков), закладываются придаточные почки на корнях.

ИММАТУРНЫЕ растения 2 высотой 4-5 см, розеточный побег с 1-3 листьями II-III типов и 2-4 взрослыми листьями IV типа. Главный корень начинает изгибаться в горизонтальном направлении, много боковых придаточных корней, могут появиться тронувшиеся в рост корневые отпрыски.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения характеризуются прежде всего сменой типа побега — главный побег удлинённый вегетативный и слабо ветвящийся с 3-6 тройчато-сложными листьями. При вытягивании междоузлия могут изгибаться. Прилистники целиком отделены от черешка листа. Опушение выражено гораздо меньше, чем у ювенильных и иммаатурных растений.

Диапазон изменчивости биометрических показателей достаточно широк: среднее количество ассимилирующих листьев — 3,1-6,2; среднее количество отбегов и корневых отпрысков — 1,3-1,7; среднее количество вегетативных побегов — 1,0-1,4; площадь листовой поверхности — от 4,7 до 7,5 кв.см. Главный корень достигает значительной длины. Горизонтально расположенные боковые шнуровидные корни обильно ветвятся, формируют по 1-2 корневых отпрыска.

Возникает полицентрическая система. Старые и молодые корни отличаются по цвету, молодые — светло-коричневые, а старые — темно-коричневые.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют сформированную полицентрическую систему побегов I-III порядков. Главный побег - генеративный, 1-2 вегетативных побега удлинённые с несколькими междоузлиями.

Междоузлия в нижней части побегов короче, чем в верхней. Нарастание чаще симподиальное; в нижней части побега сохраняются почечные чешуи и 3-4 тройчато-сложных довольно крупных листа взрослого с двояко-зубчатыми листочками (IV) типа. Корневая система и система корневищ парциального куста включают отбеги и короткие коммуникационные корневища, хорошо развиты. Продолжается формирование куртины. Процессы отмирания еще не проявляются: мало сухих листьев, почти нет отмерших побегов.

У **СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений продолжается формирование полицентрической системы побегов, включающей 1-2 генеративных и 2-3 вегетативных побега. Листья тройчато-сложные, более крупные. Их число увеличивается до 4-5. Площадь листовой поверхности изменяется в пределах от 7,1 см до 14,25 см. Сохраняется до трех отмерших листьев. Много отбегов: от 0,9 до 4,0-х, но появляются и отмершие побеги (0,6-1). Корневая система хорошо развита, разветвленная, боковые корни тонкие, неодревесневшие, располагаются пучками.

Корневище темное, узловатое. Куртина вполне сформировалась. Процессы новообразования и отмирания уравновешены.

У **СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений полицентрическая система генеративных и вегетативных побегов II-III порядков более простая.

Уменьшается число ассимилирующих листьев каждого побега до 3-4, а число отбегов — до 1-2. Несколько возрастает количество сухих листьев (до 2,5) и отмерших побегов — до 2,0-3,0. Процессы отмирания начинают преобладать над процессами новообразования. В корневой системе увеличивается число старых темных корней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения довольно мощные, сохраняются 1-3 вегетативных побега и единичные отбеги; часто остаются лишь отдельные партикулы; продолжают нарастать процессы старения: число ассимилирующих листьев уменьшается до 1-3, число сухих листьев - до двух,

число отмерших побегов увеличивается до 3-5. Появляются листья им-матурного и переходного типов (II и III). Край взрослого листа IV-го типа становится зубчатым, а не двоякозубчатым. Корневая система не отличается от предыдущего состояния.

У СЕНИЛЬНЫХ растений признаки старения проявляются наиболее ярко.

Вегетативных побегов только 1-2, число отмерших побегов возрастает до 4-5. Количество ассимилирующих листьев сокращается, а отмерших - возрастает. Характерно появление листьев ювенильного и имматурного типов (II и III типов), край листа IV типа — зубчатый. Уменьшается площадь листовой поверхности. Крайне редко встречаются отбеги, появление которых наряду с ювенильными листьями можно рассматривать как некоторое омоложение. Главный корень и корневища мощные, одревесневшие, большего, по сравнению с предыдущими возрастными состояниями, диаметра, темно-коричневые.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены. Общая продолжительность онтогенеза не определена из-за отсутствия наблюдений в природных популяциях.

Онтогенез княженики (*Rubus arcticus* L.)

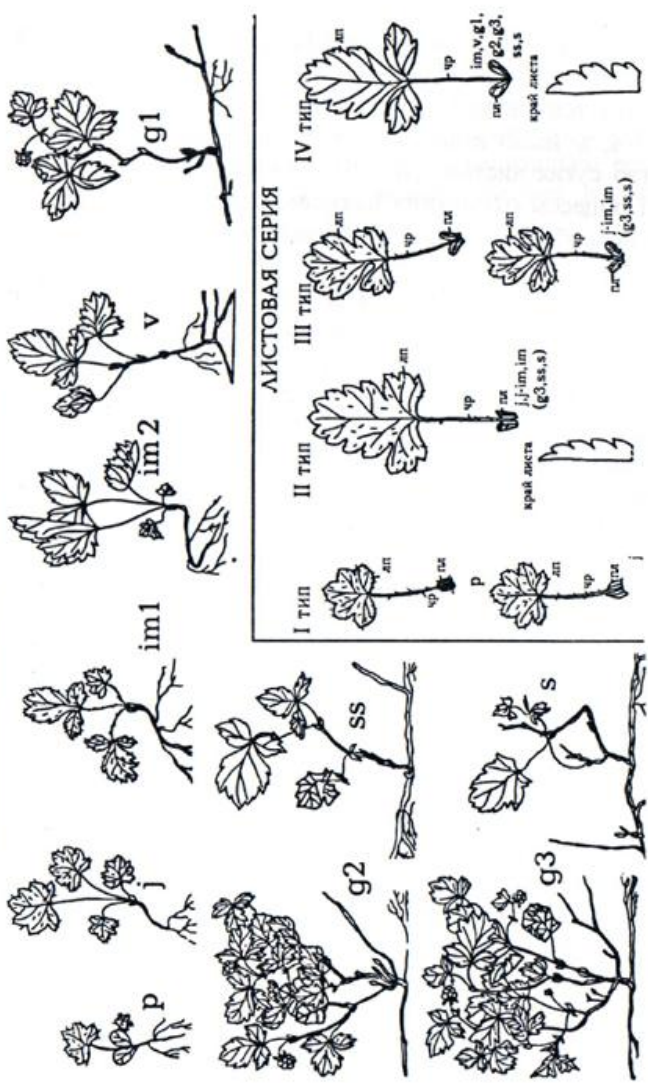


Рис. 5
лп - листовая пластинка; чр - черешок; пл - прилистники

ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Однолетники

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

Желтушник левкойный - однолетнее стержнекорневое травянистое растение семейства крестоцветных *Cruciferae* (*Brassicaceae*).

Ортотропный побег несет сидячие или короткочерешковые, ланцетные, цельнокрайние или слегка зубчатые листья. Цветки мелкие, желтые, собраны в прямостоячую кисть. Плод 4-х гранный, паракарпный, слегка сплюснутый стручок с коротким носиком, который вдвое длиннее цветоножки.

Этот вид распространен в Европейской части СНГ, в Сибири, на Дальнем Востоке, в Казахстане (Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР, 1976). Встречается на лугах и полях, как сорное растение в рудеральных сообществах.

Препараты желтушника левкойного применяются в медицине при сердечно-сосудистой недостаточности первой и второй степеней. В народной медицине - против водянки как одно из лучших средств (Голышенков, 1971).

Материал собран в окрестности г. Йошкар-Ола.

Онтогенез желтушника левкойного представлен на рис. 6.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД представлен семенами без эндосперма, запасные питательные вещества откладываются в семядолях зародыша. Зародыш имеет согнутую форму (таблица 6 (6), (Фисюнов, 1984).

ПРОРОСТКИ - однопобеговые растения до 1 см высотой с двумя обратно-яйцевидными семядольными листьями на черешках длиной до 3 мм и обратно-яйцевидными листовыми пластинками. Главный корень тонкий, менее 1 мм, не ветвящийся.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют удлинённый побег высотой до 1,5 см.

Семядольные листья отмирают. Ювенильные листья овальной формы, цельнокрайние или со слегка зубчатым краем, длинночерешковые.

Отношение длины листовой пластинки к длине черешка равно 1,6.

Главный корень менее 1 мм в диаметре, ветвится до II порядка.

У ИММАТУРНЫХ растений удлинённый побег высотой до 3,5 см.

Форма листьев овальная или широколанцетная, край листа цельный или слегка зубчатый, верхушка тупая. Отношение длины листовой пластинки к длине черешка — 2,3. Главный корень менее 1 мм в диаметре, ветвится до корней III порядка.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения 4-6 см высотой. Побег I порядка — удлиненный.

Форма листовой пластинки не меняется. Все листья длинночерешковые, длина черешка — 5-7 мм. Отношение длины листовой пластинки к длине черешка — 5,2. Корневая система стержневая. Главный корень менее 1 мм в диаметре, ветвится до III порядка.

Увеличивается число боковых корней. Отмерших частей нет.

При градации генеративного периода желтушника левкойного за основу взяты фенофазы развития и форма листьев.

Для **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений характерно изменение формы листовой пластинки. Нижние листья широколанцетные, тупоконечные, длинночерешковые. Верхние листья ланцетные или узколанцетные, с острой верхушкой, слегка зубчатым краем, короткочерешковые или сидячие. Побег заканчивается кистью. Диаметр главного корня — 1-1,5 мм.

ЗРЕЛЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Все листья на главном побеге ланцетные, с острой верхушкой, слегка зубчатые, нижние - черешковые, верхние - сидячие. Появляются побеги II порядка. В соцветии открыты почти все цветки. В нижней части кисти появляются плоды.

Главный корень в диаметре до 3 мм.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются отмиранием нижних листьев, массовым созреванием плодов и семян. Цветки либо отсутствуют, либо сохраняются на верхушке соцветий.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД у желтушника левкойного как представителя однолетников не выделяется.

Таким образом, признаками-маркерами, определяющими онтогенетическое состояние желтушника левкойного, являются форма листовой пластинки, отношение длины черешка и листовой пластинки, ветвление побега, степень разветвления соцветий, созревания плодов и семян.

Длительность онтогенеза — 5-6 месяцев (один вегетационный период).

Онтогенез желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides* L.)

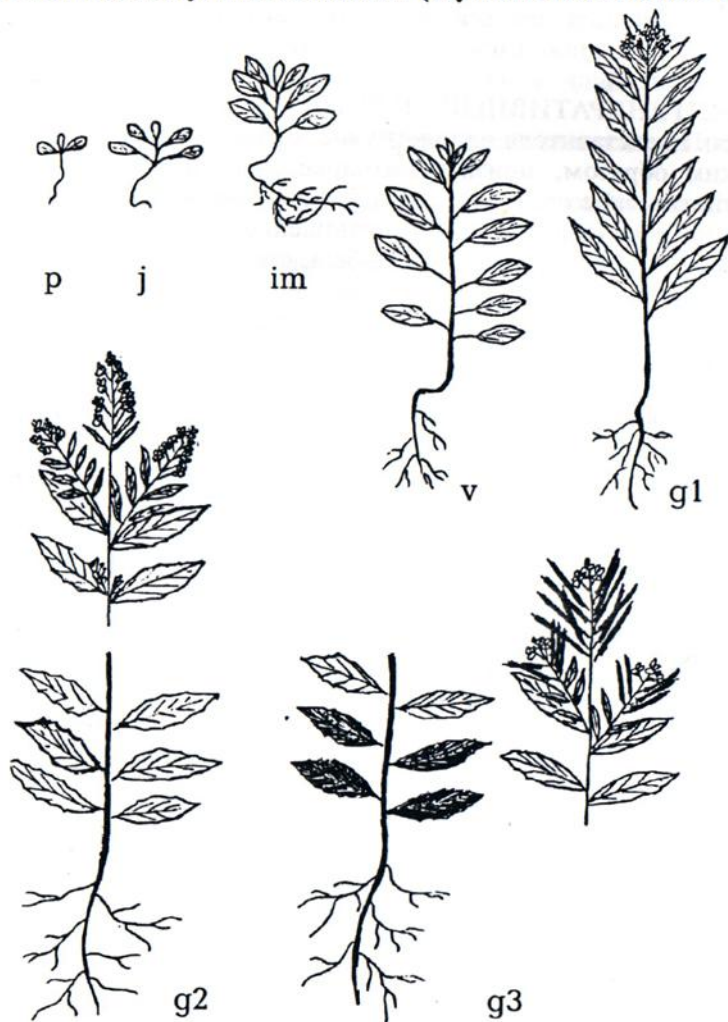


Рис. 6

7. Онтогенез календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.)

Календула лекарственная - травянистое двулетнее растение семейства сложноцветных, в культуре выращивается как однолетнее. Имеет стержневую корневую систему. Побеги густо опушены короткими волосками, листья очередные, простые цельные, ланцетные. Цветки собраны в крупные одиночные корзинки с плоской осью соцветий и зеленой оберткой, краевые цветки — ложно-язычковые, срединные — трубчатые, желтого и оранжевого цвета. Цветет в зависимости от сроков посева с июня или июля до поздней осени.

Плоды — невскрывающиеся паракарпные, семечки без эндосперма.

В одной корзинке наблюдается, как правило, гетерокарпия. Краевые семечки в корзинке сильно изогнуты, дуговидные, выпуклой частью располагаются кнаружи и имеют длинный полый, обращенный внутрь носик, снаружи бугорчатые; следующий тип - семечки с явно развитыми боковыми крыльями и часто еще одним внутренним продольным крылом, без носика; III тип - центральные семечки - более мелкие, бескрылые и без носика (таблица 6 (7), семечки: а) когтевидные; б) ладьевидные; в) кольцевидные, Маевский, 1964; Жизнь растений, 1981).

Родина календулы неизвестна. В Европе повсеместно культивируется как декоративное и лекарственное растение. В нашей стране встречается только в культуре, редко как одичавшее растение. Как лекарственное растение календулу выращивают в специализированных совхозах.

Календула лекарственная давно применяется в медицине.

Спиртовая настойка обладает бактерицидным действием, рекомендуется при порезах, гнойных ранах и язвах, при ожогах в виде компрессов, для полоскания горла при ангине, в виде 10-20% мази при кожных заболеваниях, оправдано применение календулы при заболеваниях печени и желчных путей (Подымов, Суслев, 1990).

Онтогенез календулы лекарственной представлен на рис. 7.

ПРОРОСТКИ - однопобеговые растения высотой 3,2-3,5 см с двумя продолговатыми семядольными и 1-2 обратноланцетными цельнокрайними листьями. Длина листа — 1,9-2,6 см, ширина — 0,9-1,2 см. Главный корень не утолщен, имеется 3-5 боковых корней. У проростков есть одна верхушечная почка, содержащая 2-3 листовых зачатка и конус нарастания.

Продолжительность онтогенетического состояния — 10-12 (15-17) дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения переходят на автотрофное питание, начинается отмирание семядольных листьев. Представлены однобогевыми растениями с 3-5 обратно-ланцетными листьями. Длина наиболее развитого листа — 3,2-4,9 см, ширина — 0,8-1,6 см. Высота стебля — 3,6-5,0 см. Увеличивается емкость верхушечной почки до 4 листовых зачатков.

Корневая система стержневая, главный корень достигает длины 2,2-2,5 см. Увеличивается количество боковых корней до 7-9.

Продолжительность онтогенетического состояния — 7-28 дней.

У **ИММАТУРНЫХ** растений главный побег удлинённый, вегетативный, высотой 6,9-9,0 см, с 3-5 продолговато-ланцетными листьями. Основание листовой пластинки суженое, переходит в короткий черешок. Длина наиболее развитого листа — 4,6-6,2 см, ширина — 1,4-1,9 см.

Начинается подготовка к ветвлению, в пазухах листьев закладываются почки, имеющие 4-5 листовых зачатков. Главный корень светлый, утолщен до 1,5 мм, продолжается его ветвление. Длительность онтогенетического состояния — 11 дней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи календулы лекарственной также однобогевые, высотой 7,8-19,3 см. Увеличиваются количество и размеры листьев.

Удлинённый вегетативный побег имеет 5-8 листьев, длина листа — 7,7- 10,5 см, ширина — 2,2-2,8 см. В верхушечной почке 6-7 листовых зачатков, продолжается формирование пазушных почек. У мощных особей календулы лекарственной 1-2 боковые почки трогаются в рост, происходит ветвление побега. Длина главного корня — 2,8-5,8 см, продолжается его ветвление, количество боковых корней увеличивается до 12-13.

Данное онтогенетическое состояние календулы лекарственной продолжается от 9 до 34 дней.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ растения календулы лекарственной более крупные, высотой 12,5-23,0 см. Длина листовой пластинки — 8,0-11,7 см, ширина — 1,6-2,9 см. Количество листьев главного побега увеличивается до 9- 10, однако нижние листья начинают отмирать.

Главным признаком скрытогенеративного состояния являются наличие в верхушечной почке зачаточного соцветия - корзинки. Развитие генеративных органов стимулирует ростовые процессы стебля: начинается интенсивное удлинение междоузлий. Однако верхние листья сближены, защищают неразвернувшееся соцветие. Главный корень длиной

до 3,8-6,5 (12,6) см, диаметр — 0,5 см. Старые боковые корни долго сохраняются. Новообразование корней замедляется.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют обычно один генеративный побег, заканчивающийся бутоном или раскрывшимся соцветием. У мощных особей кроме главного имеются 2-3 боковых побега, в разреженных посадках количество соцветий 1-4. Высота растения — до 30 см. Листья крупные, длиной 8,0-15 см, шириной 2,0-4,0 см (10-14 штук). Нижние листья обратно-яйцевидные с суженным основанием, верхние — продолговато-ланцетные, сидячие. Продолжается отмирание нижних листьев (4-5). Главный корень светлый, до 2,5 мм в диаметре.

Появляются корни третьего порядка.

Продолжительность онтогенетического состояния в среднем 20 дней.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи календулы лекарственной представлены системой главного и боковых (2,5-8,2) побегов. Высота — 20,0-35 (до 45) см. Длина листа — 12,0-17,0 см, ширина — 2,0-4,5 см. На главном побеге 6-11 листьев, продолжается отмирание нижних листьев (4-5). Соцветия могут находиться в разных фазах: в виде бутонов, развернувшиеся, отцветающие, с образующимися плодами. Происходит интенсивный рост корневой системы. Продолжительность онтогенетического состояния — в среднем 24 дня.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены системой побегов I-III порядков. Увеличивается количество отмерших листьев (6-10).

Длина листа — 9,0-11,0 см, ширина — 2,7-3,9 см. Увеличивается доля отцветающих соцветий по сравнению с зацветающими и цветущими. Для старых генеративных особей календулы лекарственной характерно после окончания фазы цветения и плодоношения образование на главном побеге вторичных розеточных вегетативных и генеративных побегов.

Продолжительность онтогенетического состояния — около 30 дней.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ

В онтогенезе календулы лекарственной обнаружен двухфазный характер изменения активности железосодержащих ферментов: каталазы и пероксидазы, а также фермента энергетического обмена — АТФ-азы.

Низкая активность ферментов отмечена в листьях ювенильных и молодых генеративных растений. Максимальная активность железосодер-

жащих ферментов была в виргинильном и средневозрастном генеративном состояниях, а медьсодержащего фермента полифенолоксидазы - в молодом генеративном состоянии. Начальные этапы онтогенеза (проростки, ювенильные, имматурные растения) характеризовались невысоким содержанием сухого вещества, каротина и аскорбиновой кислоты.

Переход растений в генеративное состояние сопровождался увеличением этих соединений. Их динамика носит ярко выраженный одновершинный характер.

Изученные биологически активные вещества обнаружены в наибольшем количестве у молодых генеративных растений в разряженных посадках.

Поэтому при сборе сырья календулы лекарственной следует учитывать как возрастное состояние, так и густоту посадки.

Онтогенез календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.)

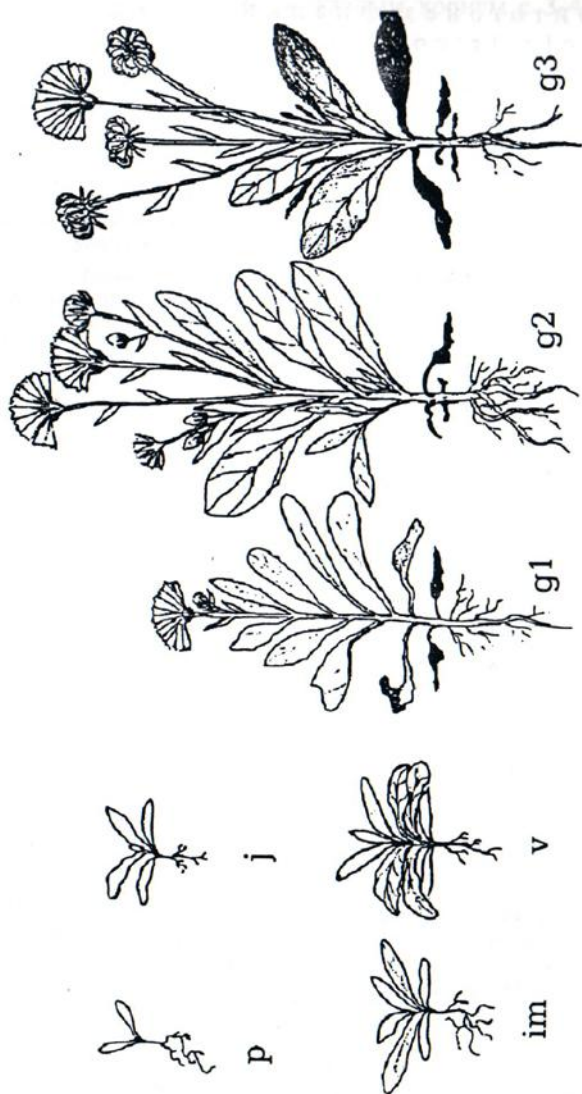


Рис. 7

8. Онтогенез фиалки трехцветной (*Viola tricolor* L.)

Фиалка трехцветная — одно или двулетнее травянистое растение высотой до 10-40 см. Стебли прямые, простые или ветвистые. Листья с крупными лировидными прилистниками при ее относительно не очень крупных листьях. Нижние листья — яйцевидные, на черешках; верхние — узкие, почти сидячие. Цветки обоеполые, зигоморфные с двойным околоцветником. Чашечка из 5 чашелистиков и венчик из 5 лепестков: верхние лепестки темно-синие или фиолетовые, боковые — светло-фиолетовые, нижний — желтый или белый. Андроцей из 5 тычинок, гинецей из 3 плодолистиков. Завязь верхняя. Цветет с апреля до поздней осени. Плоды начинают созревать с июня (Маевский, 1964).

Плод паракарпный — трехстворчатая, многосемянная, вскрывающаяся, верхняя коробочка с остающимся столбиком.

Семена обратнойяйцевидные или слабогрушевидные, на верхушке слегка сдавленные, как бы приплюснутые, при основании сильно заостренные. Окраска варьирует от желтой до желто-коричневой. Сбоку семени, при основании его, имеется светлое пятно, обычно покрытое светлой пленкой. От этой пленки к верхушке семени идет более темная полоса. Поверхность продольно-мелкобороздчатая. Ширина семени — 1,5 мм (таблица 6 (8), а) плод; б) семя со стороны спинки; в) семя со стороны брюшка), (Бородин, 1904; Левина, 1974; Майсуриан, Атабекова, 1978).

Размножается семенами.

Применяют в медицине надземную часть (траву). Заготавливают траву во время бутонизации и в начале цветения (с апреля по октябрь). Сушат в тени, в закрытых от ветра помещениях. Настой травы фиалки применяют в качестве отхаркивающего средства. Входит она и в состав мочегонных лекарственных сборов (Задорожный и др., 1992).

Максимальное количество сырья можно получить при использовании средневозрастных генеративных растений.

Фиалка трехцветная распространена в европейской части бывшего СССР и Западной Сибири.

Материал собирался в окрестностях г. Йошкар-Олы в агроценозе.

ПРОРОСТКИ — небольшие растения (до 1 см) с округло-овальными семядолями, тупыми на верхушке, цельнокрайними. Кроме семядолей появляются 1-2 ассимилирующих листа. Корневая система представлена главным корнем с 3-4 боковыми корнями.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют 1 розеточный побег с 4-5 ассимилирующими листьями ювенильного типа: небольшие округло-овальные с городчатым краем. Семядольные листья сохраняются. Корневая си-

стема стержневая, с хорошо выраженным главным корнем (до 2 см) и 5-7 боковыми корнями, появляются боковые корни II порядка.

ИММАТУРНЫЕ растения обладают одним полурозеточным побегом, высотой 2,5-3,0 см, с 5-7 листьями переходного типа: нижние листья округлые, верхние - овальные с городчатым краем и небольшими прилистниками.

Корневая система хорошо развита, появляются боковые корни III порядка.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения характеризуются появлением вегетативного ортотропного побега (4,5-9,0 см) с верхними овальными листьями с зубчатым краем и очередным листорасположением. Прилистники имеют хорошо выраженную среднюю долю с 2 боковыми шиловидными долями.

Семядоли сохраняются. Характер корневой системы не изменяется, она остается стержневой.

У **МОЛОДОГО ГЕНЕРАТИВНОГО** растения хорошо выражен генеративный побег высотой 7-15 см, на котором находится 1-2 бутона или раскрывшихся цветка на длинных цветоножках. Нижние листья - округлые, а верхние - овальные. Прилистники лировиднораздельные.

Корневая система стержневая.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются сильным ветвлением генеративного побега, высотой до 30 см. Число цветков значительно колеблется от 3 до 15. Большинство цветков находится в состоянии полного цветения.

Форма листьев и прилистников не изменяется; увеличиваются их размеры по сравнению с предыдущим состоянием.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 1 невысокий генеративный побег (до 10 см) со слабо выраженным ветвлением. Часть боковых побегов отмирает. На генеративном побеге могут быть 2-3 цветка и несколько плодов. Корневая система темнеет, начинает отмирать.

Онтогенез фиалки трехцветной (*Viola tricolor* L.)

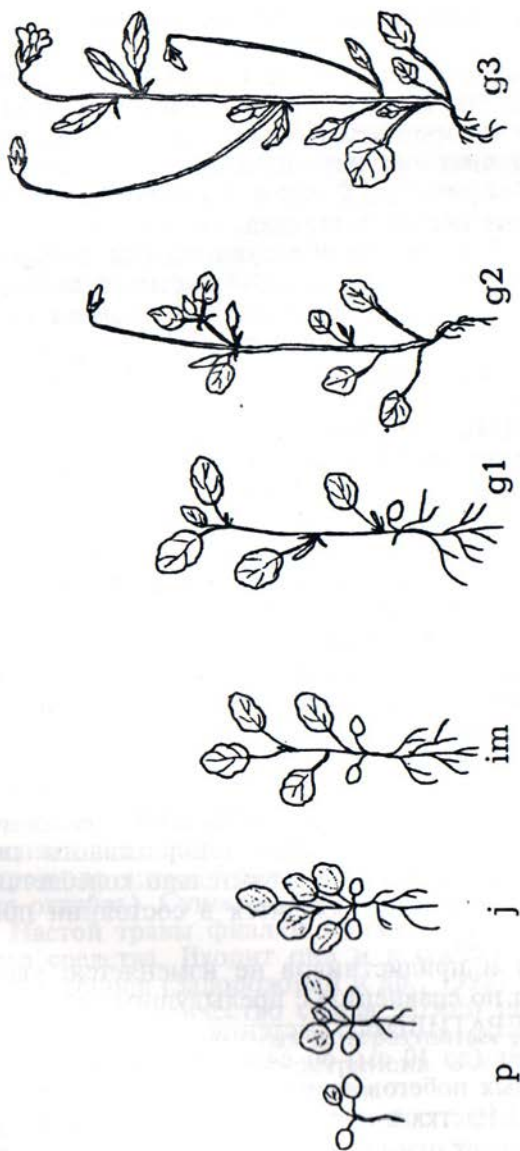


Рис. 8

9. Онтогенез пастушьей сумки
обыкновенной
(*Caprella bursa pastoris* (L.) Medik.)

Пастушья сумка обыкновенная - однолетнее или двулетнее стержнекорневое травянистое растение из семейства крестоцветных. Стебель простой или ветвистый, высотой 20-60 см. Листья на розеточном побеге продолговато-ланцетовидные, цельные или перисто-раздельные, суженные в черешок. На генеративном полурозеточном побеге листья сидячие, стреловидные, стеблеобъемлющие. Край листовой пластинки выямчато-зубчатый. Цветки собраны в постепенно распускающуюся и удлинняющуюся кисть. Цветки без кроющих листьев и прицветников, с двойным околоцветником, двухчленные, шестикруговые. Чашечка из четырех свободных, расположенных в два круга, чашелистиков, венчик из 4 белых лепестков. Андроцей из 6 тычинок: 4 более длинные образуют внутренний круг, а 2 короткие тычинки - наружный круг. Гинецей паракарпный из 2 плодолистиков с продольной ложной плечатой перегородкой. Завязь верхняя (Вехов и др., 1974).

Цветет с апреля до глубокой осени.

Недопустим сбор растений вместе с плодами. Поэтому необходимо использовать молодые генеративные растения.

Плоды очень характерные: обратно-треугольные, сильно сплюснутые со стороны шва, вскрывающиеся стручочки с сердцевидной выемкой наверху (таблица 6 (9): а) семя со стороны брюшка, б) с боковой стороны), (Фисюнов, 1984).

Пастушья сумка встречается по всей территории СНГ за исключением Крайнего Севера и пустынных районов Средней Азии. Растет по окраинам дорог, у домов, канав, как сорное растение — на огородах, в садах, на полях.

Пастушья сумка - давно применяемое лекарственное растение.

Она была известна врачам Древней Греции и Рима. В средние века ее использовали как кровоостанавливающее средство по всей Европе.

Для лекарственных целей траву собирают во время цветения, в сухую погоду (Задорожный и др., 1992). Растения вынимают из почвы, затем обрезают корни.

Сушат на открытом воздухе, в тени.

В траве пастушьей сумки содержатся витамины А, В₂, С и К, стероиды, сапонины, амины, алкалоиды, дубильные вещества, органические кислоты, флавоноиды, соли калия и др.

Настой травы пастушьей сумки применяют внутрь как кровоостанавливающее средство, при атонии матки и маточных кровотечениях, при болезнях мочевого пузыря, геморрое, а также как противорвотное средство. Трава может быть полезна при нарушении обмена веществ. В народной медицине ее используют при болезнях печени, для снижения артериального давления, при ранах, порезах, гнойных язвах, иногда при брюшном тифе (Пастушенков и др., 1990).

Наружно настой из пастушьей сумки употребляют для местных ванн, обливаний, примочек, компрессов при воспалениях сухожилий, легких ранениях и повреждениях кожи, при ушибах (Решетникова, Семчинская, 1993).

Пастушья сумка помогает при любых мышечных заболеваниях (мышечной атрофии, атрофии конечностей), при ослаблении сфинктера и выпадении прямой кишки и матки, а также при паховой грыже (Тробен, 1994).

В некоторых странах она имеет пищевое значение: прикорневые листья идут в борщи, супы, салаты, а семена заменяют горчицу.

Материал собран в Медведевском районе, в г. Йошкар-Оле, на АБС МарГУ в июне 1995 года.

СЕМЕНА весьма мелкие, овальные. Семя без эндосперма с согнутым зародышем. Поверхность семян голая, почти гладкая, окраина темно-желтая, желтовато-коричневая или коричневая. Длина семян — 0,8-1 мм, ширина — около 0,5 мм (Майсурян, Атабекова, 1978).

ПРОРОСТКИ имеют побег с двумя небольшими овальными семядольными листьями, размером около 1,5 мм. Семядоли на коротких черешках. Длина семядольных листьев — 2,5-4,0 мм, ширина — 1,5 мм. И.Т. Васильченко (1979) отмечает, что первые листья мелкие, продолговато-обратно-яйцевидные или короткоовальные, на верхушке тупые, книзу суженные в черешок, супротивные, опушенные сидячими звездчатыми волосками и нередко сверх того несут еще и более длинные простые волоски. Корневая система стержневая, с хорошо выраженным главным корнем (рис. 9).

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений на побеге семядольные листья отмирают, образуются овальные, слегка обратнояйцевидные, несколько более удлиненные, по краю слабо волнистые, усаженные звездчатыми и простыми волосками листья длиной 0,8-1,2 см, шириной 0,3-0,4 см.

Главный корень начинает ветвиться. Его длина около 2 см.

У ИММАТУРНЫХ растений наряду с цельными листовыми пластинками появляются перисто-раздельные. Цельные листья по краю с редкими зубчиками и выямчато-зубчатые. Все листья опушенные. Черешок листа примерно равен длине листовой пластинки. По сравнению с предыдущим состоянием длина листа увеличивается в 2 раза. Корневая система более интенсивно ветвится. Длина главного корня около 4 см.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений сохраняется главный розеточный побег с перисто-раздельными листьями, которые преобладают над цельными (длина около 6,5-8 см, ширина - 1,5-2 см). Длина черешка равна 1/3 длины всего листа. Корневая система хорошо развита. Главный корень удлинился по сравнению с предыдущим состоянием в 2 раза.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют полурозеточный генеративный побег длиной около 10 см, на котором образуются мелкие белые цветки.

Генеративный побег не ветвится. Главный корень еще больше утолщается, длина его по сравнению с виргинильным состоянием увеличивается примерно на 1/3.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются наибольшим развитием. Листья розеточного побега по размерам такие же, как и у молодых генеративных растений, но число их увеличилось. У растений в этом состоянии имеется несколько генеративных побегов, некоторые из них ветвятся. Главный корень толстый, с множеством боковых корней II-III порядков.

После созревания плодов растения отмирают.

Онтогенез настуршей сумки (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.)

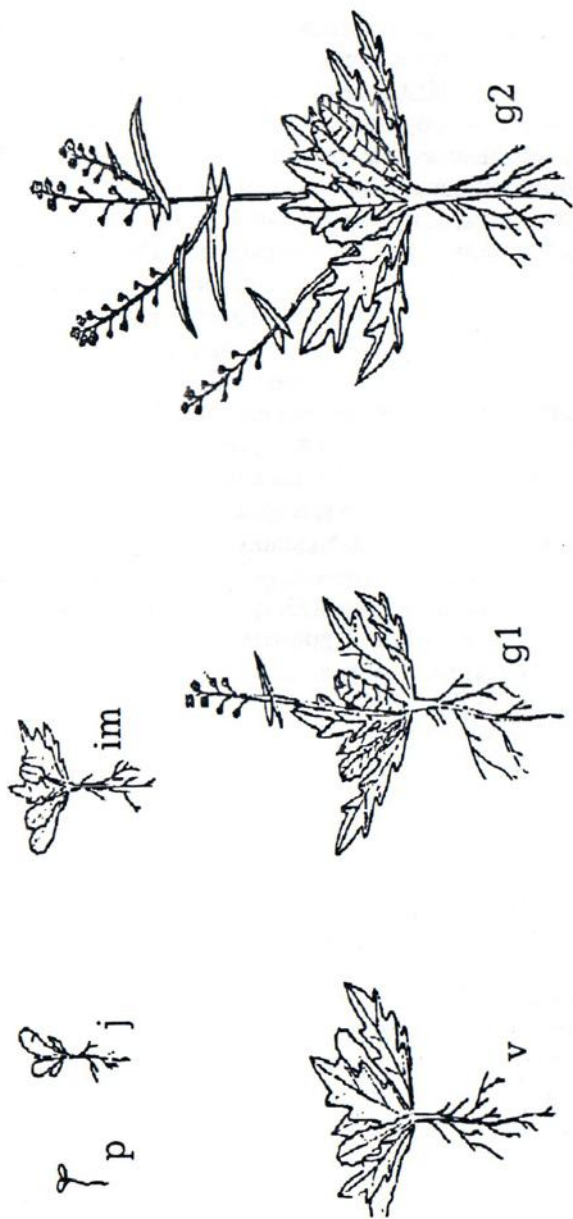


Рис. 9

Малолетники

10. Онтогенез ослинника двулетнего (*Oenothera biennis* L.)

Ослинник двулетний — стержнекорневое травянистое растение семейства кипрейных. Он образует прилегающий к почве розеточный побег с обратно-яйцевидными листьями. Цветоносный стебель прямой, крепкий, жестковолосистый, густолиственный. Нижние листья черешковые, верхние сидячие, выемчато-зубчатые. Цветки крупные, пахучие, с 4-мя бледно-желтыми, лепестками яйцевидно-треугольной формы, слегка выемчатые, которые длиннее тычинок; гипантий длинный, трубчатый, с отогнутыми вниз чашелистиками. Цветет в июне-августе.

Плод синкарпный - многосемянная нижняя, утолщенная книзу, продолговатая коробочка, вскрывающаяся четырьмя створками.

Это растение распространено в Европейской части России, в Казахстане, на Кавказе и Дальнем Востоке. Занесено из Северной Америки.

Растет на влажных песчаных и каменистых почвах, по обочинам дорог, железнодорожным насыпям, берегам рек (Маевский, 1964).

Декоративное, лекарственное растение.

В народной медицине отвар цветков ослинника принимают внутрь при воспалении органов мочевой системы, наружно - для промывания ран (Махлаюк, 1992).

Материал для описания онтогенеза собран в Звениговском районе Республики Марий Эл, в окрестностях г. Звенигово, на песчаном пляже р. Волги. Онтогенез ослинника двулетнего представлен на рис. 10.

СЕМЕНА многогранно-угловатые, овально-односторонние, к вершине несколько расширенные, к основанию значительно суженные, спинка округлая, боковые ребра плоские, образующие со спинкой резкие ребра с закраинками, брюшная сторона узкоклиновидная. Семенной рубчик слабо заметный. Поверхность грубобугорчатая, матовая. Окраска коричнево-красная, темно-коричневая. Длина — 1,5-2,5; ширина - 0,75-1,25; толщина — 1-1,2 мм (таблица 6 (10), а) семя со стороны спинки; б) семя с боковой стороны; в) семя со стороны брюшка), (Доброхотов, 1961).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с 2-4 направленными вверх обратно-яйцевидными или обратно-ланцетными листьями с острой верхушкой и слабо выемчато-зубчатым краем, 2-3 см длиной.

Корневая система стержневая, главный корень хорошо развит, длиной до 3 см. Появляются боковые корни I порядка.

ИММАТУРНЫЕ растения высотой до 9 см. Тип побега не меняется. Листовые пластинки обратно-ланцетные, длиной до 6 см, клиновидное основание постепенно переходит в длинный черешок до 3 см длиной.

Число листьев розеточного побега увеличивается до 8-12.

Главный корень длиной до 10 см уходит глубоко в почву. Боковые корни II порядка не образуются.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения - имеют моноподиально нарастающий побег I порядка с 10-12 длинно-черешковыми листьями до 8-15 см длиной, верхушка листовой пластинки окрашивается в малиновый цвет.

Главный корень утолщается, углубляется до 20 см и более.

К МОЛОДЫМ ГЕНЕРАТИВНЫМ растениям относят растения второго года. В ходе онтогенеза розеточный побег сменяется полурозеточным. На каудексе сохраняются остатки старых черешков. Возможно появление боковых розеточных побегов, но они могут и отсутствовать. Появляется ортотропный генеративный побег высотой до 28 см и более. Стеблевые листья короткочерешковые, листорасположение очередное. Соцветие - кисть. Цветки бледно-желтые на длинных (2-3,5 см) цветоножках.

Корневая система хорошо развита, главный корень двуглавый, от него отходят боковые корни II и III порядков.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются мощным развитием надземной и подземной частей. Число генеративных побегов увеличивается. Растение обильно цветет, начинается образование плодов. Подземная часть хорошо развита. Каудекс утолщается, возможно образование дочерних розеточных побегов из спящих почек.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 1, реже 2 генеративных побега.

Заметны процессы отмирания. Стебель оголяется. Цветение заканчивается.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД отсутствует.

Онтогенез ослинника двулетнего (*Oenothera biennis* L.)

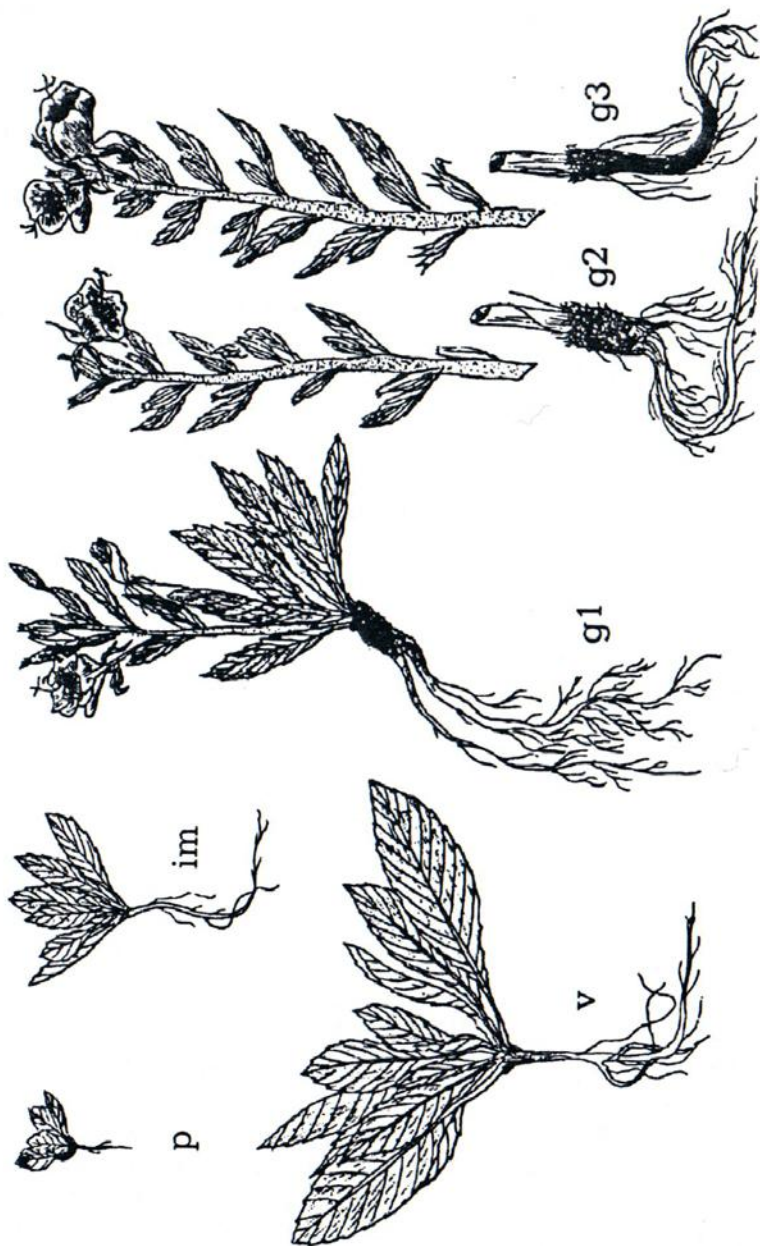


Рис. 10

11. Онтогенез колючника Биберштейна (*Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem.)

Колючник Биберштейна - стержневой травянистый двулетник с ветренообразным, слегка разветвленным главным корнем из семейства сложноцветных. На первом году жизни формируется розеточный побег I порядка со спирально расположенными стелющимися, ланцетными или ланцетно-линейными листьями. Листовая пластинка по краю слегка зазубрена, каждый зубчик заканчивается реснитчатообразным шипом. Среди шипов выделяются более мощные и удлиненные, между которыми располагаются более короткие шипы. Сверху листья почти голые, зеленые, снизу имеют паутинисто-войлочное опушение серовато-серебристого цвета.

На второй год образуется полурозеточный генеративный побег с прямостоячим паутинисто-опушенным стеблем высотой 20-70 см, иногда в верхней части ветвистый, с очередным листорасположением. Нижние стеблевые листья - черешковые, срединные и верхние - сидячие, иногда несколько суженные у основания или едва стеблеобъемлющие.

Цветки собраны в соцветие корзинка. Корзинки одиночные или находятся в щитковидном соцветии. Венчик темно-пурпурный. Все цветки трубчатые, обоеполые; пыльники при основании со стреловидными придатками, рыльце почти цельное. Семянки продолговатые, цилиндрические, опушенные; волоски хохолка сросшиеся при основании в пленчатые пучки. Хохолок в 2-4 раза длиннее сеянки (таблица 6 (11)).

Распространен от юга Скандинавии до Балканского полуострова включительно, в европейской части СНГ и южной Сибири (Флора северо-востока..., 1977).

Колючник Биберштейна произрастает по сухим склонам, насыпям, кустарникам, в сосновых борах, на холмах в сосновом мелколесье.

В лекарственных целях применяются плоды колючника. Их лечебное действие связано с наличием в них смолистых фракций. Наиболее активными препаратами считают экстракт из семян и эмульсию из целого соцветия. Эффект лечебного действия связан с усилением тормозного процесса и его концентрацией в больших полушариях. Применяется в медицине при гипотоническом состоянии, больших физических нагрузках, дисфункции высшей нервной деятельности, связанной с беременностью. Оказывает стимулирующее влияние на мышечную ткань, повышая тонус и мышечную работоспособность (Камаева, Золотарева, 1981). При

многократном введении препарата наблюдается отчетливое противовоспалительное действие колючника Биберштейна (Иванова, 1978).

Препарат из жидкого экстракта колючника позволяет сердечной мышце адаптироваться к увеличению нагрузки без учащения сердечного ритма (Иванова, 1981).

Экстракт колючника Биберштейна оказывает стимулирующее влияние на мышечную ткань, повышая тонус и мышечную работоспособность (Камаева, Золотарева, 1981).

В народной медицине отваром травы поят детей или, сжигая растение, окуривают дымом при испуге.

Материал собран в Медведевском районе Республики Марий Эл около ж/д станции Пемба на железнодорожной насыпи.

Онтогенез колючника Биберштейна представлен на рис.11.

ПРОРОСТКИ - однопобеговые растения, с расположенными супротивно обратно-узкояйцевидными семядольными листьями. Ширина семядоли — 0,3-0,5 см, длина — 1-1,2 см. Кроме семядольных, на стебле появляются 3-4 настоящих ланцетных листа, последние отличаются от взрослых соотношением длины и ширины: ширина листовой пластинки — 0,5-1,2 см, длина — 1,5-6 см. Главный корень светлый, веретеновидный длиной 4-4,5 см, на котором рано появляются боковые корни II порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены розеточным побегом с 5-9 листьями, причем один из семядольных листьев начинает отмирать. У настоящих листьев основание листовой пластинки сужено, ширина листовой пластинки — 0,6-1,3 см, длина — 1,5-7 см, диаметр розеточного побега 0,5 см. Главный корень веретенообразный, длиной 5-5,5 см, имеет боковые корни II и III порядков.

ИММАТУРНЫЕ растения развивают розеточный побег диаметром 0,8-1 см с 15-20 вегетирующими листьями, 1-2 отмирающими и 6-8 отмершими. Более молодые листья приобретают форму взрослых: ширина листовой пластинки — 0,5-1 см, длина — 1-10 см. Главный корень более темного цвета, чем у ювенильных растений и более утолщенный. Он достигает длины до 6 см.

На главном корне интенсивно формируются боковые — II-IV порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения также представлены розеточным побегом I порядка с диаметром до 1,5 см, 25-40 вегетирующими, 1-3 отмирающими и 12-15 отмершими листьями. Ширина листовой пластинки —

0,5-1,2 см, длина — 1,5-12,5 см. Главный корень (длиной до 6,5 см) продолжает утолщаться и пассивно ветвиться, на нем образуются боковые корни II-V порядков.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. На этом этапе растения формируют полурозеточный генеративный побег. В розеточной части побега диаметром 1,2-1,5 см расположены 3-5 вегетирующих листа, 2-3 отмирающих и 20-25 отмерших.

После отмирания листья не опадают и сохраняются на стебле. Розеточная часть побега переходит в удлиненный побег I порядка с верхушечной генеративной почкой, в которой формируется соцветие-корзинка.

Генеративный побег один. Расположение листьев на стебле очередное. Нижние черешковые листья имеют длину до 7 см, ширину — 0,7 см, срединные и верхние — длиной 4,5 и 2,5 см, ширина их листовых пластинок — 0,4 и 0,6 см соответственно. Корзинок бывает 1-3. Наружные листочки обертки корзинок травянистые, зеленые, с шипиками по краям; срединные - буроватые с ветвистыми шипиками; пленчатые — длиннее срединных, отогнутые при плодах наружу, соломенно-желтые. Начинается цветение. Главный корень старится, темнеет, имеет длину 8-9 см.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. В розеточной части побега диаметром до 1,7 см остаются 2-4 живых вегетирующих листа, 1-2 отмирающих и 25-30 отмерших.

В этом онтогенетическом состоянии происходит ветвление генеративного побега I порядка, из пазушных почек развиваются генеративные побеги II и III порядков. Стеблевые черешковые листья имеют длину 7,3 см, ширину — 0,9 см, срединные и верхние длиной 5,5 и 2,5 см, шириной 0,8 и 0,5 см соответственно. Листья, находящиеся в нижней части генеративного побега I порядка, начинают отмирать. Общее число корзинок — 5-9 на одном растении. Начинается формирование плодов. Главный корень достигает длины 10-12 см, но наблюдаются процессы дальнейшего старения.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Растения в данном состоянии отличаются от других генеративных растений полным отсутствием в прикорневой розетке живых вегетирующих листьев. Сохраняются лишь 35-47 засохших отмерших листьев. Побег наверху достаточно разветвлен. Стеблевые черешковые листья длиной 10 см, шириной 0,9 см, срединные и верхние листья 8,8 и 2,6 см длиной и 0,8 и 0,6 см шириной

соответственно. Листья, расположенные в средней части стебля генеративного побега I порядка, начинают отмирать. Количество корзинок — 5-15 на растение.

Происходит созревание плодов и начинается их рассеивание.

Главный корень, практически полностью отмерший, темного цвета, длиной 10-12 см.

ПОСТГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД у особей данного вида не наблюдается. После прохождения особями старого генеративного возрастного состояния у растений наступает полное отмирание всех тканей и органов, то есть происходит естественная гибель организма.

Общая продолжительность полного онтогенеза — 2 года.

Онтогенез колючника Биберштейна (*Carlina Biebersteini* Derzh. ex Hornem.)

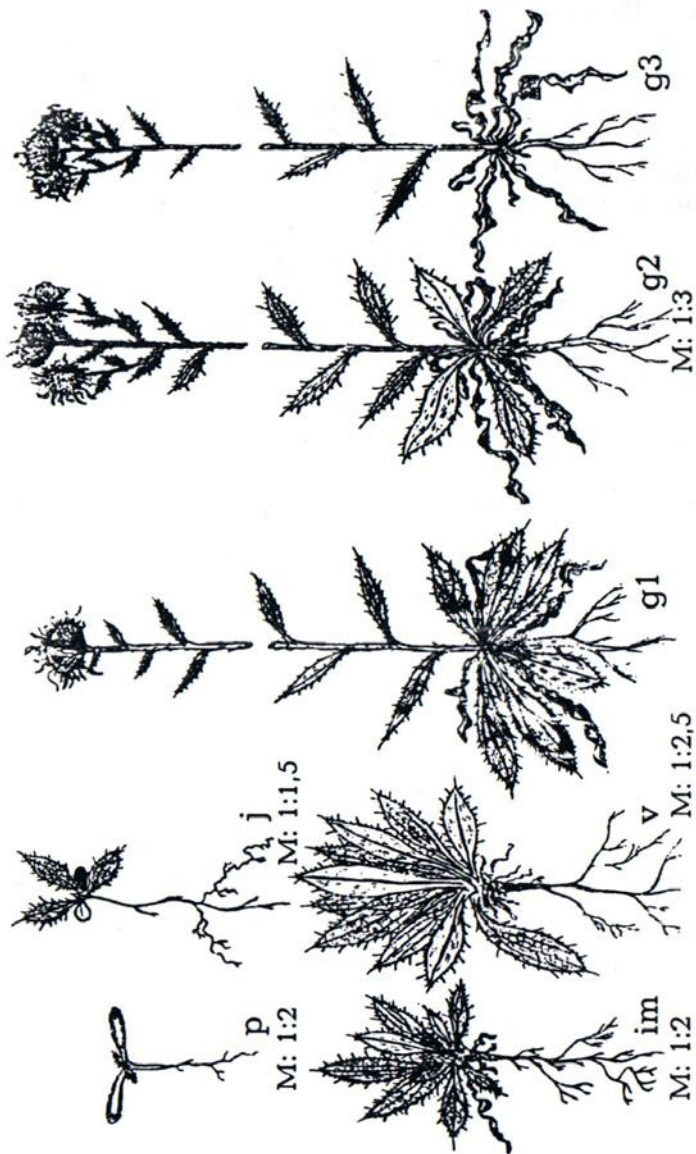


Рис. 11

12. Онтогенез чистотела большого (*Chelidonium majus* L.)

Чистотел большой в естественных условиях произрастания является широко распространенным стержнекорневым травянистым многолетним растением (Никитин, Панкова, 1982; Губанов, Киселева, Новиков, 1987; Губанов, 1993). Гемикриптофит. В культуре чистотел большой - малолетнее, стержнекорневое, поликарпическое растение с моноциклическими и дициклическими побегами (Левченко, 1974). По особенностям корневой системы относится к аллоризам. Главный корень маловетвистый, боковые корни утолщенные, развиты хорошо. Четко выражен многоглавый каудекс. Побеги прямостоячие, олиственные, ребристые, в верхней части разветвленные. Листья непарноперисторассеченные на 3-11 городчато-лопастных сегментов, нередко с ушковидными дольками при основании; прикорневые листья длинночерешковые, стеблевые короткочерешковые, верхние - сидячие (Никитин, Панкова, 1982). Цветки золотисто-желтые, на длинных цветоножках, собраны по 3-8 в соцветия - простой зонтик (Ботаника..., 1988). Цветет с мая по сентябрь, плоды созревают в июне-сентябре. Плод - паракарпная стручковидная верхняя коробочка.

Коробочки прямые, прямостоячие, несколько сжатые, 2-5 см длиной и 2-3 см шириной. Вскрытие коробочек продольно-кольцевое (таблица 6 (12), а) плод; б) семя), (Бородин, 1904).

Все растение пронизано млечниками, заполненными оранжевым соком.

Чистотел большой - мирмекохорный вид (Левина, 1987).

Чистотел большой распространен повсеместно, кроме Арктики, большей части Средней Азии, Крайнего Севера, Дальнего Востока.

Встречается в светлых сосновых лесах, березовых рощах, садах, огородах, рудеральных сообществах (Флора СССР, 1937), на богатых азотными соединениями почвах (Данилов, 1956). Цветет с мая до осени, плодоносит с июня до сентября.

Клиническими исследованиями установлено, что чистотел задерживает рост злокачественных опухолей, также выявлено положительное влияние чистотела при лечении чешуйчатого лишая. В медицине чистотел большой применяется при стенокардии, гипертонической болезни, при различных заболеваниях, сопровождающихся спазмами мускулатуры, грудной жабе, бронхиальной астме, хроническом полиартрите, хронических заболеваниях кожи, его назначают при заболеваниях печени и

желчного пузыря, водянке, лихорадке, подагре, ревматизме, малярии. Настойка свежих корней чистотела входит в состав комплексного препарата холелетина, применяемого при желчекаменной болезни. Препараты чистотела действуют бактерицидно в отношении ряда микробов, в том числе и к туберкулезной палочке (Библиотечка лекарственных растений, 1992).

Заготовление сырья осуществляется во время цветения растений; повторную заготовку в популяциях чистотела большого следует проводить не ранее, чем через год (Задорожный и др., 1992).

Для изучения онтогенеза собирали материал в естественных сообществах и искусственных посадках в Республике Марий Эл.

Возрастные состояния чистотела большого изображены на рис. 12.

К ЛАТЕНТНОМУ ПЕРИОДУ относятся семена длиной от 1 до 2 мм с эндоспермом, блестящие, черные, точечно-ямчатые. (Флора СССР, 1937).

У семени имеется мясистый семенной придаток - ариллус. Тип семенного ариллуса - строфиола (Эмбриология растений, 1990).

ПРОРОСТКИ - небольшие растения высотой 2-4 см, развивают главный розеточный побег с 2 семядольными листьями. Семядоли яйцевидные, на коротких (3-4 мм) черешках, бледно-зеленые. Первый ассимилирующий лист простой, имеет округлую листовую пластинку с городчатым краем.

Эпикотиль не развит. Гипокотиль, вынося семядоли, заключенные в семенную кожуру, на поверхность почвы, сначала образует характерный изгиб, а затем выпрямляется. При расхождении семядолей семенная кожура сбрасывается. Хорошо развит главный корень, длина которого 2-3 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой 3-8 см, формируют розеточный побег, на них некоторое время сохраняются семядольные листья и только на стадии 4-7 листа отмирают. Первые настоящие листья мелкие, на длинных черешках, с городчатым краем. Позднее наблюдается расчленение листовой пластинки на 3 сегмента. Гипокотиль развит хорошо. Корневая система представлена слабо развитым главным корнем длиной 2-4 см, с небольшим количеством боковых корней. Длительность ювенильного состояния в посадках от 6 до 67 дней.

ИММАТУРНЫЕ растения высотой 5-12 см. У имматурных растений семядольные листья отмирают, сохраняются ювенильные листья; на розеточном побеге образуется 4-7 непарноперисторассеченных листьев

с городчатым краем, разделенных на 3-5 сегментов. Хорошо развит главный корень, его длина 2,5-8 см. Продолжительность имматурного состояния в посадках - от 6 до 350 дней.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения высотой 10-30 см; сохраняется главный побег розеточного типа с непарноперисторассеченными листьями и происходит дальнейшее формирование вегетативных органов. Наблюдается увеличение количества листьев по сравнению с имматурным состоянием: число их достигает 5-15. Возрастает степень расчлененности листовой пластинки до 7-9-11 сегментов. В стержневой корневой системе появляются утолщенные боковые корни. Длина главного корня 6-7 см, наблюдается некоторое утолщение его основания до 0,5 см. Длительность виргинильного состояния в посадках от 6 до 362 дней.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают высоты 30 см. Сохраняется главный розеточный побег. В его верхушечной почке происходит заложение генеративных органов, начинают удлиняться междоузлия, формируется полурозеточный побег с очередным листорасположением.

Растения принимают характерную жизненную форму. Стержневая корневая система хорошо развита. Длина главного корня 6-8 см.

Длительность скрытогенеративного состояния в посадках от 6 до 328 дней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения высотой от 15 до 40 см; формируют 1-2 полурозеточных генеративных побега I-II порядков с очередным листорасположением. На генеративных побегах нижние стеблевые листья короткочерешковые, верхние — сидячие. Их число колеблется от 6 до 20, количество соцветий - от 1 до 3. У растений сохраняются розеточные непарноперисторассеченные длинночерешковые листья.

Корневая система стержневая, продолжается утолщение основания главного корня до 0,5-1,0 см. Его длина мало изменяется и достигает 6-9 см.

Продолжительность молодого генеративного состояния в посадках — 11-348 дней.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения высотой от 25 до 70 см. У средневозрастных генеративных растений сохраняются розеточные листья главного полурозеточного побега. Генеративные побеги мощные, на них имеется 5 и более соцветий. Появляется двуглавый каудекс. Хорошо развита стержневая корневая система с утолщенными

боковыми корнями, основание главного корня утолщается до 1,5 см. Его длина составляет около 15 см.

Длительность средневозрастного генеративного состояния — 4-378 дней.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Их высота — 17-35 см, формируют от 1 до 3 розеточных вегетативных побегов II-III порядков с мелкими непарноперисторассеченными листьями. Полурозеточные побеги внешне напоминают побеги молодых генеративных особей. Однако их количество сокращается до 1-3. Каудекс многоглавый, некоторые главы каудекса отмирают, возможна партикуляция. Корневая система стержневая со многими утолщенными скелетными корнями. Длина главного корня — 4-7 см.

Длительность старого генеративного состояния в посадках от 4 до 443 дней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения. Их высота — 6-10 см, розеточные побеги II-III порядков с 5-6 листьями. Строение розеточных непарно перисторассеченных листьев упрощается, по сравнению с листьями взрослых растений. Они мельче и рассечены на 3-5 сегментов. Корневая система стержневая, сильно разрушен главный корень и каудекс.

Диаметр основания уменьшается до 0,8 см. Длина главного корня около 4-7 см.

Продолжительность субсенильного возрастного состояния в посадках 28-417 дней.

СЕНИЛЬНЫЕ растения. Высота растений — 2,5-3,5 см. Особи представлены небольшим розеточным побегом 2-3 порядка с мелкими листьями ювенильного типа. Корневая система стержневая. Длина сильно разрушенного главного корня — 3,4-4,0 см. Основание корня утолщено до 0,8 см.

Длительность сенильного состояния в посадках составляет от 22 до 386 дней.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Общая продолжительность онтогенеза по литературным данным — 25 лет; по нашим наблюдениям — от 438 до 746 дней.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ. В процессе онтогенеза растений происходит реализация генетической программы развития. Каждый этап онтогенеза нуждается в фотосинтетическом обеспечении пластическим и энергетическим материалом для роста и морфогенеза основных орга-

нов. Фотосинтез и рост определяют характер прохождения онтогенеза растений.

Несоответствие между эпигенетическими потребностями и фотосинтезом сдвигает баланс в сторону усиления того или иного метаболического процесса, что отражается как на продолжительности и фенотипической выраженности онтогенетических состояний, так и на биопродуктивности особей.

Онтогенетические изменения фотосинтеза листьев чистотела большого связаны с непрерывной сменой организационной и функциональной активности фотосинтетического аппарата и его положения в системе растения как целого. Уровень фотосинтетической активности листьев чистотела большого на каждом этапе онтогенеза сравнительно невелик, что вообще характерно для растений семейства маковых.

Суммарный уровень фотосинтеза в процессе индивидуального развития чистотела большого зависит от экологических условий. Мера влияния отдельных экологических факторов (свет, плотность популяции и т.д.) на фотосинтез чистотела большого в пределах онтогенеза различна. Так, интенсивность фотосинтеза листьев чистотела большого на ранних этапах онтогенеза, начиная с ювенильного и до виргинильного состояния, в целом растет. В конце виргинильного состояния обычно отмечается падение интенсивности фотосинтеза на фоне высокого уровня зеленых пигментов. При переходе к генеративному состоянию интенсивность фотосинтеза вновь возрастает и достигает некоторой стабилизации к моменту цветения. Дальнейшие изменения интенсивности фотосинтеза носят колебательный характер, что связано с появлением новых генеративных побегов, являющихся аттрагирующими центрами, в результате чего усиливается фотосинтетическая активность листьев.

Онтогенез чистотела большого (*Chelidonium majus* L.)

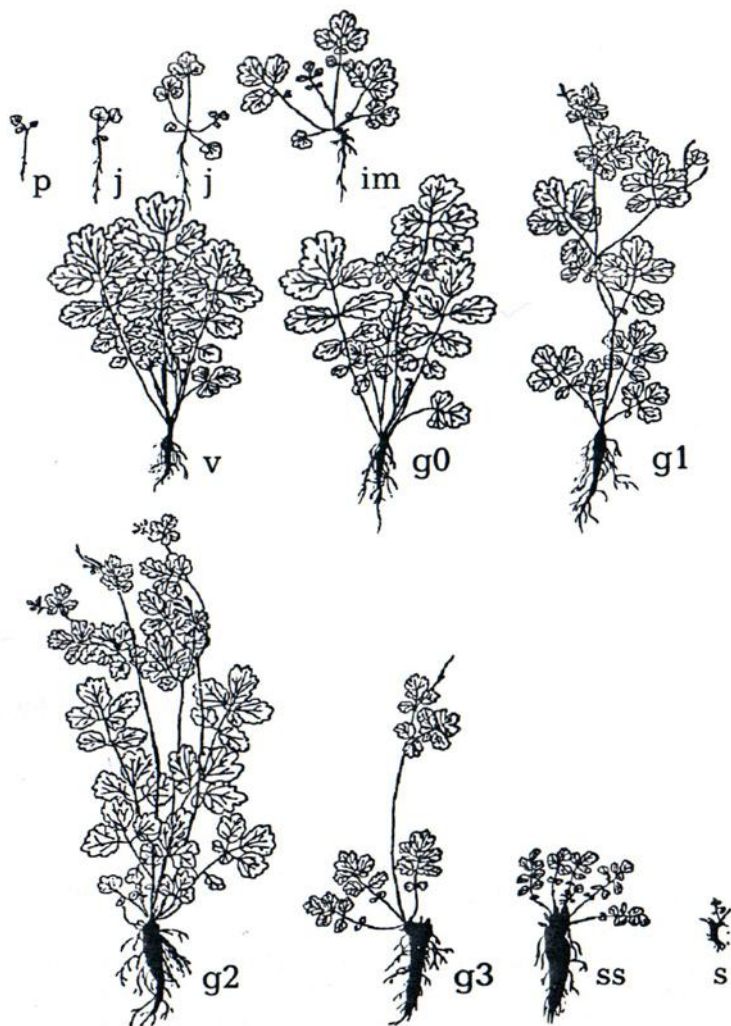


Рис. 12

Многолетники

Стержнекорневые

Каудексовые одноглавые

13. Онтогенез жабрицы порезниковой
(*Seseli libanotis* (L.) Koch (*Libanotis montana* Crantz))

Материал собирался в Калужской и Московской областях на заливных и суходольных лугах. Монокарпическое, стержнекорневое, многолетнее травянистое растение с полициклическими, моноподиально нарастающими побегам, с вертикальными корневищами. Соцветие — сложный зонтик.

Плод - вислоплодник, широко- или узкояйцевидный, слегка сжатый со спинкой, распадающийся на два мерикарпия. Подстолбие короткоконическое, стилодии отогнутые или прямые, в несколько раз длиннее подстолбия. Мерикарпии яйцевидные, продолговатые или эллиптические 3,5-4 мм длиной и 2-2,5 мм шириной, наверху с засохшими чашелистиками; со спинки выпуклые, серые с пятью белыми выступающими ребрами, шероховатые, со спайки слегка вогнутые, белые, с двумя или четырьмя темно-коричневыми продольными полосами (эфиромасличными каналцами); на поперечном разрезе пятиугольные. Эндосперм почковидный, на спинке выпуклый, на спайке вогнутый (таблица 6 (13).

В питомниках - часто двулетнее. Летнезеленый гемикриптофит.

Встречается на пойменных, материковых и высокогорных лугах, в рудеральных сообществах. Луговой сорняк, медонос, эфиромасличное (Былова, Грошева, 1973; Былова, Тихомиров, 1978; Демин, 1969).

Распространена почти по всей Европе (кроме крайних северных районов), в Западной Сибири (до 61 градуса с.ш.), на востоке доходит до Байкала, в Казахстане, по всему Кавказу, в Малой Азии, Иране, Монголии и северном Китае.

В народной медицине надземные части используются как ранозаживляющее, от удушья, при лихорадках, спазмах, белях, зубной боли. Плоды — при болезнях органов желудочно-кишечного тракта, спазмах, неврозах, респираторных инфекциях, паронихиях, зубной боли, для стимуляции регул. Используются как диуретик; при метеоризме, прояв-

ляет антибактериальную активность, подавляет развитие *Micobacterium tuberculosis* (Растительные ресурсы СССР, 1988).

Онтогенез *Seseli libanotis* представлен на рис. 13.

ПРОРОСТКИ - маленькие растения с розеточным побегом I порядка, вынесенным гипокотилем на высоту 4-6 мм над поверхностью почвы. Два горизонтально отклоненных семядольных листа 10-15 мм длиной и 1-2 мм шириной, ланцетные или продолговатые, с хорошо заметной средней жилкой, суживаются в черешок. Первые настоящие листья I-III порядков растут вертикально или косо вверх, длинночерешковые, около 2 см длиной.

Листовые пластинки трехлопастные или трехнадрезные с дву- или чаще трехзубчатой средней лопастью и двузубчатыми боковыми. Корневая система стержневая. Проростки можно найти весной, летом и осенью.

Живут 1,5-2 месяца.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ - небольшие растения первого и второго года жизни, с розеточным побегом I порядка, приближенным к поверхности почвы, имеющим 2-3 длинночерешковых листа. У ювенильных растений первого года жизни листовые пластинки трехраздельные с трех- или четырехзубчатыми долями. Листья двулетних ювенильных растений трехраздельные с шестью-семью зубчатыми долями, средняя длина — 2,5 см. У растений второго года жизни сохраняются остатки прошлогодних черешков в виде отмацерированных сосудисто-волоконистых пучков.

Растение формирует небольшое вертикальное корневище 2-3 мм длиной из укороченного гипокотыля и осевой части побега первого года. Главный корень ветвится до II порядка, углубляется до 15 см. Диаметр главного корня у основания — 0,5-0,6 мм.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют розеточный побег I порядка с 2-3 длинночерешковыми листьями до 12 см длиной. Листовая пластинка перисторассеченная с верхушечным сегментом, очень похожим на листовую пластинку ювенильного листа, и 1-2 парами боковых перистораздельных сегментов. Вертикальное корневище толщиной до 2,5 см достигает в длину 4-5 см; на нем видны листовые рубцы и поперечные валики. Толщина главного корня у основания в среднем 2,3 см.

Основание побега окружено остатками листьев прежних лет.

Чаще всего это растения 3-го и 4-го года жизни.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения подразделяются на 3 подгруппы, отличающиеся размерами и рассеченностью листьев, длиной и толщиной корневищ и главного корня.

У МОЛОДЫХ ВИРГИНИЛЬНЫХ растений (v1) розеточные побеги имеют 2-3 перисторассеченных листа длиной до 20 см с 4-5 парами боковых перистораздельных сегментов. Корневище толщиной до 4,5 мм, а главный корень - до 3 мм. 2-3 боковых корня, отходящие от главного в базальной части, заметно утолщены. Живут 2-3 года.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ВИРГИНИЛЬНЫХ растений (v2) более крупные листья до 30 см в длину, с 6-7 парами перисторассеченных боковых сегментов.

Корневище до 8,5 мм в толщину, главный корень — до 6,5 мм. На корневище могут быть хорошо видны годовые приросты, которые заканчиваются сближенными листовыми рубцами, хорошо заметны пазушные спящие почки. Живут 2-3 года.

К ТРЕТЬЕЙ ПОДГРУППЕ ВИРГИНИЛЬНЫХ относятся растения, находящиеся в предгенеративном состоянии и пребывающие в этом состоянии 1 год. Они имеют побеги с 3-4 трижды перисторассеченными листьями длиной до 40 см, с 7-8 парами боковых перисторассеченных сегментов.

Корневища до 7,5 см длиной и 11 мм толщиной, а главный корень у основания — 9-10 мм толщиной. Корневая система стержневая, иногда многоосевая. Основания побегов у особей всех подгрупп окружены отмацерированными сосудисто-волокнистыми пучками.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения обычно с одним полурозеточным олиственным генеративным побегом высотой 60-150 см, часто ветвящимся и несущим верхушечный и боковые сложные зонтики белых ароматных цветков. При скашивании в фазу бутонизации жабрица способна развивать в том же году менее высокие генеративные побеги II порядка.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Общая продолжительность жизни растений жабрицы порезниковой на лугах — 6-10, а иногда 18 лет.

Онтогенез жабрицы порезниковой (*Seseli libanotis* L.)

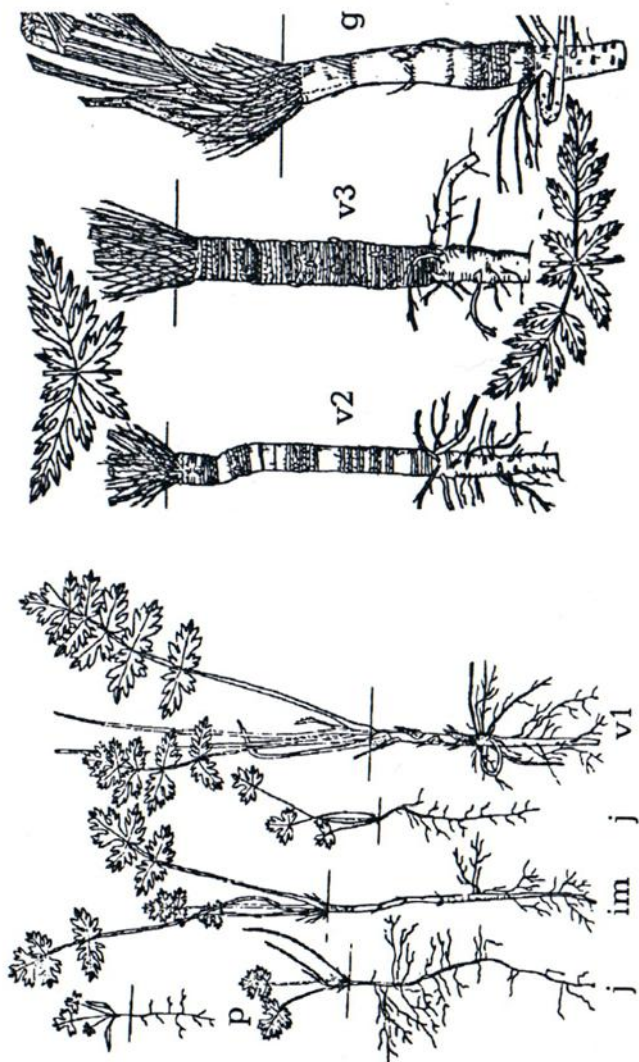


Рис. 13

14. Онтогенез цикория обыкновенного (*Cichorium intybus* L.)

Цикорий обыкновенный относится к семейству астровых (сложноцветных), порядку астровцветных, классу магнолиописиды (двудольных). Это травянистый стержнекорневой многолетник, гемикриптофит.

Во Флоре СССР (1964) он описывается как растение высотой от 20 до 150 см, с прямостоящим, обычно разветвленным стеблем. Побеги цикория полициклические, дву- и многолетние (Варминг, 1897, 1898; Серебряков, 1952 б).

Листья от струговидно-перистораздельных до цельных; они более или менее зубчатые по краю, к основанию постепенно сужаются. На нижней стороне листовых пластинок главная жилка опушена щетинистыми, мягкими, светлыми курчавыми волосками, которые хорошо видны в нижней части листа. Верхняя часть жилки и листа с очень редкими волосками.

С.А. Котт (1961) указывает, что цикорий, растущий на сухих местах, обладает большим корнем до 1,5 м длиной. Им же отмечена способность цикория партикулировать.

Цветки язычковые в корзинках, которые располагаются в пазухах средних и верхних стеблевых листьев. Плод паракарпный - семянка без эндосперма, по форме продолговатая, более или менее сплюснuto-четырёхгранная или неправильная, часто слегка согнутая. Реже попадаются семянки 5-6-гранные. Расширенная и углубленная верхушка семянки имеет более или менее выдающуюся перепончатую окраину - коронку (венец) в виде белой густой бахромы из коротких пленчатых выростов. Поверхность семянки продольнобороздчатая, мелкобугорчатая, матовая, окраска коричневая, темно-бурая до черной, чешуйки светлосерые. Длина семянки 2-3 мм, ширина 1,25-1,5 мм, толщина 0,75 мм (таблица 6 (14)), (Маевский, 1964; Майсуриан, Атабекова, 1978; Фисюнов, 1984).

Цветет с июня. Иногда цветение продолжается до августа. По нашим двухлетним наблюдениям цветки цикория открыты с 6-7 утра до 7 вечера, что противоречит данным Н.Н. Плавильщикова (1955) и М.И. Нейштадта (1963).

Этот вид широко распространен почти на всех материках. Он встречается на юге и в средней полосе нашей страны за исключением высокогорий и пустынных районов, почти во всей Западной Европе, Перед-

ней Азии, завезен в Америку, Южную Африку, Австралию (Шмидт, 1990).

Данный материал собран на территории республики Марий Эл, в г.Йошкар-Оле, а также в окрестностях д.Портянур и Алашайка Параньгинского района.

Отвар корней цикория обладает вяжущими и противомикробными свойствами. Он применяется в народной медицине для улучшения пищеварения, возбуждения аппетита, при циррозе печени, опухоли селезенки, цинге, как мочегонное при отеках сердечного происхождения.

Соцветия усиливают сердечную деятельность и успокаивают нервную систему. Наружно используется при экземах, опухолях, ранах (Подымов, Суслов, 1990; Иванова, 1988; Лекарственные растения, 1991; Нуралиев, 1991).

Онтогенез *Cichorium intybus* представлен на рис. 14.

ПРОРОСТКИ имеют 2 семядольных и 5 ассимилирующих, коротко черешковых листьев обратно-яйцевидной или эллиптической формы. Край листьев с выемками, число которых непостоянно. Основание листовой пластинки суженное, верхушка листа тупая, опушение редкое (Васильченко, 1965).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ особи однопобеговые с 2-3 листьями узко-обратно-яйцевидной формы, размером 10-18 S 1,4-2 см. Верхушка листа тупая, иногда закругленная или острая, основание суженное. Край листа неравновыемчатый с непостоянным числом многочисленных зубчиков. Жилкование листа несовершенноперистое, то есть боковые жилки не достигают края листовой пластинки. Главный корень диаметром 3-5 мм, боковые корни немногочисленные.

ИММАТУРНЫЕ особи обычно однопобеговые. Имеют 4-6 цельных обратно-узкояйцевидных листьев длиной 14-21 см, шириной 2-2,8 см. Верхушка листа острая или закругленная. Край листьев обычно неравнослабо выемчатый. Корень ветвящийся, диаметром до 5 мм.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ особи также представлены розеточными побегами. Они отличаются струговидными листьями до 25 см длиной и 2,2-3,2 см шириной. Их верхушка острая, основание суженное. Край листа неравновыемчато-зубчатый, зубцы обращены книзу. Корневая система стержневая, разветвленная, диаметр главного корня 6-9 мм.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют ортотропный полурозеточный цветоносный побег с моноподиальным ветвлением. Высота его — 50-91 см.

Нижние листья бывают трех типов: струговидные, перистораздельные, цельные. Край их неравноыемчатый, основание стеблеобъемлющее, верхушка острая, по краю листа расположены щетинки.

Средние листья заостренные, со стеблеобъемлющим основанием, узкояйцевидные, цельные, иногда по краю неравноыемчато-надрезанные, зубцы отходят под разными углами. Верхние листья узкояйцевидные, сидячие, стеблеобъемлющие. В их пазухах развиваются корзинки, число которых достигает 22-х, в каждой корзинке около 20 цветков.

Корневая система светлая, диаметр главного корня 9-12 мм.

СРЕДНЕГЕНЕРАТИВНЫЕ растения отличаются наличием отмерших листьев в розеточной части побега, высотой стебля 100-140 см, числом корзинок 80-470, толщиной корня 15-24 мм.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют явно угнетенный вид, их высота в пределах 57-70 см, число корзинок на одном растении 20-36. Корневая система с ярко выраженными процессами отмирания.

Диаметр главного корня равен 12 мм.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи имеют побеги розеточного типа с 5-6 листьями, своей формой похожие на иматурные, но несколько короче и уже, с меньшим числом выемок по краю листа. Корень толстый, одревесневший с признаками разрушения.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют более мелкие с длинными черешками листья ювенильного типа, длина листа равна или превышает размеры листовой пластинки. Каудекс многоглавый, корень сильно разрушенный.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Поскольку цикорий обыкновенный образует большие заросли на пустырях или обочинах дорог, где сбор его в качестве лекарственного сырья нежелателен. Рекомендуем выращивать его на садовых участках из семян. В искусственных посадках он является двулетником. Для лекарственных целей лучше использовать зрелые генеративные особи, причем, надземные части их собирают в разгар цветения, а подземные - осенью. Как показано в работе Л.Ю. Ганич (1988), общую продолжительность онтогенеза цикория можно сократить путем загущения посевов.

Онтогенез щавля обыкновенного (*Cicorium intybus* L.)

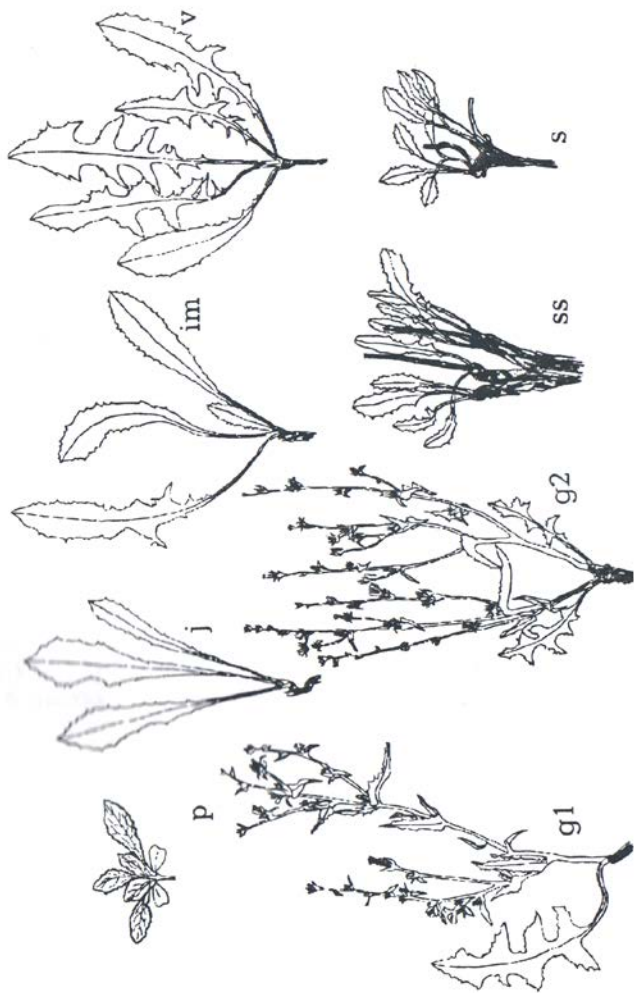


Рис. 14

15. Онтогенез бедренца - камнеломки
(*Pimpinella saxifraga* L.)

Бедронец камнеломковый — многолетнее стержнекорневое травянистое растение семейства сельдерейных, высотой до 30-80 см, имеет полициклические вегетативные розеточные и генеративные полурозеточные побеги. Прикорневые и нижние стеблевые листья длинночерешковые, перисторассеченные стеблевые листья имеют меньшие размеры и более рассеченную листовую пластинку. Цветет с июня до сентября. Цветки белые, мелкие пятичленные, с нижней завязью, собраны в сложные зонтики. Плоды — синкарпные, вислоплодники (таблица 6 (15)).

Распространен в Европейской части России, на Кавказе, в Казахстане и в Сибири. Встречается на лугах, в светлых лесах, вырубках, пустырях, залежах, горных склонах.

Кормовое растение среднего достоинства. В народной медицине используется подземная часть растений как отхаркивающее, мочегонное, регулирующее секреторную деятельность желудочно-кишечного тракта, при почечно-каменной болезни, при простуде, хронических воспалениях горла, астме, успокаивающее средство (Подымов, Суслов, 1990).

Материал собирался в Республике Марий Эл, а также в Московской и Рязанской областях, на пойменных лугах М. Кокшаги, Оки, Солотчи, на материковых лугах и в рудеральных фитоценозах.

Онтогенетические состояния приведены на рис. 15.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД представлен семенами, находящимися в односеменных эремах вислоплодника. Семя с эндоспермом.

ПРОРОСТКИ имеют главный розеточный побег с 2 ланцетно-овальными семядолями (до 1,5-3,0 мм длиной) и 1-2 широкояйцевидными 3-х лопастными длинночерешковыми листьями. Край пластинки листа зубчато-пильчатый, жилкование пальчатое. Главный корень четко выражен, тонкий, светлый, до 1 мм в диаметре, имеет боковые корни II порядка.

Длительность состояния — от 1 до 2-3 месяцев.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения формируют 1 главный розеточный, вегетативный побег с 2-3 простыми тройчато-лопастными листьями, семядоли засохли или отпали. Главный корень светлый, плотный, в диаметре 2,0-3,0 мм, имеются боковые корни II-III порядков. Длительность состояния от 1 до 3 месяцев.

ИММАТУРНЫЕ растения сочетают признаки ювенильных и взрослых растений. Целесообразно в имматурном онтогенетическом состоянии выделить 2 подгруппы особей - im1 и im2. У im1 особей главный побег - розеточный вегетативный - формирует 2 тройчатолопастных или тройчато-раздельных листа и 1-2 тройчато-рассеченных.

У im2 растений сохраняется главный розеточный побег с 1 тройчато-рассеченным листом и 1-2 непарноперисторассеченными листьями с 2 парами и 1 непарным сегментом. Сегменты овальные и яйцевидно-овальные с пильчато-зубчатым краем. Иногда могут появляться листья промежуточных вариантов расчленения. Сохраняются остатки черешков семядолей.

Корневая система у im1 и im2 особей стержневая, хорошо выражен главный корень, его диаметр — до 0,5-0,7 см, есть боковые корни II-III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения по внешнему виду напоминают взрослые растения, но еще не цветут. Главный побег - розеточный вегетативный с 3-4 непарноперисторассеченными листьями; каждый из них имеет 3 пары овальных сегментов и 1 непарный. Края сегментов - зубчато-пильчатые.

Начинает формироваться вертикальное эпигеогенное корневище, его длина 0,5-2 см. Корневая система стержневая. Главный корень светлый, твердый, разрастается в длину и толщину (диаметр до 0,5-2 см). Боковые корни тонкие, слабоветвящиеся в количестве 8-10. Длительность состояния — от 1-2 месяцев до 2-3 лет.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения высотой 30-50 см с единственным полурозеточным, генеративным, олиственным, слабо ветвистым побегом.

В нижней части сохраняются типичные взрослые розеточные непарноперисторассеченные листья с 4 парами овальных, пильчато-зубчатых сегментов. Стеблевые листья дважды непарноперисторассеченные с 4-5 парами боковых перисторассеченных или раздельных сегментов. Корневище длиной 3-5 см, толщиной 1-2 см.

Верхушечные и боковые соцветия — сложные зонтики. Корневая система стержневая; главный корень остается светлым упругим, появляются отмершие боковые корни.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют 1-2 (реже более) генеративных побега I порядка и полурозеточных побега II порядка.

В розеточной части этих побегов листья непарноперисторассеченные с 4-5 парами зубчато-пильчатых сегментов. Часто сохраняются остатки генеративного побега I порядка и старых листьев; начинается формирование 2-3 главного каудекса до 3-4 см длиной. Корневая система стержневая, главный корень мягкий, более темной окраски, толщиной до 3 см, увеличивается число отмерших боковых корней.

Соцветия - двойные зонтики. Продолжительность состояния — 2-3 года.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют один генеративный полурозеточный побег II или III порядков с 2-3 мелкими розеточными непарноперисторассеченными листьями, имеющими по 4 пары сегментов. Могут сохраниться остатки отмерших генеративных побегов прошлых лет. Главный корень начинает разрушаться, темный, в нем образуются дупла; живых боковых корней мало. От стеблевой части каудекса отходят молодые придаточные корни. Продолжительность состояния — 3-4 года.

Продолжительность генеративного периода — 5-10 лет.

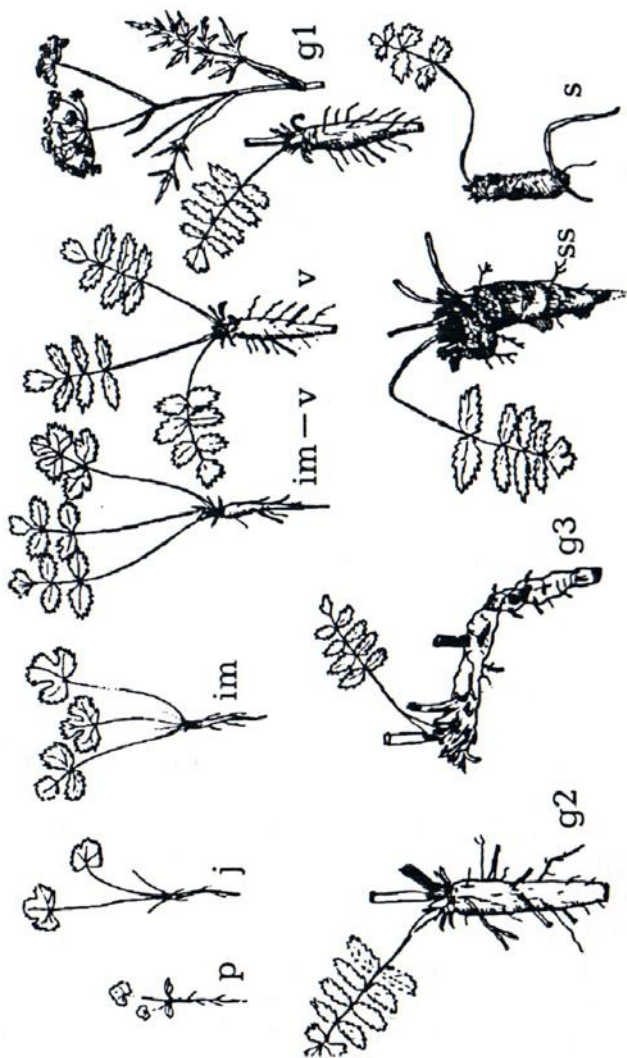
У **СУБСЕНИЛЬНЫХ** растений отсутствуют генеративные побеги, но сохраняются основания генеративных побегов прошлых лет. Как правило, формируется один розеточный побег II-III порядков с 1-3 непарноперисторассеченными листьями с 3-4 парами зубчато-пильчатых сегментов. Главный корень разрушается почти полностью, сохраняется лишь основание, входящее в состав старого, темного, разрушающегося каудекса, и несколько придаточных корней, возникающих на более молодой стеблевой части каудекса. Длительность жизни — 2-3 года, реже — до 5 лет.

У **СЕНИЛЬНЫХ** растений сохраняется небольшой розеточный побег II-III порядков на отмирающем каудексе. Листья имматурного типа - непарноперисторассеченные с 2 парами сегментов. Каудекс разрушен, сохраняются полусгнившие части. Боковые и придаточные корни почти все погибли. Длительность этого состояния 1-2 года.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Общая продолжительность полного онтогенеза ориентировочно составляет 15-25 лет. Данных о продолжительности онтогенеза в посадках не имеется.

Онтогенез бедренца-камнеломки (*Pimpinella saxifraga* L.)



16. Онтогенез василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.)

Василек шероховатый из семейства астровых — поликарпическое, длинностержнекорневое, факультативно-корнеотпрысковое травянистое растение с симподиальной системой полурозеточных побегов возобновления. Летне-зимнезеленый гемикриптофит. Соцветие корзинка. Плод — семянка.

Луговой и полевой сорняк, отрастает на отаве и на пахоте.

Встречается по всей европейской части России, в Белоруссии, Украине, Молдавии. В Западной Европе распространен почти повсеместно, кроме южных районов. Встречается в Малой Азии, в Западной и Восточной Сибири (в Ангаро-Саянском районе). Как заносное - близ Владивостока и во многих штатах США.

Медонос. Лекарственное растение. Все растение имеет характерный для васильков запах.

В народной медицине используется как седативное, противовоспалительное, диуретическое, вяжущее средство, при гепатите, асците, аллергиях, головной боли. Настой пьют при эпилепсии, инсульте, радикулитах, лихорадке, малярии, гастралгии, меноррагии, фурункулезе.

Отвар - при дерматитах и сыпи, при скрофулезе используют измельченные свежие листья или отвар в виде ванн и примочек.

В эксперименте оказывает противовоспалительное, спазмолитическое, противосудорожное действие. Обладает антифунгальными свойствами (Растительные ресурсы СССР, 1993).

Онтогенез василька шероховатого представлен на рис. 16.

Материал собирался в Московской и Калужской областях на суходольных лугах и на полях.

Семянки яйцевидно-продолговатые, почти прямые с внутренней стороны и выпуклые на спинке, слегка сдавленные с боков. Длина — 4-5 мм, ширина — 2 мм и толщина — 1,2 мм. Верхушка прямосрезанная, а в основании семянки есть небольшая выемка. Семянки серовато-коричневые или серые с черными продольными штрихами и продолговатыми пятнами, голые, гладкие, блестящие или редко и коротко волосистые. Хохолок сидячий, равный по длине семянке, двойной. Наружный — многорядный из растопыренных пильчато-зубчатых буровато-серых щетинок, увеличивающихся от наружных к внутренним (от 0,2 до 4 мм).

Внутренний хохолок состоит из коротких пленковидных белых щетинок, прижатых к верхушке семянки и направленных к центру (таблица 6 (16)).

ПРОРОСТКИ - небольшие растения с розеточным побегом I порядка, двумя семядолями, гипокотилем и стержневой корневой системой.

Семядоли одинаковой формы и размера, продолговатые или продолговато-обратнояйцевидные, суженные в короткий широкий черешок, цельнокрайние, с тупой верхушкой и хорошо заметной средней жилкой. Длина их — 15-20 мм, ширина — 5-6 мм. Гипокотиль 1-1,5 мм толщиной и от 4 до 20 мм длиной. Первые листья (их обычно 2-3) цельные, почти цельнокрайние, обратно-ланцетные или продолговатые, черешковые, 5-8 см длиной. Корневая система стержневая, от главного отходят боковые корни двух порядков. Проростки можно найти весной, летом и осенью. В состоянии проростка растение пребывает 1,5-2 месяца.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег с 3-5 листьями длиной 8-10 (19) см, растущими косо вверх. Листья длинночерешковые, продолговатые, цельнокрайние или с пильчатым краем. Гипокотиль укорочен, покрыт поперечными валиками, дает начало вертикальному корневищу, иногда несет придаточные корни. В пазухах нижних листьев обнаруживаются открытые почки. Главный корень хорошо окоренен, особенно в базальной части, углубляется более чем на 30 см. Растения первого и второго года жизни.

ИММАТУРНЫЕ растения имеют в розеточном побеге наряду с цельными листьями ювенильного типа более крупные цельные, но с несколькими крупными неравными зубцами по краю, а также листья рассеченные, имеющие с одной или с двух сторон в нижней половине листовой пластинки по 3-4 яйцевидные или продолговатые доли.

Листья имматурного типа встречаются у вегетативных побегов у всех более взрослых возрастных состояний. Могут быть листья и перисторассеченные, но с более крупным верхушечным сегментом, чем у взрослых вегетативных растений. В побегах — 3-4 листа, длина их — 15- 25 см. Вертикальное корневище короткое, покрыто сухими отмацерированными сосудисто-волокнистыми пучками отмерших листьев.

Корневая система углубляется до 150-185 см. Среди боковых корней, густо покрывающих главный, выделяются более крупные горизонтально или косо вниз отходящие корни. Заметна "линька" главного корня в базальной части, что наблюдается у всех более взрослых растений второго и третьего года жизни.

ВЗРОСЛЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ (ВИРГИНИЛЬНЫЕ) растения имеют розеточные побеги I или II порядков с 2-4 перисторассеченными или двоякоперисторассеченными листьями длиной 25-30 см.

Главный корень углубляется более чем на 2 м. Толщина его в базальной части 4-5 мм. В основании побег окружен густой "муфтой" из отмацерированных сосудисто-волоконистых пучков оснований листьев прошлых лет. Подобные "муфты" есть у основания вегетативных и генеративных побегов у всех особей более поздних возрастных состояний.

Растения третьего-шестого года жизни.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют генеративные побеги I или II порядков, высотой 50-70 см с 1-3 корзинками с пурпуровыми цветками. Каудекс небольшой, одно-, двух- или трехглавый, цельный неразрушенный. Корневая система стержневая, углубляется более чем на 2 м, четко выделяются несколько крупных боковых скелетных корней.

Главный корень около 5-7 см толщиной. Растения пятого-шестого года жизни.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения с перерывом в цветении имеют только вегетативные розеточные побеги II порядка и пенек от генеративного побега предыдущего года. Каудекс небольшой, двух- или трехглавый, целый.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют хорошо развитый многоглавый каудекс диаметром до 20 см, от которого отходят вегетативные и несколько (до 30 шт.) мощных генеративных побегов III и IV порядков высотой 60-80 см, а иногда и 120-150 см.

Отдельные главы каудекса могут быть разрушены, базальная часть главного корня становится дуплистой. Хорошо видна свливатость главного корня, боковые скелетные корни, как и главный, углубляются до 2,5 м и больше. Намечается партикуляция. Это возрастное состояние длится несколько лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют заметно разрушенный каудекс, сильно дуплистый, с отмершими главами, часто вследствие этого однобокий, с небольшим числом генеративных побегов. Может происходить частичная или полная партикуляция и образуются компактные клоны. При наличии на партикулах крупных боковых и придаточных корней отдельные особи, возникшие вегетативным путем, некоторое время могут существовать самостоятельно. При отсутствии партикуляции главный корень, толщина которого может быть 5-6,5 см,

разрушается в центре и с поверхности. Растения этой возрастной группы живут 20-30 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи имеют вегетативные розеточные побеги с двоякоперисторассеченными листьями, но меньшего размера, чем у взрослых вегетативных особей. Каудекс сильно разрушен, часто однобокий.

Продолжительность этого возрастного состояния не выяснена, но вероятно, она не более 1-2 лет.

СЕНИЛЬНЫЕ особи имеют вегетативные розеточные побеги с листьями имматурного и ювенильного типов, каудекс небольшой со следами отмерших глав, главный корень сильно разрушен с поверхности.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез василька шероховатого (*Scabiosa scabiosa* L.)

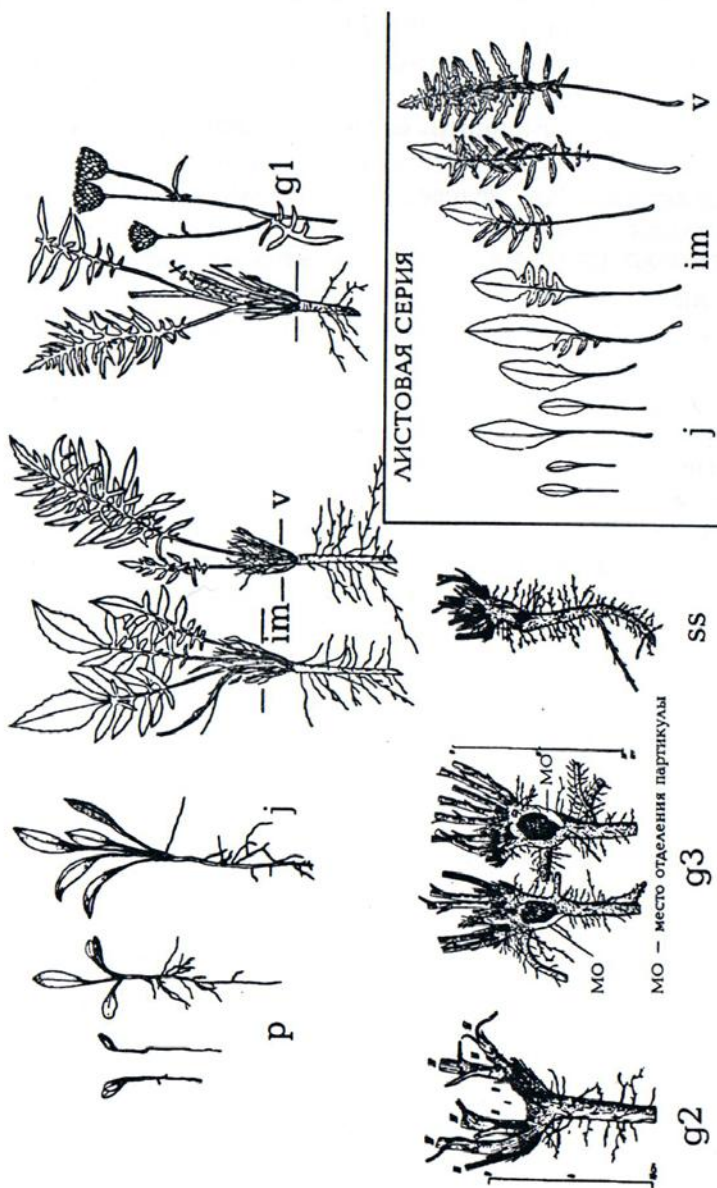


Рис. 16

Кистекорневые

17. Онтогенез валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.)

Валериана лекарственная - это многолетнее, травянистое, короткокорневищное, кистекорневое растение высотой 40-100 см (изредка до 200 см), с многочисленными придаточными корнями. Растение имеет побеги полурозеточного и розеточного типов. Стебли прямостоячие, цилиндрические, крепкие, внутри полые, у основания до 2 см в диаметре, бороздчатые, разветвленные в верхней части, снизу и по узлам опушенные. Листья супротивные, непарноперисторассеченные, длиной 7-25 и шириной 3-10 см; нижние - черешковые, верхние - сидячие. Цветки обоеполые, бледнорозовые, душистые. Соцветие типа плейотирс. Плод развивается из нижней синкарпной завязи, состоящей из трех плодолистиков. Наиболее приемлем для плода валерианы термин "агтедула" (Горбунов, 1992) с 10-12 лучевым перистым хохолком, служащим для распространения семян ветром. Цветет в мае-июне, плоды созревают в июле-сентябре (таблица 6 (17), а) семянка со стороны спинки; б) со стороны брюшка, Доброхотов, 1961).

Валериана лекарственная имеет европейский тип ареала. Северная граница ее распространения в пределах бывшего СССР идет от границы с Финляндией; южная граница проходит через Молдавию.

Валериана лекарственная произрастает на травянистых и торфяных болотах, заболоченных и влажных, иногда засоленных лугах, по берегам водоемов и канав, в зарослях кустарников, на лесных полянах и опушках, в горах поднимается до высоты 800 м над уровнем моря.

В медицине используют корневища с корнями. Препараты валерианы лекарственной уменьшают возбудимость центральной нервной системы, усиливают действие снотворных, обладают спазмолитическими свойствами. Их применяют при нервном возбуждении, бессоннице, неврозах сердечно-сосудистой системы, при спазмах желудочно-кишечного тракта и других заболеваниях в сочетании с другими успокаивающими и сердечными средствами. Широко применяются они и в ветеринарной практике для профилактики заболеваний и лечения животных.

Хорошо изучено строение и формирование розеточного побега у валерианы лекарственной (Шафеев, 1964, Кравцова, 1984). Неполный онтогенез валерианы лекарственной изучался рядом авторов (Кухаль-

ская, Варламова, Молодцова, 1981; Жукова, 1987; Нухимовский, Семенихин, Шугаева, 1989, Жукова, Илюшечкина, 1992). Мы приводим описание онтогенеза валерианы лекарственной, составленное на основе комплекса признаков, характерных для местообитаний в Республике Марий Эл.

Систематизация возрастных состояний проводилась на основании критериев выделения возрастных состояний Т.А. Работнова, (1950), А.А. Уранова, (1975) с дополнениями (Жукова, 1995). Возрастные состояния и листовая серия валерианы лекарственной изображены на рис. 17 и 17а.

ПРОРОСТКИ - небольшие растения, высотой 0,5-2 см, имеющие один удлинённый побег с двумя семядольными листьями. Семядольные листья сначала продолговато-яйцевидные, затем они принимают широко-овальную форму, цельнокрайние. Основание листа несколько суженное или клиновидное, верхушка округлая, в ряде случаев — выемчатая. Длина листовой пластинки — 0,5-0,8; ширина — 0,5-0,8; длина черешка — 0,3-2 см. Корневая система представлена главным корнем и 1-3 боковыми корнями. В единичных случаях главный корень отмирает и появляются 1-2 придаточных корня или сохраняется главный корень с боковыми корнями и начинают появляться придаточные корни.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой 6-12 см, обладают одним розеточным побегом диаметром 5-8 см. Они имеют 2-3 длинночерешковых, тройчатораздельных листа; средняя доля больше боковых, край листа редкозубчатый. Длина листа — 1,0-4,4; ширина — 1,1-10,0; длина черешка — 2,0-3,0 см. Корневая система смешанного типа, представлена хорошо выраженным главным корнем с боковыми корнями, а число придаточных корней возрастает от 4 до 7.

ИММАТУРНЫЕ растения высотой 15-25 см, представлены одним розеточным побегом диаметром 11-14 см, с 3-4 перисторассеченными листьями, продолговатой формы, с числом боковых долей больше трех. Длина листовой пластинки 3,5-6; ширина 2,0-5,0; длина черешка 5-11. Число молодых придаточных корней возрастает до 5-10.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения высотой 25-55 см формируют розеточный побег I порядка и 2-3 розеточных побега II порядка, диаметром 20-30 см. Растение имеет 5-12 длинночерешковых непарноперисторассеченных листьев продолговатой формы. Формируется булавовидное или клубневидное короткое эпигенное корневище длиной 0,6-1,1, шириной

0,4-0,9, корневая система представлена 6-30 шнуровидными придаточными корнями. Максимальная длина корневой системы 9,9-27,0 см.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют один главный полурозеточный генеративный побег, высотой 86-167 см и 2-3 розеточных побега II и III порядков. Диаметр надземной части 30-40 см. Стеблевые листья: верхние — сидячие, нижние — короткочерешковые; розеточные листья длинночерешковые, непарноперисторассеченные, продолговатой формы, длина листовой пластинки — 11,0-22,0; ширина — 6,0-14,0; длина черешка — 7,0-37,0 см. Незначительное количество листьев отмирает. Длина корневища — 0,4-3,4 см, толщина — 0,4-2,7 см. Число придаточных корней возрастает до 6-58. Максимальная длина корневой системы — 12,0-36,0 см. Семенная продуктивность на один генеративный побег 411-860 семян.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют 3-16 полурозеточных генеративных побега I-III порядков, высотой 89-170 см и 3-4 розеточных побега II-III порядков. Размеры и форма листовой пластинки такие же, как и у молодых генеративных растений. Длина корневища 1,0-3,9; толщина 0,7-3,5 см. Размеры корневой системы максимальны. Имеется небольшое число отмерших листьев и корней. Семенная продуктивность на 1 генеративный побег достигает 2457 семян.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 2-3 полурозеточных генеративных побега I-III порядков высотой до 145 см и несколько розеточных побегов II-III порядков. Размеры и форма листьев такие же, как у молодых и средневозрастных генеративных растений. Имеется большое количество отмерших листьев. На корневище есть рубцы и остатки генеративных побегов. Значительное количество придаточных корней отмирает. Семенная продуктивность на 1 генеративный побег — 190-662 семян.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения образуют одиночные побеги II-III порядков, как правило, формирующие 3-4 длинночерешковых непарноперисторассеченных листа. Резко возрастает количество отмерших листьев. На корневище имеется большое количество рубцов и остатков генеративных побегов. Часть корневища полуразрушена.

У **СЕНИЛЬНЫХ** растений всего один боковой розеточный побег II-III порядков с 2-3 листьями ювенильного или имматурного типов. Придаточные корни немногочисленны. Корневище полуразрушенное.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ. В онтогенезе валерианы лекарственной исследовались корневища на активность некоторых ферментов и содержание белка. Ювенильные и средневозрастные генеративные растения характеризовались низкой пероксидазной и АТФ-азной активностью. Максимальный уровень ферментативной активности приходился на виргинильные растения.

Начальные этапы онтогенеза (проростки, ювенильные, имматурные растения) отмечены также низким содержанием белка. Генеративный период онтогенеза характеризовался максимальным содержанием соединений этой группы.

Сбор лекарственного сырья валерианы лекарственной рекомендуется проводить в g1 возрастном состоянии. При создании искусственных посадок максимальная продуктивность лекарственного сырья получена в разреженных посадках с плотностью 30S30 см.

Онтогенез валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.)

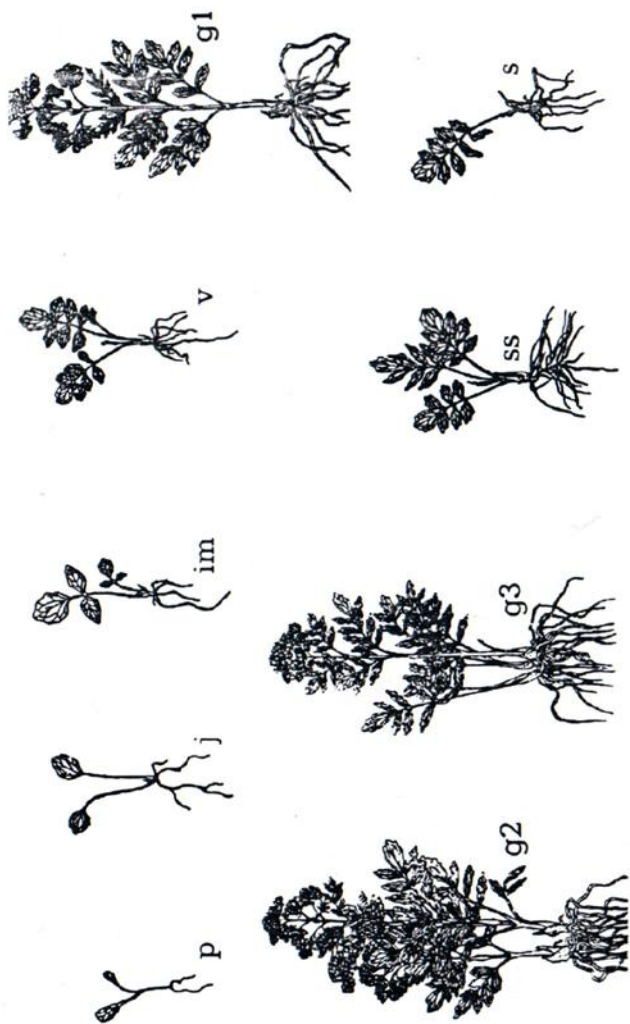


Рис. 17

Листовая серия валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.)

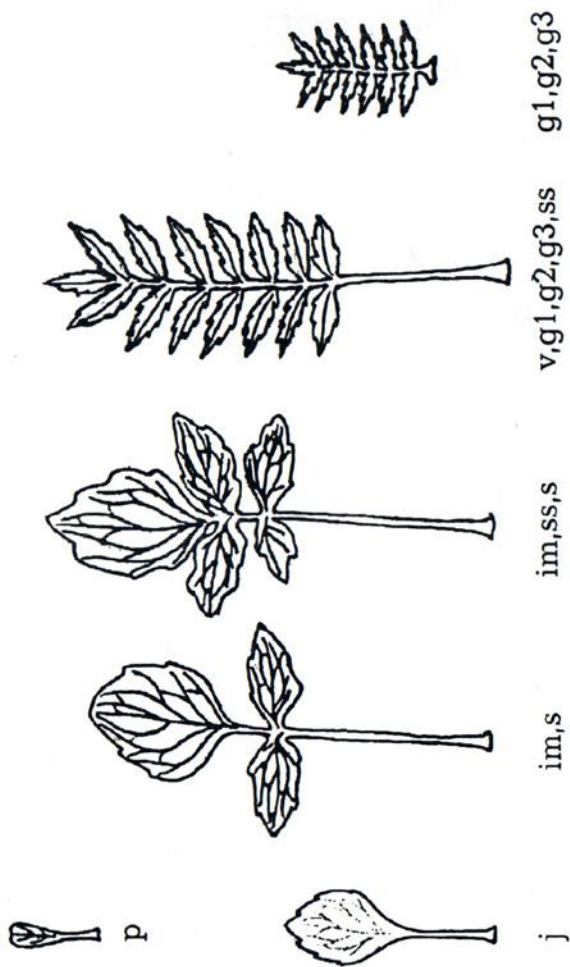


Рис. 17а

18. Онтогенез подорожника большого (*Plantago major* L.)

Подорожник большой - многолетняя поликарпическая, короткостебельная, кистекорневая трава из семейства Plantaginaceae. В систематическом отношении, наиболее устоявшимся считается деление вида *Plantago major* на 2 подвида: *P. m. ssp. major* и *P. m. ssp. pleiosperma* Pilger (Pilger, 1937; Molgaard, 1976; Van der Aart, 1985; Van Dijk, 1989; Plantago..., 1992).

Особи *P. major* формируют многолетние моноподиально нарастающие розеточные полициклические вегетативные побеги, в пазухах листьев которых развиваются безлистные генеративные моноциклические побеги - стрелки, представленные гипоподием и соцветием простой колос. У *ssp. major* генеративные побеги, как правило, эрективного типа с сужающимся к вершине, несколько заостренным колосом; генеративные побеги *ssp. pleiosperma* преимущественно анизотропные, сильно изогнутые у основания, прижатые к земле, лежащие или восходящие, с арковидно изогнутым у основания гипоподием, колос почти не суженный, цилиндрический или вальковатый. Цветет с мая по октябрь; цветки актиноморфные, протерогиничные. Плод - синкарпная многосеменная двугнездная вскрывающаяся верхняя коробочка с 5-46 семенами. Количество семян в коробочке - главный диагностический признак при подразделении вида *P. major* на подвиды: *ssp. major* — 4-13, *ssp. pleiosperma* — 15 и более (Molgaard, 1976; Plantago..., 1992). Заостренность крышечки коробочки и прикрытость шва коробочки чашелистиками могут быть с успехом использованы в комплексе с другими признаками вегетативной сферы растений для идентификации подвидов: у *ssp. major* коробочки обычно имеют коническую, сужающуюся от основания форму и заостренную вершину; коробочки *ssp. pleiosperma* имеют овально-цилиндрическую форму, плавно закругленную, притупленную на вершине. Анализ 1300 растений *P. major* из смешанных (*ssp. major+ssp. pleiosperma*) популяций показал, что точность габитуальной диагностики подвидов составила 94,8% (Балахонов, не опубл.).

Листья взрослых растений *P. major* овально-яйцевидной формы с дуговидным жилкованием. Край листа ровный, мелкозубчатый (*ssp. major*), либо крупнозубчатый (*ssp. pleiosperma*). Как правило, начиная с ювенильного состояния, у перезимовавших растений, наблюдается четкая дифференциация между подвидами по форме листьев ранневесенней генерации: особи *ssp. major* формируют обратно-яйцевидные листья с

расширенным усеченным основанием, в то время как *ssp. pleiosperma* - ланцетные, узколанцетные либо копьевидные (Павлова, 1924; Желонкина, 1996). Для *ssp. pleiosperma* характерно выраженное опушение листьев; растения с неопушенными листьями преобладают у *ssp. major*.

Гемикриптофит. Вертикальное неспециализированное эпигеогенное корневище *P. major* возникает вследствие отмирания листьев главного розеточного побега и погружения его базальной части в почву. На всех этапах онтогенеза, начиная с ювенильного состояния, за счет возникновения дополнительных очагов меристемы и формирования придаточных почек возможно образование дополнительного числа вегетативных розеточных побегов II-III порядков (Жукова, 1983 г, д).

Корневая система мочковатая, содержит контрактильные корни. В определенных условиях, в частности при недостатке влаги, особи подорожника большого способны к сохранению главного корня, в ряде случаев возможно формирование вторичной стержневой корневой системы (Балахонов, устное сообщение). Приведенные ниже критерии онтогенетических состояний *P. major* по надземным органам применимы и для стержнекорневой модификации.

P. major - евроазиатский вид, имеющий обширный ареал, на других континентах встречается лишь как заносное растение. В России северная граница ареала проходит несколько ниже Мурманска, достигает Архангельска и далее по 69 параллели сев. широты идет на восток до Салехарда и Игирки, затем по р. Нижняя Тунгуска и Вилюй, пересекает низовья Алдана и доходит до Камчатки. Южнее этой границы подорожник большой на территории России и государств ближнего зарубежья встречается повсеместно, за исключением Памира, Устюрта и песчаных пустынь Каракумов и Кызылкума (Флора СССР, т. 23, 1958; Атлас ареалов..., 1976).

Одно из самых древних лекарственных растений, известное в Китае с XII века д.н.э. (Почему растения лечат, 1990). Включено в официальную фармакопею (Государственная фармакопея..., 1990). В научной медицине препарат из водного экстракта листьев (плантаглюцид) применяют для лечения гипацидного гастрита, а в случаях с нормальной или пониженной кислотностью — при лечении язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки. Настой листьев употребляют в качестве отхаркивающего, разжижающего мокроту и обволакивающего средства при бронхите, туберкулезе легких, коклюше, энтерите, колите.

В народной медицине — при бронхитах, длительно незаживающих ранах и язвах, нарывах, порезах, ушибах, ночном недержании мочи. Отвар листьев — для полоскания при зубной боли; сок — при обострившемся течении парадонтоза. Отвар семян — как слабительное средство при запорах.

Сырье подорожника заготавливают с молодых и средневозрастных генеративных растений с июня по август до начала пожелтения или покраснения листьев. Срок годности свежей травы — 24 ч, сухого сырья — 3 года (Кузнецова, 1987).

В последнее время, спрос на сырье подорожника большого ежегодно составляет более 1000 т. В целях рационального использования природных ресурсов, недопустимо изъятие из популяции более чем 2/3 особей, с сохранением отдельных хорошо развитых экземпляров для обеспечения семенного самоподдержания. Проводить сбор в регрессивных и инвазионных популяциях не рекомендуется.

Все большие масштабы приобретает промышленное возделывание подорожника большого в искусственно созданных популяциях. В 1982 году в ходе селекционно-семеноводческой работы Украинской зональной опытной станции ВИЛР выведен первый селекционный сорт подорожника большого. Урожайность листа выведенного сорта составила 5,2 т/га, содержание экстрактивных веществ - 32%, что выше, чем у стандарта (производственного образца), соответственно на 1,0 т/га и 3%. Как правило, норма высева семян при сплошном посеве составляет 10-12 кг/га, при широкорядном посеве (ширина междурядий 45 см) — 5-6 кг/га. Глубина заделки семян — 0,5-2,0 см (Ловкова и др., 1989).

Онтогенез подорожника большого впервые описан Л.А. Жуковой в ходе исследований в Архангельской, Московской, Псковской, Рязанской областях и Карелии (Жукова, 1983). Настоящий модифицированный вариант диагнозов онтогенетических состояний *P. major*, основанный на материалах природных популяций Марий Эл и Татарстана, может быть использован для обоих подвидов. Онтогенетические состояния подорожника большого представлены на рис. 18 и 18а.

СЕМЕНА эллиптические, более или менее гранистые, угловато-сплюснутые (спинная сторона выгнута меньше, чем брюшная). По данным С.А. Смирновой и Н.Н. Кадена (1971), семена имеют следующие размеры: 0,50-2,25 S 0,35-0,70 S 0,25-0,35 мм. На материале природных популяций Республики Марий Эл показано, что длина семени у *ssp. major* составляет 0,8-1,6 мм (мода 1,3 мм), у *ssp. pleiosperma* - 0,7-1,3 мм

(мода 0,9 мм). Окраска семян подорожника большого варьирует от ярко-оранжевой до светло- или темно-коричневой, вплоть до черной.

Семенной рубчик светлый, продолговатый или округлый. В созревшем семени зародыш хорошо сформирован и занимает 2/3 семени (Майсурия, Атабекова, 1978). Почка в зародыше не дифференцирована - конус нарастания без зачатков листьев, плоский. Длина семядолей и оси корня вместе с гипокотилем одинаковы, по 0,5-0,7 см. Эндосперм отсутствует. Семена содержат клейкое вещество, которое способствует распространению их человеком и животными. В почве семена могут сохраняться 40-60 лет (Milton, 1943). Прорастание надземного типа (таблица 6 (18), а) семя со стороны спинки; б) со стороны семенного рубчика, Доброхотов, 1961).

ПРОРОСТКИ проходят несколько этапов развития. Первый — всходы представлены розеточным вегетативным моноподиально нарастающим полициклическим побегом с 2-мя узко-продолговато-эллиптическими семядольными листьями, на верхушке которых первое время сохраняется перикарп. Апикальная меристема растений слегка вогнутая, без листовых зачатков.

Второй этап — собственно проростки — небольшие растения до 1-2 см высотой, имеющие розеточный побег с 2-мя продолговато-эллиптическими семядолями, срастающимися при основании, и с 1-2 короткочерешковыми овальными мелкими листьями с одной жилкой. Хорошо выражен гипокотиль (3-4 мм); при высокой плотности произрастания и недостатке освещенности может достигать 8-10 мм. Главный корень с 2-3 боковыми корнями II порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют 3-4 ювенильных овально-эллиптических листа с 1 жилкой. Семядольные листья либо отсутствуют полностью, либо находятся на стадии завядания; число листьев ювенильного типа превалирует над числом семядольных. Длина черешка равна длине листовой пластинки или немного больше ее. Из гипокотилея формируется небольшое (2-3 мм) вертикальное корневище, на котором образуются придаточные корни. Главный корень сохраняется, но часто не выделяется среди боковых и придаточных.

ИММАТУРНЫЕ растения формируют розеточный побег I порядка с 4-5 овальными или овально-яйцевидными листьями, имеющими 3 сформированных жилки - длина боковых жилок достигает более чем половины длины листовой пластинки. Растения, несущие хотя бы один лист имматурного типа, следует считать вступившими в имматур-

ное состояние. Черешки листьев обычно несколько длиннее листовых пластинок. Корневище утолщается, появляется большое число светлых молодых придаточных корней, ветвящихся до II-III порядков.

Главный корень, как правило, отмирает. В некоторых условиях им-матурные растения, а иногда и ювенильные, способны перейти к цветению, минуя виргинильное состояние (рис. 18б).

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения развивают 5-7 овально-яйцевидных листьев с 5-7 жилками. Особи, вступившие в виргинильное состояние в текущем вегетационном сезоне, могут сохранять нижние листья им-матурного и ювенильного типов, однако число взрослых листьев на растении численно преобладает. Корневище твердое, светлое, около 1 см толщиной; при разломе темных отмерших частей нет. Большое число молодых светлых придаточных корней; появляются единичные старые темные корни.

СКРЫТОГЕНЕРАТИВНОЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ - отрезок онтогенеза от момента заложения первой в жизни растения цветочной почки до явных макроморфологических признаков генеративного состояния (Шестакова, 1991). Скрытогенеративные растения по морфологическим признакам вегетативной сферы сходны с виргинильными, а при ускоренном развитии - с им-матурными, редко - с ювенильными особями, но уже имеют сформированные зачаточные генеративные органы.

Генеративные побеги *P. majog* формируются как оси II, реже III порядков в пазухах листьев. При образовании генеративных побегов типичные закрытые почки не образуются, их формирование проходит следующие этапы: 1) меристематический бугорок, 2) открытый зачаток генеративного побега без почечных чешуй и зачатков листьев, 3) сформированный генеративный побег.

Косвенным признаком, указывающим на возможность вступления растений *P. majog* в репродуктивный период, является вздутие влагалищ черешков листьев. На гербарном материале растения скрытогенеративного состояния, как правило, характеризует волнистый край влагалища листа. Окончательное решение по дифференциации растений прегенеративного периода и скрытогенеративного онтогенетического состояния требует применения увеличительной техники.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений сохраняется розеточный побег I порядка, на котором развиваются 5-8 овально-яйцевидных листьев с 5 жилками. В пазухах листьев образуются 1-3 безлистных полно-

стью сформированных генеративных побега II порядка. От более утолщенного, плотного, неразрушающегося корневища отходят многочисленные светлые молодые придаточные корни, ветвящиеся до III порядка. Темных старых корней мало.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений главный розеточный побег формирует 7-10 (до 19 и более) овально-яйцевидных листьев с 5-7 (до 9-15) жилками. Генеративных побегов II порядка от 1 до 10-15.

Корневище более мощное, плотное, неразрушенное, либо с небольшими (менее чем на половину от общей длины корневища) признаками разрушения. Корневая система хорошо развита; наряду со светлыми молодыми корнями многочисленны темные старые придаточные корни.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений сохраняется розеточный побег I порядка, который формирует 5-12 яйцевидных листьев с 5-7 жилками.

От 1 до 10 генеративных побегов. Резко возрастают размеры корневища, увеличивается число рубцов от отмерших листьев; корневище темное, менее плотное, разрушенное более чем на половину длины. У многорозеточных растений возможно начало старческой партикуляции. Мочковатая корневая система ветвится слабее, представлена, главным образом, старыми темными придаточными корнями.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения имеют 1-3 розеточных полициклических побега I, II или III порядков, реже, после партикуляции, формируют клон из 2-3-х партикул (рамет). Число листьев на розеточном побеге сокращается до 4-8. Сохраняются листья с 5-7-ю жилками, возможно появление листьев с 3 жилками. При наличии нескольких типов листьев верхние листья на побеге несут меньшее число жилок по сравнению с нижними.

Генеративные побеги отсутствуют, но иногда видны остатки от прежних генеративных побегов. Корневище максимальных размеров, мягкое, разрушающееся, партикулирующее, снабженное "муфтой" из отмерших черешков листьев. Старые придаточные корни темные, более короткие, слабо ветвящиеся, в меньшем числе.

СЕНИЛЬНЫЕ растения имеют один розеточный вегетативный побег I-III порядков, несущий 3-5 листьев овальной формы с 1-3 жилками. Листья по размерам и форме схожи с листьями имматурного и ювенильного типов. Корневище вытянутое до 1,5-2,0 см, косо направленное, темное, более мягкое; значительны следы разрушения. Придаточных

корней мало; корни темные, не ветвящиеся, глубина их проникновения небольшая. Недостаток или полное отсутствие контрактильных корней частично компенсируется формированием расплывчатых, прижатых к почве листьев.

ОТМИРАЮЩИЕ растения, как и у большинства других видов малолетников, встречаются крайне редко; представляют практически лишенный корней участок темного разрушенного корневища, иногда с 1-2 спящими почками (Жукова, Балахонов, в печати). На продольном срезе корневища отмечаются небольшие участки сохранившейся живой ткани. Листья либо отсутствуют вовсе, либо имеется один лист ювенильного типа, не способный к полному развитию. Часто листья этиолированные, не выходящие на поверхность почвы.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ. Реализация онтогенеза растений осуществляется при обеспечении их пластическим веществом и энергией, источником которых является фотосинтез. Поэтому прохождение отдельных этапов онтогенеза зависит от функционирования ФСА на каждом из этих этапов. Фотосинтез в онтогенезе *P. m.* (у подвидов *P. m. ssp. major* и *P. m. ssp. pleiosperma*) характеризовали по скорости CO_2 -зависимого поглощения кислорода и содержанию зеленых пигментов, а у *P. m. ssp. major* — еще и по скорости поглощения $^{14}\text{CO}_2$.

Во всех онтогенетических состояниях брали листья 7-10-дневного возраста, которые в наших исследованиях и по данным литературы (Мокронос, Гавриленко, 1992) обладали наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза. В зависимости от онтогенетического состояния и условий произрастания суммарное содержание зеленых пигментов у *P. m. ssp. major* колебалось в пределах от 0,9 до 2,5 мг/г сырой массы, а у *P. m. ssp. pleiosperma* от 0,8 до 2 мг/г сырой массы (или от 1,3 мг/дм² до 4 мг/дм² у *P. m. ssp. major* и от 1 до 3,2 у *P. m. ssp. pleiosperma*). Онтогенетическая кривая изменения суммы хлорофиллов "а" и "в" в онтогенезе в целом мало отличается у подвидов, и независимо от условий произрастания происходит достаточно плавное возрастание содержания пигментов от *j* до *v* состояния. Достигнутый уровень сохраняется затем в генеративном периоде до цветения и некоторое время (1-2 недели) после цветения. Сроки падения уровня пигментов зависели от условий. Интенсивность фотосинтеза у *P. m. ssp. major* в онтогенезе изменялась в среднем следующим образом: в *j* - 6,5 мг $^{14}\text{CO}_2$ на дм² в час; в *im* - 8; в *v* - 11,3; в *gl* - 7. Скорость CO_2 -зависимого выделения кислорода изучали в листьях *P. m. ssp. major* и *P. m. ssp. pleiosperma*. В онтогенезе в зависи-

мости от условий этот показатель у обоих подвидов колеблется в широких пределах от 100 мкмоль на дм^2 в час до 900 мкмоль на дм^2 в час. Значимые отличия по фотосинтезу *P. m. ssp. major* и *P. m. ssp. pleiosperma* обнаружены в генеративный период развития в годы с неблагоприятными погодными условиями (мало осадков, высокая температура). В этих условиях у *P. m. ssp. pleiosperma* произошел переход особей из *im* состояния сразу в *g*, что сопровождалось резким скачком интенсивности фотосинтеза (от 200 до 900 мкмоль на дм^2 в час). У *P. m. ssp. major* в этих условиях все онтогенетические состояния были выражены и онтогенетическая кривая фотосинтеза имела иной вид: с максимумом в *v*-состоянии, падением в начале генеративного периода и повышением интенсивности фотосинтеза в период цветения. Затем изменения фотосинтеза носили колебательный характер, возрастая в одни сроки *g* периода и падая в другие. К концу этого периода интенсивность фотосинтеза резко падала. В целом суммарная интенсивность фотосинтеза в течение онтогенеза у исследуемых подвидов отличалась лишь в год с наиболее неблагоприятными условиями вегетационного периода, в годы с более благоприятными условиями достоверных отличий по этому показателю не выявлено. Таким образом, онтогенетический подход позволил выявить различия в осуществлении фотосинтетической функции у таких близкородственных групп как *P. m. ssp. major* и *P. m. ssp. pleiosperma*. На основании этих данных можно констатировать, что реализация онтогенеза у двух подвидов *P. m.* осуществляется при близких значениях скорости фотосинтеза (в расчете на площадь листовой поверхности) на фоне меньшего содержания зеленых пигментов у *P. m. ssp. pleiosperma*, то есть при более эффективном использовании единицы хлорофилла, что обеспечивает этому подвиду достаточную биомассу и репродуктивный успех, особенно при сокращении онтогенеза в неблагоприятных условиях.

Онтогенез подорожника большого подвид мажор
(*Plantago major* ssp. *major* Pilger.)

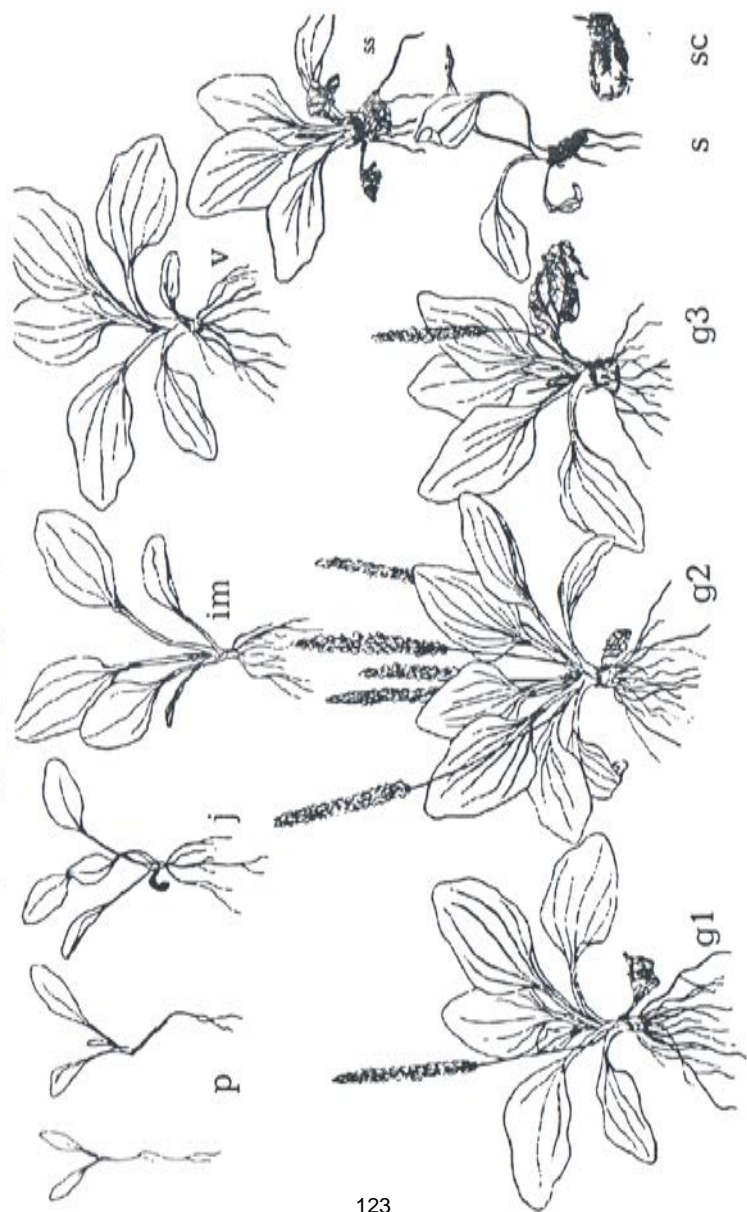


Рис. 18

Онтогенез подорожника большого подвид pleiosperma
(*Plantago major* ssp. *pleiosperma* Pilger.)

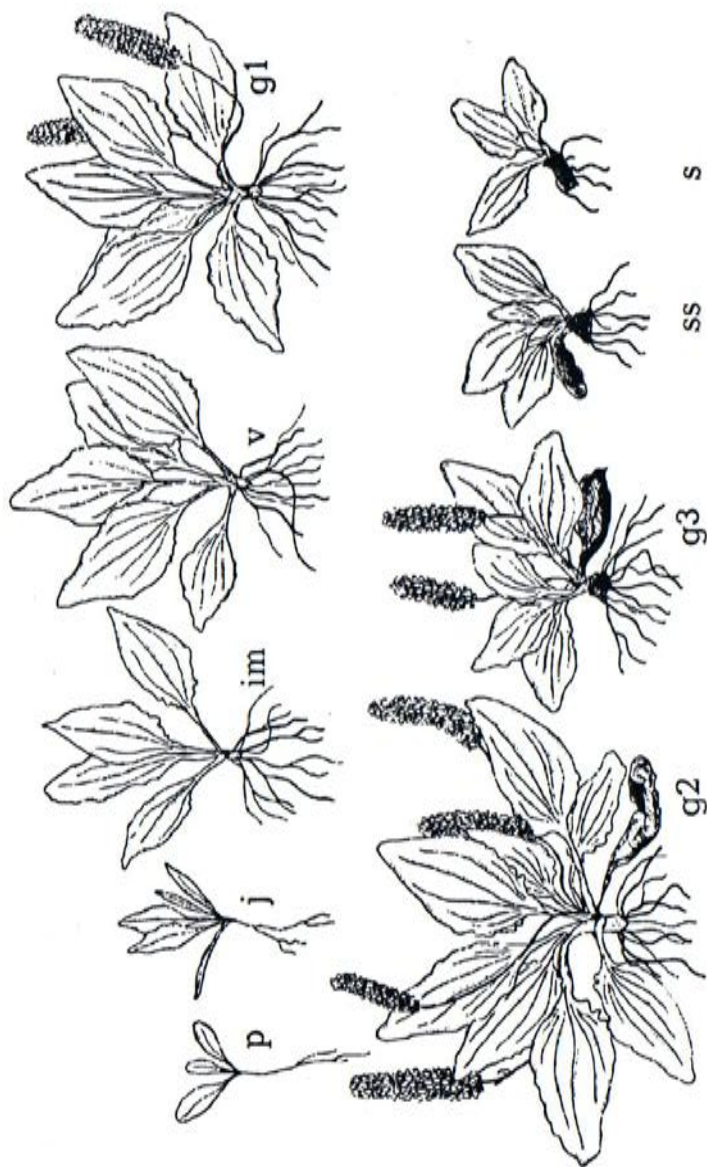


Рис. 18а

**Молодые генеративные растения *Plantago major*
ускоренного развития**

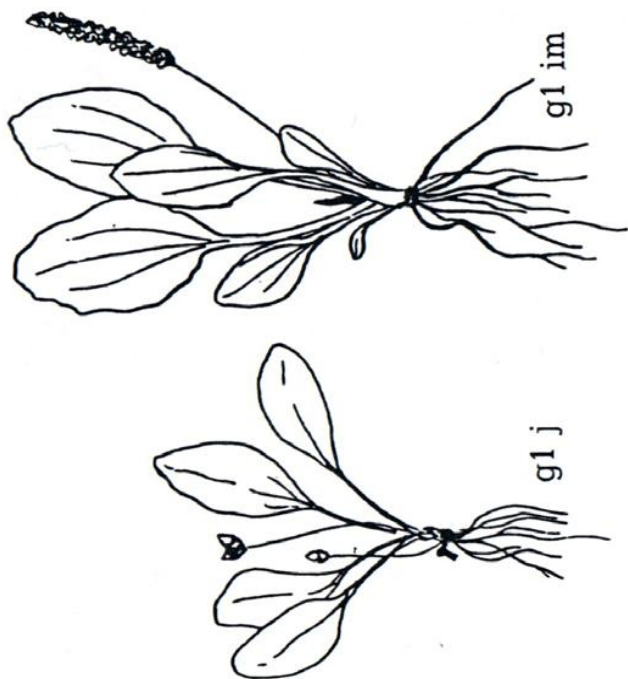


Рис. 18 б

19. Онтогенез синюхи голубой (*Polemonium caeruleum* L.)

Синюха голубая - многолетнее травянистое короткокорневищное кистекорневое растение высотой 35-120 см с неразветвленным толстым ползучим корневищем, густо усаженным светлыми серовато-желтыми придаточными корнями, расположенными пучками. Побеги вегетативные-розеточные, генеративные-полурозеточные. Стебли большей частью многочисленные, прямостоячие, полые, неясно ребристые, внизу голые, сверху покрытые железистыми волосками, неветвистые или в верхней части — ветвистые. Листья очередные непарноперистые, гладкие, голые, нижние — длинночерешковые, верхние (15-27 штук) — сидячие, яйцевидно-ланцетовидные, заостренные. Соцветие — ветвистая верхушечная метелка, цветоносы короткие, железистоволосистые. Цветки обоеполые, пятичленные. Чашечка колокольчатая голая или с коротким опушением, с яйцевидно-ланцетовидными лопастями, равными по длине ее трубки. Венчик голубой, синевато-лиловый или фиолетовый, спайнолепестный, в 2-3 раза длиннее чашечки, 2-3 см в поперечнике, длиной около 1,5 см, широко раскидистый, колосовидно-колокольчатый, с пятилопастным отгибом, трубка венчика беловатая, внутри с кольцом из волосков. Андроцей состоит из 5 тычинок, расположенных между лопастями венчика и прикрепленных к его трубке. Гинецей ценокарпный, завязь верхняя, столбик с трехраздельным рыльцем. Плод — трехгнездная многосеменная синкарпная коробочка, почти шаровидная. Семена темно-коричневые или почти черные, длиной до 3,2 и шириной до 0,9 мм, изогнуто продолговатые, узкокрылые (таблица 6 (19), а) семя с боковой стороны; б) со стороны спинки; в) в поперечном разрезе).

Синюха голубая — сибирско-европейский вид. Широко распространен в лесной и лесостепной зонах.

Синюха голубая растет на сырых, довольно богатых гумусом почвах, в условиях умеренного и значительного затенения. Типичные ее местообитания — берега рек, сырые луга и заросли кустарников в долинах рек. Нередко встречается в составе различных ассоциаций суходольных лугов, лиственничных, темнохвойных и березово-осиновых лесов, но обычно лишь в небольшом количестве. В горы поднимается до верхней границы леса.

Материал для изучения онтогенеза синюхи голубой собирался на пойменных, суходольных лугах, разреженных смешанных лесах Республики Марий Эл и Кировской области, агробиостанции МарГУ.

Корневища и корни синюхи голубой применяют как отхаркивающее средство при острых и хронических бронхитах, абсцессах и воспалении легких, туберкулезе. Синюха обладает также успокаивающим действием и значительно понижает возбудимость центральной нервной системы. В этом отношении она в несколько раз превосходит валериану лекарственную. Поэтому отвары и настои применяют как успокаивающее средство при бессоннице. Также применяют для лечения язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки (в смеси с сушеницей болотной).

Возрастные состояния синюхи голубой изображены на рис. 19.

ПРОРОСТКИ — небольшие растения высотой 0,3-3 см, имеющие один укороченный побег с двумя семядольными листьями яйцевидной формы, цельнокрайними. Ассимилирующих листьев 1-3, они длиннорешковые, тройчатостложные. Эпикотиль не развит, гипокотиль хорошо выражен. На подземной части гипокотиля возникают 1-2 придаточных корня. Корневая система смешанного типа представлена главным корнем, несколькими боковыми и придаточными гипокотильными корнями.

Длительность данного возрастного состояния — 5-37 дней.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения обладают одним розеточным побегом с 2-5 ассимилирующими листьями высотой 2,5-9 см. Листья непарноперистые с числом листочков 3-9. Заметно утолщается по сравнению с гипокотилем укороченный стебель розеточного побега, на котором хорошо видны листовые рубцы от засохших и опавших семядольных листьев.

Главный корень отмирает. На корневище увеличивается количество придаточных шнуровидных корней. Длительность ювенильного возрастного состояния — 7-31 дней.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены одним розеточным побегом высотой 10-25 см, с 3-6 непарноперистыми листьями. Число листочков возрастает до 9-16. Количество молодых придаточных корней увеличивается до 10-15. Растение находится в данном возрастном состоянии 13-43 дней.

ВИРГИНИЛЬНОЕ возрастное состояние синюхи голубой длится от 43 дней (в посадках) до нескольких лет (в природных популяциях). В искусственных посадках особи синюхи голубой переходят в молодое генеративное состояние, как правило, на следующий год. Отмечены

единичные случаи ускоренного развития, когда к концу первого вегетационного периода синюха голубая переходила в молодое генеративное состояние. Виргинильные растения высотой 11-37 см имеют один розеточный побег с 5-15 типично взрослыми непарноперистыми листьями. Толщина корневища увеличивается, на нем заметны рубцы от засохших листьев. Корневая система представлена 2-10 придаточными корнями.

Длительность виргинильного возрастного состояния — 42-278 дней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют один генеративный полурозеточный побег высотой 20-80,5 см и 1-2 розеточных побега. Розеточные и нижние стеблевые непарноперистые листья длинночерешковые, верхние-сидячие. Незначительное количество листьев отмирает.

В этом состоянии увеличивается высота растения по сравнению с виргинильным возрастным состоянием, корневище утолщается, число придаточных корней на нем возрастает. Семенная продуктивность молодого генеративного возрастного состояния составляет 216 семян на 1 генеративный побег.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения — наиболее мощно развитые растения синюхи голубой формируют 2-14 генеративных полурозеточных побегов высотой 23-110 см и 2-3 розеточных побега. Размеры и форма листовых пластинок такие же, как у молодых генеративных растений.

Размеры корневой системы максимальны. Имеется небольшое количество отмерших листьев и корней. Семенная продуктивность данного возрастного состояния 256 семян на 1 генеративный побег.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения формируют 1 генеративный полурозеточный побег высотой 62-86,5 см и 3-4 вегетативных розеточных побега. Размеры и форма листьев такие же, как у молодых генеративных и зрелых генеративных растений. Имеется большое количество отмерших листьев и корней. На корневище серовато-коричневого цвета имеются рубцы и остатки генеративных побегов. Значительное количество придаточных корней отмирает.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения образуют 1-2 розеточных побега, формирующие 6-14 непарноперистосложных листьев с 9-15 листочками. Количество придаточных корней и отмерших листьев увеличивается. Часть корневища полуразрушена, имеются полости от разрушения тканей корня.

СЕНИЛЬНЫЕ растения характеризуются одним розеточным побегом высотой 10 см с 4-6 листьями ювенильного и имматурного типов. Придаточные корни немногочисленны. Корневище темно-коричневое, полуразрушенное, с полостями от разрушения тканей корня.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ. У синюхи голубой исследовались корневища на содержание белка и активность ферментов в онтогенезе. Так, низкая активность пероксидазы обнаружена у иматурных и виргинильных растений. Высокой пероксидазной активностью отличались ювенильные и генеративные растения. Активность АТФазы - фермента энергетического обмена - была максимальна в корневищах иматурных растений. Содержание белка в прегенеративном периоде онтогенеза было относительно высоким у иматурных и виргинильных растений. В генеративном периоде онтогенеза синюхи голубой наблюдалась тенденция к снижению содержания этого соединения.

Сбор лекарственного сырья синюхи голубой рекомендуется проводить в g1 возрастном состоянии. При создании искусственных посадок максимальная продуктивность лекарственного сырья достигается срезанием генеративной части растения.

Онтогенез синюхи голубой (*Polemonium coeruleum* L.)

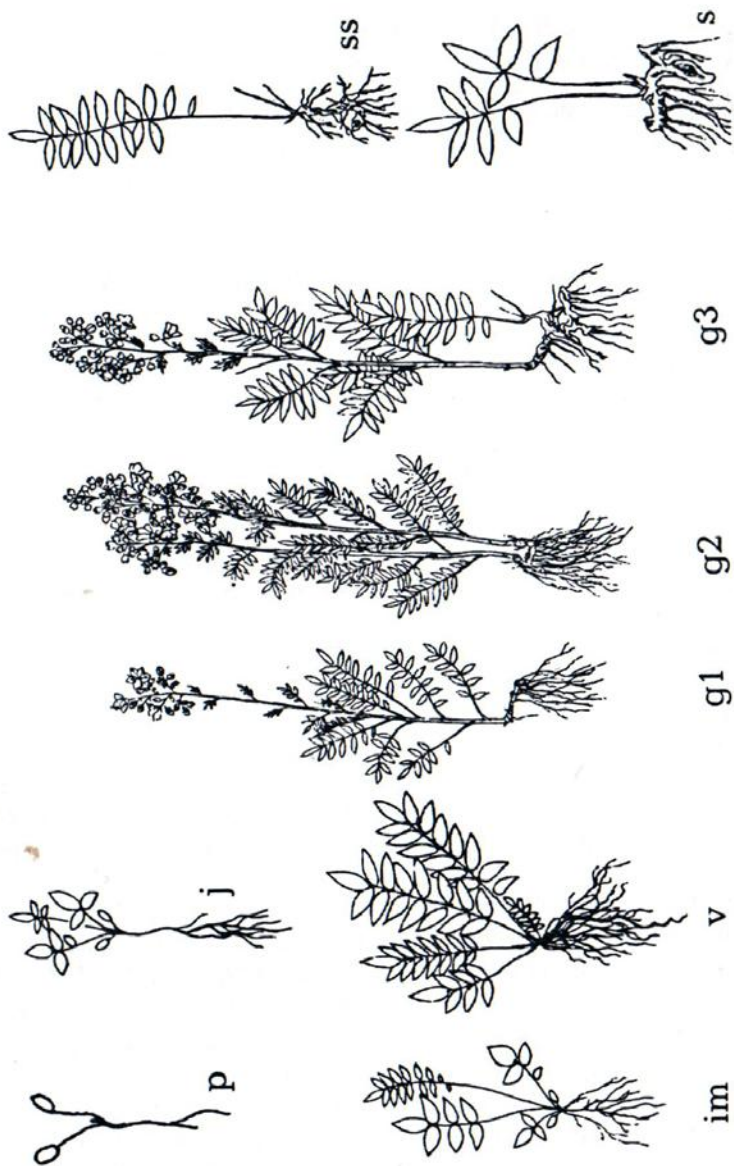


Рис. 19

Дерновинные

Рыхлодерновинные

20. Онтогенез душистого колоска (*Anthoxanthum odoratum* L.)

Душистый колосок обыкновенный (*Anthoxanthum odoratum* L.) — многолетний рыхлодерновинный злак, иногда имеются короткие эпигеонные корневища с вневлагалищным типом возобновления побегов.

Вегетативные побеги розеточные, генеративные - полурозеточные, ди- трициклические. Соцветие душистого колоска — сложный колос, яйцевидно-удлиненной формы, длиной 2,5-3 мм и шириной 1 мм, колосковые чешуйки темно-коричневого цвета покрыты довольно густо длинными прижатыми волосками. Наружная колосковая чешуйка имеет длинную преломленную ость длиной 8-9 мм, ость скручена и выходит близ основания чешуйки. Внутренняя колосковая чешуйка такой же длины с прямой остью — 4,5-5 мм, которая отходит близ середины спинки этой чешуйки. Между колосковыми чешуйками находится плод — зерновка яйцевидной формы, длиной 1,75-2 мм и шириной 0,75 мм, в верхней части заостренный, с плотно прилегающими тонкими, блестящими цветковыми чешуйками коричневого цвета. Внешняя чешуйка округлая, охватывает целиком внутреннюю. Зерновка при надавливании легко выпадает из колосковых чешуек. Она имеет яйцевидную форму, светло-желтого цвета, с эндоспермом, 1,5-1,75 мм длины и 0,5 мм ширины, в верхней части слегка заостренная (таблица 6 (20), а) колосок; б) плод, окруженный цветковыми чешуями; в) плод-зерновка, Ленков, 1928).

Растение невысокого кормового достоинства, однако в небольшом количестве улучшает кормовые свойства сена.

Распространен душистый колосок обыкновенный по всей Европейской части России, в Сибири, Казахстане, на Кавказе, Тянь-Шане. Встречается на материковых лугах, светлых лесах, полянах. (Атлас ареалов..., 1976).

В народной медицине известен как улучшающее сон, успокаивающее средство при использовании "сенных подушек" и "сенных ванн" (Флора северо-востока..., 1977).

Материал собирался в Архангельской, Московской и Псковской областях на суходольных лугах.

Онтогенез душистого колоска впервые описан Л.А. Жуковой (1980а), представлен на рис. 20.

ПРОРОСТКИ - небольшие однопобеговые растения с колеоптилем и 2-3 узколинейными ассимилирующими листьями. Влагалище листа равно листовой пластинке или немного превышает ее. Сохраняется связь с зерновкой. Хорошо развит зародышевый корень и 2-3 придаточных корня.

Продолжительность возрастного состояния — 1-2 месяца.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения теряют связь с зерновкой. Главный побег образует небольшие узколинейные листья ювенильного типа. Их пластинка лишь в 1,5 раза длиннее влагалища. Колеоптиль не сохраняется. При высоком уровне жизнестойкости возникают 1-2 побега II порядка. Корневая система состоит из 5-6 придаточных корней, зародышевый корень не выделяется.

Продолжительность онтогенетического состояния — от 2 месяцев до 1 года.

ИММАТУРНЫЕ растения формируют небольшую целостную дерновину с розеточными вегетативными побегами II-III порядков, несущими листья несколько меньших размеров и вполне взрослые листья. Последние имеют более широкую листовую пластинку, длина ее в 4-5 раз превышает короткое влагалище листа.

Продолжительность онтогенетического состояния — 2-3 мес.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения образуют небольшую рыхлую дерновину из розеточных вегетативных побегов с вполне взрослыми листьями. У основания обнаруживаются остатки отмерших листьев. Иногда формируются 1-2 коротких эпигеогенных корневища. Мочковатая корневая система состоит из многочисленных молодых светлых придаточных корней.

Продолжительность состояния — 1-2 года.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены небольшими рыхлыми дерновинами из розеточных вегетативных побегов и 2-3 полурозеточных генеративных. Отмершие побеги единичны, партикуляция дерновины не происходит. Возможно образование коротких эпигеогенных корневищ.

Мочковатая корневая система состоит из молодых светлых и немногих старых, более темных придаточных корней.

Продолжительность g1 состояния, как правило, 1-2 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют крупную рыхлую дерновину с четко выраженной отмершей частью, диаметр которой занимает меньше половины площади дерновины, намечаются будущие партикулы. Розеточные вегетативные побеги часто образуют короткие эпигеогенные корневища. Мочковатая корневая система более мощная, состоит из многочисленных молодых более светлых, интенсив-

но ветвящихся до III-IV порядков, и старых, более темных корней, соотношение которых практически одинаково.

Продолжительность g2 состояния — 2-4 года.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений дерновина распадается на несколько партикул, образуется клон. Интенсивность кушения в партикулах ослабевает, полурозеточные вегетативные побеги обычно образуют короткие эпигеогенные корневища. Отмершая часть составляет более половины площади дерновины. В корневой системе преобладают старые темные придаточные корни, образующие боковые корни I-II порядков.

Продолжительность g3 состояния — 2-3 года.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены отдельными партикулами, состоящими из 2-3 розеточных вегетативных побегов с вполне взрослыми листьями. Реже - это клон из немногих партикул, отмершие участки которого составляют более половины площади дерновины. Генеративные побеги отсутствуют. Хорошо сохраняются основания отмерших наземных побегов и старые участки корневищ. Корневая система образована старыми темными, слабо ветвящимися придаточными корнями.

Продолжительность ss состояния — 2-3 года.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены единичными розеточными вегетативными побегами с листьями ювенильного типа, сохраняющими связь с отмершими полуразрушенными участками дерновины. Корневая система состоит из немногих старых темных, почти неветвящихся придаточных корней.

Продолжительность s состояния — 1-2 года.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Общая продолжительность полного онтогенеза — 10-15 лет; однако для многих растений реализуется лишь программа неполного онтогенеза, так как отмирание особей возможно в любом состоянии.

Онтогенез душистого колоска обыкновенного (*Anthoxanthum odoratum* L.)

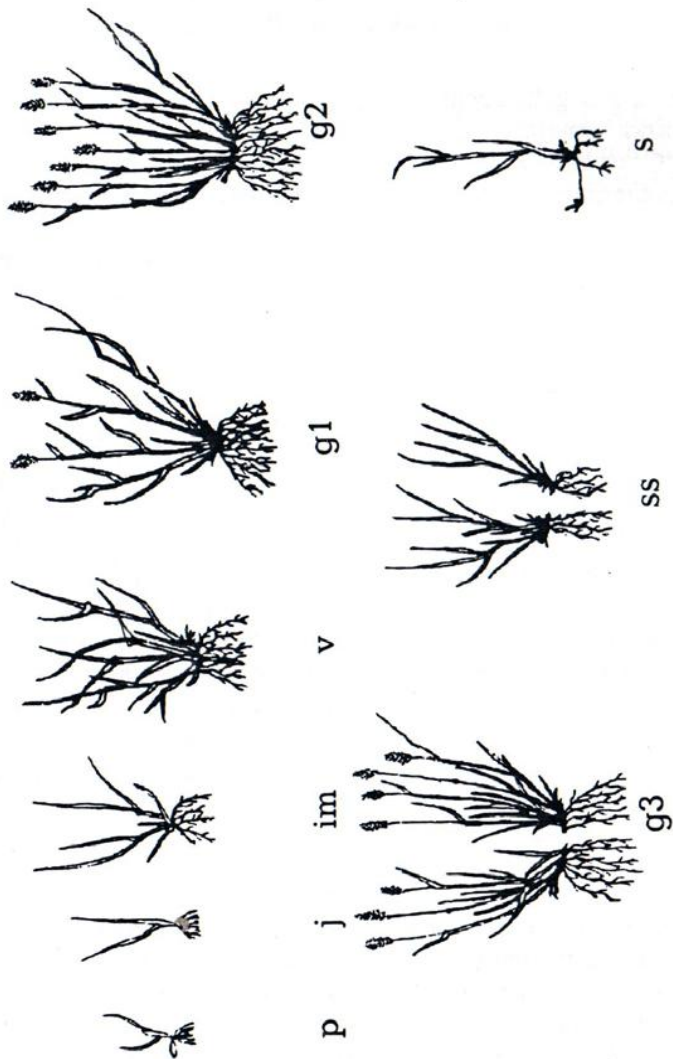


Рис. 20

Клубнеобразующие

21. Онтогенез рода Хохлатка (*Coridalis* L.), секции *Pes-gallinaceus* Irmisch

Секция *Pes-gallinaceus* Irmisch — *Coridalis solida* (L.) Clairv. — Хохлатка плотная, *C. intermedia* (L.) Merat — Х. промежуточная, *C. caucasica* D. C. — Х. кавказская, *C. remota* Fisch. — Х. расставленная, *C. bracteata* (Steph.) Pers. — Х. крупноцветковая.

Онтогенез перечисленных видов однотипен. Для Х. крупноцветковой в Красноярском крае описан дополнительный вариант онтогенеза, связанный с образованием глубокоомоложенных вегетативных зачатков.

Основной вариант онтогенеза видов секции *Pes-gallinaceus* Хохлатки секции *Pes-gallinaceus* (сем. *Fumariaceae*) - многолетние травянистые олигокарпические клубневые виды. Для них характерно симподиальное нарастание и ежегодная смена клубней. У взрослых растений клубень овально-шаровидный, ежегодно возникает из камбия, расположенного под почкой возобновления. В клубнях содержатся алкалоиды: бульбокапнин, протогеин и др. Корни сосредоточены в базальной части клубня, эфемерны, сменяются ежегодно. В основании годичного побега находятся 2-3 сближенных чешуевидных листа, в пазухах которых закладываются почки возобновления, междоузлие верхнего чешуевидного листа удлиненное. В верхней части побега под соцветием располагаются на коротких черешках два сближенных очередных листа с триждытройчаторассеченной пластинкой.

Соцветие — плотная многоцветковая верхушечная кисть акропетального типа. У экземпляров с повышенной жизненностью развивается дополнительное соцветие в пазухе верхнего чешуевидного листа. Цветет с апреля до июня. Цветки зигоморфные, двугубые со шпорцем; тычинок две, разветвленные; пестик один с дисковидным рыльцем. Прицветники надрезанные. Плод — паракарпный, продолговатая коробочка, заостренная на верхушке, открывается двумя створками.

Встречаются в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах.

Лекарственные, декоративные растения, эфемероиды.

В народной медицине применяются как успокаивающее средство, при лечении сердечно-сосудистых заболеваний и как глистогонное (Лекарственные растения, 1991).

СЕМЕНА крупные, черные, с мясистым присемянником.

ПРОРОСТКИ. Единственная семядоля имеет длинный черешок, в подземной части покрытый эпидермальными выростами, выполняющими функцию корневых волосков, и продолговато-эллиптическую пластинку. Побег — клубень гипокотильной природы. Главный корень небольшой, не ветвится (Irmisch, 1862; Jost, 1890; Troll, 1937-1939; Ruberg, 1959). Тип прорастания надземный (рис. 21). Длительность состояния — 1-1,5 месяца.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения возникают на 2-й год жизни. В это время формируется удлиненный побег за счет растяжения междоузлия верхнего чешуевидного листа. Верхушечная почка оказывается поднятой над поверхностью почвы на 2-3 см. В ювенильном состоянии у растения 2-3 чешуевидных и 1 срединный трехраздельный лист, с длинным черешком. В пазухе одного из нижних чешуевидных листьев формируется крупная почка возобновления. После окончания вегетации побег отмирает вплоть до почки возобновления. Растение переходит к симподиальному нарастанию (Michalet, 1859; Bersillon, 1958; Ruberg, 1959). Корневая система придаточного типа, состоит из 3-5 корней. Длительность возрастного состояния — 1 год.

ИММАТУРНЫЕ растения отличаются от ювенильных степенью рассечения единственного ассимилирующего листа. Он пятираздельный или дважды тройчаторассеченный. Начиная с имматурного состояния, происходит ежегодная смена клубня. Новый клубень образуется внутри старого вследствие деятельности нового камбиального кольца, формирующегося в основании развивающейся пазушной почки. Он шаровидной формы.

Замещающий клубень имеет слабо выраженный ложностержневой корень и несколько придаточных корней, формирующихся у его основания (Ruberg, 1959). Длительность имматурного состояния — 1-2 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения формируют на удлиненном побеге два срединных листа: первый — трижды, второй — дважды тройчаторассеченные. Клубень шаровидный или шаровидно-сплюснутый. Корневая система состоит из 8-12 придаточных корней, расположенных в основании клубня.

Длительность виргинильного состояния — 2-3 года.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ. Хохлатки этой секции в природе цветают на 5-7 год и обычно имеют 1 генеративный побег. Ассимилирующие листья очередные, сближенные, трижды тройчаторассеченные.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения часто имеют два генеративных побега, дополнительный генеративный побег развивается из почки в пазухе верхнего чешуевидного листа. Кроме того, у мощно развитых средневозрастных особей могут закладываться 2 почки возобновления и тогда формируются 2 клубня, которые 1-2 года остаются скрытыми под оберткой из разрушающихся клубней прошлых лет (Goebel, 1913; Трофимов, 1952; Ruberg, 1959; Смирнова, 1974). Неоднократное образование дочерних клубней и их обособление приводит к формированию компактных клонов. Корневая система придаточная, из 5-7 корней.

Длительность состояния — 2-4 года.

В нарушенных местообитаниях (пороги, обочины дорог) развитие клонов продолжается в течение нескольких лет, при этом возникает до 10 партикул у хохлатки плотной и 2-3(8) партикулы у остальных видов. В ненарушенном травяном покрове широколиственных лесов хохлатки редко переходят к формированию клонов, а число дочерних клубней даже у хохлатки плотной не превышает четырех. Корневая система имеет до 10-12 придаточных корней. Длительность состояния — 2-3 года.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи образуются в клонах. Они имеют один генеративный побег, клубни продолговатые, часто неправильной формы, покрыты многослойными остатками клубней прошлых лет. Корневая система представлена 3-5 корнями.

СЕНИЛЬНЫЕ особи появляются только в клонах, имеют небольшие клубни неправильной формы. Ассимилирующий лист один, тройчатый или пятираздельный. Корневая система из 2-3 корней. Длительность состояния — 1-2 года.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Длительность онтогенеза — 12-20 лет.

Онтогенез видов секции *Pes-gallinaceus* Igmisch. рода хохлатка
(*Corydalis* L.)

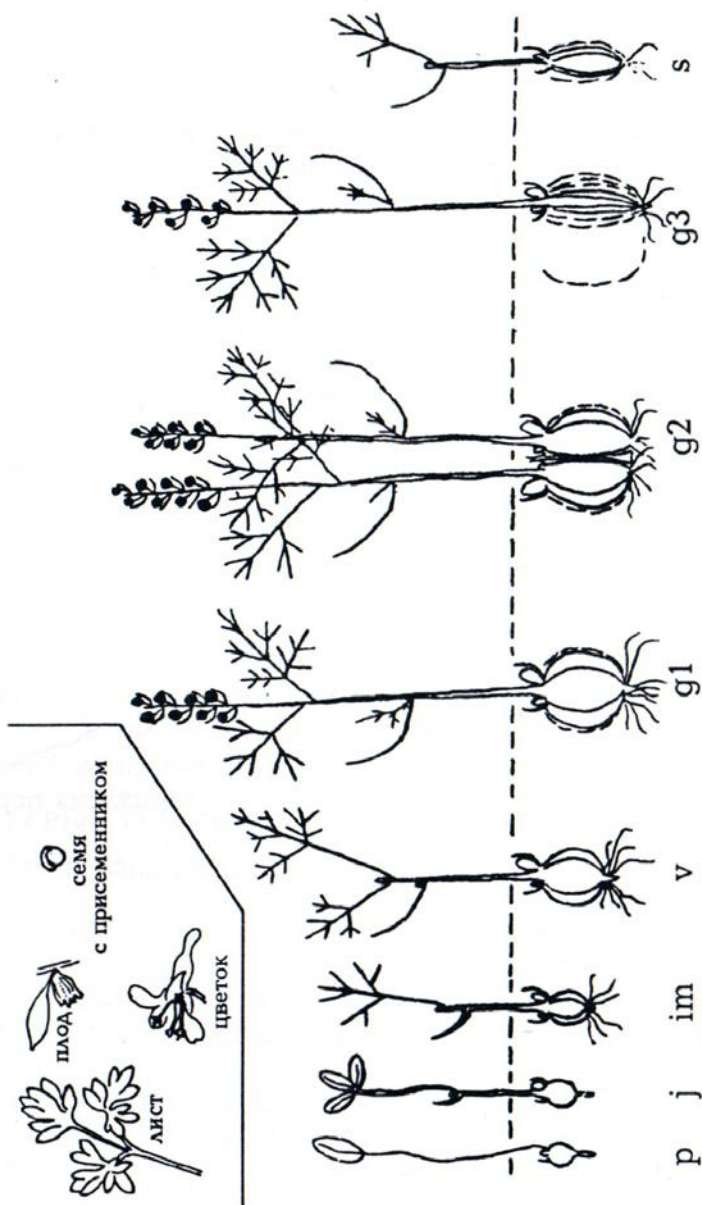


Рис. 21

Луковичные

22. Онтогенез подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los.)

Подснежник Воронова (*Galanthus woronowii* Los.) - луковичный эфемероид из семейства амариллисовых. Он растет в лесах нижнего и среднего горных поясов в Западном Закавказье (Гроссгейм, 1940) от Туапсе до Батуми и Черноморского побережья Турции, а также на острове Икария в Эгейском море (Артюшенко, 1965, 1966).

Луковицы подснежников, в т.ч. и подснежника Воронова, содержат ценные алкалоиды, из которых нивалин (галантамин) используют для лечения многих заболеваний нервной системы (Савоськин, 1955).

Материал для исследования был собран в Адлерском районе Краснодарского края.

З.Т. Артюшенко (1967) кратко описала восходящую часть онтогенеза подснежников с момента прорастания до цветения. Однако в литературе нет работ, характеризующих онтогенез подснежников полностью, который представлен в данной работе.

Из подснежника Воронова выделен алкалоид галантамин, в настоящее время синтезируемый искусственно. Галантамин используют при лечении полиневритов, радикулитов, прогрессирующей мышечной дистрофии, для восстановления нервно-мышечной проводимости (Машковский, 1988).

Онтогенез подснежника Воронова представлен на рис. 22 и таблице 6 (22).

ПРОРОСТКИ имеют влагалище семядоли длиной 1-3 см и главный корень длиной 0,5-1 см и в таком виде зимуют. Влагалище семядоли становится тонким и прозрачным. Позднее появляется зеленый лист — узкий, линейный, без центральной жилки.

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений влагалище листа сильно разрастается, образуя луковицу, пластинка листа отмирает, главный корень достигает 3-5 см длины.

ИММАТУРНЫЕ растения с одним широким зеленым листом или с двумя неравной величины, влагалище верхнего (второго) срединного листа всегда замкнутое.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения всегда имеют три листа: один низовой и два срединных. Обе листовые пластинки примерно одинаковой величины и заметно крупнее, чем у особой имматурного состояния. Влагалище

верхнего срединного листа назамкнутое. Диаметр донца луковицы увеличивается до 4-5 мм, число корней - до 10-14. В луковицах хорошо различимы 3-4 годичных прироста. Число живых мясистых чешуй возрастает до 6-7, а сухих пленчатых — до 2-4. Выделяют два типа корней: питающие - тонкие, извилистые, растущие преимущественно горизонтально, и втягивающие - более толстые, направляющиеся вниз.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ - сравнительно небольшие особи. Донце диаметром 4-5 мм, плоское, не выступающее наружу. Луковицы полные, хорошо очищенные от сухих чешуй, преобладают живые чешуи, их чешуи заметно больше сухих.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ - наиболее крупные особи, достигшие максимума индивидуального развития. Донце широкое (7-8 мм), выступающее наружу. Живые чешуи луковицы примерно равны сухим или несколько крупнее их, число наружных чешуй луковицы увеличивается.

Часть корней начинает активно расти вверх.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ - размеры надземных органов заметно уменьшаются, но луковицы крупные, с широким (7-8 мм) донцем. Луковица становится щуплой, число наружных пленчатых чешуй увеличивается. Рост корней вертикально вверх усиливается.

СЕНИЛЬНЫЕ растения обладают теми же признаками, что и старые генеративные. Они имеют замкнутое влагалище верхнего (второго) срединного листа.

В природных условиях подснежник Воронова хорошо размножается вегетативно. К вегетативному размножению способны средневозрастные генеративные растения. У них из пазушных почек низовых листьев формируются боковые побеги, которые через 2,5-3 года отделяются от материнской луковицы и становятся самостоятельными растениями. Среди вегетативных потомков примерно 50% относится к генеративным, 50% - к виргинильным особям. Подснежник вегетативно мало подвижен и в процессе его вегетативного размножения возникают скопления сближенно растущих генеративных и виргинильных растений.

К ветвлению способны также старые и сенильные особи, но в этих случаях происходит не вегетативное размножение, а вегетативный распад. Потомство ослаблено и быстро гибнет.

Таким образом, в естественных местах обитания у подснежника Воронова обнаружено 3 варианта онтогенеза: 1) без ветвления и вегетативного размножения; 2) с ветвлением и вегетативным размножением, сме-

няемым к концу жизни вегетативным распадом; 3) с ветвлением и вегетативным распадом без вегетативного размножения.

Онтогенез подснежника Воронова (*Galanthus voronowii* Los.)

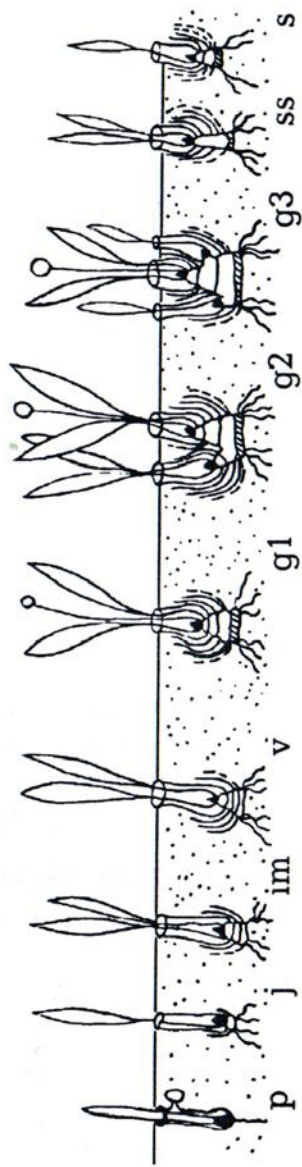


Рис. 22

23. Онтогенез чистяка весеннего
(*Ficaria verna* Huds.)

Чистяк весенний - травянистое, олигокарпическое кистекорневое растение с запасующими корнями, нарастает симподиально. Вегетивный малолетник. Довольно обычное растение лесных районов Европейской части; встречается также на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии (Алексеев, Вехов, Гапочка и др., 1971).

Элементом ценопопуляции у этого вида является особь до начала вегетативного размножения, затем компактный клон (моноцентрическая биоморфа). Взрослые особи имеют короткое вертикальное корневище с пучком запасующих (от 10 до 28) и всасывающих (от 5 до 12) корней, сменяющихся ежегодно. Глубина залегания корневища и корней в почве — 2-4 см. Монокарпический побег - моноциклический, полурозеточный, состоит из 3-5 чешуевидных и 2-3 срединных ассимилирующих листьев на розеточной части побега и 1-2 (3) пар супротивных ассимилирующих листьев. На удлинённой части побега. В их пазухах закладываются почки, опадающие в конце вегетации. Это свободно отделяющиеся диаспоры вегетативного происхождения. У мощно развитых экземпляров дополнительные генеративные побеги формируются из почек в пазухах розеточных ассимилирующих листьев. Почки возобновления закладываются в пазухах чешуевидных листьев (Andreas, 1954).

Описаны две разновидности чистяка, отличающиеся морфологически (Marsden-Jones, 1937): с пазушными почками и без них. Первая представляет собой тетраплоид, вторая - диплоид. В разных популяциях преобладают те или другие разновидности (Metcalfе, 1939). Растения с пазушными почками распространены более широко. Они образуют лишь 2% жизнеспособных семян, остальные семена abortивные. Растения без пазушных почек при полном освещении образуют 79% жизнеспособных семян, а в затенении - только 47%.

Для рода *Ficaria* характерна трехлистная желтовато-зеленая тонкопленчатая голая чашечка. Листочков венчиковидного желтого околоцветника от 8 до 12, при основании на каждом лепестке расположена медовая железа. Тычинки и пестики многочисленны, расположены спирально. Плод - многоорешек. Весь род замечателен наличием своеобразной семядоли - одна семядоля образована срастанием двух на ран-

них стадиях онтогенеза, отчего пластинка имеет углубление на вершине и часто выглядит сердцевидной.

Чистяк весенний используется в народной медицине для лечения воспалений, ран, язв, нарывов (Подымов, Суслов, 1990).

Онтогенетические состояния представлены на рис. 23.

СЕМЕНА. Проростание семян чистяка надземное (таблица 6 (23), Доброхотов, 1961).

ПРОРОСТКИ - одноосные растения, побег моноцентрический, розеточный.

Семядоля одна, имеет двулопастную пластинку сердцевидной формы и черешок длиной 1,5-2 см. Главный корень длиной 1-2 см, верхушечная почка заключена в основании черешка, имеет 1-2 чешуевидных зачатка и 1 зачаток ассимилирующего листа. Помимо главного корня у проростка формируются 2 всасывающих тонких придаточных корня и 1 запасующий (Любименко, Вульф, 1926; Marsden-Jones, 1935). Абсолютный возраст у этого растения со второго года жизни определить невозможно, условный возраст определяется по числу поколений запасующих корней. (Рис. проростков *Ficaria* — Буш, стр. 2254).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения имеют главный розеточный побег с 1-2 чешуевидными и одним срединным ассимилирующим листом. Длина черешка достигает 8-10 см, длина пластинки — 1-1,5 см, ширина — 1,5-2 см.

Главный корень отмирает и формируется придаточная корневая система, которая состоит из 2-4 запасующих и 4-6 всасывающих корней.

ИММАТУРНЫЕ растения на первичном розеточном побеге имеют 1-2 чешуевидных и 2-3 ассимилирующих листа, размеры пластинок увеличиваются в 1,5 раза, по форме они не отличаются от пластинок листьев взрослых растений. Число запасующих корней достигает 4-6, всасывающих — 5-7. Начиная с имматурного состояния, на отделяющихся при механических нарушениях запасующих корнях могут возникать придаточные почки, дающие начало ювенильным растениям вегетативного происхождения.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения формируют 1 полурозеточный побег. Розеточная часть побега образована 2-3 чешуевидными и 1-2 ассимилирующими листьями, удлинённая — 1-2 парами супротивных листьев и abortивным соцветием.* Виргинильное состояние может выпадать в ходе онтогенеза и растение из имматурного переходит в молодое генеративное состояние.

В любом случае после развития удлинённого побега растение переходит к симподиальному нарастанию. Почка возобновления закладывается в пазухах чешуевидных листьев (Velenovsky, 1907; Кормсо, 1933).

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 1 полурозеточный генеративный побег. В пазухах ассимилирующих листьев на удлинённой части побега развиваются опадающие пазушные почки с мощным запасующим придаточным корнем, которые на следующий год дают начало ювенильным особям вегетативного происхождения. В культуре такие растения зацветают на второй год (Marsden-Jones, 1935). Корневая система придаточная, состоит из 3-5 запасующих придаточных корней и 1-3 всасывающих корней.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения ветвятся, образуются первичные куст из 2-4 (6) полурозеточных генеративных побегов. Число опадающих пазушных почек 8-12 (16). Корневая система состоит из 5 (7)-12 и более запасующих корней и 3-5 (7) тонких всасывающих корней.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой партикулы с одним генеративным побегом и разрушающимся корневищем. Число опадающих почек 3, пазушных — 2-4. Корневая система включает 3-5 (7) запасующих и 2-3 всасывающих корни.

* В соответствии с принятой в настоящее время периодизацией онтогенеза это скрытогенеративное состояние (go), а виргинильное сходно с ним, но не имеет генеративных органов.

СЕНИЛЬНЫЕ растения — партикулы, несущие 1 розеточный побег ювенильного типа с разрушающимся старым корневищем, на котором сохранились еще крупные запасающие корни прошлых лет и след от генеративного побега. Новые всасывающие корни не развиваются. Общая продолжительность онтогенеза невелика — 5-8 (10) лет.

Помимо истинно сенильных растений, в клонах чистяка существует довольно большое число особей сенильного облика, но без остатков старого корневища и следов от генеративных побегов. У них хорошо развиты столоны "убегания", которые достигают 1,5-2 см.

Это **КВАЗИСЕНИЛЬНЫЕ** растения. Они возникают в компактных клонах из придаточных почек на запасающих корнях. Эти почки дают начало и нормально развитым ювенильным растениям вегетативного происхождения.

На начальных этапах развития их еще можно отличить от ювенильных особей, формирующихся из опадающих пазушных почек, по более вытянутому материнскому запасающему корню и рубцу на месте его прикрепления к материнскому растению.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез чистяка весеннього (Ficaria verna Huds.)

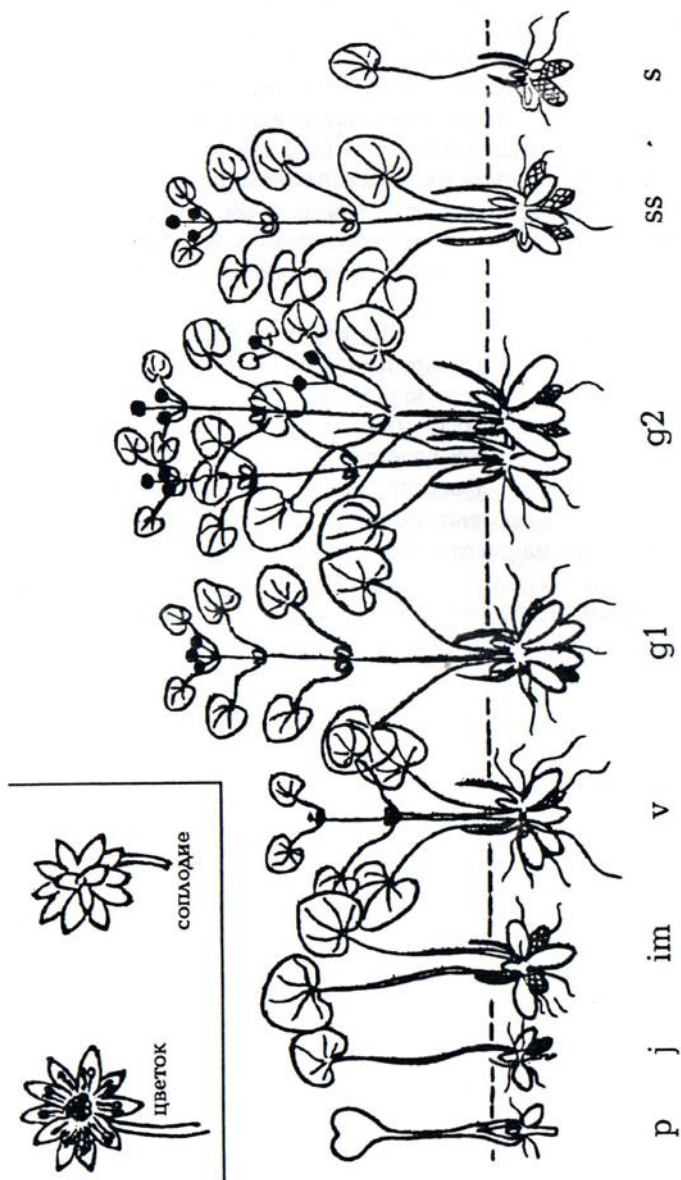


Рис. 23

Короткокорневищные

24. Онтогенез лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* L.)

Лапчатка прямостоячая - короткокорневищное поликарпическое травянистое растение семейства розовых. Высота до 50 см; имеет побеги 3-х типов: моноподиально нарастающие многолетние розеточные побеги; безрозеточные вегетативные и безрозеточные генеративные. Корневище эпигенного происхождения, толстое, цилиндрическое. Розеточные листья длинночерешковые, тройчато-сложные, стеблевые — сидячие тройчато-сложные с крупными прилистниками. Цветки желтые, листочков подчашия, чашелистиков и лепестков по 4. Соцветия симподиальные — дихазии.

Плод — апокарпный многоорешек. Орешки овально-односторонние, слегка почковидные, веерообразноморщинистые. Плодовый рубчик овальный, боковой, у основания плодового шва, который достигает половины длины семени. Окраска коричневая, плодовый рубчик и морщинки светло-желтые. Длина — 1,25-1,75 мм, ширина — 1,25-1,3 мм, толщина — 0,5-0,75 мм (таблица 6 (21), а) плод с боковой стороны; б) со стороны плодового рубчика; в) со стороны спинки).

Цветет с мая по сентябрь. Плоды созревают через 3 недели после цветения. Распространена в европейской части России (кроме самых южных районов), в горных районах Урала, Кавказа, Западной Сибири (Атлас ареалов..., 1983).

Встречается в разреженных хвойных и мелколистных лесах, на полянах, в ольшанниках, на опушках, на вырубках и материковых лугах и верховых болотах.

Ценное лекарственное растение, используемое как вяжущее и бактерицидное, кровоостанавливающее средство (Подымов, Суслов, 1990), при заболеваниях желудочно-кишечного тракта, воспалительных процессах в полости рта и носоглотки, в гинекологии. Входит в состав желудочных и вяжущих чаев (Почему растения лечат, 1990). Наружно применяют при ожогах и кожных заболеваниях (Задорожный и др., 1992), в народной медицине - как вяжущее, отхаркивающее и обезболивающее (Носаль, Носаль, 1993).

Восстановление запасов сырья происходит лучше по сравнению с другими видами, так как хорошо размножается семенным путем. По-

вторные заготовки можно проводить 1 раз в 7-8 лет (Задорожный и др., 1992).

Материал для описания онтогенеза был собран в Московской, Ярославской областях, Республиках Карелии и Марий Эл на суходольных лугах и вырубках.

Онтогенез лапчатки прямостоячей впервые описан А.П. Пошкурлат (1941), более детально — Л.А. Жуковой (1983) и представлен на рис. 24.

ПРОРОСТКИ - небольшие растения с 2 семядольными листьями. Семядоли овальные, на коротких черешках, бледно-зеленые; первый лист в очертании округлый, черешковый, с 3 жилками, 3 зубца на верхушке листовой пластинки. Эпикотиль развит слабо; гипокотиль выражен четко, как и главный корень, образующий 1-2 боковых корня II порядка. Длительность состояния — 1-2 месяца.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представляют собой 1-2-побеговые растения. Главный розеточный побег с листьями ювенильного типа, 3-4 зубчатыми, а позднее — тройчато-раздельными листьями с прилистниками и длинными черешками, на верхушках долей листьев также есть зубцы.

Кроме главного розеточного побега, часто уже сформирован 1 безрозеточный вегетативный побег II порядка с тройчато-сложными сидячими листьями. Из гипокотила и нижних междоузлий главного розеточного побега формируется тонкое (до 1 мм в диаметре), короткое темно-коричневое (реже - более светлое) корневище с молодыми придаточными корнями. Корневая система смешанного типа представлена разветвленными корнями. Длительность состояния — от 2-х месяцев до 2-х лет.

У **ИММАТУРНЫХ** растений листья главного розеточного побега черешковые, тройчато-сложные с прилистниками; листочки с зубчатым краем, размеры листочков увеличиваются, но не достигают величины взрослого листа (листья имматурного типа). Одновременно с главным розеточным побегом существует один однолетний безрозеточный вегетативный побег. Размеры молодого неветвящегося темно-коричневого корневища до 0,5 см в диаметре; главный корень отмирает. Функционирует система молодых придаточных корней. Длительность состояния — 2-4 года.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения выделяются не всегда: у них увеличивается высота и размеры листочков у листьев взрослого типа; сохраняется главный розеточный побег, появляются 2-3 однолетних безрозеточных вегетативных побега. Корневая система состоит из молодых тонких светлых и старых толстых придаточных корней. Корневище темно-

коричневое до 2-3 см в диаметре. Длительность состояния от — 2-3 до 6-8 лет.

У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений сохраняется главный розеточный побег с 2-3 черешковыми тройчато-сложными листьями; появляются 1-2 генеративных однолетних побега II порядка, формирующие 6-7 тройчато-сложных листьев с ланцентными прилистниками. Корневище темно-коричневое плотное, цилиндрическое, неразветвленное с молодыми и старыми придаточными корнями, толщина — 3-4 см, длина — до 5 см.

Длительность состояния — 5-8 лет.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений сохраняется главный розеточный побег, увеличивается до 3-5 число генеративных побегов II-III порядков, прилистники листьев генеративных побегов крупные, листовидные. Моноподиально нарастающее корневище грушевидной формы, плотное, темно-коричневое, с 1-2 боковыми ответвлениями до 7-8 см в диаметре, с многочисленными остатками отмерших побегов и системой молодых и старых придаточных корней. Длительность состояния — 6-12 (до 15) лет.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений главный розеточный побег отмирает.

Генеративные побеги III-IV порядков единичны; функционируют розеточные побеги II порядка, образующие 2-4 боковых ответвления корневища. Более старая, почти черная, разрушающаяся часть ветвящегося симподиального корневища, отмирает, и на более молодых темно-коричневых ответвлениях корневища функционируют старые придаточные корни. Условный возраст партикул — 3-5 лет, реже — до 8 лет.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представляют собой отделившиеся от старого почти черного корневища боковые разрушающиеся партикулы с единичными безрозеточными вегетативными, возникающими из спящих почек побегами.

Реже образуются розеточные вегетативные побеги, генеративных побегов нет. Размеры листочков тройчато-сложных листьев уменьшается. Старые придаточные корни малочисленны. Условный возраст партикул — 1-5 лет.

СЕНИЛЬНЫЕ растения встречаются крайне редко. У них безрозеточный вегетативный или, реже, один розеточный побег с листьями имматурного типа. Корневище черное, мягкое, перегнивающее, разрушенное. Старые придаточные корни единичны, молодые отсутствуют.

Условный возраст партикул — 2-3 года.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Общая продолжительность полного онтогенеза — 15-25 лет, реже — 30-40 лет.

В алгоритме сокращенного онтогенеза пропущено одно из следующих состояний: имматурное, виргинильное, молодое, зрелое или старое генеративное, особенно часто отсутствие сенильных и отмирающих растений. Это не позволяет реализовать программу полного онтогенеза.

Причиной последнего также может быть отмирание растений в любом онтогенетическом состоянии.

Онтогенез лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* L.)

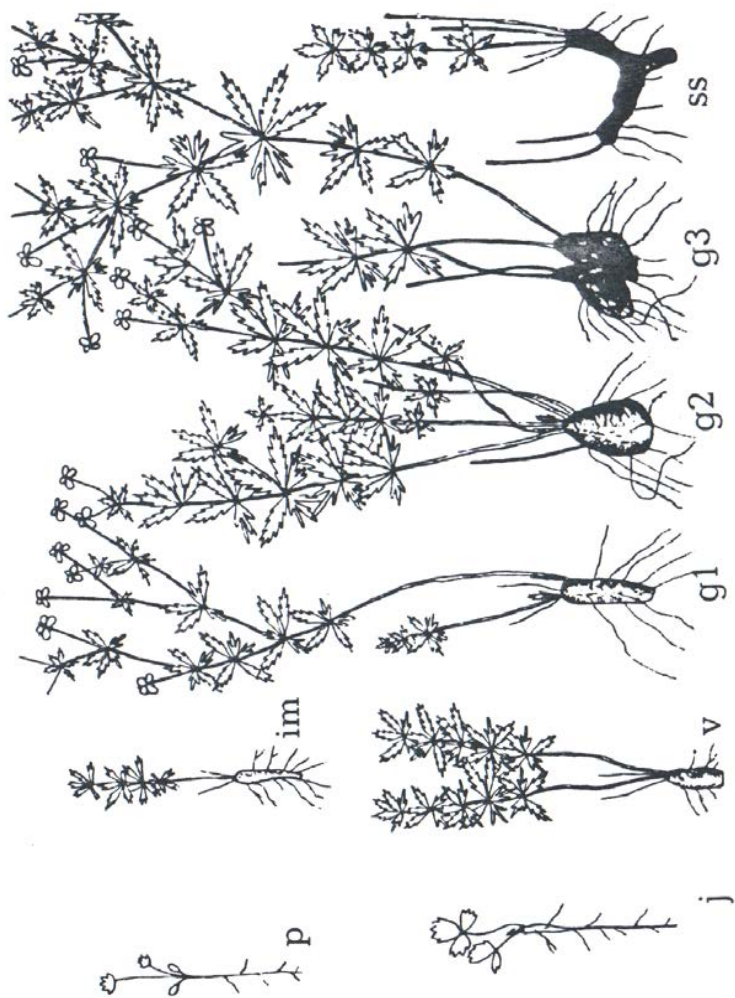


Рис. 24

25. Онтогенез кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.)

Материал был собран в Калужской области на пойменных лугах р.Угры. Здесь кровохлебка лекарственная - многолетняя стержнекорневая короткокорневищная трава с многоглавным каудексом. Побеги вегетативные, многолетние, розеточные и генеративные, однолетние, моноциклические, безрозеточные.

В пазухах верхних листьев развиваются безлистные паракладии, несущие элементарные соцветия, все вместе составляющие синфлоресценцию метельчатого типа (Хозяйнова, 1989). Общее соцветие - тирс (Ермакова, 1983). Частные соцветия - закрытые головки, довольно компактные, овальные или овально-цилиндрические, 1-3 см длиной и около 1,0 см шириной. Прицветники продолговато-яйцевидные, буроватые, перепончатые, волосистые, длиннее гипантия.

Цветки мелкие, темно-красные, почти черно-пурпуровые, актиноморфные, обоеполые, 7-9 мм. Околоцветник простой, состоит из четырех отдельных листочков, эллиптических или яйцевидных, расположенных в два круга. В бутонах листочки околоцветника зеленовато-красноватые, у раскрытого цветка пурпуровые, темно-пурпуровые с белым пятном в основании с нижней стороны и черно-зеленоватой продольной полосой, редко розовые и белые; 2,5-4,0 мм длиной, в 1,5-2 раза длиннее и шире цветоложа. Тычинок — 4, несросшиеся, обычно не длиннее чашелистиков, прикреплены к утолщенному краю кубовидно-расширенного цветоложа. Тычиночные нити 3 мм длиной, плоские в сечении, белые, розовые или темно-красные. Пыльники темно-красные, почти черные 0,6-0,9 мм длиной, 0,15 мм шириной, неподвижные, соединены связником.

Пыльцевые зерна округлые или эллиптические, с 6 широкими равными ребрышками, сходящимися к полюсам и расположенными между ними порами.

Гинецей апокарпный, состоит из одного пестика, который образован 1 плодолистиком. Пестик с одним нитевидным темно-пурпуровым столбиком с одним головчато-бородавчатым (с сосочками) темно-пурпуровым рыльцем. Завязь нижняя одногнездная.

Летнезеленое, поздноцветущее. Гемикриптофит. Лекарственное, рекомендуется как кровоостанавливающее, противовоспалительное, противоопухолевое средство. Медоносное, хорошее кормовое растение (Атлас ареалов..., 1983).

Онтогенез кровохлебки лекарственной описан с разной детальностью в работе Л.В. Петуховой (1975, 1980, 1988) по материалам с пойменных лугов Московской области и степей Забайкалья; Н.Д. Орищенко (1980) — с посевов и сухих степей Западной Сибири; И.М. Ермаковой (1983) — с пойменных лугов Калужской, Рязанской и посевов Московской областей и Н.В. Хозяиновой (1989) — с пойменных лугов, склонов к озеру и с обочин дорог Тюменской области У всех перечисленных авторов описания схожие.

Отличаются деталями, биометрическими характеристиками, что объясняется разностью мест сбора материала. Однако, если в нашей работе описан полный онтогенез со всеми возрастными состояниями, то у Н.Д. Орищенко только виргинильный период и один год генеративно-го, у Л.В. Петуховой не выделены имматурное и субсенильное состояния, Н.В. Хозяиновой не описано субсенильное состояние, которое в условиях ее района работ слабо выражено. Органогенез вегетативных органов кровохлебки, особенно на начальных этапах онтогенеза, освещен в работах З.А. Борзовой (1947), В.Г. Хржановского и Н.П. Соколовой (1962), Е.С. Лесковой (1964), Т.А. Зайцевой (1989).

Онтогенез кровохлебки лекарственной представлен на рис. 25.

ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД. Апокарпный плод - орешек, мелкий 2,8-4,0 мм длиной и 1,2-2,5 мм шириной, коричневатый, сухой. Он заключен в четырехгранный гипантий с толстыми, тупыми, слабо-крылатыми ребрами, сухой, коричневатого или буроватого цвета (Атлас лекарственных растений, 1962; Nordborg, 1963; Алексеев, Вехов и др., 1971; Гладкова, 1981; Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений, 1983). Вес 100 семян — около 2,3-2,5 г (Лескова, 1964; Золотницкая, Авакян, 1950).

Семя без эндосперма (таблица 6 (25)).

Орешки кровохлебки лекарственной характеризуются незатрудненным нормальным типом прорастания, имеют высокую всхожесть сразу после созревания (более 80%) и не обладают периодом покоя.

Независимо от срока хранения основная масса жизнеспособных орешков прорастает в питомнике в течение 4-7 дней (Лескова, 1964), 7-15 дней в лабораторных условиях (Хозяинова, 1983; Зайцева, 1989, наши данные). Увеличение сроков хранения при комнатных условиях до 31 месяца уменьшает скорость прорастания семян до 50% при незначительном изменении энергии прорастания. Период прорастания в первые 3 месяца — 7-10 дней, с увеличением срока хранения (до 31 месяца) растягивается до месяца (Хозяинова, 1989) — 67 дней (Лескова, 1964).

Для сокращения периода прорастания с набухших семян через 2-3 дня после закладки их в чашки Петри снимается перикарпий, тогда основная масса семян прорастает в течение 10 дней, а в целом период прорастания сокращается до 25 дней (Зайцева, 1989). Сравнение лабораторной всхожести семян, собранных в естественных местообитаниях и с интродуцированных растений, показало, что во втором случае она примерно на 10% выше. При сравнении лабораторной и полевой всхожести семян кровохлебки лекарственной из разных географических популяций оказалось, что она несколько выше у растений из северных популяций (60-71%), чем из южных частей ареала — 51-57% (Зайцева, 1989).

Всхожесть семян природных популяций меняется по годам (наши данные). В природных условиях семена быстро теряют всхожесть, поражаются грибом, гнивают, не накапливаются в почве, хотя и встречаются (Хозяинова, 1987, 1989). Пораженность плесневым грибом, относящегося к роду *Altanaria* порядку *Hyphomycetales*, меняется от 5 до 45% семян в зависимости от погодных условий.

У ПРОРОСТКОВ главный побег с двумя округлыми слабовеячатыми семядолями густозеленого цвета на длинных черешках, расположенных супротивно, с одним-двумя сложными тройчатыми листьями, их листочки широкоэллиптические с тремя зубчиками на верхушке, с двумя-тремя — по краям. Главный корень тонкий, слабо ветвится после появления первого настоящего листа, боковые корни II и III порядков.

Продолжительность пребывания в этом возрастном состоянии — от 6-7 дней до двух месяцев.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений главный побег с 2-5 тройчато-пальчатосложными ярко зелеными листьями. Форма листочков широкоэллиптическая, на верхушке у каждого по три зубчика. На втором году жизни в результате втягивающей работы главного корня и погружения в почву розеточного побега образуется первая вертикальная ось каудекса. Главный корень длиной 5 см, толщиной 0,5 см, слабо ветвится. В этом возрастном состоянии растения находятся 1-4 года (Хржановский, Соколова, 1962; Петухова, 1975; Ермакова, 1983; Ермакова, Зайцева, 1993).

У ИММАТУРНЫХ растений главный побег розеточный, с 3-4 сложными листьями, каждый из которых с 5-9 листочками. Листочки широкоовальные с заостренной верхушкой, с одним зубчиком на верхушке, 6-7 по краям и широким округлым основанием. Каудекс вертикальный, одноосный, его длина — 1,2-1,7 см, диаметр — 0,3-0,4 см.

Главный корень вследствие более интенсивного роста в толщину обгоняет стеблевую подземную часть по диаметру. Продолжительность возрастного состояния 10 месяцев — 3 года.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений сохраняется главный побег, может образовываться еще 2-3 боковых побега, листья непарноперистосложные с 9-13 листочками. Диаметр вертикального одноосного каудекса — 0,4-1,2 см. Главный корень сохраняется. В этом возрастном состоянии растение находится от 2 месяцев до 14,3 лет. Весь виргинильный период растение проходит за 2 месяца — 1 год (Хржановский, Соколова, 1962; Ермакова, 1983, 1994; Ермакова, Зайцева, 1993; наши новые данные).

МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений из пазушной почки появляется один генеративный побег второго порядка с 2-5 головками, главный розеточный побег сохраняется, развиваются еще 1-2 вегетативных побега II порядка с 4-5 непарноперистосложными листьями, каждый из которых с 11-15 листочками. В результате втягивающей деятельности придаточных корней, приводящей к погружению в почву боковых розеточных побегов, образуется двух-трехглавый каудекс, оси которого направлены косо вверх. Главный корень и ось каудекса I порядка (диаметр около 1 см) утолщены равномерно. В этом возрастном состоянии растения находятся 1-7 лет и более.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения с 2-4 генеративными побегами (по 1-2 на каждой ветви каудекса), несущими по 5-7 головок; с несколькими вегетативными побегами I-IV порядков с 5-8 листьями, с 13-15 листочками в каждом, у верхнего листочка 15-21 зубчик.

Каудекс становится многоглавым мощным. Боковые оси в результате сильной втягивающей деятельности толстых придаточных корней становятся более или менее горизонтальными. На каудексе и главном корне появляются более темные отмершие участки.

В течение первых в этом возрастном состоянии 1-13 лет в природных условиях и 1-7 лет в культуре каудекс и главный корень остаются крепкими, цельными, мощными. Надземные побеги вегетативные и генеративные достигают максимального развития в онтогенезе особи (абсолютные биометрические показатели отличны для разных мест изучения и даже в одном ценозе в связи с индивидуальной изменчивостью). В последующие затем 1-12 лет на естественных лугах и 1-4 года в культуре начинают явно проявляться черты начавшегося старения при сохранившейся мощности развития. Этот этап выделили как

СТАРЕЮЩЕЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ ВОЗРАСТНОЕ СОСТОЯНИЕ (Петухова, 1980; Ермакова, Зайцева, 1993), переходное от средневозрастного к старому.

Для него характерны мощный каудекс со следами отмирания отдельных участков, с длинными (до 51 см) плагиотропными ветвями, четкообразными за счет неравномерного утолщения в течение вегетационного сезона. По этим "четкам" — элементарным, годичным побегам, — можно подсчитать возраст глав каудекса на свежем материале; годичный прирост — от 0,8 до 2,0 см. Самой старой ветви каудекса, найденной нами, было 34 года. В подземной сфере есть и плагиотропные гипогеогенные корневища, образующиеся из спящих почек на ветвях каудекса. По внешнему виду они практически не отличимы от боковых ответвлений глав каудекса. Вся система подземных побеговых органов занимает большое пространство (до 1/4 кв.м.), суммарная длина ее до 4 м. Местами она становится хрупкой за счет отмирания отдельных участков.

Наряду с мощными вегетативными и генеративными побегами, не уступающими по размерам средневозрастному состоянию, из отдельных слабых почек образуются слабые розеточные побеги с мелкими листьями имматурного (с 5 листочками) и ювенильного типов (с 3 листочками).

Размеры побегов зависят также от мощности придаточных корней, которыми они окореняются.

Главный корень начинает отмирать, становится мягким. Процессы отмирания главного корня и частей каудекса прослежены на анатомических срезах Л.В. Петуховой (1975) и Н.В. Хозяиновой (1987, 1989).

У растений стержнекорневой жизненной формы партикуляция каудекса не происходит: в разросшемся каудексе отмирают отдельные главы, которые долго сохраняются в составе скелетных осей. У таких старых генеративных растений каудекс темный, рыхлый с полостями или с отдельными полностью перегнившими участками. В главном корне, в некоторых боковых и придаточных есть отмершие участки, при дальнейшем старении главный корень отмирает у растений той и другой жизненных форм.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют 1-2 невысоких генеративных побега с 1-4 головками, вегетативные побеги с 4-6 листьями, с 9-15 листочками в каждом, у верхушечных — 13-21 зубчик по краям. Каудекс образован осями I-III порядков, темный, рыхлый, перегнивающий, с образовавшимися полостями, или с 1-2 осями II-III порядка, уже пол-

ностью перегнившими. В результате первичная ось распадается и образуется клон. В главном корне, в некоторых боковых и придаточных — отмершие участки. При дальнейшей дезинтеграции распавшихся частей корня образуются отдельные партикулы, отличающиеся от особей семенного происхождения отсутствием главного корня и тем, что базальные части каудекса гнилые. До 90% и более образовавшихся партикул относятся к вторичным старым генеративным и субсенильным растениям и лишь до 10% встречается омоложенных (от вторично ювенильных до средневозрастных генеративных). Потенциальная энергия вегетативного размножения от 10 до 180 диаспор на одну стареющую или старую генеративную особь.

Продолжительность старого генеративного состояния от 1 до 10 лет и более на лугу и от 2 до 6 и более в культуре, а всего генеративного периода, который заканчивается старым генеративным состоянием, от 4 до 42 лет на лугу и от 5 до 22 лет в посевах.

В течение этого периода у всех маркированных особей на лугу наблюдались перерывы в цветении чаще всего на 1 год, но случались до 5 и даже 7 лет подряд во всех возрастных состояниях, но чаще у стареющих и старых генеративных растений.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены клоном из нецветущих партикул и отдельными партикулами. Некоторые главы сохранившейся части каудекса гнивают, остаются 1-3 живых с 1-3 живыми придаточными вторично-стержневыми довольно крупными корнями, 3-4 листа розеточного побега с 5-11 листочками, сходных с листьями виргинильных растений.

Продолжительность этого возрастного состояния — от 2 месяцев до 6 лет и более.

У **СЕНИЛЬНЫХ** растений 1-2 вегетативных побега 3-12 см высотой, с 1-4 тройчато-пальчато или перистосложными (с 5 листочками) листьями, по форме и размерам напоминающими листья ювенильных или имматурных растений. Имеется рыхлое гнилое небольшое корневище или гнилой остаток каудекса. Живых корней нет или они очень слабые.

Продолжительность возрастного состояния — от 1 месяца до 5 лет.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

В естественных условиях общая продолжительность жизни — от 6 до 75 лет, в посевах — 7-36 лет.

Онтогенез кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.)

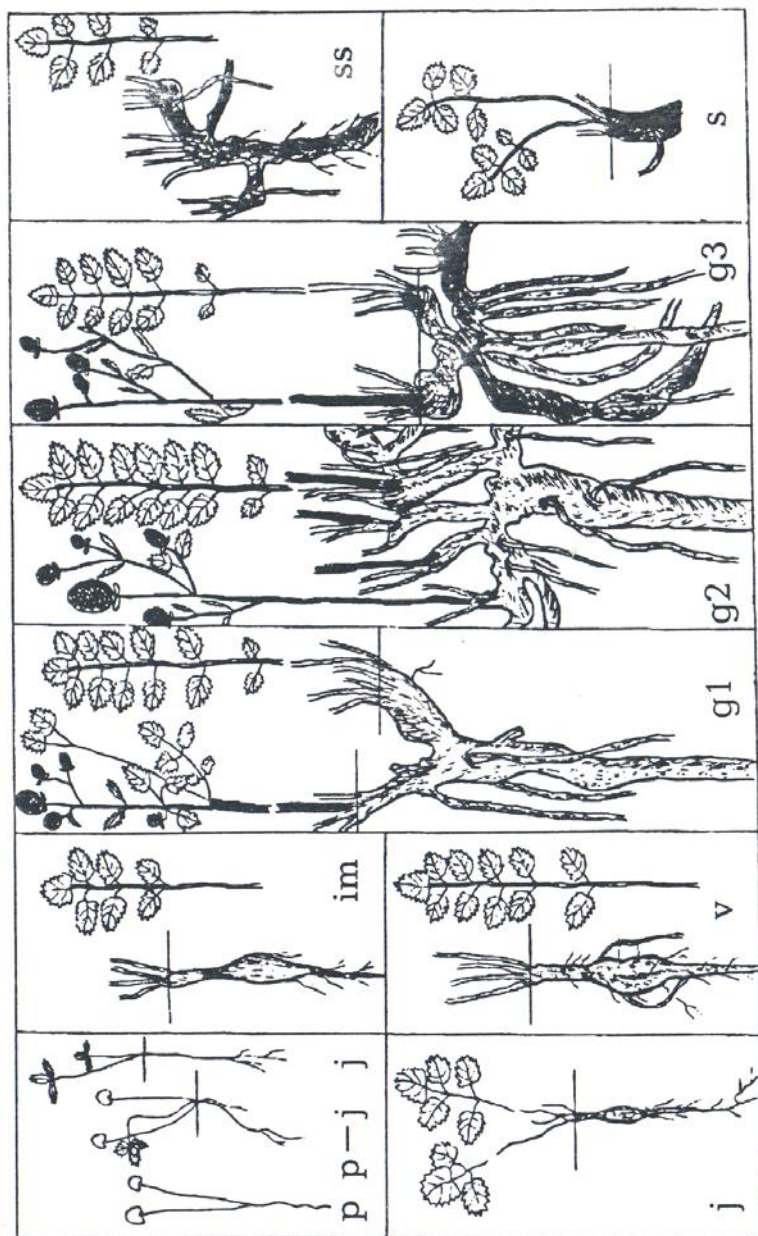


Рис. 25

26. Онтогенез медуницы неясной (*Pulmonaria obscura Dumort.*)

Медуница неясная — короткокорневищный травянистый многолетний, относится к семейству Бурачниковых (*boraginaceae*). Развитие побеговой системы происходит по симподиальной полурозеточной модели побегообразования (Серебрякова, 1987), побеги розеточного и полурозеточного типов. Цветет в апреле-мае. Соцветие цимоеидное, двойной завиток (Федоров, Артюшенко, 1979). Плод ценокарпный, дробный, ценобий (Левина, 1987), (таблица 6 (26), Бородин, 1904). По данным О.В. Смирновой (1978) корневище эпигеогенного происхождения, погруженное в лесную подстилку, придаточные корни относительно равномерно распределены на протяжении каждого годичного прироста корневища. Цветение медуницы неясной в лесу наступает на 5-7 год жизни, на вырубках — на 2-4 год (Серебряков, 1952а; Шик, 1953). После перехода к цветению медуница начинает размножаться вегетативно за счет перегнивания старых участков корневища и обособления ветвей. Вегетативное размножение наблюдается в течение большей части генеративного периода (Смирнова, 1978).

Медуница неясная - типичный неморальный среднеевропейский вид, характерный представитель флоры широколиственных лесов (Рысина, 1973). Встречается также в некоторых типах хвойно-широколиственно-хвойных и производных мелколиственных лесов.

Медоносное, декоративное, пищевое, лекарственное растение. В народной медицине применяется при катарах дыхательных путей в качестве отхаркивающего, вяжущего и противовоспалительного средства (Подымов, Суслов, 1990). Собирают все растение и отдельные корни осенью (Носаль, Носаль, 1993).

Впервые онтогенез медуницы неясной был описан Н.М. Шик (1953) и О.В. Смирновой (1978) в дубравах Воронежской области. Наши исследования проводились в липово-снытиевых березняках Республики Марий Эл, в зоне южной тайги. Проведен более детальный анализ почечного спектра, анализ листовых серий, влияние антропогенного фактора на особенности онтогенеза медуницы неясной.

Возрастные состояния медуницы неясной изображены на рис. 26.

В ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД медуница неясная находится в состоянии семени. Семя относится к типу семян двудольных растений без эндосперма. Семена находятся в односеменных эремах ценобия. В природе семена медуницы неясной начинают прорастать в конце апреля — нача-

ле мая (Смирнова, 1978), однако в результате влияния антропогенного фактора могут появиться и в июне. Тип прорастания надземный.

ПРОРОСТКИ представлены однобоговыми растениями с округлоовальными семядольными листьями 1-2 см длиной и 0,8-1,2 см шириной, с короткими 1-2 мм черешками, в начале прорастания светлозеленые.

Листовая пластинка имеет одну выступающую главную жилку.

Гипокотиль округлый, мясистый, голый, светлый, хорошо выражена граница между гипокотилем и главным корнем. У проростков имеется одна верхушечная почка, находящаяся между семядольными листьями, емкость которой равна двум листовым зачаткам.

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений развиваются придаточные корни на гипокотиле и стеблевой части. Розеточный побег несет 2-3 листа, которые покрыты короткими жесткими бесцветными волосками. Листовая пластинка ланцетная, заостренная на верхушке, длиной 2-3 см, шириной 1-2 см.

Емкость верхушечной почки 2-3 листовых зачатка. Начинает формироваться эпигеогенное корневище, первым звеном которого является гипокотиль (Серебряков, Серебрякова, 1965). Продолжительность онтогенетического состояния по данным О.В. Смирновой (1978) 1-2 года.

ИММАТУРНЫЕ растения представлены розеточным побегом, число ассимилирующих листьев равно 3-5, форма листовой пластинки яйцевидная, по форме они приближаются к листьям взрослого типа.

Длина листовой пластинки — 5-6 см, ширина ее — 3,0-3,5 см, длина черешка — 5-7 см. В течение вегетационного периода идет постепенное разворачивание новых и отмирание старых листьев. Кроме верхушечной почки, емкость которой 2-3 листовых зачатка, у имматурных особей идет подготовка к ветвлению, в пазухах средних ассимилирующих листьев закладываются боковые почки. Особи в имматурном возрастном состоянии имеют полностью сформированное корневище, главный корень отмирает, на годичном приросте развивается 3-4 придаточных корня. Абсолютный возраст имматурных растений 2-4 года (Смирнова, 1978).

В **ВИРГИНИЛЬНОМ СОСТОЯНИИ** медуница неясная начинает ветвиться в возрасте 3-5 лет (Смирнова, 1978), вследствие разворачивания одной из пазушных почек, в дальнейшем образуются 2-3 боковых побега. Число листьев розеточных побегов 3-5, идет их постепенное разворачивание и отмирание. Форма листовой пластинки яйцевидная

(узко-яйцевидная), верхушка заостренная (острая). Длина листовой пластинки 7-8 см и ширина ее 3-5 см, длина черешка 9-11 см соответствует длине черешка взрослых растений. Емкость верхушечной почки 3-4 листовых зачатка. С увеличением числа боковых побегов увеличивается количество верхушечных (2-3) и боковых почек (8-9).

Корневая система представлена системой придаточных корней.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют слабо ветвящееся 1-2 боковых ответвления, корневище бурого цвета с четко заметными основаниями отмерших листьев. Из 3-4 побегов один обычно является генеративным.

Число ассимилирующих листьев розеточного побега — 3-5, длина листовой пластинки листьев весенней генерации — 3,5-5 см, летней генерации — 7,5-11 см, ширина листовой пластинки соответственно — 1,5-2 см и 4,5-6 см. Генеративный побег несет 7-9 ассимилирующих листьев более мелких размеров и соцветие с 8-10 цветками. Емкость верхушечной почки розеточных побегов равна 3-5 листовым зачаткам, количество боковых почек — 8-11. Продолжительность онтогенетического состояния 3-5 лет (Смирнова, 1978).

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи характеризуются мощно развитым, сильно разветвленным корневищем. Число побегов увеличивается до 5-6, 2-3 из них генеративные.

Большое число средневозрастных генеративных растений имеют вегетативное происхождение. Условный возраст таких особей составляет 4-6 лет (Смирнова, 1978).

Число листьев генеративного побега — 8-10, побег формирует соцветие с 10-12 цветками. Количество ассимилирующих листьев вегетативных розеточных побегов — 4-5, емкость их верхушечных почек максимальная — 4-5 листовых зачатков. Длина листовой пластинки розеточных листьев весной — 4-7 см, летом — 11-16 см; ширина соответственно — 1,3-3,5 см и 6-8 см. Длина черешка увеличивается с 5 до 14 см. Корневая система представлена придаточными корнями, среди которых появляются отмершие.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи имеют 3-4 побега, из них 1-2 генеративные, несущие 7-10 листьев, в соцветии 7-10 цветков.

Число листьев вегетативных розеточных побегов 3-5, они более мелкие, по размерам приближаются к листьям виргинильных особей. Розеточные вегетативные побеги имеют по 3-4 листа, емкость верхушечной

почки уменьшается до 3-4 листовых зачатков. Корневище слабо ветвится, в его составе преобладают приросты прошлых лет.

Корневая система представлена придаточными корнями, среди которых много отмерших.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения имеют неветвящиеся разрушающиеся корневища с 1-2 розеточными вегетативными побегами, несущими 3-4 ассимилирующих листа. Длина листовой пластинки весной 4-5 см, летом — 5-8 см, ширина соответственно 1,5-3 см и 2,5-4 см, длина черешка 5-8 см. Листья сохраняют форму взрослых растений — узкойцевидные или яйцевидные с острой (заостренной) верхушкой и усеченным основанием. Емкость верхушечной почки уменьшается до 2-3 листовых зачатков. Боковые почки (5-6) чаще всего остаются спящими и отмирают. Корневая система представлена многочисленными отмершими и немногими живыми придаточными корнями.

СЕНИЛЬНЫЕ особи имеют почти полностью разрушенные корневища, старые отмирающие придаточные корни и единичные розеточные побеги с 1-3 листьями ювенильного типа. Длина листовой пластинки — 3-5 см, ширина — 1-3 см, длина черешка — 4-5 см. Часто сенильные растения развиваются вследствие пробуждения спящих почек на отмирающих корневищах.

Емкость верхушечной почки розеточных побегов снижается до 1-3 листовых зачатков.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Под влиянием антропогенных факторов у медуницы неясной происходят следующие изменения в онтогенезе:

1. Нарушение ветвления корневища у генеративных особей в условиях сильного уплотнения почвы, однако здесь закладывается большее количество почек, разветвляющихся в небольшие побеги.

2. Уменьшение числа генеративных побегов, листьев, цветков, размеров вегетативных и генеративных органов.

Онтогенез медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort.)

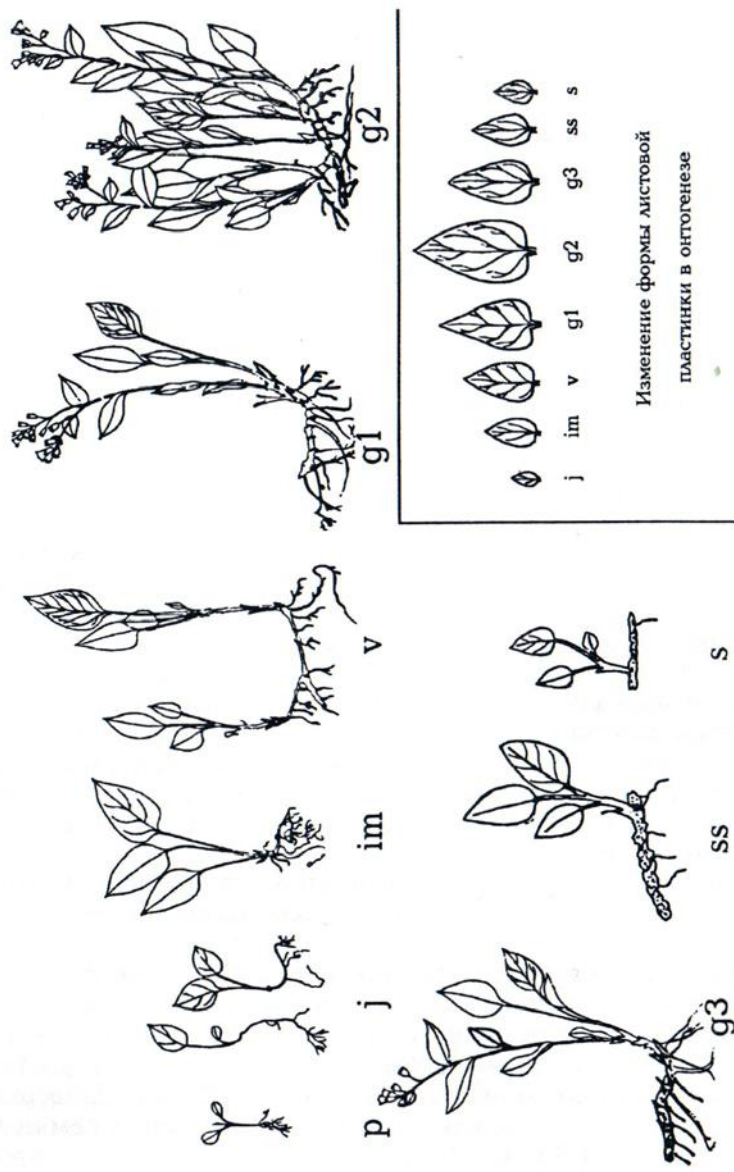


Рис. 26

27. Онтогенез подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.)

Подорожник ланцетолистный — многолетнее поликарпическое короткостебельное растение семейства подорожниковых. Формирует многолетние вегетативные розеточные побеги с простыми цельными ланцетными листьями. Генеративные побеги безлистные моноциклические — "стрелки". Соцветие — простой колос. Корневая система образована придаточными корнями, формирующимися на эпигеогенном корневище. Гемикриптофит. Плод синкарпный — верхняя коробочка продолговатая, овальная, свободно раскрывающаяся с двумя односеменными гнездами.

Подорожник ланцетолистный — евроазиатский вид. Распространен в Европейской части России, на Кавказе, в Западной Сибири, Средней Азии. Встречается по лугам, светлым лесам, полянам, дорогам, сухим склонам (Атлас ареалов..., 1983).

Лекарственное растение. Листья содержат гликозиды, дубильные вещества, каротин, аскорбиновую кислоту, витамин К, манит, сорбит, лимонную кислоту. Препарат из листьев "Плантаглоцид", а также сок из свежих листьев применяют для лечения гастритов и язвенной болезни. Препараты обладают ранозаживляющим, кровоостанавливающим и бактерицидным действием (Лекарственные растения..., 1975).

Материал для описания онтогенеза подорожника ланцетолистного был собран в Московской, Рязанской, Псковской областях и в Республике Марий Эл на пойменных и суходольных лугах.

Онтогенез подорожника ланцетолистного впервые описан Л.А. Жуковой (1983), возрастные состояния изображены на рис. 27.

Семена удлинённо-эллиптические, с наружной стороны полукруглые, с внутренней продольно-желобчато-вдавленные, ладьевидные. Семенной рубчик расположен внутри желобка, светлый, беловатый. Окраска семян различная: светло-коричневая, темно-коричневая до темно-красной. Поверхность гладкая, глянцеватая, как бы роговая, на спинке семян часто просвечивается более светлая коричневая полоска — зародыш. Длина — 2,25-3,25 мм; ширина — 1,2-1,5 мм; толщина — 1,5-0,75 мм (таблица 6 (27), а) семя со стороны спинки; б) со стороны семенного рубчика; в) контур в поперечном сечении), (Доброхотов, 1961; Майсурян, Атабекова, 1978; Марков, 1986).

ПРОРОСТКИ — небольшие (до 1-2 см высотой) однопобеговые растения с 2 узколинейными тупыми семядолями, срастающимися своими основаниями и 2-3 продолговато-линейными очередными листьями, постепенно суженными в крылатые черешки; край пластинки неровно-

волнистый с редкими волосками, верхушка заостренная; жилок — 1-3; длина листовой пластинки — 2-3 см, ширина — 0,2-0,4 см; гипокотиль обратноконический. Четко выражен главный корень с боковыми корнями II порядка.

Абсолютный возраст — 1-2 месяца.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений 3-4 розеточных листа узколанцетной формы, суженных в длинные черешки. Пластинка с тремя жилками. Семядоли отсутствуют. Хорошо выражен главный корень и боковые (II-III порядков).

Абсолютный возраст — от 1-2 месяцев до 2 лет.

ИММАТУРНЫЕ растения формируют длинночерешковые узколанцетные листья с 3 жилками (ювенильный тип) и ланцетные листья с 5 жилками (взрослый тип). Общее число листьев 3-4. Появляется небольшое вертикальное корневище (до 0,7 см длиной и 0,2 см шириной). От него отходят тонкие молодые придаточные корни, одновременно с ними продолжает функционировать система главного корня.

Абсолютный возраст — от 3-4 месяцев до 3-4 лет.

У ВИРГИНИЛЬНЫХ растений главный розеточный побег имеет 4-5 ланцетных длинночерешковых листа с 5 жилками. Листья по форме и размерам (длина пластинки до 15 см, ширина до 5 см) типичны для взрослого растения. Эпигеогенное корневище небольшое (до 1 см); хорошо развиты молодые придаточные корни. Главный корень отмирает.

Абсолютный возраст — от 4 месяцев до 4-5 лет.

У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений главный розеточный побег формирует 5-6 ланцетных листьев с 5 жилками. В пазухах 3-го - 5-го листа возникает 1-2 безлистных цветоноса ("стрелки"). Длина корневища увеличивается, так как контрактильные свойства корней обеспечивают втягивание нижних метамеров главного розеточного побега.

Корневая система образована молодыми придаточными корнями.

Абсолютный возраст — 2-6 лет.

У СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений главный розеточный многолетний побег продолжает функционировать, образуя 8-10 длинночерешковых ланцетных листьев с 5-7 жилками; одновременно возникают 3-4 боковых розеточных побега, каждый — с 4-5 листьями. Безлистные генеративные побеги, в числе 5-6, формируются как оси II-III порядков на главном и более сильных из боковых розеточных побегов. Корневище косонаправленное, благодаря деятельности контрактильных корней втягивается в землю и нижние метамеры боковых побегов формируют боковые ответвления корневища. Хорошо видны остатки отмерших черешков и корней.

Абсолютный возраст — 3-8 лет.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения характеризуются началом разрушения старого корневища, приводящего к образованию клона из 2-12 партикул. У каждого розеточного побега 4-5 ланцетных листьев с 5-7 жилками; площадь листа несколько сокращается. Генеративных безлистных побегов 2-3. Сохраняется большое число отмерших листьев и придаточных корней. Корневая система ослабевает.

Абсолютный возраст — от 4 до 10 лет и более.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены партикулами или семенными особями, сохранившими одиночные розеточные побеги. Корневище темное, старое, полуразрушенное с большим числом отмерших корней, листовых рубцов и остатков отмерших листьев. Розеточный побег формирует 4-5 ланцетных листьев с 5-7 жилками несколько меньших размеров. Генеративные побеги не образуются. Сокращается число живых придаточных корней.

Абсолютный возраст — от 5 до 12 и более лет.

У **СЕНИЛЬНЫХ** растений образуются одиночные розеточные побеги на полуразрушенных участках старых корневищ. Число живых листьев — 2-3, листовые пластинки узколанцетные с 3-5 жилками, напоминают листья ювенильного типа. Сохраняются 3-4 живых старых придаточных корня.

Абсолютный возраст — более 8-10 лет.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Общая продолжительность онтогенеза — 8-20 лет и более.

Онтогенез подорожника ланцетолистного
(*Plantago lanceolata* L.)

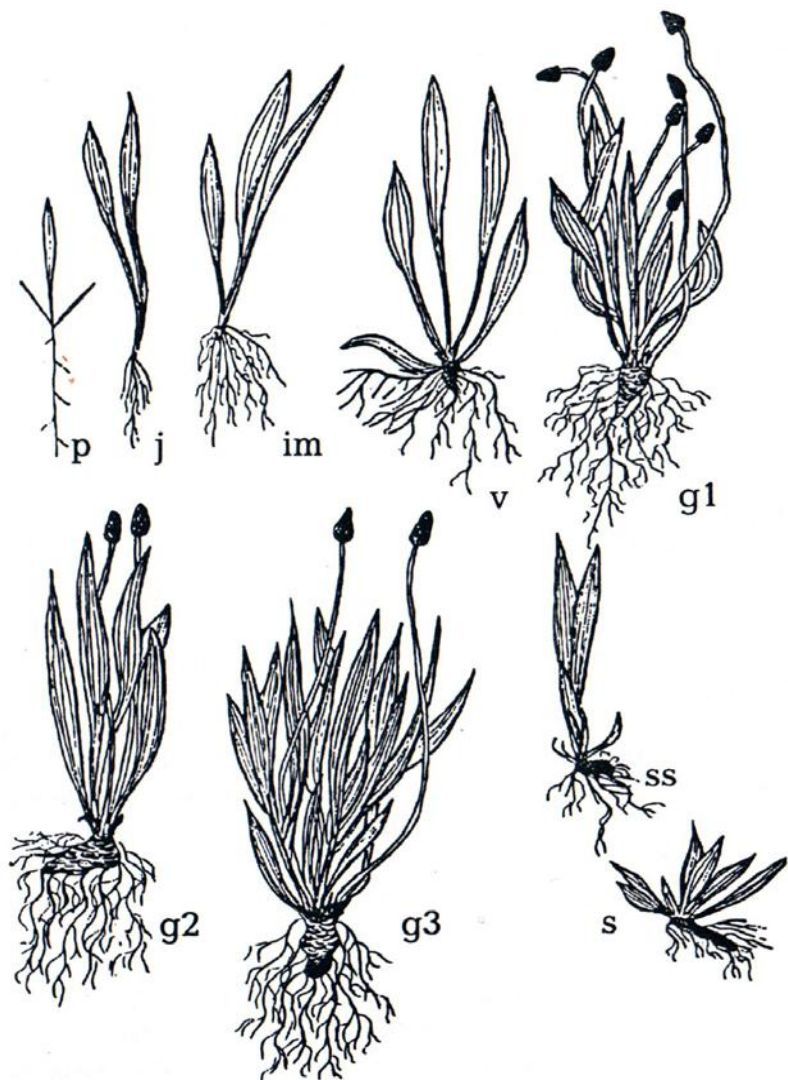


Рис. 27

28. Онтогенез примулы Сибторпа (*Primula Sibthorpii* Hoffm.)

Примула Сибторпа - многолетнее, травянистое, поликарпическое, короткочерневищное растение с розеточными дициклическими побегами из семейства первоцветные. Подземные побеги представлены эпигеонными корневищами.

Корневище ломкое, придаточные корни шнуровидные. Надземные вегетативные побеги розеточные. Листья обратно-яйцевидные, с клиновидным основанием, низбегающие в крылатый черешок, по краю едва выемчато-зубчатые, на нижней стороне в различной степени опушенные.

Цветки одиночные, актиноморфные, пятичленные до 4 см в диаметре, на цветоножках, 5-6 (до 14) см высотой. Цветоножки выходят из пазух листьев. Чашечка трубчатая, по жилкам угловато-гранитая. Венчик имеет довольно короткую трубку, обычно равную по длине чашечке. В пределах вида сильно варьирует окраска венчика от белой до фиолетовой (Глотов, Арнаутова, 1981; Арнаутова и др., 1981).

Для примулы характерна гетеростилия, чем обусловлена гетероморфная самонесовместимость (Жизнь растений..., 1980, 57-59).

Завязь верхняя одногнездная, плод - лизикарпная коробочка.

Растения в природе зацветают рано весной (февраль-март). Цветение в популяциях продолжается 1-1,5 месяца (Лозино-Лозинская, 1953). Размножается как семенным, так и вегетативным (партикуляция корневищ) путем.

Гемикриптофит, зимует с закрытыми почками. Мезофит, полутенелюбивый и светолюбивый вид.

Примулы - это растения в основном умеренного климата Евразии с центром в Гималаях. Различные виды примул приурочены преимущественно к горным районам.

Примула Сибторпа — средиземногорный, балкано-кавказкий-малоазийский вид (Колаковский, 1980). Она распространена в Дагестане, в Западном Закавказье, Крыму, в Северном Иране и в Северной Турции. Популяции этого вида приурочены к дубово-буково-грабовым лесам на высоте до 1200-1400 м над уровнем моря (Глотов, Арнаутова, 1981). В Дагестане вид распространен вдоль всей полосы предгорий с севера на юг.

Материал собирали в дубово-буково-грабовом лесу в водоохранной зоне в предгорьях южного Дагестана, ниже селения Маджалис (Кайтагский район).

Примулы очень декоративны, используются в садовой, оранжерейной и комнатной культуре. Они являются лекарственными растениями.

С лечебной целью используют все части растения. В растениях содержится каротин, сложный эфир салициловой кислоты, гликозиды и другие полезные вещества. Сырье из надземных частей растения заготавливают во время цветения, корневища - осенью. Препаратам свойственно успокаивающее, противовоспалительное и жаропонижающее действие. Они стимулируют желудочную секрецию и повышают обмен веществ. Настои и отвары корневищ, листьев и цветков употребляют при кашле, бронхите, коклюше, гриппе, а также как болеутоляющее средство при ревматических болях, при болезнях почек, головной боли, для укрепления нервной системы. *Primula sp.* (цветки) применяют при отеках и ранах, при травматических повреждениях костей и мягких тканей. а также при ожогах (Баторова и др., 1989; Решетникова, Семчинская, 1993).

Весной молодые листья используют для приготовления витаминного салата, зеленых борщей (Баранова, Алексеева, 1991).

Онтогенез примулы Сибторпа представлен на рис. 28.

СЕМЕНА мелкие, с маленьким прямым зародышем и эндоспермом.

ПРОРОСТКИ примулы Сибторпа - небольшие растения, имеют на главном розеточном побеге две округлые семядоли и 1-2 листа ювенильного типа. Ширина листовой пластинки колеблется от 0,2 до 0,5 см. Край листовой пластинки имеет 5-8 едва заметных зубчиков.

Главный корень белый тонкий, имеет боковые корни II порядка, длиной около 3,3 см.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения однопобеговые, имеют розеточный побег с 5-6 листьями ювенильного типа. Листья округлой формы с городчатым краем, немного больше, чем у проростков. Ширина листовой пластинки — 0,7 см.

Главный корень слабо выражен и не отличается от боковых корней. Средняя его длина — 4,1 см.

ИММАТУРНЫЕ растения однопобеговые, розеточный побег с 7-10 листьями. Из них 4-5 листьев ювенильного типа (округлые, диаметр

листовой пластинки 0,8 см), но имеется уже 3-4 листа взрослого типа (обратно-яйцевидные, суживающиеся в основании с диаметром 1,1 см).

Характерным является наличие эпигеогенного ортотропного корневища, от которого отходят придаточные корни.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения однобоговые, главный розеточный побег с 6-8 листьями взрослого типа (ширина листовой пластинки — 2,4 см, длина — 3,4 см). Эпигеогенное корневище темно-коричневое (средняя длина — 1,3 см, диаметр — 0,3-0,6 см), имеет небольшое утолщение в старой части. От корневища отходят 6-8 придаточных корней.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений имеются один или два близкорасположенных розеточных побега. На побеге развиваются 8-10 зеленых листьев. Средняя длина листьев — 3,6 см, а ширина — 2,9 см. Часто на растении сохраняются зелеными 2-3 листа летней генерации прошлого вегетационного периода.

Характерным признаком данного возрастного состояния является появление генеративных органов. Количество цветков колеблется от 2 до 7. Длина цветоножек превышает длину листьев и поэтому цветки стоят выше листьев на 2-3 см.

Корневище удлиняется и утолщается. Количество придаточных корней увеличивается по сравнению с виргинильными растениями.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют собой первичный куст, образованный 2-3 розеточными побегами, находящимися на разветвленных корневищах. На розеточном побеге развивается до 20 листьев. Средняя длина листовой пластинки — 6,5 см, ширина — 3,2 см.

Количество цветков на одном побеге может достигать 12 и более.

Корневище темно-бурого цвета, мощное (средняя длина его составляет 3,7 см, диаметр — 1,1 см). В этом состоянии у растений интенсивно происходит процесс ветвления корневищ и появление из подземных пазушных почек коротких гипогеогенных корневищ, которые выходят на поверхность и образуют новые розеточные побеги. Корневая система представлена большим количеством придаточных корней.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения — 1-3 побеговые. Листья остаются обратно-яйцевидными, но их общие размеры меньше. Средняя длина — 3-8 см, ширина листовой пластинки — 2,2 см, средняя длина черешка — 2,4 см.

Число листьев на побеге уменьшается до 5-6, а число цветков — до 2-6. Корневище в проксимальной части более толстое и рыхлое, на из-

ломе темного цвета. В корневой системе наблюдаются темные отмершие корни. Снижается интенсивность ветвления корневой системы.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены отдельными партикулами с 2-3 розеточными побегами. Количество листьев на розеточном побеге 5-6. Листья субсенильных растений имеют более узкую листовую пластинку. Средняя ширина листовой пластинки — 1,9 см, длина — 2,9 см.

Цветки не образуются. У субсенильных растений идет отмирание корневища, которое происходит в местах разветвления и на наиболее старых его участках. Средняя длина корневища — 3,8 см. Придаточные корни отмирают и разрушаются раньше корневища, поэтому их количество резко падает.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены отдельными вегетативными партикулами с одним побегом, несущим листья ювенильного типа. Средняя длина листовой пластинки — 1,5 см, ширина — 1,1 см. На розеточном побеге у особи в этом состоянии имеются 3-4 живых листа и 2-3 отмерших листа прошлого вегетационного периода. Корневище рыхлое, интенсивно идут процессы старения и отмирания. На изломе оно имеет темный цвет.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез примулы Сибториа (*Primula sibirica* Hoffm.)

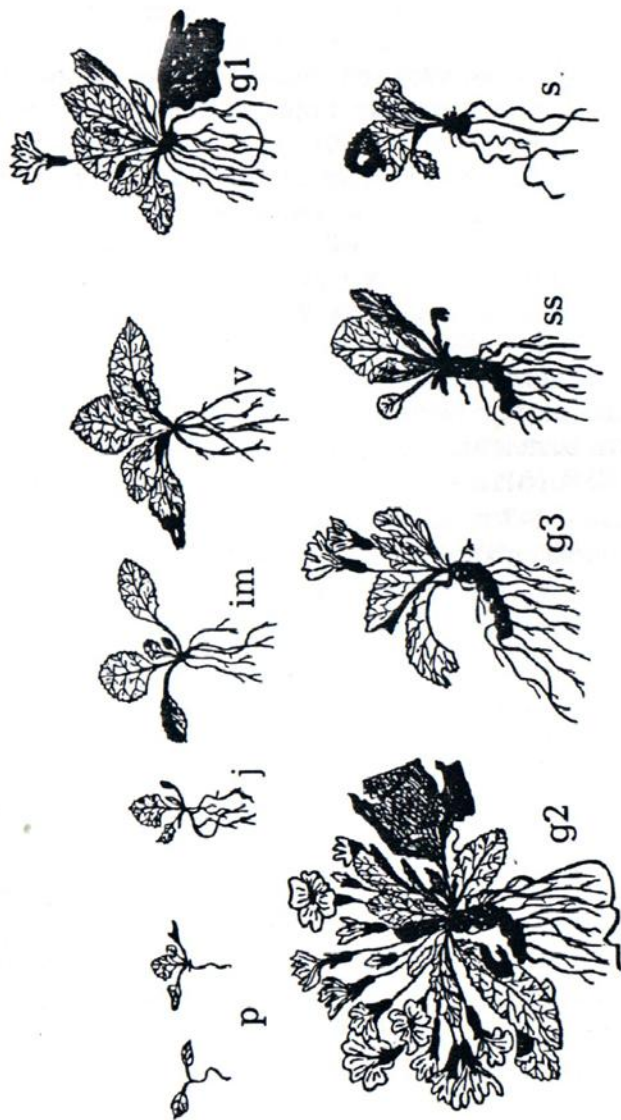


Рис. 28

Длиннокорневищные

29. Онтогенез мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L.)

Мать-и-мачеха — многолетнее травянистое длиннокорневищное раннецветущее растение из семейства Asteraceae. Побеги розеточные, для которых можно выделить 2 этапа развития: подземный - в виде отбега, надземный - розеточный побег. Специализированный - генеративный побег, формирующий только листья низовой или верхушечной формации; зеленые ассимилирующие листья срединной формации у таких побегов не развиваются. Пазушные почки образуют сразу генеративные побеги, если они формируются на корневище вблизи розеточного побега.

Листья простые, цельные, округло-яйцевидные на длинных черешках; край неровный, выемчатый, нижняя часть листа бело-войлочная, верхняя гладкая, глянцевая, зеленая. Цветет в апреле-мае; плодоносит в мае-июне. Соцветия - золотисто-желтые одиночные корзинки, появляющиеся ранней весной.

Корневая система формируется из придаточных корней, возникающих на корневище у взрослых растений.

Мать-и-мачеха — евро-азиатский вид, отмеченный как заносный в Северной Африке и Северной Америке. Встречается во всех районах СНГ, кроме южного Закавказья и зоны пустынь и полупустынь. Однако широко распространен в горных районах Средней Азии и по долинам рек, в Сибири встречается до Байкала.

Листья мать-и-мачехи используются при заболеваниях органов дыхания как отхаркивающее и смягчительное средство при бронхитах, ларингитах и бронхоэктазах. Сбор листьев в качестве лекарственного сырья осуществляют в первой половине лета (Лекарственные растения..., 1975).

Материал собирался в Республике Марий Эл, а так же в Московской и Рязанской областях на пойменных лугах р. М.Кокшаги, Оки, Солотчи, на материковых лугах и в рудеральных фитоценозах.

Онтогенез мать-и-мачехи представлен на рис. 29.

Плод паракарпный - семянка цилиндрическая или четырехгранная, слегка изогнутая, бледно-желтая или бурая, с белой хрупкой летучкой, длиной 3-4 мм, шириной 0,4-0,5 мм, толщиной 0,2-0,3 мм. Семя без

эндосперма (таблица 6 (29), а) плод с летучкой; б) плод без летучки, Фисюнов, 1984).

ПРОРОСТКИ формируют главный розеточный побег с хорошо развитым гипокотилем; имеются 2 семядоли и 1-3 небольших (1,5-2,0 см) овальных ассимилирующих черешковых листа. Главный корень выражен достаточно четко, есть боковые корни II порядка.

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений сохраняется розеточный побег I порядка, семядоли утрачены; имеются 3-4 овальных или овально-яйцевидных небольших (2,0-3,0 см) листа, на коротких черешках. На главном корне 6-8 боковых корней II порядка.

У **ИММАТУРНЫХ** растений сохраняется побег I порядка, но кроме 1-2 листьев ювенильного типа образуются 1-2 листа взрослых округло-яйцевидных, слегка ромбических, неравновыемчатых, черешковых. Сохраняется стержневая корневая система.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения имеют розеточный побег I порядка образует 3-4 листа взрослого типа (см. общее описание). Начинается ветвление корневища, формируется 1-3 отбегов. Корневая система смешанного типа; главный корень выражен слабо или начинает отмирать, сохраняются боковые корни, формируются молодые светлые придаточные корни.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения. Терминальная почка и расположенные рядом пазушные почки формируют 3-4 специализированных генеративных побега ранней весной. В мае-июне образуются розеточные побеги II порядка с листьями взрослого типа и многочисленные отбегов (3-5) с молодыми придаточными корнями.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения имеют наиболее развитые длинночерешковые листья на розеточных побегах II, III и более высоких порядков. Листовая пластинка округлая или яйцевидно-округлая, край неравно-зубчатый или выемчатый. Число генеративных побегов максимальное — до 10-12; соотношение отбегов и коммуникационных корневищ 2:1, реже 1:1. Корневая система образована многочисленными придаточными корнями, возникающими в узлах корневищ и розеточных побегов. Особь образует полицентрическую систему, состоящую из 6-12 и более розеточных побегов, соединенных коммуникационными корневищами.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения — это отделившиеся от полицентрической особи партикулы с остатками старого коммуникационно-корневища и одного побега III и более высоких порядков. Отбегов,

как правило, нет; генеративных побегов 1-2. Число светлых молодых придаточных корней уменьшается, много темных старых и отмерших корней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены отделившимися партикулами, у которых отсутствуют генеративные побеги и отбеги, розеточные побеги с более мелкими взрослыми листьями, появляются листья имма-турного типа. Как правило, сохраняется участок старого коммуникационного корневища. Число придаточных корней сокращается, преобладают темные старые корни, есть отмершие корни и участки корневищ.

СЕНИЛЬНЫЕ растения не обнаружены.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Отсутствие наблюдений за маркированными растениями не позволяет точно определить продолжительность жизни как отдельной партикулы (раметы), так и всей полицентрической системы. Поэтому общая продолжительность онтогенеза неизвестна.

Онтогенез мать-и-мачехи обыкновенной (*Tussilago farfara* L.)

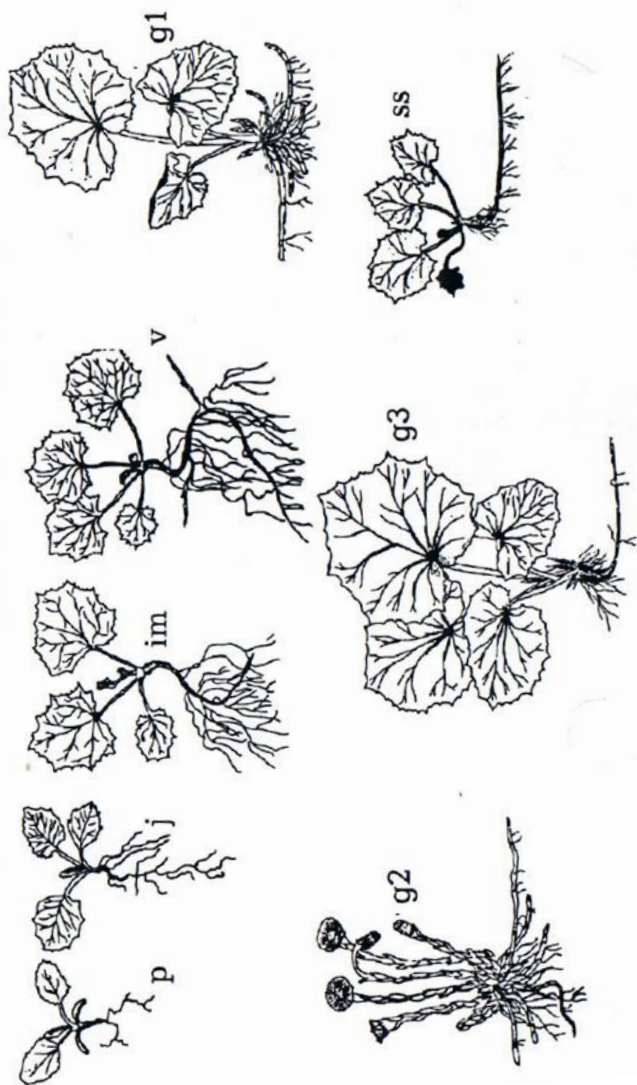


Рис. 29

30. Онтогенез пырея ползучего
(*Elytrigia repens* (L.) Nevski)

Пырей ползучий (сем. Poaceae) - многолетнее травянистое поликарпическое растение с вневлагалищным типом возобновления побегов, образующее длинные плагиотропные гипогеогенные корневища.

Вегетативные побеги удлиненные корневищно-безрозеточные, реже полурозеточные со слабо выраженной розеточной частью. Генеративные побеги безрозеточные и корневищно-безрозеточные, озимые. Цветение - сложный колос.

Колоски пяти-десятицветковые (многоцветковые), труднораспадающиеся.

Пленчатая зерновка узкая, линейная или линейно-ланцетная, плотно заключена в сросшиеся с нею цветковые чешуи. Нижняя цветковая чешуя кожистая, заостренная, с остевидным отростком или без него, с пятью продольными жилками, из которых средняя выражена сильнее.

Поверхность чешуи слабощероховатая. Верхняя цветковая чешуя короче наружной, ладьеобразная, по краям слабоутолщенная, краевые жилки в верхней ее части слабореснитчатые. Стерженек в верхней части слаборасширенный, вперед и косо усеченный, голый, при распаде колоска остается при зерновке. Окраска цветковых чешуй зеленовато-желтая, серая, иногда слегка фиолетовая. Плод паракарпный — зерновка — темно-желтая, с эндоспермом. Длина одетой цветковыми чешуями зерновки — 8,0-10,0 мм, ширина — 1,25-1,75 мм.

Длина самой зерновки около 4,0 мм, ширина — 1,25 мм. Длина остевидного заострения — до 2,0 мм, стерженька — до 1,5 (таблица 6 (30), Леньков, 1928; Майсуриан, Атабекова, 1978; Фисюнов, 1984).

Корневая система представлена придаточными корнями, формирующимися как в узлах корневища, так и у основания ортотропных надземных побегов. Встречается на пойменных и материковых лугах, залежах, пашнях, рудеральных сообществах по всему СНГ (Флора СССР, 1934).

Ценное кормовое растение на лугах.

Злостный сорняк полей и огородов. Лекарственное растение.

Корневища пырея ползучего применяются в качестве противовоспалительного, мочегонного, легкого слабительного средства (Подымов, Суслов, 1990).

Материал собирался в Московской, Псковской, Рязанской областях и Республике Марий Эл в агроценозах, рудеральных сообществах, на залежах, на пойменных и суходольных лугах.

Онтогенез пырея ползучего впервые описан Л.А. Жуковой (1980 б) и представлен на рис. 30.

ПРОРОСТКИ представлены небольшим (до 5 см) удлинённым вегетативным побегом с колеоптилем и 2-3 короткими, узколинейными листьями. Колеоптиль - синеовато-красный, голый, с двумя коричневатокрасными жилками. Длина пластинки — до 6-10 см; ширина — 0,5-2 мм; пластинки листьев темно-зеленые, сверху и по краю иногда покрыты рассеянными прижатыми волосками; четко заметна средняя жилка, две пары боковых жилок менее ясны; ушек нет; язычок укороченный, белый, сверху неровно срезанный; влагалища листьев открытые, красновато-зеленые, густо опушенные короткими оттопыренными волосками. Четко выражен зародышевый корень и 3-4 придаточных корня. У проростков сохраняется связь с зерновкой.

Продолжительность существования проростков — от нескольких дней до 1-2 месяцев.

У **ЮВЕНИЛЬНЫХ** растений формируется один удлинённый вегетативный побег с 3-4 узколинейными листьями, с коротким язычком и едва намечающимися ушками. У листьев ювенильного типа влагалища открытые, густо опушенные; листовые пластинки — до 12-15 см, ширина — 2-4 мм. Зародышевый корень слабо выделяется среди остальных придаточных корней.

Продолжительность этого онтогенетического состояния от 2 недель до нескольких месяцев.

У **ИММАТУРНЫХ** растений начинается кущение и образуется несколько удлинённых вегетативных побегов II-IV порядков. Побег чаще безрозеточные или со слабо выраженной розеточной частью. Формируются мелкие листья ювенильного типа и вполне взрослые листья: длина листовой пластинки — до 25 см, ширина — до 1 см. В ряде случаев из нижних пазушных почек начинают формироваться 1-2 молодых корневища с чешуевидными листьями, называемые отбегами. Корневая система увеличивается за счет образования молодых придаточных корней на побегах разных порядков.

Продолжительность состояния — несколько месяцев.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представлены полицентрической системой из 2-3 парциальных кустов, соединённых гипогеевыми кор-

невищами, которые принято называть коммуникационными (Смирнова, 1967).

Парциальные кусты возникают из верхушечных почек молодых корневищ - отбегов, когда они, загибаясь вверх, выходят на поверхность почвы и дают начало побегам III-IV порядков. Каждый парциальный куст имеет 4-6 отбегов и 1-2 коммуникационных корневища. Таким образом, число последних в 3-4 раза меньше, чем число отбегов.

Отбегги формируются из пазушных почек нижних узлов надземных побегов.

У особой семенного происхождения в системе парциальных кустов сохраняется первичный куст, образованный вегетативными розеточными побегами. Вегетативные побеги других парциальных кустов системы часто имеют небольшую розеточную часть и относятся к корневищно-полурозеточным побегам (Серебрякова, 1971).

Виргинильные особи вегетативного происхождения представляют собой систему парциальных кустов, в которой имеется по меньшей мере один трехлетний куст и несколько более молодых парциальных кустов. Особи имеют четкий полицентрический характер. Для выделения данного и последующих возрастных состояний мы использовали соотношение отбегов и коммуникационных корневищ, образованных парциальным кустом или системой в целом. Этот признак впервые был предложен О.В. Смирновой (1967) для длиннокорневищных лесных растений.

Продолжительность онтогенетического состояния — 2-3 года.

СКРЫТОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ не выделено.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения образуют полицентрическую систему 4-6 парциальных кустов. У семенной особи сохраняется первичный куст, впервые формирующий 1-2 безрозеточных генеративных побега. У особой вегетативного происхождения корневищно-безрозеточные генеративные побеги возникают в более старых парциальных кустах; число коммуникационных корневищ в 2-3 раза меньше числа отбегов. Корневая система представлена молодыми светлыми придаточными корнями и более старыми темными.

Продолжительность g1 состояния — 2-3 года.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения образуют полицентрическую систему из многих 1-3-летних парциальных кустов. Первичный куст семенной особи отмирает в надземной части, но благодаря прочности коммуникационных корневищ связь между парциальными кустами сохраняется, корневища могут ветвиться. Число отбегов равно числу коммуникационных корневищ как в системе в целом, так и для отдельного парциального куста. Число генеративных побегов воз-

растает. Корневая система мощная, представлена многочисленными молодыми светлыми и старыми темными придаточными корнями.

Продолжительность g2 состояния — 3-5 лет.

У СТАРЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ растений разрушаются более старые парциальные кусты, а единая полицентрическая особь распадается, образуя клон. Увеличивается число отмерших парциальных кустов и коммуникационных корневищ, сокращается число отбегов, чаще формируются побеги с неполным циклом.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения представлены системой из 2-3 парциальных кустов, связанных еще не разрушенными коммуникационными корневищами или отдельными партикулами. Генеративные побеги отсутствуют. Листья взрослого типа. Корневая система менее мощная, представлена, главным образом, старыми темными придаточными корнями, а молодые светлые корни единичны.

СЕНИЛЬНЫЕ растения представлены одиночными живыми вегетативными розеточными побегами с листьями ювенильного типа в отмирающих парциальных кустах. Сохраняются единичные старые придаточные корни.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Отсутствие наблюдений за маркированными растениями не позволяет определить диапазоны длительности каждого онтогенетического состояния и продолжительность полного онтогенеза.

Онтогенез пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski)

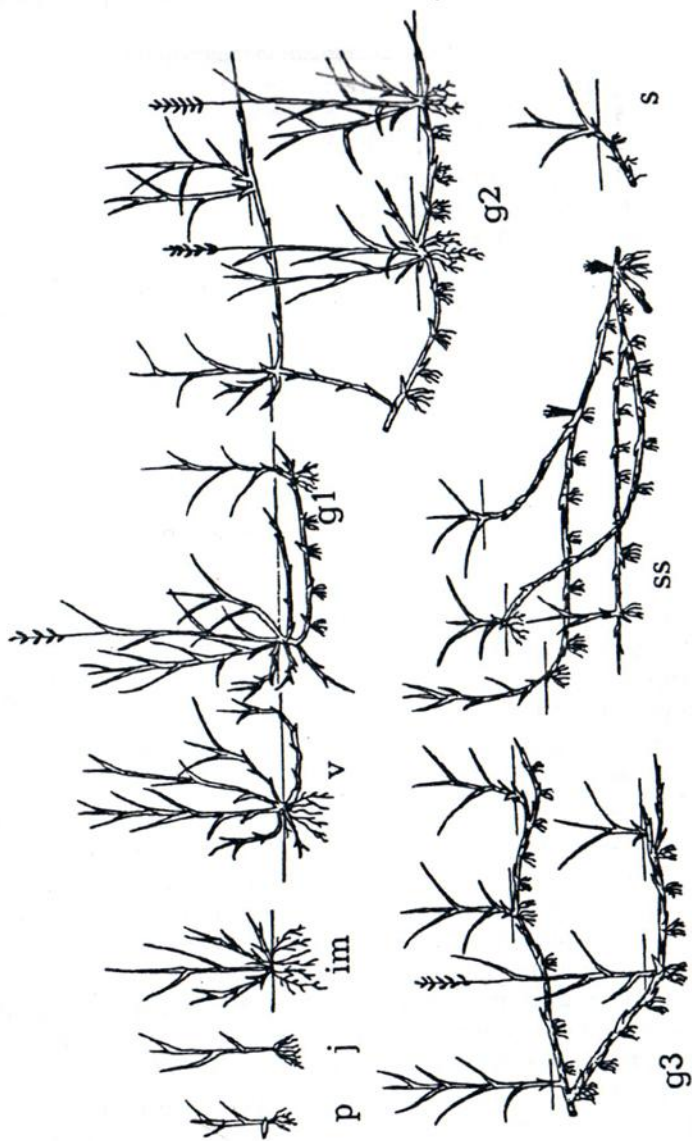


Рис. 30

Ползучие травы

Наземно-столонообразующие

31. Онтогенез лапчатки гусиной (*Potentilla anserina* L.)

Лапчатка гусятая - наземностолонообразующий травянистый многолетник семейства розовых. Имеет главный розеточный побег с 3-5 непарноперистосложными листьями с прилистниками, в пазухах которых которых формируются специализированные надземные столоны с укореняющимися дочерними розетками. Одиночные желтые пятичленные цветки на длинных пазушных цветоножках.

Плод апокарпный - типичный многоорешек. Семена без эндосперма, более или менее почковидные, к верхушке более сужены и сдавлены. Основание семян слаборасширенное и округлое. Семена окаймлены узкой продольной бороздкой, которая проходит посредине светлым бугорком.

Поверхность семени неровная, бугристая.

Окраска коричневая и темно-коричневая. Длина 2,0-2,25 мм; ширина 1,25-1,5 мм; толщина 1,0-1,25 мм (таблица 6 (31), Майсурян, Атабекова, 1978; Фисюнов, 1984).

Встречается в рудеральных сообществах, на пойменных и материковых лугах сенокосного и пастбищного использования. *Potentilla anserina* — евро-азиатский вид (Атлас ареалов лекарственных растений, 1983).

Лекарственное растение, в медицине используются надземные побеги вместе с корневищем преимущественно зрелых и старых генеративных растений. Применяют при поносах, дизентерии, катарах желудочно-кишечного тракта, язве желудка; рекомендуется при желтухе (Йорданов и др., 1969).

Материал для описания онтогенеза лапчатки гусятая собран в Республике Марий Эл, в Московской и Рязанской областях на пойменных лугах р. М. Кокшага, Ока, Солотча, на материковых лугах и рудеральных фитоценозах.

Онтогенез лапчатки гусятая представлен на рис. 31.

ПРОРОСТКИ имеют розеточный побег 1 порядка с двумя семядолями, 1 простым листом и 2-3 небольшими тройчато-сложными. Хорошо выражен главный корень с 3-4 боковыми II порядка.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения представлены розеточным побегом I порядка с 2-3 мелкими непарноперистосложными листьями с 2-3 парами листочков.

Система главного корня развита несколько больше, появляются боковые корни III порядка.

ИММАТУРНЫЕ растения сохраняют розеточный побег I порядка с 3-4 непарноперистосложными листьями с 3-4 парами листочков, не достигших размеров взрослых листьев. Есть отмершие листья. Сохраняется система главного корня с боковыми корнями II-III порядков.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения на главном розеточном побеге формируют 4-5 непарноперистосложных листьев взрослого типа с 5-8 парами листочков.

Листочки овальные с пильчатым краем, их размер увеличивается от основания листа к его к верхушке. Начинают формироваться 1-2 надземных stolона, несущие 1-2 розеточных укореняющихся побега.

Главный корень заметно утолщается, имеются боковые корни II-III порядков.

У **МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ** растений сохраняется главный розеточный побег с 4-5 непарноперистосложными листьями, которые образуют 8-9 пар листочков овальной формы с пильчатым краем. Появляются отмершие листья. Надземных stolонов 1-2 с 2-3 дочерними розеточными побегами III порядка, иногда укореняющимися. Впервые возникает полицентрическая система, завершается становление жизненной формы.

Имеется 1-2 генеративных побега. Сохраняется система главного корня с боковыми корнями II-IV порядков, преобладают более светлые боковые корни.

ЗРЕЛЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представлены максимально развитыми полицентрическими особями. Главный розеточный побег отмирает, функционирует 5-7 замещающих розеточных побега II порядка и многочисленные розеточные побеги III порядка, формирующиеся на stolонах и укореняющиеся. Непарноперистосложные листья включают до 10 пар листочков, появляются прерывистоперистосложные листья.

Генеративных побегов — более 5-10. Увеличивается масса отмерших темных боковых и придаточных корней, еще сохраняется темное отмирающее основание главного корня и корневища. Корневая система смешанного типа.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения представляют менее сложные полицентрические системы, насчитывающие 1-2 замещающих розеточных побега III порядка, немногочисленные розеточные побеги IV-V порядков, формирующиеся на столонах, но слабо укореняющиеся. Листья содержат до 7-8 пар овальных пильчатых листочков. На столоне 2-3 генеративных побега. Основание главного корня и корневища утолщаются, корневая система сформирована из старых и молодых придаточных корней.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ растения, как правило представлены отделившимся старым розеточным побегом, сформированным на остатке старого корневища, листья (3-4) — прерывистонепарноперистосложные с 5-6 листочками.

Столоны единичны, розеточные побеги слабые, не укореняющиеся.

Генеративные побеги отсутствуют. Корневая система сформирована старыми темными придаточными корнями.

СЕНИЛЬНЫЕ растения — единичные розеточные побеги с 2-3 непарноперистосложными листьями иматурного типа, имеющими 2-3 пары листочков, много остатков старых листьев. Корневая система образована немногочисленными старыми придаточными корнями.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Отсутствие наблюдений за маркированными растениями не позволяет определить диапазоны длительности каждого онтогенетического состояния и продолжительность полного онтогенеза.

Онтогенез лапчатки гусиной (*Potentilla anserina* L.)

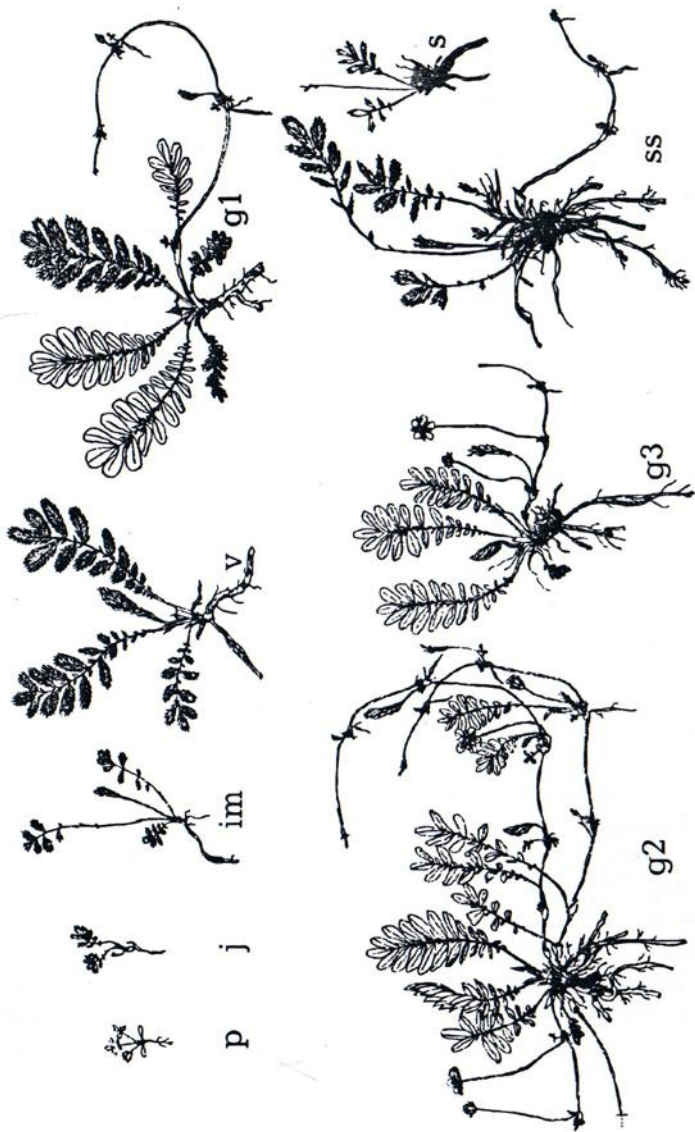


Рис. 31

32. Онтогенез земляники лесной (*Fragaria vesca* L.)

Земляника лесная - многолетнее, поликарпическое, наземно-столонообразующее растение семейства розовых, высотой 5-30 см, с косым или горизонтальным эпигеогенным корневищем. Листья вегетативного розеточного побега тройчатосложные, на длинных черешках, расположены очередно. Края листочков зубчатые. Средний листочек на коротком черешке, боковые листочки обычно сидячие, косойцевидные.

Листья сверху темно-зеленые, более или менее голые, снизу сизовато-зеленые, мягкоопушенные. В основании листьев имеются ланцетные, длиннозаостренные, цельнокрайние прилистники. В пазухе листьев розеточного побега закладываются пазушные почки, которые могут развиваться в побеги - усы, побеги кущения или длительное время могут оставаться в состоянии покоя.

Соцветие - дихазий с недоразвитым листом в верхней части удлиненного генеративного побега. Цветки обычно в диаметре не более 2 см, чашечки с подчашием, подчашие из 5 линейных листочков одинаковой длины, с 5 заостренными чашелистиками. Венчик из 5 белых яйцевидных или округлых лепестков. Андроцей многобратственный. Плод - фрага или многоорешек на сочном цветоложе, при созревании ярко красного цвета, яйцевидный или почти округлый (таблица 6 (32)). Цветет с мая по июнь.

Fragaria vesca относится к группе европейских земляник.

Распространена она по всей Европе, за исключением Крайнего Севера. В Сибири — до Забайкалья, захватывает Алтай, Тянь-Шань, Семиречье, Ферганскую долину и Северную часть Африки; занесена в Северную Америку (Павлова, 1969).

Земляника лесная - гемикриптофит. Полусветолюбивое и светолюбивое лесное растение. Предпочитает подсушенные слабокислые почвы. Распространена от низин до предгорий на вырубках, полянах, в изреженных лиственных и хвойных лесах. На территории Республики Марий Эл встречается часто, обычные местообитания - светлые леса, поляны, опушки, вырубки, склоны (Абрамов, 1995).

Лекарственным сырьем являются зрелые плоды и листья.

Листья собирают с черешком не более 1 см в начале цветения у молодых и средневозрастных генеративных растений в период максимального содержания в них аскорбиновой кислоты. Сбор плодов и листьев

земляники лесной как витаминосодержащего сырья следует производить в хорошо освещенных местообитаниях (Ларькина, 1982).

Свежие плоды - хорошее средство для лечения малокровия, возбуждения аппетита, регуляции пищеварения, обладают свойством растворять и выводить печеночные и почечные камни. Наружно их используют для лечения экзем, угрей, пигментных пятен и веснушек, мелких ран. Листья земляники улучшают обмен веществ, способствуют выведению солей из организма, оказывают противовоспалительное, успокаивающее, ранозаживляющее действие (Махлаюк, 1992; Решетникова, Семчинская, 1993).

Онтогенез земляники лесной представлен на рис. 32.

СЕМЕНА мелкие, округло-яйцевидной формы, формируются в односемянных нераскрывающихся сухих плодах - орешках.

Орешки округлояйцевидной формы с коротким носиком на базальной части (Коровкин, Цапро, 1993).

ПРОРОСТКИ имеют розеточный побег. Семядоли - зеленые, черешковые, пластинка листа овальная, края ровные. Первый и второй лист — простые, черешковые. Количество зубцов 5-7, расположенных в верхней части листа. Опушение неравномерное. В основании второго листа хорошо заметны прилистники. Форма третьего листа варьирует от простого до тройчатосложного, количество зубцов 4-8. Происходит интенсивный рост главного корня и образование боковых корней II и III порядков (Коровкин, Цапро, 1993).

Дальнейшее описание возрастных состояний земляники лесной основано на особях вегетативного происхождения.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ образуют розеточный побег. Первые листья иногда простые, с неравномерным редким опушением. Наряду с ними образуется 1-2 тройчатосложных листа, состоящих из мелких листочков. Количество зубцов 7-12. Зубцы расположены по краю листочков неравномерно. На среднем листочке зубцы начинаются выше середины, он имеет часто треугольную форму. Корневая система представлена системой светлых, ветвящихся придаточных корней.

ИММАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют главный розеточный побег с 1-3 тройчатосложными листьями. Весной и летом листья длинночерешковые, в августе-сентябре - короткочерешковые.

У имматурных растений появляются листья с признаками, характерными для взрослых растений: количеством зубцов срединного или краевого листочка, превышающем 12, с более густым и равномерным опу-

шением. Однако у имматурных растений, имеющих 3 листа, количество зубцов может равняться 10-11.

Розеточный побег углублен в почву в результате контрактивной деятельности придаточных корней, которых насчитывается более 3. У особей в этом онтогенетическом состоянии начинает формироваться корневище, от которого отходят светлые, ветвящиеся придаточные корни.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ имеют розеточный побег с 2-3 листьями.

Весенне-летние листья длинночерешковые, листья второй генерации короткочерешковые. Все листья имеют признаки, характерные для взрослых растений: равномерное густое опушение, количество зубцов больше 11. У растений в данном возрастном состоянии образуется 1-2 надземных stolона, со средней общей длиной 110 см, на которых образуется от 1 до 5 рамет, но преобладают особи, имеющие 3-4 раметы (рис. 32а). На stolонах одновременно могут находиться особи как в ювенильном, так и имматурном состоянии. Надземные stolоны недолговечны. В конце лета — начале осени большинство из них засыхает.

К этому времени дочерние растения имеют хорошо развитую мочковатую корневую систему, представленную придаточными корнями, с помощью которых они укореняются в почве.

Эпигеогенное корневище становится более толстым, покрыто остатками коричневых прилистников. Число ветвящихся придаточных корней увеличивается.

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ - полурозеточные, с удлинненными генеративными побегами. Количество листьев 2-4. Листья весенне-летней генерации длинночерешковые, летнее-осенней генерации короткочерешковые. Растения в данном возрастном состоянии образуют от 1 до 3 надземных stolонов, общая длина которых в среднем составляет около 140 см. У большинства особей на stolонах насчитывается 4-5 дочерних рамет. Однако количество их может сильно варьировать в зависимости от условий, в которых произрастает материнское растение. Встречаются растения, образующие клон, состоящий более чем из 10 розеточных побегов. В конце вегетационного сезона все усы засыхают. Количество генеративных побегов 1-2, количество цветков на генеративном побеге от 1 до 4, но преобладают особи, имеющие 1-2 цветка. Лист в верхней части генеративного побега может быть сидячим или черешковым, чаще всего ланцетной или овальной формы. Толщина генеративного побега не более толщины черешка листа. Корневище равномерно утолщенное, покрыто остатками коричневых прилистников.

Вся корневая система взрослого растения земляники хорошо разветвлена, придаточные корни ветвятся до V порядка.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ развивают 1-3 полурозеточных побега с 3-4 листьями на каждом. Листья весенней генерации длинночерешковые, осенней - короткочерешковые. Средневозрастные генеративные растения проявляют большую способность к вегетативному размножению. Увеличивается количество надземных столонов.

Преобладают особи, у которых насчитывается 2-4 ветвящихся надземных столона. Длина всех усов у растений в данном онтогенетическом состоянии в среднем около 270 см. Количество образованных розеток на надземных столонах варьирует в больших пределах: от 2 до 20, с преобладанием 8-9. Характерным признаком среднегенеративных растений является максимальная степень сформированности генеративных органов. Количество генеративных побегов 1-4, чаще их 2-3. Число цветков на генеративном побеге 1-6, преобладает 2-4. Толщина генеративного побега не меньше толщины черешка листа. Если генеративных побегов много, то этот признак проявляется хотя бы у одного из побегов. Флоральный лист в верхней части генеративного побега может быть сидячим или черешковым, имеет овальную форму, часто встречаются тройчатосложные листья, которые отличаются от ассимилирующих листьев срединной формации меньшим размером и меньшим количеством зубцов. Реже встречаются ланцетные листья. Корневище более широкое в основании, покрыто остатками прилистников темно-коричневого цвета. Поверхность корневища покрыта придаточными ветвящимися корнями.

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ образуют полурозеточный побег с 2-3 листьями. Количество надземных столонов - 1-2, значительно сокращается их длина по сравнению с растениями в средневозрастном генеративном состоянии. Количество дочерних розеточных побегов уменьшается до 2-3, а генеративных побегов до 1-2. Число цветков на генеративном побеге 1-2, реже 3. Степень расчленения листа на генеративном побеге может варьировать от простого ланцетного до тройчатосложного. Корневище темно-коричневое, заметных разрушений на нем не наблюдается.

Уменьшается интенсивность образования придаточных корней на нарастающем участке корневища, поэтому оно перестает втягиваться в почву.

У **СУБСЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ** отсутствуют надземные столоны и не образуются генеративные побеги. Вегетативный розеточный побег с 1-3 листьями. Появляется лист упрощенной формы, с более тонким черешком, по краю листа зубцы в количестве от 7 до 12 располагаются

неравномерно, опушение редкое. Корневище темное, в основании значительно расширено. Внешних признаков разрушения корневища не наблюдается. Не происходит образование новых придаточных корней.

Часто в результате отмирания центральной почки происходит развитие боковых почек, расположенных на корневище.

СЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ по размерам и форме листьев (их 1-2) напоминают ювенильные. Иногда встречаются растения с простыми листьями. Часто после полного отмирания надземных побегов могут проснуться глубоко расположенные почки на корневище и дать начало новому побегу. Однако жизнеспособность его невелика, в год образования он погибает. Корневище разрушается, образования новых придаточных корней не происходит.

ОТМИРАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ не обнаружены.

Длительность полного онтогенеза на настоящий момент неизвестна.

Онтогенез земляники лесной (*Fragaria vesca* L.)

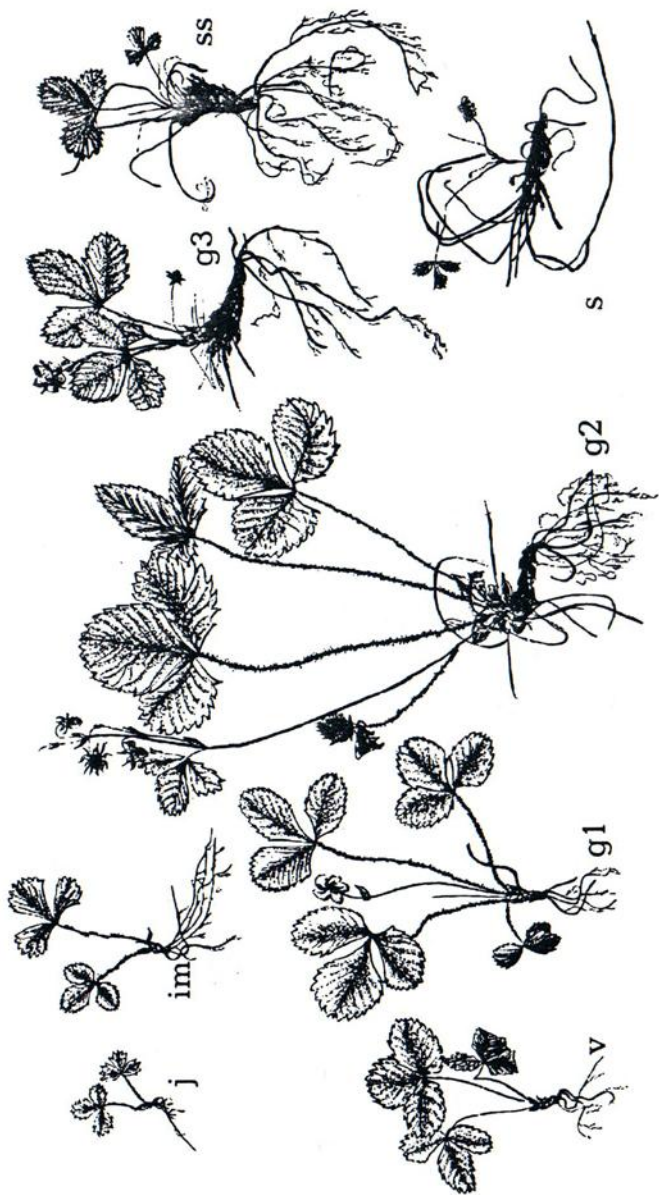


Рис. 32

Полицентрические системы земляники лесной

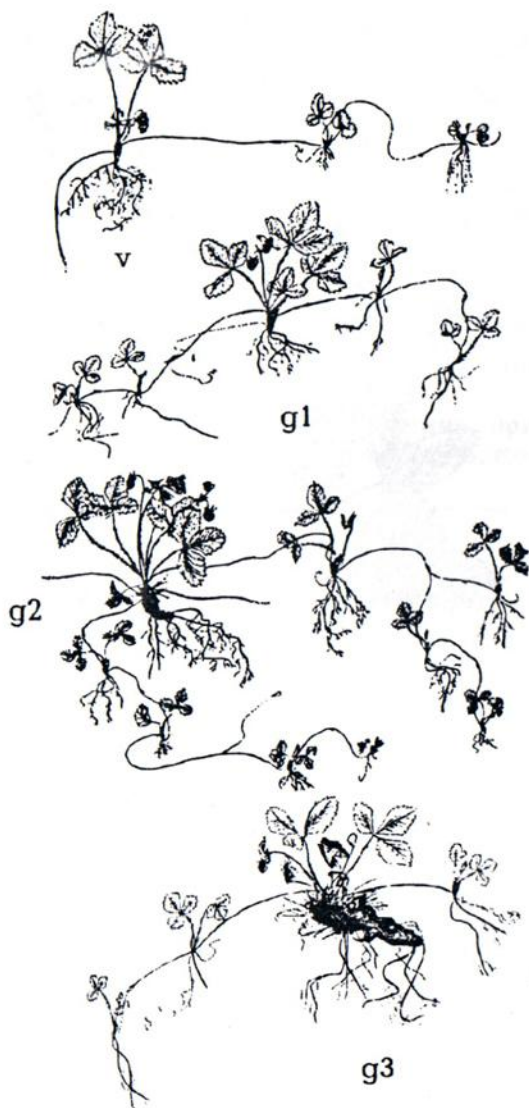


Рис. 32а

33. Онтогенез лугового чая — вербейника монетчатого
(*Lysimachia nummularia* L.)

Вербейник монетчатый - наземно-ползучий травянистый многолетник из семейства первоцветных.

Растение образовано исключительно однотипными неспециализированными плагиотропными моноподиально нарастающими укореняющимися побегами.

Ползучие надземные побеги лежат на поверхности почвы, укореняясь в узлах. Придаточные корни могут возникать в каждом узле побега.

Корневая система представлена системой придаточных корней.

Листья на побегах — срединной формации, супротивные, на очень коротких (2-5 мм) черешках, яйцевидно-округлые или округло-овальные, иногда слегка сердцевидные, тупые или заостренные, цельнокрайние, 9-25 мм длиной и 5-20 мм шириной.

В пазухах листьев закладываются и развиваются цветки. Плод — лицикарпная коробочка.

Распространен в Европейской части СНГ, на Северном Кавказе.

Встречается на пойменных и материковых лугах, во влажных лесах, по берегам озер, окраинам болот, в рудеральных сообществах.

Кормовое и лекарственное растение. Собирают для лекарственных целей во время цветения. Вербейник монетчатый применяется внутрь при поносах, дизентерии, при ранах и воспалениях кожи, наружно — при мышечном и суставном ревматизме (Махлаюк, 1992).

Для описания онтогенеза материал собран в Московской области.

Онтогенез *Lysimachia nummularia* представлен на рис. 33 и 33а.

ОНТОГЕНЕЗ ГЕНЕТ.

СЕМЕНА *L. nummularia* коричневые, округлые, мелкие — до 1 мм в диаметре. Очень быстро теряют всхожесть. Прорастание семян *L. nummularia* происходит в сентябре-августе сразу же после созревания и попадания в почву, весной следующего года семена уже не прорастают.

ПРОРОСТОК появляется через 1-2 недели после посева и формирует главный безрозеточный ортотропный побег длиной 0,5 см с коротким гипокотилем, длиной до 0,5 см. Семядольные листья эллиптические, длиной 0,2-0,5 мм, на небольшом черешке, 1-2 пары округлых супро-

тивно расположенных листьев 0,5-0,7 см длины. Вполне развитый проросток имеет главный корень 1-2 см длиной с 2-3 небольшими боковыми корнями. Продолжительность онтогенетического состояния — 2-5 недель.

У ЮВЕНИЛЬНЫХ растений семядольные листья отмирают. На ортотропном удлинённом побеге расположены 2-4 пары округлых листьев длиной 0,6-1,0 см. Длина побега — 1-2 см. Корневая система представлена главным корнем длиной 2-3 см. Придаточных корней еще нет.

Продолжительность онтогенетического состояния — 1-4 недели.

Признаком перехода в имматурное состояние является начало работы пазушных меристем побега и образование первых придаточных корней.

Побег I порядка может стать анизотропным. Листья на побегах обратно-яйцевидные, несколько ромбические, размеры их меньше, чем у взрослых растений: длиной 0,5-1,5 см. Ветвление главного побега обычно начинается с самых нижних узлов. Первые побеги образуются из пазушных меристем семядольных листьев и листьев одного-двух следующих за семядольным узлом. В этих же узлах образуются первые придаточные корни, быстро обгоняющие по скорости роста главный корень.

ИММАТУРНОЕ растение представляет собой систему побегов I-II порядков. Главный побег обычно длиннее дочерних пазушных в 1,5-2 раза, но в случае гибели апикальной меристемы этого побега в состав растения входят нижние его метамеры. Длина главного побега — 1-4 см. Корневая система придаточная. Корни длиной 2-5 см.

Продолжительность онтогенетического состояния — от 2 недель до 2 месяцев.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представляют собой систему из 4-8 плагиотропных побегов I-II порядков. Главный побег чаще всего по длине и размерам листьев не отличается от дочерних, достигает 6-20 см. Листья взрослого типа. Обычно растение этого онтогенетического состояния моноцентрично, но в отдельных случаях возможно укоренение в узлах верхних частей побегов I-II порядков с образованием дочерних побегов (рамет) II-III порядков. Корневая система придаточная до 3-6 см длиной.

Продолжительность онтогенетического состояния — от 2-3 месяцев. В условиях недостаточного освещения растение может задержаться в этом онтогенетическом состоянии до конца вегетации.

Генета *L. nummularia* в генеративном периоде представляет собой ацентрическую систему из 4-15 плагиотропных побегов I-III порядков. Длина побегов 10-50 см (в отдельных случаях до 100 см).

Листья обратно широко-яйцевидные, длиной 2-4 см. В пазухах листьев в средней части побегов образуются цветки, обычно 1-2 (до 4) в каждом узле. Корневая система придаточная, образована совокупностью придаточных корней отдельных побегов.

Продолжительность онтогенетического состояния от одного года.

Далее происходит дезинтеграция генеты, она представлена совокупностью пространственно разобщенных (за счет интенсивного разрастания) рамет. Продолжительность существования генеты в связи с сильным омоложением вегетативного потомства определить трудно.

ОНТОГЕНЕЗ РАМЕТ.

Образование рамет. Возможно два способа образования рамет *L. nummularia*. В первом случае развитие происходит из почек возобновления на базальном коммуникационном, лишенном живых листьев участке побега или на укорененном участке верхушки побега материнской раметы. Онтогенез таких рамет начинается с j-состояния, раметы возникают осенью или весной, иногда в начале лета.

Во втором случае раметы возникают весной из перезимовавшего неукорененного или очень слабо укорененного побега или слабо укорененных силлептических побегов верхушки материнской раметы.

Побег такой новой раметы к середине мая развивает собственную систему придаточных корней, как бы продолжая онтогенез материнской раметы. Хотя формально материнская и дочерняя раметы представляют собой след работы одной меристемы, сильное омоложение, пространственная удаленность и независимость судьбы дочерней раметы от материнской позволяет нам рассматривать раметы *L. nummularia* как вегетативные однолетники.

Рамета ЮВЕНИЛЬНЫХ растений представлена побегом 0,5-5,0 см длиной с 2-3 парами листьев, длина листовой пластинки которых не превышает 0,5 см. Собственной корневой системы такие раметы обычно не имеют.

Пребывание в ювенильном состоянии равно 1-2 неделям для рамет, образованных весной и в первой половине лета.

Для рамет поздней летне-осенней генерации время пребывания в этом состоянии увеличивается до 7-9 месяцев, так как именно такие

ювенильные раметы являются основным "банком" вегетативного возобновления и размножения *L. nummularia* после перезимовки.

Раметы ИММАТУРНЫХ растений отличает, прежде всего, образование собственных придаточных корней. Такая рамета имеет единственный корень длиной 3-9 см. Он образован в самом первом узле побега, боковых корней нет. Длина побега раметы достигает 5-10 см, побег несет 3-6 пар листьев, размеры листовых пластинок составляют до половины длины листовой пластинки взрослых рамет (0,5-1,0 см длиной). Рамета остается одноосной.

Продолжительность онтогенетического состояния — около двух недель.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ раметы обладают хорошо развитой собственной корневой системой, которая образована придаточными корнями 1-3 узлов побега раметы. Длина корней — 5-12 см, ветвление корней — до III-IV порядков.

Длина побегов рамет составляет 15-30 см, листья достигают размеров взрослых (1,5-3 см длиной). Характерным для рамет виргинильного состояния является появление на материнском побеге побегов следующего порядка. Величина междоузлий побегов максимальна (2-5 см).

Длительность пребывания в этом состоянии составляет 0,5-4,0 месяца.

Главный побег раметы (побег условно $n+1$ порядка) несет зону из 3-7 узлов с бутонами, цветками или плодами. Очень часто у *L. nummularia* встречаются раметы со скрытогенеративными побегами или только часть генеративной зоны побегов становится скрытогенеративной.

Генеративная зона побега расположена обычно на расстоянии 5-10 см от апикального конца побега.

Биометрические параметры листьев рамет генеративного периода сходны с теми же параметрам виргинильных рамет: 1,5-3,0 см длиной; длина междоузлий — 1,5-3 см.

Корневая система придаточная, по биометрическим параметрам близки к раметам предыдущего онтогенетического состояния.

До сих пор не удалось предложить надежные маркеры подразделения генеративного периода развития рамет на отдельные онтогенетические состояния. Продолжительность генеративного периода — 2-3 месяца.

СУБСЕНИЛЬНОЕ состояние. Раметы представлены одноосными побегами до 3-7 см длины. Главное отличие - очень короткие междоуз-

лия — 0,2-0,5 см длиной. Молодые листья побегов меньше старых листьев.

Корневая система слабая, образована 1-2 придаточными корнями длиной до 3-7 см.

Продолжительность онтогенетического состояния — 2-6 недель.

ОТМИРАЮЩИЕ растения не обнаружены.

Онтогенез вербейника монетчатого (*Lysimachia nummularia* L.)

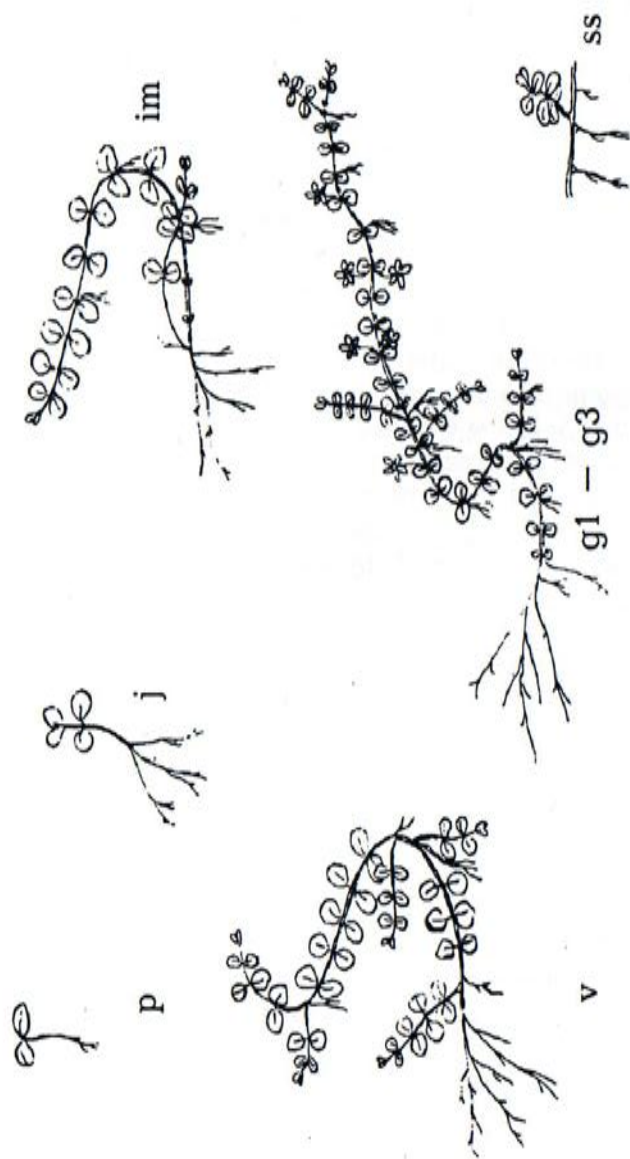


Рис. 33

Схема онтогенеза генеты вербейника монетчатого
(*Lysimachia nummularia* L.)

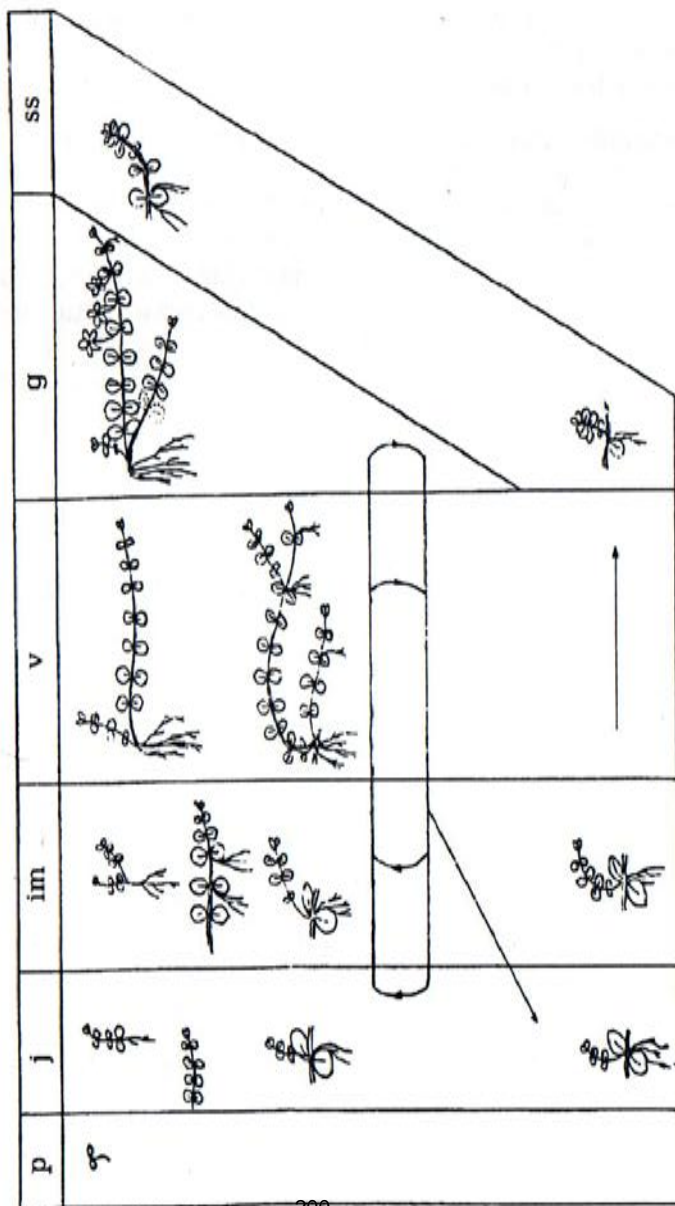


Рис. 33а

ЛИШАЙНИКИ

34. Онтогенез лишайника ксантории настенной (*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.)

Принципы дискретного описания онтогенеза, предложенные Т.А. Работновым (1950), дополненные А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1988; Жукова, 1995) используются в настоящее время в основном при изучении семенных и частично споровых растений. Для группы низших растений, таких как лишайники, они применены впервые.

Ксантория настенная или стенная золотнянка - лишайник, имеющий листоватую форму слоевища. По классификации жизненных форм Н.С. Голубковой и Л.Г. Бязрова (1989) ксантория относится к отделу эпигенных, типу плагиотропных, классу листоватых, группе рассеченнолопастных ризоидальных форм.

Лишайник размножается половым путем, на слоевище формируются плодовые тела - апотеции леканорового типа. Органы прикрепления - ризины. В слоевище синтезируются в большом количестве лишайниковые вещества: париедин, париединовая кислота и телосхистин. В условиях слабого освещения синтез париедина снижается, что существенно влияет на окраску слоевища, которая изменяется от оранжевой до серовато-зеленой. От КОН слоевище окрашивается в красный цвет (Окснер, 1974).

О целительных свойствах ксантории настенной известно с 5 в.н.э., которая, как считали лекари тех времен, благодаря своей окраске "излечивала" желтуху. Во многих случаях лишайники, имея особые лишайниковые вещества, оказывали на больного положительное действие - как стимуляторы, поднимающие тонус организма, или как антибиотики (Голубкова, 1977). Незначительные сведения о лекарственном применении лишайников связаны с малой изученностью этой группы организмов. Именно по этой причине мы не должны ими пренебрегать.

Ксантория настенная, распространенная на всех континентах (Трасс, 1977), встречается на различных субстратах: на листовенных и хвойных деревьях, кустарниках, древесине, мхах, скалах, камнях и т.д. Это нитрофильный лишайник. Особенно обильно развивается на деревьях открытых мест, обычен вдоль дорог, устойчив к загрязненности воздуха.

Сбор материала проводился с липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.) в естественных и антропогенных ландшафтах Республики Марий Эл.

Начальные этапы онтогенеза, до формирования слоевища накипной жизненной формы (ювенильное слоевище), описаны с учетом работы Р.Г. Вернера (Werner, 1965; цит. по Окснер, 1974) с дополнениями А.Н. Окснера (1974). Эти авторы рассмотрели стадии развития слоевищ лишайников, заканчивающиеся на этапе формирования репродуктивных органов.

Онтогенез *Xanthoria parietina* представлен на рис. 34.

1. СПОРА ГРИБА - эллиптическая, биполярная, бесцветная.

2. ПРОТОТАЛЛЮС. Образование из проросшей споры ростковых трубочек, их рост, ветвление и превращение в гифы мицелия, часть из которых прикрепляется к субстрату.

3. ПРОТЕРОТАЛЛЮС. Образование зачатка слоевища, при котором происходит обвивание гифами клеток водоросли, необходимой этому лишайнику. Все гифы и водоросли размещены в одной плоскости.

Иногда два или несколько соседних развивающихся протероталлюса, сталкиваясь, сливаются в один протероталлюс, из которого в дальнейшем образуется одно слоевище.

4. ЮВЕНИЛЬНОЕ СЛОЕВИЩЕ. Накипная жизненная форма. Слоевище имеет гомемерное строение, представленное коническим скоплением гиф и водорослей, с лакунами между гифами микобионта.

5. ИММАТУРНОЕ 1. Листоватая жизненная форма. Слоевище представлено одной пластинкой, гомемерного строения. В этом состоянии формируется верхний коровый слой и ризины.

6. ИММАТУРНОЕ 2. Слоевище представлено одной пластинкой округлой или иной формы. В этом онтогенетическом состоянии формируется гетеромерное строение, дифференцируется нижний коровый слой. Истинное покрытие слоевища — от 0,04 до 0,25 кв.мм. Толщина слоевища от 50 до 84 микрометров (мкм). Ризин — 1-2.

7. ВИРГИНИЛЬНОЕ 1. Слоевище в виде пластинки неправильной формы, имеющей истинное покрытие от 2,32 до 8,22 кв.мм. Лопастей пластинки округлой, овальной или иной формы, неодинаковые по размеру, в количестве от 2 до 7. Длина лопастей — от 0,52 до 0,75 мм, ширина — от 0,5 до 1,1 мм. Толщина слоевища — от 94 до 129 мкм. Ризин — до 4. В данном онтогенетическом состоянии прекращается рост в толщину.

8. ВИРГИНИЛЬНОЕ 2. Слоевище в виде пластинки правильной округлой или овальной формы с истинным покрытием от 40 до 103 кв. мм. Количество лопастей — от 10 до 20. Длина лопастей — от 1,25 до 2 мм, ширина — от 1,12 до 2,1 мм. Ризин — более 4.

9. МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ. Слоевище в виде пластинки правильной округлой или овальной формы с истинным покрытием от 51 до 259 кв. мм. Количество лопастей — от 14 до 22, их длина — от 1,87 до 2,5 мм, а ширина — от 2,07 до 3,5 мм. На верхней поверхности слоевища образуются апотеции, находящиеся, большей частью, в центре слоевища одиночно, в количестве до 40. Апотеции леканорового типа, сидячие, имеют диаметр от 0,27 до 0,44 мм и высотой от 0,14 до 0,32 мм. Одноцветный со слоевищем диск апотеция вогнутый, слабо выраженный. Соотношение слоевищного края апотеция и диска равно 1:2. Ризины хорошо выражены.

10. СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ. Слоевище правильной округлой формы, имеющее истинное покрытие от 352,5 до 840,2 кв. мм. Количество лопастей — от 22 до 30. В данном онтогенетическом состоянии для лопастей характерны максимальные размеры: длина — от 1,5 до 3,2 мм, ширина — от 2,12 до 4 мм. Большая часть апотециев имеет ножку, расположены скученно в центральной части слоевища, а также по периферии таллома в количестве до 300. Диаметр апотециев — от 0,84 до 1,86 мм, высота — от 0,45 до 0,62 мм. Более ярко окрашенный, чем слоевище, диск апотеция выпуклый или плоский. Соотношение слоевищного края и диска апотеция равно 1:9. Кроме ризин образуются ризоиды.

11. СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ. Слоевище округлой, овальной или неопределенной формы, имеющей истинное покрытие от 1131,5 до 2026,4 кв.мм. Центральная часть слоевища отмирает и отсутствует. Слоевище с лопастями в количестве от 30 до 53, имеющих длину от 1 до 2,25 мм и ширину от 1,6 до 4 мм. Длина и ширина лопастей уменьшается, но увеличивается их количество. Апотеции сходных по строению со средневозрастным онтогенетическим состоянием расположены по всей поверхности слоевища в количестве более 300. Диаметр апотециев — от 1,62 до 3,09 мм. Большая часть апотециев имеет выпуклый диск. Соотношение ширины слоевищного края и диска апотеция равно 1:16. Ризины и ризоиды хорошо выражены.

12. СУБСЕНИЛЬНОЕ. Слоевище распадается на отдельные части, каждая из которых некоторое время остается жизнеспособной. На неко-

торых лопастях может отсутствовать верхний коровый слой. Слоевище часто изменяет окраску на желто-коричневую или иную.

13. СЕНИЛЬНОЕ. Слоевище в виде небольших разрозненных участков, изменивших окраску на коричневую, белую, вызванную некротическими процессами.

В результате исследования онтогенеза этого лишайника выделено 4 периода и 13 онтогенетических состояний. При их выделении учитывались качественные морфологические и анатомические признаки, а также ряд количественных параметров.

Онтогенез лишайника ксантории настенной (*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.)

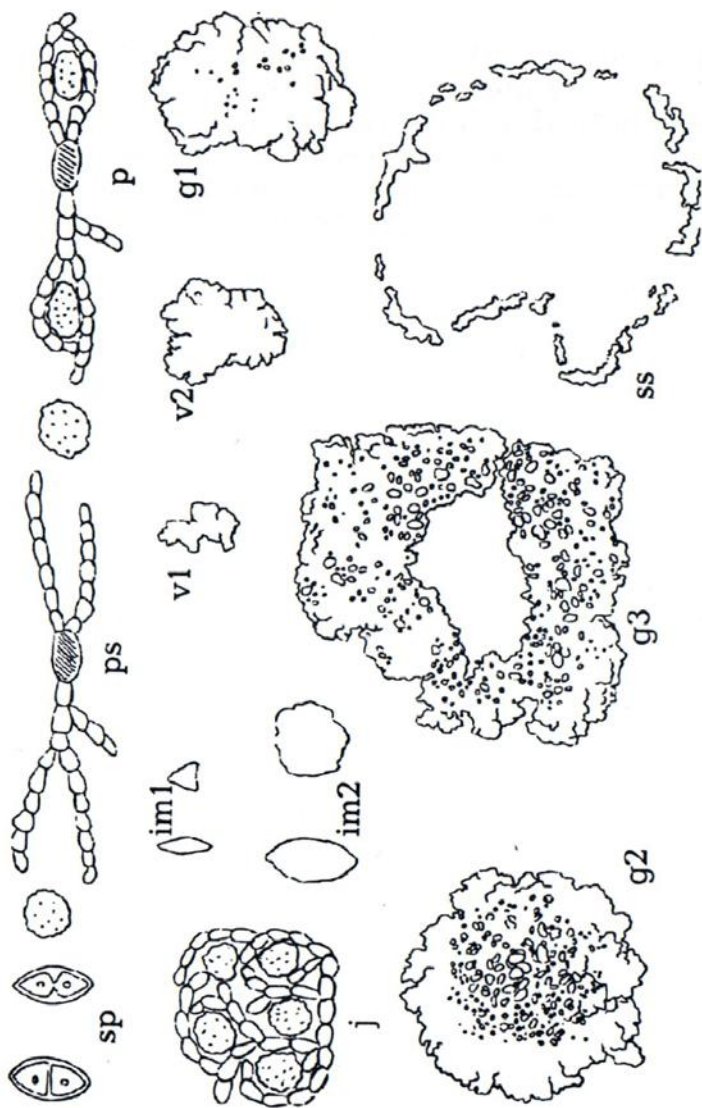


Рис. 34

SUMMARY

Considerable deterioration of the biosphere as a result of antropogenic factors will lead to the lowering of productivity of some phytocoenoses and herb layer on the whole to declining of floral variety, to deterioration of the herb resources and other economically valuable species. Extraordinary exploitation of wood and meadow ecosystems demands the development of the scientifically proved recommendations on protection and rational use of the plant resources, based on the knowledge of biology, adaptability possibilities of the organism and populational life of plants.

At the department of Botany, Ecology and Physiology of Plants of Mari State University there has been created an experimental laboratory on complex research of herbs in natural and artificial coenoses, that has been working for several years.

By the description of ontogenesis the conception of discrete ontogenesis description by T.A. Rabotnov (1964) and A.A. Uranov (1975) was used, and further developed in their disciples' transactions. By the present time data on the ontogenesis of more than 400 plants have been collected in the series of publications at the Mari State University and the Moscow State Pedagogical University named after Lenin ("Diagnoses and clues of ontogenetic conditions", Parts 1-5, Moscow, MSPI named after V.U. Lenin, 1980, 1983, 1987, 1989).

Unlike the previous publications the published atlas of herb ontogenesis concentrates the description of complete ontogenesis of 33 herb species, relevant to 17 life forms, and 1 lichen species in one edition and the descriptions of 16 species have not been published earlier. Besides, the valuable and new point is the detailed description of latent ontogenetic period (seeds, non-dehisced fruit). All ontogenetic conditions of the other periods of ontogenesis - pregenerative, generative and postgenerative - are also presented by scientific pictures, which can be used for comparison of the collected samples with the pictures of different stages of plant ontogenesis of various biomorphs. It will give the opportunity to make a description for ontogenetic conditions of still unstudied from that point of view species.

Besides macromorphological and morphometrical characters of ontogenetic conditions, a number of physiological and biochemical parameters were investigated, which also mark different ontogenesis stages of many herbs. It was shown that every age condition of the studied species is characterized by a definite level of the physiological and biochemical status. In every article the authors give information about areal and populations where coenopopulations of the studied species can be found, give general morphological characteristics and recommendations for collecting herbs in different stages of ontogenesis.

The atlas is for botanists, ecologists, resource investigators, botany garden and national park staff, reserves for specialists on introduction and cultivating herbs, biology teachers and students. The atlas material can be used in general and special courses in Ecology, Morphology, Herb Biology, at schools with specialized teaching of Biology, in ecological camps and school forestries.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов Н.В. Конспект флоры республики Марий Эл.-Йошкар-Ола: МарГУ, 1995.-192с.

Ареалы деревьев и кустарников СССР. - Л.: Наука, 1986.-Т.3.-180с.

Артищенко З.Т. Амариллисовые СССР: Дис...д-ра биол. наук.-Л.,1967.

Артищенко З.Т. Критический обзор рода *Galanthus L.*// Ботан. журн.-1966.-Т.51, №10.

Артищенко З.Т. К систематике рода *Galanthus L.* //Ботан. журн.- 1965.-Т.50, №10.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. - М., 1976. - С. 119-327.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. - М., 1983. - С.252.

Атлас лекарственных растений СССР. -М.: Гос. изд-во мед.литер.,1962.-С.264-265.

Баранова Л.И., Алексеева В.А. Лесная аптека. В мире лекарственных растений.- Харьков, 1991.-192 с.

Библиотечка лекарственных растений. 400 лекарственных растений.-СПб.:АО Дорваль, 1992.-Т.1.-С.224-226.

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология: особи, популяции и сообщества: В 2-х кн.- М.:Мир,1989.-К.1.-667с.

Биологическая флора Московской области: В 12-и т.. - М., 1974 - 1996. - Т.1-12.

Ботаника, морфология и анатомия растений / Л.Е. Васильев, Н.С. Воронин, Н.Г., Еленевский и др. - М.: Просвещение, 1988.-480 с.

Борзова З.А. Введение в культуру кровохлебки// Бюл. ЦСБС СО АН СССР.- Новосибирск, 1947.-Вып.1.-С.19-25.

Бородин И.П. Краткий учебник ботаники.- 8-е изд., перераб. СПб.: Издание А.Ф. Девриена, 1904. - 426 с.

Былова А.М. Василек шероховатый//Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений.-М., 1983.-Ч.Ш.-С.70-76.

Былова А.М., Грошева Н.П. Морфологическая и физиолого-биохимическая характеристика возрастных состояний у *Libanotis intermedia* Rupr. // Ботан. журн.- 1973.- Т. 58, № 10. - С. 1314-1356.

Былова А.М., Тихомиров В.Н. Жабрица порезниковая// Биологическая флора Московской области.-М., 1978.-Вып.4.-С.152-166.

Варминг Е. Основы ботаники. -М., 1897-1898.-Ч.1.

Васильченко И.Т. Всходы деревьев и кустарников: Определитель.- М.; Л.: АН СССР, 1960.- С. 243-246.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Волчье лыко обыкновенное //Биол. флора Московской области.- М.: Изд-во МГУ, 1974. - Т. 1.С. 124-130.

Викторов Д.П., Раскатов П.Б. Анатомо-физиологические исследования семян и плодов ясеня обыкновенного и ясеня пушистого // Науч.зап. Воронеж. лесотех. ин-та.- Воронеж,1960.-Т.21.-С.85-101.

Виноградов Б.В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов.- М.: Высш. шк., 1964.- 327с.

Воробьев Б.Л. Травник: Рецепты народной медицины.-М,1996.

Воронин Н.С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. - М.: Просвещение, 1972. - 160 с.

Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций//Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев.-М., 1987.-С.7-23.

Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. -1978. - № 4.- С. 555-562.

Воронцова Л.И. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. - М., 1967. - С. 132-145.

Ганич Н.Ю. Онтогенез *Cichorium inthibus L.*//Вопросы онтогенеза растений. - Йошкар-Ола, 1988. - С. 15-23.

Гатцук Л.Е., Ермакова И.М. Общие представления о жизненном состоянии особей ценопопуляций//Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев.-М., 1987.-С.3-7.

Гладкова В.Н. Семейство розовые или розоцветные(Rosaceae)//Жизнь растений.-М., 1981.-Т.5(2).-С.175-187.

Глотов Н.В., Арнаутова Г.И. Полиморфизм по окраске цветка в природных популяциях *Primula sibthorpii Hoffm.*// Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана.-Махачкала,1981. - С.90-93.

Глотов Н.В. О генетической гетерогенности природных популяций. Количественные признаки //Экология.- 1983.- № 1.- С. 3-10.

Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян.- М.: Наука, 1990.- 208 с.

Гогина Е.Е. Род Чабрец (тимьян) - *Thymus L.*// Биологическая флора Московской области / Под ред. Т.А.Работнова.- М.,1975.Вып.2.- С.137.

Голубкова Н.С. Практическое использование лишайников//Жизнь растений: 6 т.- М., 1977.-Т.3. - С. 467-470.

Голубкова Н.С., Бязров Л.Г. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии //Бот. журн. - 1989. - Т.74. № 6. - С. 794-803.

Гольшенков П.П. Лекарственные растения и их использование / Под общ. ред. Г.С.Назарова.- 3-е изд., перераб. и доп. -Саранск, 1971.-376с.

Горбунов Ю.Н. Валерианы флоры СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.- М., 1992.- 18 с.

Гордягин А.А. Растительность Татарской республики // Географическое описание Татарской республики: Природа края. - Казань, 1921.-Ч.1. - С. 143-222.

Государственная фармакопея СССР. - 10-е изд. - М.: Медгиз, 1968.- 1024 с.

Гоцуляк В.Д. Корневые системы раннего и позднего дуба, обыкновенного ясеня и сибирской лиственницы на оподзоленных почвах//Тр. / Ин-та леса АН УССР.- Киев, 1952.- Вып.2.

Григорьева Н.М., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений// Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения.- М., 1977.- С. 20-36.

Гроссгейм А.А. Флора Кавказа.-Баку,1940.-Т.II.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С. Дикорастущие полезные растения.- М.:МГУ,1987.-160с.

Губанов И.А. Лекарственные растения: Справочник.- М.: МГУ, 1993.-272с.

Гурский А.В. Корневые системы древесных пород на степных и пустынных почвах//Докл. ВАСХНИЛ.-1939.- №5-6.

Гупало П.И. Возрастные изменения и их значение в растениеводстве.- М.: Наука, 1969. - 252 с.

Данилов М.Д. Растительность Марийской АССР. - Йошкар-Ола, 1956. - 196 с.

Демин А.П. Влияние удобрений на морфологическую структуру подземных органов некоторых луговых растений //Бюл. МОИП, отд. биол.- 1969.-Т.74, вып.6.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. -М.: МГПИ, 1980.- Ч. 1.- 110 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. -М.: МГПИ, 1983а. - Ч. 2.- 96 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. -М.: МГПИ, 1983б. - Ч. 3.- 80 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды. - М.: МГПИ, 1987. - 80 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. - М.:МГПИ, 1989.-106с.

Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногорье / Малиновский К.А., Царик И.В., Коржанский Я.В. и др. - Киев: Наукова думка, 1984.- 208 с.

Доброхотов В.Н. Семена сорных растений. - М.: Сельхозиздат, 1961. - 414 с.

Ермакова И.М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. - С. 92-105.

Ермакова И.М. Кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. - М., 1983. - С. 47-51.

Ермакова И.М. Экологическая, географическая и погодичная изменчивость возрастных состояний луговой овсяницы // Бюл. МОИП, отд. биол, 1984.- Т.89, вып.1.-С.94-104.

Ермакова И.М. Метод многобальной оценки жизненности особей и его применение для характеристики ценопопуляции: Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. - М.: МГПИ им. В.И.Ленина. - 1987. С.24-36.

Ермакова И.М. Поведение кровохлебки лекарственной на лугу и в посеве // Бюл. МОИП, отд. биол.-1994.- Т. 99, вып.1.-С.67-79.

Ермакова И.М., Зайцева Т.А. Кровохлебка лекарственная // Биологическая флора Московской обл.-М.,1993.-Вып.9,ч.2.-С.39-70.

Желонкина Е.Е. Особенности онтогенеза и динамика возрастной структуры ценопопуляций *Plantago major* ssp. *major* и *Plantago major* ssp. *pleiosperma*: Дипломная работа/МарГУ; каф. ботаники, экологии и физиологии растений.-Йошкар-Ола, 1996.- 88с.

Жизнь растений: Цветковые растения. - М.: Просвещение, 1980.-Т.5, ч.1. - 430 с.

Жизнь растений: В 6-и т. / Гл.ред. А.Л. Тактаджян. - М.: Просвещение, 1981. - Т.5, ч 2. Цветковые растения. - 512с.

Жукова Л.А. Луговик извилистый // Биологическая флора Московской области. - М., 1979. - Т. 5. - С. 46-57.

Жукова Л.А. Душистый колосок (*Anthoxantum odoratum* L.)// Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений.-М., 1980а.-Ч.1.-С.14-18.

Жукова Л.А. Пырей ползучий (*Agropyron repens* (L.) P.V.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. - М., 1980б. - Ч. 1. - С. 99-106.

Жукова Л.А. Лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* L.)// Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. - М., 1983а. - Ч. 2. - С. 51-55.

Жукова Л.А. Подорожники // Биологическая флора Московской области.- М., 1983б. - Т. 7. - С. 188-209.

Жукова Л.А. Подорожник большой (*Plantago major* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. - М., 1983в. - Ч. 3. - С. 39-42.

Жукова Л.А. Подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983г. - Ч. 3. - С. 42-46.

Жукова Л.А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. - 1983д.- Т. 44, № 3. - С. 361-374.

Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Журн.общ. биологии. - 1986. - № 1. - С. 104-114.

Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений.- Киев, 1987а. - С. 9-19.

Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений: Дис. ... д-ра биол. наук.- М., 1987б.- Т.2.- С. 462-648.

Жукова Л.А. Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений // Вопр. онтогенеза растений. - Йошкар-Ола, 1988. С.13-14.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. - Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. - 224с.

Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П. Морфологические и физиологические особенности онтогенеза календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) в посевах разной плотности//Экология.-1996.- №2.-С.104-110.

Жукова Л.А., Ермакова И.М. Изменение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. - М.,1967.- С. 114-131.

Жукова Л.А., Ермакова И.М. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агроценозах // Динамика ценопопуляций. - М., 1985. - С. 110-125.

Жукова Л.А., Илющечкина Н.В. Онтогенез валерианы лекарственной // Изучение проблем популяционной экологии растений: Отчет о НИР (промежут.) / МарГУ, ПНИЛ-1; Руководитель Жукова Л.А.- № ГР 01910056055; Инв. № 02930004241.- Йошкар-Ола, 1992.- С.19-21.

Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол.- 1990.- Т. 51, № 4.- С. 450-461.

Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок //Биол. науки.- 1991.- № 8.- С. 51-66.

Жукова Л.А., Шейпак О.А. Влияние гербицидов на возрастной состав ценопопуляций подорожника большого // Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях. - М., 1985.- С. 3-25.

Забаровский Е.П., Варасова Н.Н. Биология прорастания семян ясеня обыкновенного и условия подготовки их к посеву // Сб. работ по лесному хозяйству / Ленингр. ин-та лесного х-ва.-Л., 1959.-Вып.3.-С.76-110.

Зайцева Т.А. Географическая изменчивость этапов онтогенеза. Рекомендации // Онтогенез высших цветковых растений. Киев, 1989.- С.42-45.

Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraginus excelsior* L.)//Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций.-М., 1968.-С.81-102.

Заугольнова Л.Б. Ясень обыкновенный //Биологическая флора Московской области.- М., 1974.-Вып.1.-С.142-159.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. - М., 1988. - С. 24-59.

Заугольнова Л.Б., Михайлова Т.Д., Просвирнина Е.А. Неоднородность особей в пределах ценопопуляций по некоторым признакам экобиоморфы// Ценопопуляции растений.-М.,1976.-С.61-70.

Заугольнова Л.Б, Сугоркина Н.С., Щербакова Е.Г. Жизненные формы и популяционное поведение многолетних травянистых растений //Экология популяций: Сб. науч. ст. - М., 1991. - С. 5-21.

Золотницкая С.Я., Авакян А.А. Атлас и определитель семян лекарственных растений.- Ереван,1950.-114с.

Иванова Р.Г. Дикорастущие съедобные растения Татарии. - Казань: Тат.кн. изд-во, 1988а. - 199 с.

Иванова Р.Г. Справочник по флоре Татарии.- Казань : Тат. кн. изд-во, 1988б.- 304с.

Иванова Р.Р. Влияние жидкого экстракта колючника на экспериментальное воспаление // Фармакологическая регуляция регенераторных процессов в эксперименте и в клинике.-Горький, 1978.-С.138-140.

Иванова Р.Р. Влияние сухого и жидкого экстракта колючника Биберштейна на восстановление работоспособности и мышечной силы животных при больших физических нагрузках // Фармакология ренеративной регенерации.-Горький, 1976.-Вып.3 -С.148-150.

Изменчивость состава флавоноидных пигментов некоторых видов примулы из природных популяций Дагестана /Арнаутова Г.И., Ратькин А.В., Евдокимова Л.И., Андреев В.С. // Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана.-Махачкала, 1981. - С. 81-89.

Истомина И.А., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников// Бюл.МОИП; Отд. биол.-1991.Т.96, вып.4.-С.68-78.

Истомина И.И. Эколого-демографическая характеристика синузии кустарников //Восточноевропейские широколиственные леса. - М., 1994.-С.144-170.

Йорданов Д., Николов П., Бойчинов А. Фитотерапия. - София: Медицина и физкультура, 1969. - 325 с.

Казаков И.В., Кичина В.В. Малина.- М., 1985.

Казаков И.В. Малина и ежевика.- М., 1994.

Камаева А.А., Золотарева Т.Л. Влияние жидкого экстракта колючника Биберштейна на ЭКГ здоровых людей при норме и при физических нагрузках // Фармакологическая регуляция регенераторных процессов в эксперименте и клинике.- Йошкар-Ола, 1981. - С.240-241.

Карпов В.Г. Механизмы взаимодействия растений в биогеоценозах тайги. -Л., 1969.

Коровин О.А., Цапро Т.В. Морфогенез вегетативных органов земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) в первый год жизни растений // Изв. Тимирязев. с.-х. акад. - 1993.- Вып.2.- С.146-157.

Корсмо Э. Сорные растения современного земледелия.- М.:Сельхозгиз,1933.- 416с.

Котт С.А. Справочное пособие по борьбе с сорными растениями.-М.,1961.-278с.

Кравцова Т.И. Особенности формирования розеточного побега *Valeriana officinalis* // Растит. ресурсы. - 1984. - Т. 20, № 4.С. 535-544.

Кузнецова М.А. Лекарственное растительное сырье и препараты.-М.: Высш.шк,1987.- 191с.

Кухальская Н.П., Варламова В.А., Молодцова Р.Н. Биолого-морфологические особенности валерианы лекарственной (*Valeriana officinallis* L.) в культуре в условиях Мордовской АССР // Экология растений.- Саранск, 1981. - С. 59-65.

Ларькина Т.П. Влияние освещенности на содержание аскорбиновой кислоты в плодах и листьях земляники лесной // Вопр. эколог. физиологии растений.- Пермь, 1982. - С. 51- 53.

Левин Г.Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция // Бот. журн.- 1963. - Т. 48, № 7. - С. 1039-1059.

Левин Г.Г. Индивидуальность и жизненные циклы растений// Бот. журн.-1964.-Т.49, №2.- С.272-280.

Левина Р.Е. Морфология и типы плодов: Учеб. пособие для студентов.- Ульяновск,1974.-32 с.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: Обзор проблемы. - М.: Наука, 1981. - 96 с.

Левина Р.В. Морфология и экология семян.-Л., 1987.-160с.

Левченко М.Ф. Жизненный цикл чистотела *Cheledonium majus* // Ботан.журн. - 1974. - Т. 59, № 1. - С. 82-96.

Лекарственные растения / Под ред. Н.Н.Гринкевича.- М.: Высш. шк., 1991.- 398 с.

Лекарственные растения: Растения-целители / Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Шупинская М.Д., Яценко-Хмелевский А.А.- М.: Высш. шк., 1975.

Леньков П.В. Семена кормовых трав.-М.:Новый агроном, 1928.143 с.

Лескова Е.С. Биологические особенности кровохлебки лекарственной//Агробиология.- 1964.- № 2.-С.309-310.

Лозино-Лозинская А.С. Первоцветы в декоративном садоводстве // Тр./ Бот.ин-та им.Комарова АН СССР.-М., 1953.-Сер.VI, вып.3.С.205-212.

Любименко В.Н., Вульф Е.Г. Ранние весенние растения: Пособие для руководителей экскурсий и экскурсантов.- М.;Л.: Госиздат, 1926.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., перераб. и доп. - Л.: Колос, 1964. - 880 с.

Мазуренко М.Ф., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников.- М., 1977.

Майсурия Н.А., Атабекова А.И. Определитель семян и плодов сорных растений. - 2-е изд., перераб и доп. - М.: Колос, 1978. 288 с.

Марков М.В. Популяционная биология растений: Учебно-метод. пособ. - Казань: Изд-во КГУ, 1986. - 112 с.

Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяции тимофеевки луговой и тимофеевки степной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1975. - 25 с.

Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине.-М.: Нива России, 1992.- 477с.

Машковский Н.Д. Лекарственные средства: Пособие для врачей. М.: Медицина, 1988.- Т.1.-222с.

Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты.-М.: Изд-во МГУ, 1992.-С.362.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе.- М., 1931. - 455 с.

Мочалов В.В. и др. Малина: Библиотечка садовода.- Новосибирск, 1974.

Нейштадт М.И. Определитель растений. - М.: Просвещение.1963. - 640 с.

Никитин А.А., Панкова И.А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. - Л.: Наука, 1982. - С.724-728.

Новиков А.Л. Определитель деревьев и кустарников в безлистном состоянии: Учеб. пособие для лесохозяйственных и биол. фак. -Минск: Высш. шк., 1965. - 407 с.

Носаль М.А., Носаль И.М. Лекарственные растения и способы их применения в народе. - М.: Профиздат, 1993. - 276 с.

Нуралиев Ю.Н. Лекарственные растения. Целебные свойства фруктов и овощей. - Горький, 1991. - 288 с.

Нухимовский Е.Л., Семенихин И.Д., Шугаева Е.В. Биоморфология и эмбриогенез *Valeriana officinallis* L. в условиях выращивания (Московская область) // Растительные ресурсы.- 1967.- Т.25, № 1.С.16-32.

Окснер А.Н. Морфология, систематика и географическое распространение: Определитель лишайников СССР. -Л.: Наука, 1974.-Вып.2.-284с.

- Определитель всходов сорных растений.** - Л.:Колос, 1965.- 431с.
- Орищенко Н.Д.** К онтогенезу кровохлебки лекарственной при интродукции в Западной Сибири // Вопр.лекарственного растениеводства.-М., 1980 (1981).-С. 148-154.
- Орлов Б.И., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К.** Ядовитые животные и растения СССР. - М.:Высш.шк., 1990.-272с.
- Павлова Л.Е.** Морфолого-анатомическое исследование двух линий диплоидной *Fragaria vesca* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук/ Ленингр. гос. ун-т. - Л., 1969. - 15 с.
- Павлова Н.М.** О мелких систематических единицах сборного вида *Plantago major* L. в окрестностях старого Петергофа// Журн. Русск. ботан. о-ва.-1923.- №8.-С.87-110.
- Паленова М.М.** Эколого-генетический подход к исследованию искусственной популяции клевера ползучего // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. - Йошкар-Ола, 1991. - С. 90.
- Паленова М.М.** Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1993.- 16 с.
- Пастушенков Л.В., Пастушенков А.Л., Пастушенков В.Л.** Лекарственные растения используемые в народной медицине и в быту. Л.:Лениздат, 1990. - 384 с.
- Петухова Л.В.** Сравнительно-морфологическое исследование жизненных форм некоторых моноподиально розеточных растений сем. Rosaceae: Дис. ... канд.биол.наук.-М.,1980.
- Петухова Л.В.** Анатомические особенности в онтогенезе *Sanguisorba officinalis* // Экологии и физиология растений. - Калинин, 1975. - Ч.2.
- Петухова Л.В.** Онтогенез и жизненная форма кровохлебки лекарственной // Флора и растительность южной тайги.-Калинин, 1988.-С. 17-25.
- Пигулевская Т.К.** Онтогенетические изменения функционирования фотосинтетического аппарата овса трех сортов // Популяции растений: Принципы организации и проблемы охраны природы. - Йошкар-Ола, 1991. - С. 45-46.
- Пигулевская Т.К., Скочилова Е.А.** Изменения некоторых фотосинтетических показателей в онтогенезе чистотела большого в популяционных локусах разной плотности и освещенности. -М.,1995.-Деп. в ВИНТИ 16.08.95, № 2461В95.
- Плавильщиков Н.Н.** Юным любителям природы.-М.:Молодая гвардия, 1955.-316с.
- Подымов А.И., Суслов Ю.Д.** Лекарственные растения Марийской АССР. - Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1990. - 188 с.
- Пособие по систематике цветковых растений** / Вехов В.Н., Лотова Л.И., Сладков А.Н., Филин В.Р.- М.: Изд-во МГУ, 1974.- 120 с.
- Пошкурлат А.П.** Строение и развитие дерновин чия // Уч. зап/ МГПИ им. В.И.Ленина. - М.,1941.- Т. 30, вып. 1.- С. 101-151.

Почему растения лечат /Ловкова М.А., Робинович А.М., Пономарева С.М. и др. - М.: Наука, 1990. - 256 с.

Программы и методические подходы популяционного мониторинга у растений /Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г. и др. // Биол.науки.- 1989.- №12.-С.65-75.

Пятницкий С.С. Естественное семенное возобновление в Чугуево-Бабчанской дубраве //Тр. Чугуево-Бабчанской пристепной опыт. станции.-1933.-Вып.1.

Работнов Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа //Ботан. журн.- 1945.- Т. 30, № 4.- С. 167-177.

Работнов Т.А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций//Науч. - метод. зап./ Гл.упр.по заповедникам РСФСР.-1949.Вып.12.-С. 41-48.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. - М.; Л., 1950а. - Вып. 1.С. 465-483.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М.; Л., 1950б.- Вып. 6.- С. 77-204.

Работнов Т.А. Луговедение.- М., 1974.- 384 с.

Растения тибетской медицины. Опыт фармакогностического использования / Баторова С.М., Яковлев Г.П. Николаев С.М., Самбуева З.Г.- Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1989. - 159 с.

Растительные ресурсы СССР /Под ред. П.Д.Соколова.-Л.: Наука,1988.-357с.

Растительные ресурсы СССР /Под ред. П.Д.Соколова.-СПб.: Наука,1993.-Т.7.-352с.

Решетникова А.В., Семчинская Е.И. Лечение растениями.-Киев: Феникс, 1993, 351с.

Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. - М.: Наука, 1973.

Сабинин Д.А. Физиология развития растений. - М.: АН СССР, 1963.-196 с.

Савоськин И.П. Об алкалоидах *Galanthus wogonowii* // Журн. общей химии.-1955.-Т.25,вып.5.

Сакс К.А. Корневая система ясеня//Тр./ ин-та лесохоз. проблем.- 1953.-Вып.7.

Сельскохозяйственный энциклопедический словарь. -М.:Сов. энциклопедия,1989.-656с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений.- М.: Наука, 1952а. - 352 с.

Серебряков И.Г. Морфогенез вегетативных органов высших растений.- М.: Наука, 1952б. - 319 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. - М.: Высш. шк., 1962. - 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника.- М.; Л., 1964. - Т. 3. - С. 164- 205.

Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников// Бюл. МОИП, отд. биол.1965.-Т.70, вып.1. - С.67-81.

Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. - М.: Наука, 1971. - 359 с.

Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. - М., 1972.-Т. 1. - С. 84-169.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Тр. / МОИП. - М., 1981. - Т. 56.-С. 161-179.

Синькова Г.М. Виды подрода *Ideobatus* Focke рода *Rubus* L. флоры СССР и их значение для культуры малины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Л., 1972.

Скрипчинский В.В. Эволюция онтогенеза растений. - М.: Наука, 1977. -84 с.

Смелов С.П. Биологические основы луговодства. - М.: Сельхозгиз, 1947. - 232 с.

Смирнова О.В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa*) и сытны обыкновенной (*Aegoropidium podagraria*) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений.- М., 1967.- С. 100-113.

Смирнова О.В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросами самоподдержания популяций // Возрастной состав популяции цветковых растений в связи с их онтогенезом.-М.,1974.- С.168-195.

Смирнова О.В. Медуница неясная//Биологическая флора Московской области.- М.,1978.-С.179-191.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. - М.: Наука, 1987. - 207 с.

Смирнова О.В., Торопова Н.А. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений в связи с их онтогенезом.-М.: МГПИ, 1974. - С. 56-59.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. - 1984. - Т. 45, № 2. - С. 216-225.

Смирнова С.А., Каден Н.Н. Семейство Plantaginaceae Lindl. - Подорожниковые // Уч. зап. Ботаника / Под ред. Н.Н.Кадена.М., 1971.-Т.292,вып.5.- С.35-46.

Снаговская М.С. Возрастные состояния желтой люцерны // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина (химия, ботаника, зоология и гистология). - М., 1965. - №212. - С. 46-57.

Солдатов А.Г. Корневая система древесных пород.-Киев: Госсельхозиздат. УССР, 1955.-104 с.

Соколова Н.П. Эволюция жизненных форм в роде *Rubus* L.: Автореф.дис. ... д-ра биол. наук.- М., 1974.

Справочник по лекарственным растениям / Задорожный А.М., Кошкин А.Г., Соколов С.Я. и др. -М.: Лесн.пром-ть, 1992.- 344с.

Строчкова А.В., Шаfranова Л.М., Шорина Н.И. Учебно-методическое пособие к курсу общей ботаники. - М.: Просвещение, 1979. 96с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции.-М.:Наука,1969.-301с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции.- М.:Наука,1973.-277с.

Травянистые растения СССР / Алексеев Ю.Е., Вехов В.Н., Гапочка Г.П. и др. - М.: Мысль, 1971. - Т.1. - 462 с.

Трасс Х.Х. Семейство Телошистовые (Teloschistaceae) 2 0//Жизнь растений: В 6-и т. /Под ред. Голлербаха М.М. - М., 1977. - Т.3.С. 462-463

Тробен М. Возвращаемся к природе// Природная медицина.-Минск,1994.-С.289-414.

Трофимов Т.Т. Вегетативное размножение хохлатки Галлера (плотной) (*Coridalis halleri* Wild.)//Бюлл. МОИП, отд. биол.1952.- Т.57, вып. 3.

Турова А., Сапожникова Э. О пользе малины //Наука и жизнь. -1990. №8.- С. 83-85.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. Биол.- 1960.-Т. 65, вып. 3. - С. 77-92.

Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. - М., 1967. - С. 3-8.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки.1975.- № 2.- С. 7-34.

Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений.- Л.:Наука, 1979.-293с.

Федоров Ю. Малина //Сельские зори.- 1991.- №9.- С.39.

Фисюнов А.В. Сорные растения. - М.: Колос, 1984.- 320 с.

Флора Северного Края. - Архангельск: Северное краевое изд-во, 1036.-406с.

Флора северо-востока европейской части СССР /Под ред. А.И.Толмачева.- Л.: Наука,1977.-Т.4.-312с.

Флора СССР. -Л.:АН СССР,1934.-Т.2.-778с.

Флора СССР. -М.;Л.: АН СССР, 1937.-Т.VII.-792с.

Флора СССР. -М.;Л.: АН СССР, 1949.-Т.XVIII.

Флора СССР. -М.;Л.: АН СССР, 1958.-Т.XXIII.

Флора СССР. -М.;Л.: Наука.- Т.29. -1964. - 796 с.

Хозяинова Н.В. Всхожесть и характер прорастания семян кровохлебки лекарственной в зависимости от сроков хранения // Актуальные вопросы теоретической и клинической медицины.-Тюмень, 1983.- С. 121-122.

Хозяинова Н.В. К методике определения семян кровохлебки лекарственной *Sanguisorba officinalis* в почвах лугов Тюменской области // Молодые исследователи и практики - развитию сельского хозяйства Тюменской области.-Тюмень, 1987.-С. 47-48.

Хозяинова Н.В. Морфолого-биологические особенности *Sanguisorba officinalis* L.(Rosaceae)//Дис. ... канд.биол.наук.-М., 1989.

Хржановский В.Г., Соколова Н.П. Органогенез вегетативных органов кровохлебки //Докл. ТСХА. - 1962. - Вып. 77.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура.- М.: Наука, 1976. - 216 с.

Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. - М.: Наука, 1977. - 183 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии / Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. - М.: Наука, 1988. - 236 с.

Шафеев Н.Г. О взаимоотношениях розеточных листьев и придаточных корней в онтогенезе растений валерианы//Бот. журн.-1964.Т.49, №9.-С.1322-1324.

Шестакова Э.В. Тмин обыкновенный // Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Отчет о НИР; № ГР 01910056055. - Йошкар-Ола, 1991.-С.13-15.

Шик М.М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы // Учен. зап./ МГПИ им. В.И.Ленина.-М., 1953.-Т.73, вып.2.С.159-205.

Шустов В.С. К истории установления восточной границы ясеня обыкновенного//Уч. зап./ Ульянов. пед. ин-та.- Ульяновск, 1971.Т.21, Вып.6.-С.47-54.

Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол.-1978.-Т. 83, Вып.2.С. 129-138.

Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. / Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзулина С.Я., Балахонов С.В., Максименко О.Е., Глов Н.В. // Экология.-1996.- №6.-С.445-453.

Эмбриология растений: Использование в генетике, селекции, биотехнологии: В 2-х т. / Пер. с англ.; Под ред. И.П.Ермакова. М.: Агропромиздат,1990.-Т.2.-463 с.

Andreas C.H. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherland.1. Introduction // Acta Bot. Neerlandica.- 1954.- Vol. 3,4.-p. 446-453.

Bersilon G. Organisation et structure du tubercule de *Corydalis solida* Sw. // Compt. Rend. Acad. (Paris), 1958.-t.246, 118.

Dalmanth P. The effect of new cultivation practices on the yield, growth and health status of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) in Finland // Ann. Agric. Fennicae.-1991.- Vol.30, 4.- P. 422-437.

- Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A.** Age states of plants of various growth forms: a review // J. Ecol.- 1980.- Vol. 68, 14.- P.675-696.
- Goebel K.** Organographie der Pflanzen. - Jena, 1913.- Bd.1.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R.** Comparative plant ecology. L. 1988.
- Harper J.L.** A Darwinian approach to plant ecology // J.Ecol.- 1967. - Vol.55, 12. - P. 247-270.
- Harper J.L.** Population biology of plants. - Acad. Press. New-York; London, 1977.- 892 p.
- Irmisch T.** Über einige Fumariaceen. // Abh. Naturf. Ges. Halle, 1862.-Bd.6.
- Jost L. Die Erneuerungswiese von *Corydalis solida* Sw. // Bot. Ztsch., 1890.-Bd.86.
- Lyr H., Hoffman G., Engel W.** Über den Einfluss unterschiedlicher Beschattung auf die Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbaume. Mitt.II. // Flora,1965.-Bd.155, 12.
- Marsden-Jones E.M.** *Ranunculus ficaria* Linn.: life history and pollination // J. Linn. Soc., 1935.-Vol.50, 1333.-P.39-55.
- Metcalf C.R.** The sexual reproduction of *Ranunculus ficaria* // Ann. Bot., 1939.-N.S. Vol.111, 19.-P.91-104.
- Michalet E.** Sur le development et la vegetation des *Corydalis solida* Sw. et *C. cava* Schweigg et Koert. // Bull. Soc. Bot. Fr., 1859.-Vol.6.
- Milton W.E.** The yeilds of ribwort plantain when sown in pure plots and with grasses and clover species // Weisch. Ag ric., 1943.- 117.
- Molgaard P.** *Plantago major* ssp.major and ssp.pleiosperma. Morphology, biology and ecology in Denmark // Bot. Tidsskrift, 1976. - Vol.71, 11. - P.31-56.
- Nordborg G.** Studies in *Sanguisorba officinalis* L. // Bot.Notis. 1963. - Vol. 116, 12.- P. 267-288.
- Pilger R.** Plantaginaceae // Das Pflanzenreich. Engler A., Diels L. (eds.). Engelman: Leipzig,1937.- Bd.4, H.102.- S.269.
- Plantago: a multidisciplinary study** / Kuiper P.J.C., Bos M. (eds). - Berlin: Springer-Verlag, 1992.- 362 p.
- Ryberg M.** A morphological study of *Corydalis nobilis*, *C. cava*, *C. solida* and some allied species with special reference of their underground organs. // Acta Horty Berg.,1959.- Vol.19, 13.
- Silvertown J.W.** Introduction to plant ecology. L.; N.Y.,1982. 209p.
- The population structure of vegetation / Ed.J.White. Dordrecht: Boston; Lancaster, 1985. - Pt. III. - 666 p.
- Troll W.** Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin. 1937, - Bd.1; 1939. - Bd.2.

Van der Aart P.J.M. Demographic, genetic and ecophysiological variation in *Plantago major* and *P. lanceolata* in relation to vegetation type // The population structure of vegetation. Ed.J.White. Dordrecht: Boston, Lancaster, 1985.- P.441-462.

Van Dijk H. Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. 4. Ecotypic differentiation in *P. major* // Theor. Appl. Genet.-1989.- Vol.77.- P.749-759.

Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. - Praha, 1907.- Bd.2.

Wardle P. Biological flora of the British Isles. *Fraxinus excelsior* // J. Ecol.-1961.- Vol.49, 13.

Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J.Ecol. 1947. - Vol.35, 11. - P. 1-22.

Werner R.G. Une union singuliere dans le monde vegetal. // Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci.-1965.- 15.

Zhukova L.A., Vedernikova O.P. Structure of population of *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. at the area of the European part of Russia and the Ukraine // Материалы VI совещания "Вид и его продуктивность в ареале." - СПб.: Гидрометеоздат, 1993. - С.368-369.

Zhukova L.A., Vedernikova O.P., Kulakova E.G. Maximenko O.E., Denisova L.N. The age-structure of coenopopulation *Plantago major* L. at the area of European part of Russia // Там же. С.370-371.

СПИСОК ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	138
<i>Calendula officinalis</i> L.	69
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	77
<i>Carlina biebersteinii</i> Bernh. ex Hornem.	84
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	110
<i>Chelidonium majus</i> L.	89
<i>Cichorium intybus</i> L.	100
<i>Corydalis</i> L., секции <i>Pes-gallinaceus</i> Irmisch	142
<i>Daphne mezereum</i> L.	40
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	187
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	65
<i>Ficaria verna</i> Huds.	150
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	34
<i>Fragaria vesca</i> L.	196
<i>Galanthus woronowii</i> Los.	146
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	203
<i>Oenothera biennis</i> L.	81
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	105
<i>Plantago lanceolata</i> L.	174
<i>Plantago major</i> L.	118
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	133
<i>Potentilla anserina</i> L.	192
<i>Potentilla erecta</i> L.	155
<i>Primula sibthorpii</i> Hoffm.	178
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	168
<i>Rubus arcticus</i> L.	60
<i>Rubus idaeus</i> L.	48
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	160
<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch.	96
<i>Thymus serpyllum</i> L.	55
<i>Tussilago farfara</i> L.	183
<i>Valeriana officinalis</i> L.	115
<i>Viola tricolor</i> L.	74
<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.	210

СПИСОК РУССКИХ НАЗВАНИЙ

Бедренец-камнеломка	105
Валериана лекарственная	115
Василек шероховатый	110
Вербейник монетчатый (луговой чай)	203
Волчье лыко обыкновенный	40
Душистый колосок	138
Жабрица порезниковая	96
Желтушник левкойный	65
Земляника лесная	196
Календула лекарственная	69
Княженика	60
Колочник Биберштейна	84
Кровохлебка лекарственная	160
Ксантория настенная	210
Лапчатка гусиная	192
Лапчатка прямостоячая	155
Малина обыкновенная	48
Мать-и-мачеха	183
Медуница неясная	168
Ослинник двулетний	81
Пастушья сумка	77
Подорожник большой	118
Подорожник ланцетолистный	174
Подснежник Воронова	146
Примула Сибторпа	178
Пырей ползучий	187
Синюха голубая	133
Тимьян ползучий	55
Фиалка трехцветная	74
Хохлатка, секции <i>Pes-gallinaceus</i> Irmisch	142
Цикорий обыкновенный	100
Чистотел большой	89
Чистяк весенний	150
Ясень обыкновенный	34

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ. Жукова Л.А., Шестакова Э.В.	3
ДИАГНОЗЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ	28
СЕМЕНА И ПЛОДЫ. Королев С.Е., Жукова Л.А.	28
ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ	34
Деревья	34
1. Онтогенез ясеня обыкновенного (<i>Fraxinus excelsior</i> L.). За- угольнова Л.Б., Чистякова А.А.	34
Кустарники	40
2. Онтогенез волчьего лыка обыкновенного (<i>Daphne mezereum</i> L.). Балахонов С.В.	40
3. Онтогенез малины обыкновенной (<i>Rubus idaeus</i> L.). Давлет- шина Г.Т., Уланова Н.Г.	48
Кустарнички	55
4. Онтогенез тимьяна ползучего (<i>Thymus serpyllum</i> L.). Бого- любова И.А., Файзуллина С.Я.	55
ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ	60
Полукустарнички	60
5. Онтогенез княженики (<i>Rubus arcticus</i> L.). Жукова Л.А., Белова С.А.	60
ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ	65
Однолетники	65
6. Онтогенез желтушника левкойного (<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.). Закамская Е.С.	65
7. Онтогенез календулы лекарственной (<i>Calendula officinalis</i> L.). Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Лошкарьева Р.С., Мамаева Е.Л.	69
8. Онтогенез фиалки трехцветной (<i>Viola tricolor</i> L.). Ведерникова О.П., Османова Г.О.	74
9. Онтогенез пастушьей сумки (<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.). Ведерникова О.П.	77
Малолетники	81
10. Онтогенез ослинника двулетнего (<i>Oenothera biennis</i> L.). Ос- манова Г.О., Королев С.Е.	81
11. Онтогенез колючника Биберштейна (<i>Carlina biebersteinii</i> Bernh. ex Hornem.). Михеева Н.В., Ведерникова О.П.	84
12. Онтогенез чистотела большого (<i>Chelidonium majus</i> L.). Скоцило- ва Е.А., Жукова Л.А., Пигулевская Т.К.	89

Многолетники	96
Стержнекорневые	96
<i>Каудексовые одноглавые</i>	96
13. Онтогенез жабрицы порезниковой (<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch.). <i>Былова А.М.</i>	96
14. Онтогенез цикория обыкновенного (<i>Cichorium intybus</i> L.). <i>Файзуллина С.Я., Ганич Л.Ю., Мухамадьянова Г.И., Асапова Л.З.</i>	100
<i>Каудексовые многоглавые</i>	105
15. Онтогенез бедренца-камнеломки (<i>Pimpinella saxifraga</i> L.). <i>Жукова Л.А.</i>	105
16. Онтогенез василька шероховатого (<i>Centaurea scabiosa</i> L.). <i>Былова А.М.</i>	110
Кистекорневые	115
17. Онтогенез валерианы лекарственной (<i>Valeriana officinalis</i> L.). <i>Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В., Минина О.В., Теленкова Е.В.,</i> <i>Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А.</i>	115
18. Онтогенез подорожника большого (<i>Plantago major</i> L.). <i>Жукова Л.А., Глотов Н.В., Балахонов С.В., Ившин Н.В., Пигулевская Т.К.</i>	118
19. Онтогенез синюхи голубой (<i>Polemonium caeruleum</i> L.). <i>Илюшечкина Н.В., Микляева Т.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А.</i>	133
Дерновинные	138
<i>Рыхлодерновинные</i>	138
20. Онтогенез душистого колоска (<i>Anthoxantum odoratum</i> L.). <i>Жукова Л.А.</i>	138
Клубнеобразующие	142
21. Онтогенез рода хохлатка (<i>Corydalis</i> L., секция <i>Pesgallinaceus</i> Irmsch.). <i>Смирнова О.В., Черемушкина В.А.</i>	142
Луковичные	146
22. Онтогенез подснежника Воронова (<i>Galanthus woronowii</i> Los.). <i>Шорина Н.И.</i>	146
Корнеклубневые	150
23. Онтогенез чистяка весеннего (<i>Ficaria verna</i> Huds.). <i>Смирнова О.В., Торопова Н.А.</i>	150
Короткорневищные	155
24. Онтогенез лапчатки прямостоячей (<i>Potentilla erecta</i> L.). <i>Жукова Л.А.</i>	155
25. Онтогенез кровохлебки лекарственной (<i>Sanguisorba officinalis</i> L.). <i>Ермакова И.М.</i>	160

26. Онтогенез медуницы неясной (<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.). <i>Шестакова Э.В., Смоляк О.В., Егорова Н.А.</i>	168
27. Онтогенез подорожника ланцетолистного (<i>Plantago lanceolata</i> L.). <i>Жукова Л.А., Османова Г.О.</i>	174
28. Онтогенез примулы Сибторпа (<i>Primula sibthorpii</i> Hoffm.). <i>Ведерникова О.П., Арнаутова Н.И., Готов Н.В., Лисицин С.С.</i>	178
Длиннокорневищные	183
29. Онтогенез мать-и-мачехи (<i>Tussilago farfara</i> L.). <i>Жукова Л.А.</i>	183
30. Онтогенез пырея ползучего (<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski). <i>Жукова Л.А.</i>	187
Ползучие травы	192
<i>Наземно-столонообразующие</i>	192
31. Онтогенез лапчатки гусиной (<i>Potentilla anserina</i> L.). <i>Жукова Л.А.</i>	192
32. Онтогенез земляники лесной (<i>Fragaria vesca</i> L.). <i>Ведерникова О.П., Дубровная С.А.</i>	196
<i>Наземноползучие</i>	203
33. Онтогенез вербейника монетчатого (<i>Lysimachia nummularia</i> L.). <i>Паленова М.М.</i>	203
ЛИШАЙНИКИ	210
34. Онтогенез ксантории настенной (<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.). <i>Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А.</i>	210
SUMMARY	215
ЛИТЕРАТУРА	216
СПИСОК ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	232
СПИСОК РУССКИХ НАЗВАНИЙ	233

CONTENT

INTRODUCTION. <i>L.A.Zhukova, E.V.Shestakova</i>	3
DIAGNOSIS OF ONTOGENETIC HERB CONDITIONS	28
SEEDS AND FRUIT. <i>S.E.Korolyev, L.A.Zhukova</i>	28
ARBOREAL PLANTS	34
Trees	34
1. Ontogenesis of <i>Fraxinus excelsior</i> L. <i>L.B.Zaugolnova, A.A.Chistyakova</i>	34
Shrubs	40
2. Ontogenesis of <i>Daphne mezereum</i> L. <i>S.V.Balakhonov</i>	40
3. Ontogenesis of <i>Rubus idaeus</i> L. <i>G.T.Davletshina, N.G.Ulanova</i>	48
Undershubs	55
4. Ontogenesis of <i>Thymus serpyllum</i> L. <i>I.A.Bogolyubova, S.Ya.Faizullina</i>	55
ARBORESCENT PLANTS	60
Dwarfsemishrubs	60
5. Ontogenesis of <i>Rubus arcticus</i> L. <i>L.A.Zhukova, S.A.Belova</i>	60
HERBS	65
Annuals	65
6. Ontogenesis of <i>Erysimum cheiranthoides</i> L. <i>E.S.Zakamskaya</i>	65
7. Ontogenesis of <i>Calendula officinalis</i> L. <i>L.A.Zhukova, E.V.Shestakova, N.P.Grosheva, O.L.Voskresenskaya, R.S.Loshkarieva, E.L.Mamaeva</i>	69
8. Ontogenesis of <i>Viola tricolor</i> L. <i>O.P.Vedernikova, G.O.Osmanova</i>	74
9. Ontogenesis of <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik. <i>O.P.Vedernikova</i>	77
Subperennials	81
10. Ontogenesis of <i>Oenothera biennis</i> L. <i>G.O.Osmanova, S.E.Korolyev</i>	81
11. Ontogenesis of <i>Carlina biebersteinii</i> Bernh. ex Hornem. <i>N.V.Mikheeva, O.P.Vedernikova</i>	84
12. Ontogenesis of <i>Chelidonium majus</i> L. <i>E.A.Skochilova, L.A.Zhukova, T.K.Pigulevskaya</i>	89
Perennials	96
Rachis-Rooted	96
Caudex Single-rooted	96
13. Ontogenesis of <i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch. <i>A.M.Bylova</i>	96
14. Ontogenesis of <i>Cichorium intybus</i> L. <i>S.Ya.Faizullina, L.Yu.Ganich, G.I.Mukhamadyanova, L.Z.Asapova</i>	100
Caudex Poly-rooted	105

15. Ontogenesis of <i>Pimpinella saxifraga</i> L. <i>L.A.Zhukova</i>	105
16. Ontogenesis of <i>Centaurea scabiosa</i> L. <i>A.M.Bylova</i>	110
Cluster-Rooted	115
17. Ontogenesis of <i>Valeriana officinalis</i> L. <i>L.A.Zhukova</i> , <i>N.V.Ilyushechkina</i> , <i>O.V.Minina</i> , <i>E.V.Telenkova</i> , <i>N.P.Grosheva</i> , <i>O.L.Voskresenskaya</i> , <i>E.A.Alyabysheva</i>	115
18. Ontogenesis of <i>Plantago major</i> L. <i>L.A.Zhukova</i> , <i>N.V.Glotov</i> , <i>S.V.Ba-</i> <i>lakhonov</i> , <i>N.V.Ivshin</i> , <i>T.K.Pigulevskaya</i>	118
19. Ontogenesis of <i>Polemonium caeruleum</i> L. <i>N.V.Ilyushechkina</i> , <i>T.V.Miklyaeva</i> , <i>N.P.Grosheva</i> , <i>O.L.Voskresenskaya</i> , <i>E.A.Alya-</i> <i>bysheva</i>	133
Tussock plants	138
<i>Loose-tussock plants</i>	138
20. Ontogenesis of <i>Anthoxantum odoratum</i> L. <i>L.A.Zhukova</i>	138
Tuberiferous plants	142
21. Ontogenesis of <i>Corydalis</i> L., section <i>Pes-gallinaceus</i> <i>Irmisch</i> . <i>O.V.Smirnova</i> , <i>V.A.Cheryemushkina</i>	142
Bulbiferous	146
22. Ontogenesis of <i>Galanthus woronowii</i> <i>Los</i> . <i>N.I.Shorina</i>	146
Root-tuberiferous	150
23. Ontogenesis of <i>Ficaria verna</i> <i>Huds.</i> <i>O.V.Smirnova</i> , <i>N.A.Toropova</i>	150
Short Rhizomed	155
24. Ontogenesis of <i>Potentilla erecta</i> L. <i>L.A.Zhukova</i>	155
25. Ontogenesis of <i>Sanguisorba officinalis</i> L. <i>I.M.Ermakova</i>	160
26. Ontogenesis of <i>Pulmonaria obscura</i> <i>Dumort.</i> <i>E.V.Shestakova</i> , <i>O.V.Smolyak</i> , <i>N.A.Egorova</i>	168
27. Ontogenesis of <i>Plantago lanceolata</i> L. <i>L.A.Zhukova</i> , <i>G.O.Osmanova</i>	174
28. Ontogenesis of <i>Primula sibthorpii</i> <i>Hoffm.</i> <i>O.P.Vedernikova</i> , <i>N.I.Ar-</i> <i>nautova</i> , <i>N.V.Glotov</i> , <i>S.S.Lisitsin</i>	178
Long Rhizomed	183
29. Ontogenesis of <i>Tussilago farfara</i> L. <i>L.A.Zhukova</i>	183
30. Ontogenesis of <i>Elytrigia repens</i> (L.) <i>Nevski</i> . <i>L.A.Zhukova</i>	187
Creeping Grasses	192
<i>Terrestrial Stoloniferous</i>	192
31. Ontogenesis of <i>Potentilla anserina</i> L. <i>L.A.Zhukova</i>	192
32. Ontogenesis of <i>Fragaria vesca</i> L. <i>O.P.Vedernikova</i> , <i>S.A.Dubrovnyaya</i> 196	
<i>Terrestrial Creepings</i>	203
33. Ontogenesis of <i>Lysimachia nummularia</i> L. <i>M.M.Palyenova</i>	203
LICHENS	210

34. Ontogenesis of <i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th.Fr. <i>Yu.G.Suetina,</i> <i>L.A.Zhukova, N.A.Sannikova</i>	210
SUMMARY	215
BIBLIOGRAPHY	216
LIST OF LATIN NAMES OF DESCRIBED HERBS	232
LIST OF RUSSIAN NAMES OF DESCRIBED HERBS	233

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Литературный редактор - *Смоляр Е.Г.*

Технический редактор - *Родникова С.А.*

Компьютерная верстка - *Солуданов Ю.А.*

Лицензия ЛР № 020270 от 12 ноября 1996 г.

Свод. тем. план № 41.

Подписано в печать 18.08.97. Формат 60x84/16.

Печать офсетная. Бумага типографская.

Уч.изд.л. 15,00. Усл.печ.л. 13,95.

Тираж 100. Заказ № 939.

Марийский государственный университет, РИО, ПУ.
424001, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1.