

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФГБОУ ВПО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт медицины и естественных наук

Л. А. ЖУКОВА О. П. ВЕДЕРНИКОВА
Т. М. БЫЧЕНКО Г. О. ОСМАНОВА

ЛЕКАРСТВЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Учебное пособие

Йошкар-Ола
2015

УДК 58
ББК Е5.я7
Ж 860

Рецензенты:

Н. П. Савиных, д-р биол. наук, профессор Вятского государственного гуманитарного университета, г. Киров;
А. А. Нотов, д-р биол. наук, профессор Тверского государственного университета, г. Тверь;
В. А. Русов, заслуженный учитель РФ, школа № 2010, г. Москва

Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом Марийского государственного университета

Жукова, Л. А.

Ж 860 Лекарственные растения: разнообразие жизненных форм: учебное пособие / Мар. гос. ун-т; Л. А. Жукова, О. П. Ведерникова, Т. М. Быченко, Г. О. Османова. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2015. – 168 с.

ISBN 978-5-94808-886-0

Учебное пособие разработано для дисциплин: «Биоразнообразие», «Ботаника», «Лекарственные растения», «Растительные ресурсы», «Экология популяций и сообществ», «Экология и рациональное природопользование», в соответствии с государственными образовательными стандартами высшего профессионального образования по направлениям подготовки «Экология и природопользование» и «Биология», а также для медицинских специальностей «Лечебное дело» и «Фармация».

В пособии представлены оригинальные рисунки, выполненные Т. И. Серебряковой и Т. М. Быченко.

Пособие предназначено для студентов биологических, биолого-химических, медицинских, географических факультетов и факультетов естествознания, а также для учителей экологии и биологии, педагогов дополнительного образования и школьников, выполняющих исследовательские проекты и участвующих в олимпиадах.

УДК 58
ББК Е5.я7

© Л. А. Жукова, О. П. Ведерникова,
Т. М. Быченко, Г. О. Османова, 2015
© ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», 2015

ISBN 978-5-94808-886-0

*Посвящается выдающимся биоморфологам
И. Г. Серебрякову и Т. И. Серебряковой
и основоположникам популяционно-онтоге-
нетического направления Т. А. Работнову
и А. А. Уранову*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Интересно ли заниматься изучением природы? Для чего это необходимо? Отчасти ответы на такие вопросы содержатся в этой книге. Разумеется, найти их сможет только внимательный и заинтересованный читатель. Они будут касаться только некоторых сторон этой проблемы – «нельзя объять необъятного». С ранних лет, когда маленький человек начинает осознавать себя членом своей семьи, ему очень повезет, если близкие ему люди начнут знакомить его с природой. Сколько растений, зверей, птиц, насекомых и другой живности сможет увидеть он, внимательно разглядывая окружающий мир.

Постепенно взрослея, он научится общаться с природой, помогать ее обитателям. Но еще в начале жизни каждый человек должен узнать, что он может жить только потому, что окружающие его растения вырабатывают кислород, которым мы дышим, и органические вещества, которыми мы питаемся, как и все иные существа нашей планеты.

Если люди будут вырубать леса, осушать болота, лишать воды пустыни, загрязнять реки, моря и океаны, растения не смогут расти, а наша биосфера погибнет. Но еще раньше погибнет наша цивилизация. Никакая техника не спасет людей. Нет таких машин, которые могут давать и кислород, и органику, ничего не требуя от человека, кроме бережного отношения к природе.

Но чтобы беречь природу, помогать растениям, ее нужно научиться понимать, что необходимо разным ее обитателям. Поэтому важно узнавать растения, уметь их определять. Не менее существенно: к каким жизненным формам они относятся, какие требования предъявляют к среде обитания, что для них вредно и губительно, как они растут и как складывается их жизненный путь. Без этих знаний трудно уберечь растения, а следовательно, и других обитателей биосферы, которые, как и человек, не способны жить без растительного мира. Поэтому нужно изучать ботанику, экологию и другие разделы биологии.

Однако, важны не только знания, но и желание действовать. У древних славян, наших предков, была такая заповедь: каждый человек должен посадить дерево, выстроить дом, вырастить сына. Наши предки, не умевшие читать и писать, знали, что главное условие жизни – древесные растения. Все остальное менее значимо.

Поколения XX–XXI веков не всегда осознают это. Кажется, как просто: еще в детстве посадить деревья, растить и оберегать в течение жизни, затем передать эти обязанности детям и внукам, ученикам и последователям. Важно кормить птиц и зверушек, ни при каких обстоятельствах не губить их, не засорять дворы, улицы, парки, пляжи, строить такие предприятия и города, которые не нанесут вред природе или научиться сделать этот вред минимальным. Забота о биосфере – дело каждого человека!

Все книги, спектакли, песни; средства массовой информации, системы образования и воспитания; чиновники всех рангов, правительства, международные организации должны служить сохранению природы.

Известно, что с древних времен китайские, арабские, римские, греческие философы и ученые задумывались над вопросами отношения человека и природы, создавали новые научные направления, открывали законы жизни в биосфере, а скульпторы, художники, музыканты, писатели и поэты воспевали красоту природы.

«Природа – единственная книга, где все страницы полны смысла и которая никогда не повторяется в своих решениях», – писал великий И. В. Гёте.

Нужно учиться понимать природу, любить ее, уметь разговаривать с деревьями, травами, грибами, птицами и зверями, муравьями и сверчками, со всеми членами нашей земной биосферы, Это приносит душе каждого человека огромную истинную радость. Неслучайно ученые-биологи часто пишут стихи. Основную идею нашего предисловия хорошо выражает одно из стихотворений выдающегося российского морфолога Т. И. Серебряковой. Она занималась описанием и классификацией жизненных форм растений, была автором прекрасных учебников по ботанике для вузов и школ.

ОРАНЖЕВЫЕ БЛИКИ

В густом лесу, в прохладной чаще,
Где днем царит густая тень,
Луч солнца – праздник настоящий
Для тех, кто здесь проводит день.

На темных листиках брусники
И на ковре зеленых мхов
Дрожат оранжевые блики,
Как стайки маленьких зверьков.

То освещают лист копытня,
То по кисличке проскользнут,
То на грушанку любопытно
Посмотрят несколько минут.

Мы любим солнечные пятна
В прохладном сумраке лесном.
И глазу нашему приятно
Следить за трепетным пятном.

Но ведь от нас природа скрыла,
Что означает каждый блик,
Какая творческая творческая сила
Бушует в листьях в этот мир!

Им краткие мгновения света
Дороже многих дней в тени.
И силу солнечную эту
Неутомимо пьют они.

А мы порой не замечаем
Оранжевые блики дней
И без улыбки их встречаем,
Предпочитая мир теней.

В нашем пособии написаны главы об истории изучения жизненных форм растений, их классификации, о ходе индивидуального развития растений (онтогенезе) разных жизненных форм. Кроме того, обсуждаются воздействия на них различных экологических факторов. Особое место занимает глава о самых красивых растениях Земли – орхидеях, другая – о лекарственных растениях. В конце книги даются вопросы для проверки своих знаний и темы для самостоятельных работ на полевой практике, для курсовых и дипломных работ студентов и для исследовательских проектов школьников.

Будущие читатели! Главное – понять и полюбить природу, стать к ней ближе, дать своей душе порадоваться, помогая тем удивительным созданиям, с которыми вы встретитесь.

Мальчишка ушел за весною
По тающим льдинкам ручья.
В зеленое царство лесное,
Где пахнут иголки смолою
И воздух струится звеня.
От хмурых заснеженных елей,
Алмазных сугробов и льда
Спешил он навстречу апрелю
За солнцем, весенней капелью,
За песенкой звонкой дрозда.
Трепал его волосы ветер,
Тропинки манили с собой,
Весна позвала на рассвете...
А может быть, счастье он встретил...
Мальчишка ушел за весной.

И вы, наши читатели, тоже отправляйтесь в такие путешествия.
Пусть они будут яркими, интересными, а любовь к природе поможет
раскрыть вам многие ее тайны!

«Не опоздайте на свидание с собой!
Откройте дверь тому, кто в вас стучится
Кто хочет жить и нежности учиться...
И это будет пир и смертный бой...»
В добрый путь к новым знаниям, в природу!



ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

1.1. История изучения жизненных форм растений

Изучением жизненных форм (ЖФ) организмов естествоиспытатели занимаются испокон веков.

Истоки учения о жизненных формах уходят в древний мир, к трудам Теофраста (371–287 лет до н. э.). В «Естественной истории растений» он охарактеризовал ЖФ у 500 видов растений, впервые отметив влияние внешних условий на их габитус. Он первым использовал термины *дерево*, *кустарник*, *лиана*, *травя*.

Основоположителем современного учения о ЖФ считается крупнейший немецкий ученый-путешественник, «отец географии растений» А. Гумбольдт. В 1806 г. в работе «Идеи о физиономичности растений» он выделяет вначале 16, а затем, позднее – 19 «основных форм», названия которых совпадают с наименованиями крупных систематических групп: бананы, пальмы, мимозы, алое, древовидные папоротники, кактусы и т. д. (цит. по: Гумбольдт, 1936).

Впервые термин «жизненная форма» был введен одним из основоположников экологии растений, датским ботаником Е. Вармингом в 80-х годах XIX века применительно к растениям (Warming, 1884). В настоящее время этот термин широко используется не только ботаниками, но и зоологами как общебиологическое понятие.

В 1872 г. ботаник-географ А. Гризебах в книге «Растительность Земного шара» доводит число «растительных форм» до 60 (Гризебах, 1874, 1877).

А. Гумбольдт (1936) ввел понятие «растительная форма», исходя из ландшафтно-физиономической точки зрения. Внешний облик растения определяет картину растительности и, тем самым, облик (физиономию) ландшафта. В основу своей классификации А. Гумбольдт положил строение «вегетативных, жизненно важных органов питания и размножения». Дальнейшее развитие эта классификация получила в работах О. Друде (Drude, 1887, 1890). О. Друде полагал, что любому виду растения, в соответствии с его наследственными свойствами и условиями

существования, присущи специфическая форма и образ жизни (вегетационный период, рост, питание, размножение).

Сходные формы и образ жизни многих растений можно объединить и дать этой совокупности название «форма роста». Каждая форма роста является индуктивно полученным собирательным понятием, основанным на сравнении. Классы форм роста и их подразделения являются системой дедуктивных понятий, составленных по принципу целесообразности (Булохов, 1996).

Классификация О. Друде получила дальнейшее развитие в работах И. Шмитхюзена, Р. Уиттекера, О. У. Бокса. Например, система И. Шмитхюзена (1966) включает в себя 30 классов форм роста растений. Каждый класс разделяется на группы по эколого-физиологическим признакам. Так, класс *коронообразующие деревья* разделяется на: листопадные, вечнозеленые, мезоморфные, гигроморфные, ксероморфные.

Позднее вопросами изучения и классификации ЖФ занимались многие ученые: Х. Раункиер (1905), Г. Н. Высоцкий (1915), В. В. Алехин, Б. А. Келлер, В. Р. Вильямс (1922), Казакевич (1922), Лавренко (1935).

Тем не менее, только в последние десятилетия об учении о ЖФ стали говорить как о науке, сформировавшейся на стыке морфологии, экологии, систематики, биологии развития и эволюционного учения (Серебряков, 1952, 1962, 1964; Серебрякова, 1972, 1980, 1981; Зозулин, 1961, 1968, 1976; Юрцев, 1976; Хохряков, 1979, 1981; Правдин, 1986; Гатцук, 1998, 2008; Шорина, 2000; Савиных, 2003, 2009, 2012 и др.).

Под *жизненной формой (ЖФ)*, или *биоморфой* (от греч. *bios* – жизнь, *morpha* – форма), с одной стороны, понимают своеобразный внешний облик (*габитус*) растения, который возникает в ходе индивидуального развития растений (*онтогенеза*) в результате роста и развития в определенных условиях среды и отражает его приспособленность к этим условиям (Серебряков, 1962).

Габитус растения зависит, в первую очередь, от особенностей роста и строения надземных и подземных вегетативных органов, именно они создают жизненную форму, необходимую в каждый момент жизни данного растения.

В последнее время для характеристики ЖФ, наряду с вегетативными органами, предлагается использовать и репродуктивные, т. к. основными интегральными процессами, составляющими онтогенез растений, являются вегетативный рост и репродуктивное развитие (Нухимовский, 1997).

Приспособление растений к окружающим условиям среды проявляется не только во внешних морфологических признаках, но и в физиологических особенностях (засухо-, холодо- или солеустойчивости и т. д.),

а также в анатомической структуре их органов (например, ксероморфности или гигроморфности).

Внешний вид растения исторически возникает как выражение его приспособленности к конкретным почвенно-климатическим как благоприятным, так и неблагоприятным условиям. Таким образом, ЖФ – категория морфологическая и экологическая.

Известный биолог Ф. Н. Правдин (1986) определяет ЖФ, характерную для особей того или иного вида, как «результат естественного отбора в определенных условиях среды, выраженный во внешнем облике животного или растения». ЖФ вида закреплена наследственно, однако в определенных пределах обладает лабильностью, и в зависимости от конкретных условий может варьировать довольно широко (Серебрякова и др. ..., 2006).

Е. Варминг, предложивший термин «жизненная форма», определил ее как «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания» (цит. по Серебряковой, 1974). По И. Г. Серебрякову (1964) «жизненная форма растения – это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды».

1.2. Основные понятия

В современной литературе наряду с термином *ЖФ* употребляются идентичные термины – *биоморфа*, *форма роста*, *биологический тип*.

В. М. Козо-Полянский (1945) предложил термин «биоморфа», который сейчас рассматривается как синоним ЖФ. Биоморфы, сходные по ценотическим свойствам, называют **ценобиоморфами**, например, лесные, степные (Юрцев, 1976).

В западноевропейской литературе наряду с термином *ЖФ* широко используется термин «форма роста» (англ. – *growth form*) – габитус растения, выделяемый по структуре побегов (растение с удлиненными или укороченными побегами) или направлению их роста: формы роста растения прямостоячего, лежащего, лазящего, ползучего и т. п. (Биоморфология ..., 2005). Под *формой роста* понимают также способ нарастания оси и разрастания особи (например, подушковидная форма роста с обильно ветвящимися годичными побегами). Ж. Браун-Бланке (*Braun-Blanquet*, 1964) определял жизненную форму как форму роста с явно выраженным приспособлением к среде обитания.

Понятие «жизненная форма» отличается от понятия «экологическая группа». **Экологическая группа** – это группа растений, одинаково

реагирующих на действие какого-либо одного фактора среды (освещенность, влажность, температура и т. п.). Одна экологическая группа может объединять разные биоморфы. Например, к одной и той же экологической группе – *циофиты* (тенелюбивые), относятся растения разных ЖФ: многолетние травянистые подземно-столонные – адокса мускусная (*Adoxa moschatellina* L.), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.); длиннокорневищные – вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia* L.), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis* L.), папоротник голокучник Линнея (*Dryopteris linneana* C. Chr.); клубнеобразующие – норичник шишковатый (*Scrophularia nodosa* L.); однолетние травянистые – недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.); наземно-ползучий короткокорневищный полукустарничек – косяняка (*Rubus saxatilis* L.). В отличие от экологических групп, ЖФ отражает приспособленность ко всему комплексу факторов внешней среды.

Если дополнительно к морфологическим характеристикам используются некоторые экологические, то употребляют уточняющие понятия «экобиоморфа» и «экоморфа» (Быков, 1962, 1978, 1988).

Под *экобиоморфами* Б. А. Быков понимал «группы видов (иногда и внутривидовых таксонов) имеющих сходные формы роста и биологические ритмы, а также эколого-физиологические, приспособительные и средообразующие особенности (Быков, 1988). При выделении экобиоморфы учитываются ЖФ и характер местообитания (вечнозеленые мезофильные стланики, травы корневищные мезофильные).

Позднее Е. М. Лавренко и В. И. Свешникова (1965) предложили устанавливать экобиоморфы не только на основе морфологии, биологии и экологии, но на основе анатомического строения, водного режима, фотосинтеза и дыхания, минерального питания, устойчивости клеток растения.

В настоящее время в экологии растений под *экобиоморфой* понимают «типы растений, устанавливаемые не только на основе учета их структурных особенностей, но и эколого-физиологических свойств, показывающих их отношение к ведущим факторам среды» (Горышина, 1979).

Экоморфа (от греч. *oecos* – дом, *morpha* – форма, образ) – это группа видов, выделяемых по сходному отношению к фитоценозу (*ценоморфы*: лесные, степные и т. п.), климату (*фанерофиты*, *хамефиты* и т. д.), освещению (*гелиоморфы*), температуре (*термоморфы*), почвенному плодородию (*трофоморфы*) и увлажнению (*гигроморфы*). *Экоморфа* – синоним термина «экологическая группа» (Быков, 1988).

Описание ЖФ растения обычно проводят по взрослому цветущему (генеративному) экземпляру растения, т. к. в процессе его онтогенеза

может происходить неоднократная смена ЖФ. А. П. Хохряков (1981) предложил выделять ее как **основную** ЖФ. Габитус отдельных онтогенетических состояний растения называется *онтобиоморфой*.

При описании и установлении ЖФ средневозрастного генеративного растения учитывают следующие *биоморфологические признаки*:

- 1) строение надземных вегетативных и репродуктивных побегов, длительность их жизни;
- 2) характер подземных органов (корней и видоизмененных побегов);
- 3) соотношение многолетней и однолетней частей побегов;
- 4) расположение почек возобновления (в почве, в слое подстилки или в моховом покрове, над почвой или на определенной глубине от поверхности почвы);
- 5) время и периодичность цветения;
- 6) характер размещения отдельных частей растения и степень их автономности.

Далее описанные признаки сопоставляют с классификациями ЖФ, разработанными И. Г. и Т. И. Серебряковыми (1964, 1972), Х. Раункиером (Raunkiaer, 1934) и демографической классификацией (по типам биоморф) О. В. Смирновой и др. (Критерии выделения..., 1976), Л. А. Жуковой и др. (Программа и методические подходы..., 1989), и определяют ЖФ изучаемого вида растения.

В последней четверти XX века оформилось новое научное направление морфологии растений – «Биоморфология» – учение о ЖФ (биоморфах) организмов, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии, биологии и эволюции (Актуальные проблемы..., 2012). Термин «биоморфология», впервые примененный А. П. Хохряковым (1975), часто рассматривается как синоним экологической морфологии, экобиоморфологии, эпиморфологии (Биоморфология..., 2005; Современные подходы к описанию структуры растений, 2008; Шафранова, Гатцук, Шорина, 2009; Биологические типы Х. Раункьера и современная ботаника, 2010; Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях, 2014). Особая заслуга в развитии этого направления принадлежит зав. каф. биологии Вятского государственного гуманитарного университета, д-ру биол. наук Н. П. Савиных, регулярно организующий Всероссийский и международные конференции по проблемам биоморфологии, что поддерживает традиции школы И. Г. и Т. И. Серебряковых. Значительное число участников этих конференций подтверждает их высокий рейтинг и огромное значение для дальнейшего развития этого направления и учения о структуре модульных организмов. Итогом этих форумов явился выпуск

серии монографий: (Конструкционные единицы в морфологии растений (Киров, 2004), Биоморфология..., 2005; Современные подходы к описанию структуры растений, 2008; Шафранова, Гатцук, Шорина, 2009; Биологические типы Х. Раункиера и современная ботаника, 2010; Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях, 2014). Прекрасным образцом издания научных монографий, посвященных выдающимся ученым, которые стояли у истоков научных направлений, стала монография, посвященная выдающемуся морфологу и прекрасному педагогу Т. И. Серебряковой, Актуальные проблемы современной биоморфологии (2012).

Также необходимо отметить уникальное издание – библиографический справочник – Экологическая морфология сосудистых растений, подготовленный Т. А. Безделева – и включающий в себя огромный перечень трудов по данному направлению.

Круг решаемых биоморфологами научных и прикладных задач постепенно расширяется. К наиболее важным проблемам относятся:

- 1) описание ЖФ и их классификация;
- 2) изучение становления ЖФ в онтогенезе;
- 3) анализ изменчивости ЖФ вида в различных экологических условиях;
- 4) выяснение специфики роста и развития организмов разных ЖФ в конкретных условиях;
- 5) познание морфологических процессов (морфогенеза органов), определяемых эндогенными или экзогенными факторами;
- 6) установление коррелятивных связей между биоморфологическими признаками и физиологическими процессами, такими как, интенсивность фотосинтеза, дыхания и др.;
- 7) установление адаптивного значения биоморфологических признаков по отношению к отдельному экологическому фактору или к комплексу факторов почвенной, водной или наземно-воздушной среды;
- 8) физиономическая или фитоценотическая роль биоморф и их спектров в различных растительных сообществах, а также природных зонах и горных поясах;
- 9) эволюция жизненных форм.

2



ОБЗОР КЛАССИФИКАЦИЙ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ

Классификация ЖФ (от англ. – *life form classification*) – это распределение множества ЖФ по определенной системе иерархически соподчиненных классификационных категорий (Биоморфология ..., 2005).

В связи с различным пониманием ЖФ существуют различные подходы к их установлению и классификации: эколого-морфологический и эколого-ценотический.

При *эколого-морфологическом* подходе учитывается внешний облик (габитус) растения, исторически возникший в конкретных почвенно-климатических, как благоприятных, так и неблагоприятных условиях, и является выражением приспособленности растения к этим условиям.

При *эколого-ценотическом* подходе ЖФ рассматривают как исторически возникшее приспособление к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания. С этой точки зрения, ЖФ – есть выражение способности определенных групп растений к пространственному расселению и закреплению на территории, а также к их участию в формировании растительного покрова. Оба подхода к ЖФ дополняют друг друга, отражая две грани единого, сложного явления (Серебряков, 1962).

Существующие классификации ЖФ растений не совпадают с классификацией систематиков, основанной на строении генеративных органов и отражающей родственные связи. В однотипных условиях сходную ЖФ принимают растения, совсем не родственные, принадлежащие к разным семействам и даже классам, и, следовательно, в одну группу объединяются организмы, сходные по габитусу (дерево, кустарник и т. д.), а не по родству.

Различия между вариантами классификаций ЖФ связаны, главным образом, с выбором наиболее значимых биоморфологических признаков, который часто определяется задачами конкретного исследования.

2.1. Варианты классификаций жизненных форм

Различают следующие классификации ЖФ растений:

1. Биологическая или **биоморфологическая** по Х. Раункиеру (Raunkiaer, 1905, 1907, 1934).

2. Классификация ЖФ Г. Н. Высоцкого (1915) – первая классификация ЖФ степных растений, основана на различиях в способах вегетативного размножения и выраженности вегетативного расселения. В ней выделены растения вегетативно-неподвижные (осевые и дерновинные), растения ползучие (корневищные, корнеотпрысковые, вегетативные малолетники), малолетники (двулетники, однолетники) и ксилофоры (деревья, кустарники и т. п.).

3. Классификация ЖФ Л. И. Казакевича (1922) основана на различной способности травянистых многолетников к вегетативному размножению. Основные группы растений классифицируются по структуре подземных органов: стержнекорневые, дерновинные, луковичные и клубнелуковичные, корневищные (стелющиеся и укореняющиеся), корнеотпрысковые.

4. Фитоценотическая классификация ЖФ Г. М. Зозулина (1961, 1968, 1976) разработана на основе различий растений по степени удержания площади обитания. Типы ЖФ выделяются по способности особи к восстановлению после уничтожения ее надземной части, подтипы – по длительности сохранения листьев (вечнозеленые, вечнохвойные, листопадные, хвоепадные, безлистные и т. д.), а группы – по способу удержания площади обитания (разрастание и вегетативное размножение).

5. Эколого-морфологическая классификация ЖФ по И. Г. Серебрякову (1962, 1964) и Т. И. Серебряковой (1972).

6. Эколого-биологическая классификация ЖФ В. Н. Голубева (1972) создана с учетом комплекса эколого-биологических (морфологических, экологических, физиологических, биологических и др.) признаков. Она представлена в матричной форме: в левой части таблицы располагается список видов, а в вертикальных столбцах правой части отмечается присутствие-отсутствие конкретного признака.

7. Классификация ЖФ по типам биоморф (Критерии выделения..., 1976; Шорина, 1981; Программа..., 1989).



ОСНОВНЫЕ ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ КЛАССИФИКАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

3.1. Биологическая классификация жизненных форм Х. Раункиера

Примером биологической классификации ЖФ может служить универсальная система датского ботаника Х. Раункиера, разработанная им еще в начале XX столетия. Это одна из самых популярных систем ЖФ высших растений. Ученый взял за основу классификации один признак, весьма важный с приспособительной точки зрения: положение и способ защиты *почек возобновления* у растений в течение неблагоприятного для вегетации времени года (холодного или сухого). Х. Раункиер установил 30 жизненных форм высших растений, которые объединил в пять основных групп или биологических типов (рис. 1): фанерофиты (P), хамефиты (X), гемикриптофиты (H), криптофиты (K) и терофиты (Th). Позднее в каждом типе им самим и другими ботаниками установлено большое число подтипов по различным признакам (ритм развития листьев, особенности вегетативного размножения, характер почечных покровов и др.). Различные варианты классификации широко используются в фитоценологии и флористике для характеристики воздействия среды (климата) на появление адаптаций у растений.

Фанерофиты (от греч. *phaneros* – открытый, видимый, явный, *phyton* – растение) – растения, почки возобновления которых находятся открыто, на значительной высоте над поверхностью почвы и защищены, прежде всего, только почечными чешуями (рис. 1 – 1а, 1б). К ним относятся деревья: береза повисшая (*Betula pendula* Roth), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), кустарники (сирень обыкновенная – *Syringa vulgaris* L.), деревянистые лианы (виноград культурный – *Vitis vinifera* L.), эпифиты (брассавола шишковидная – *Brassavola nodosa*, эхмея матово-красная – *Aechmea miniata*) и полупаразиты, обитающие в кронах деревьев (омела белая – *Viscum album* L.). По высоте различают **мегафанерофиты** (от греч. *mega* – крупный, большой) – деревья высотой более 25 метров, **мезофанерофиты** (от греч. *mesos* – средний) – деревья высотой от 8 до 20 метров, **микрофанерофиты** (от греч. *tykros* – маленький) – деревья и кустар-

ники высотой от 2 до 8 метров, **нанофанерофиты** (от греч. *nanos* – карликовый) – кустарники высотой менее 2-х метров (0,3–2 м). В каждом из этих подтипов выделяют группы по ритму развития листы, характеру почечных покровов, консистенции стебля (фанерофиты древесные, фанерофиты травянистые и т. п.).

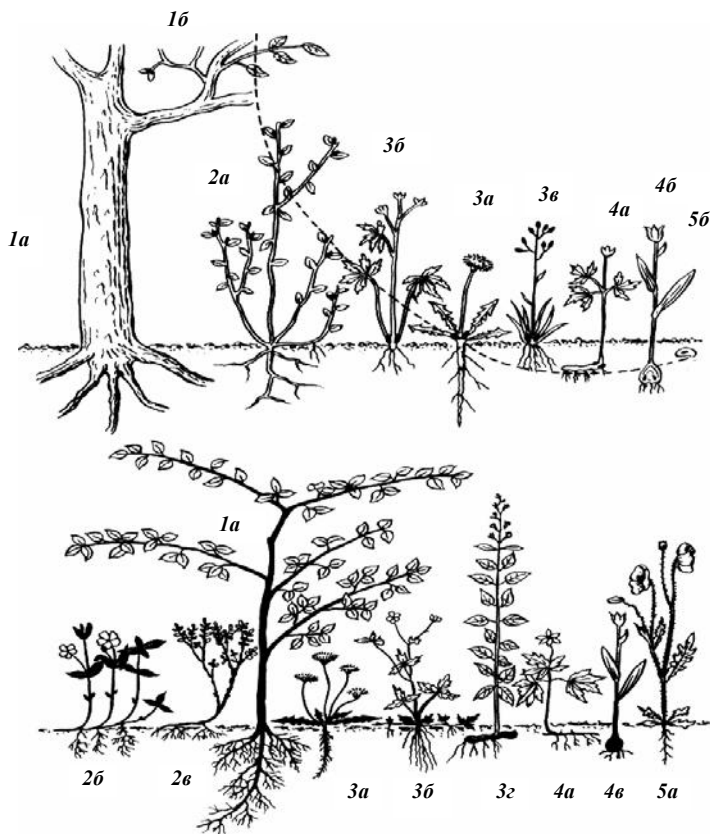


Рис. 1. Схематическое изображение жизненных форм растений Х. Раункиера: 1 – фанерофиты: 1а – тополь, 1б – омела белая; 2 – хамефиты: 2а – черника, 2б – барвинок, 2в – брусника; 3 – гемикриптофиты: 3а – одуванчик лекарственный, 3б – виды лютиков, 3в – древесный злак, 3г – вербейник обыкновенный; 4 – геофиты: 4а – ветреница лесная, 4б – тюльпан Шренка, 5 – терофиты: 5а – мак-самосейка, 5б – семя фасоли. Вверху: пунктиром показана линия расположения зимующих почек; внизу: соотношение отмирающих и перезимовавших частей растения: темным – остающиеся, светлым – отмирающие на зиму (Ботаника..., 2006)

Хамефиты (от греч. *chamai* – наземный, *phyton* – растение) – растения, почки возобновления которых расположены на побегах, поднимающихся над поверхностью почвы не более чем на 20–30 см. Почки защищены приземным расположением, а также снегом, иногда скупенностью побегов.

Различают **кустарничковые хамефиты** – растения, у которых имеются прямостоячие побеги, ежегодно отмирающие от вершины до той части, на которой находятся почки возобновления (вереск обыкновенный – *Calluna vulgaris* (L.) Hill, черника – *Vaccinium myrtillus* L., **полукустарничковые хамефиты** – например, брусника – *Vaccinium vitis-idaea* L.); **пассивные хамефиты** – со слабо развитыми, не отмирающими побегами, стелющимися по поверхности почвы или лежащими на ней (например, барвинок малый – *Vinca minor* L., звездчатка жестколистная – *Stellaria holostea* L., кошачья лапка двудомная – *Antennaria dioica* (L.) Gaertn.; **активные хамефиты** – их побеги растут в горизонтальном направлении, приподнимающиеся (вероника лекарственная – *Veronica officinalis* L., линнея северная – *Linnaea borealis* L., толокнянка обыкновенная – *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., тимьян ползучий, или чабрец – *Thymus serpyllum* L.), некоторые мхи и лишайники; **подушковидные хамефиты** распространены, главным образом, в высокогорьях, арктических тундрах и на океанических островах: качим аретиевидный (*Gypsophila aretioides* Boiss.), смолевка бесстебельная (*Silene acaulis* (L.) Jacq.); **суккулентные хамефиты** – распространены в пустынях Америки (агава американская – *Agave americana* L.) и Южной Африки (алоэ пестрое – *Aloe variegata* L.). На рисунке 1 представлены хамефиты: 2а – черника, 2б – барвинок малый, 2в – брусника.

Гемикриптофиты (от греч. *hemi* – половина, *kryptos* – скрытый, *phyton* – растение) – многолетние травянистые растения, у которых почки возобновления расположены непосредственно у самой поверхности почвы и находятся под защитой отмерших или оставшихся в живых листьев и снежного покрова.

Гемикриптофиты обычно делятся на три подтипа (Двораковский, 1983):

1. **Протогемикриптофиты или безрозеточные** – растения с нормально листовыми надземными побегами, наиболее крупные листья находятся в середине, их надземные побеги в неблагоприятный период года отмирают полностью. Почки возобновления находятся у основания стебля (зверобой продырявленный – *Hypericum perforatum* L., кипрей горный – *Epilobium montanum* L., норичник шишковатый – *Scrophularia nodosa* L.) или на концах боковых побегов (крапива двудомная – *Urtica dioica* L., чистец лесной – *Stachys sylvatica* L.), или покрыты тонким сло-

ем почвы (вербейник обыкновенный – *Lysimachia vulgaris* L., чина, или сочевичник весенний – *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.).

2. **Полурозеточные** – растения, у которых большая часть листьев расположена на базальных частях побегов с укороченными междоузлиями, а остальные – на удлинённых междоузлиях в апикальной части побега, некоторые листья зимуют на не отмершей части стебля. Зимующие почки находятся в пазухах листьев на розеточном побеге (гравиат городской – *Geum urbanum* L., колокольчик круглолистный – *Campanula rotundifolia* L., лютик едкий – *Ranunculus acris* L.) или располагаются на концах надземных побегов (живучка ползучая – *Ajuga reptans* L., лютик ползучий – *Ranunculus repens* L.), или на подземных боковых побегах (сныть обыкновенная – *Aegopodium podagraria* L.).

3. **Розеточные** – растения, все листья которых находятся на розеточном побеге в так называемой прикорневой розетке. Летняя форма этих растений слабо отличается от зимней. У таких растений большая часть листьев перезимовывает: кульбаба осенняя (*Leontodon autumnalis* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.), первоцвет весенний (*Primula veris* L.), подорожник большой (*Plantago major* L.).

К группе гемикриптофитов относят большинство растений лугов, степей и лесных растительных сообществ внетропических областей. На рисунке 1 представлены гемикриптофиты: 3а – одуванчик лекарственный, 3б – виды лютиков, 3в – дерновинный злак, 3г – вербейник обыкновенный.

Криптофиты (от греч. *kryptos* – скрытый, *phyton* – растение) – многолетние травянистые растения, которые в неблагоприятный период полностью уходят из воздушной среды. Почки возобновления у них находятся на определенной глубине в почве – у **геофитов**; в почве, насыщенной водой – у **гелофитов**, или на дне водоема – у **гидрофитов** (Горышина, 1979).

К **геофитам** относят: корневищные – ветреница лесная (*Anemone sylvestris* L.), вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia* L.), купену лекарственную (*Polygonatum officinale* All.); клубневые – любку двулистную (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.), пальчатокоренник Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo), чистяк весенний (*Ficaria verna* Huds.); клубнелуковичные – гладиолус, или шпажник черепитчатый (*Gladiolus imbricatus* L.), шафран сетчатый, или крокус (*Crocus reticulatus* Stev. ex Adam); луковичные – гусиный лук желтый (*Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl.), лук медвежий (*Allium ursinum* L.), тюльпан Шренка

(*Tulipa schrenkii* Regel) и корнеотпрысковые – бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop.), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.).

На рисунке 1 представлены геофиты: 4а – ветреница лесная, 4б – тюльпан Шренка.

К **гелофитам** или «земноводным» растениям относят аир обыкновенный (*Acorus calamus* L.), частуху подорожниковую (*Alisma plantago-aquatica* L.), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.), рогоз широколистный (*Typha latifolia* L.), камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.) и другие.

Гидрофиты – водные растения с плавающими или погруженными листьями, отмирающими на зиму, их почки возобновления зимуют или на дне водоема, на многолетних корневищах: кувшинка чисто-белая (*Nymphaea candida* J. et C. Presl.), кувшинка четырехугольная (*N. tetragona* Georgi), кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smith), или в виде *турионов* (видоизмененных зимующих почек) опускаются на дно осенью и всплывают на поверхность к весне: рдест плавающий (*Potamogeton natans* L.), рдест курчавый (*P. crispus* L.), рдест пронзеннолистный (*P. perfoliatus* L.), элодея канадская, или водяная чума (*Eloдея canadensis* Michx.), ряска малая (*Lemna minor* L.), водокрас лягушачий (*Hydrocharis morsus-ranae* L.).

Терофиты (от греч. *theros* – лето, *phyton* – растение) – растения, полностью отмирающие в неблагоприятный период и переживающие его в виде семян. Это, преимущественно, однолетние травы: мак-самосейка (*Papaver rhoeas* L.), фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* L.), вероника весенняя (*Veronica verna* L.). Терофиты характерны для пустынь, полупустынь и южных степей (сухоцвет однолетний – *Xeranthemum annuum* L.), а в лесной зоне встречаются как сорняки полей (сурепица обыкновенная – *Barbarea vulgaris* R. Вг., пастушья сумка – *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., ярутка полевая – *Thlaspi arvense* L.).

На рисунке 1 представлены терофиты: 5а – мак-самосейка, 5б – семя фасоли с зародышем.

Хотя за основу выделения ЖФ Раункиера взят один признак – положение зимующих почек, тем не менее, каждая ЖФ может характеризоваться большим числом признаков, коррелятивно связанных с основным. Как отметил Ж. Мажино (цит. по: Булохов, 1996), типы Х. Раункиера – это «универсальные реальности», основные модели структуры растений, дифференцировавшиеся в очень древний период истории Земли и повторяющиеся в пределах каждого крупного таксона. Явление конвергенции и параллелизма в эволюции приводит к тому, что растения, принадлежащие к разным систематическим группам, приоб-

ретают одинаковый внешний облик. Среди плауновидных, папоротниковидных, среди крупных семейств цветковых растений имеется почти весь спектр ЖФ растений Х. Раункиера.

Поскольку жизненные формы представляют собой определенную адаптацию к переживанию неблагоприятных периодов года, следует ожидать, что в разных климатических областях во флоре будут преобладать то одни, то другие жизненные формы. Х. Раункиер впервые применил статистический метод при изучении закономерностей распределения ЖФ растений в зависимости от климата. Он подсчитал долю видов (в процентах), приходящуюся на ту или иную ЖФ в данной зоне или стране, и получил так называемый *биологический спектр*, являющийся отражением климатических условий Земного шара в разных природных зонах (табл. 1).

Таблица 1

**Биологические спектры ЖФ в разных зонах Земного шара
(Вальтер, 1982)**

Природные зоны	Р	Х	Н	К	Th
Тропическая зона	61	6	12	5	16
Пустынная зона	9	14	19	8	50
Сухие субтропики (Средиземноморье)	12	6	29	11	42
Умеренная зона (Средняя Европа)	7	4	51	20	15
Арктическая зона	1	22	60	15	2

Обозначения: Р – фанерофиты, Х – хамефиты, Н – гемикриптофиты, К – криптофиты, Th – терофиты.

Результаты исследований показали, что для фанерофитов (61 %) лучше подходит климат влажных тропических областей, где отсутствуют неблагоприятные сезоны. В пустынной зоне, напротив, господствуют терофиты (50 %). Они и в сухих субтропиках составляют основную группу (42 %). Для Средней Европы характерен климат, благоприятный для развития гемикриптофитов (51 %) и криптофитов (20 %). В арктической зоне, кроме гемикриптофитов (60 %), широко представлены хамефиты (22 %). По преобладанию той или иной ЖФ растений Х. Раункиер выделил следующие характерные типы климатов: *климат фанерофитов* – в тропической зоне с обилием тепла и осадков; *климат терофитов* – в областях субтропической зоны с зимними дождями; *климат гемикриптофитов* – в большей части умеренной и холодной зон; *климат хамефитов* – в холодной зоне.

Таким образом, биологические спектры ЖФ растений Х. Раункиера хорошо отражают климатические условия в планетарном масштабе.

3.2. Эколого-морфологическая классификация жизненных форм растений

Эколого-морфологическая классификация ЖФ растений основана на форме роста и длительности жизни вегетативных органов. Эти признаки очень тесно коррелируют с положением почек возобновления (для растений сезонного климата), поэтому не существует резкой границы между биологической и эколого-морфологической классификациями. Они основаны на признаках приспособленности растений к условиям среды.

Среди отечественных ученых наиболее популярна система жизненных форм И. Г. и Т. И. Серебряковых (1962, 1964, 1972), в которой логично завершен анализ ЖФ, начатый в классических работах Г. Н. Высоцкого (1915), Л. И. Казакевича (1922), В. Р. Вильямса (1922), Е. М. Лавренко (1935) и др. Наивысшие ранги эколого-морфологической классификации (отделы, типы) выделены по анатомической структуре надземных побегов и длительности их жизни (деревья, кустарники, поликарпики, монокарпики и т. п.), а подчиненные (классы, группы) – по более частным признакам (направление роста, способ вегетативного возобновления и вегетативного размножения и некоторым другим).

В системе И. Г. Серебрякова выделяются следующие категории:

1. **Древесные растения:** деревья, кустарники и кустарнички.
2. **Полудревесные растения:** полукустарники и полукустарнички.
3. **Травянистые растения:** многолетние и однолетние травы.

В пределах каждой категории дальнейшее разделение можно вести по разным признакам, в зависимости от цели. Например:

- 1) по способу питания: автотрофные, гетеротрофные, симбиотрофные, полупаразитные, паразитные, насекомоядные;
- 2) по направлению и характеру роста побегов: прямостоячие, стелющиеся и ползучие;
- 3) по подземным органам: длиннокорневищные и короткорневищные, клубневые, луковичные, каудексовые стержнекорневые и т. д.;
- 4) по кратности плодоношения: моно- и поликарпические;
- 5) по длительности жизни: моно-, ди- и полициклические.

3.2.1. Классификация древесных растений

Дерево. У типичного дерева в течение всей жизни имеется единственный ствол, который живет столько же лет, сколько и все дерево, от нескольких десятков до нескольких сотен, изредка – тысяч лет.

Наиболее долго живущими являются североамериканские деревья: сосна остистая (живет 4600 лет); сосна долговечная (*Pinus longava*), произрастает в Восточной Неваде, ее возраст достигает 4900 лет; мамонтово дерево, или секвойя – дендрон гигантский (*Sequoiadendron giganteum*) живет до 1500, а по некоторым данным до 3000–4000 лет; африканские баобабы (например, *Adansonia digitata* L.) живут до 800–1000 лет (Жизнь растений, 1978; Брем, 2004).

Спящие почки у основания главного ствола в случае срубания или повреждения ствола просыпаются, и тогда образуется так называемая «пневая поросль».

Основная форма дерева – **прямоствоячая**, довольно разнообразна по структуре и происхождению. Прямоствоячие деревья различаются (рис. 2):

1) **по форме ствола** – деревья с клубневидными стволами: пиренаканта мальволистная (*Pyrenacantha malvifolia*) и адениум тучный (*Adenium obesum*) растут в Кении, адения шаровидная (*Adenia globosa*) растет в пустынях Восточной Африки; бутылочное дерево (брахихитон наскальный – *Brachychiton rupestris*) со вздутым водозапасающим стволом в диаметре до 2 м, встречается в Центральной Австралии и Бразилии, в нем содержится большое количество сладковатого, желеобразного питательного и полезного сока, у местных жителей считается лакомством (Игнатьева, Андреева, 1993; Брем, 2004);

2) **по форме кроны**: пирамидальные – ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), ель Шренка (*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.); округлые – сосна пиния (*Pinus pinea* L.); зонтиковидные деревья – кенийская акация черногалловая (*Acacia propanolobium*), которые создают характерный ландшафтный элемент саванн и саванновых лесов Африки и Австралии. Зонтиковидные деревья встречаются в условиях яркого освещения и периодического недостатка воды;

3) **по форме и поведению надземных придаточных корней**: столбовидные корни-подпорки (фикус бенгальский – *Ficus bengalensis*); досковидные корни (сейба пятитычинковая – *Ceiba pentandra*, фикус пестрый – *Ficus variegata*); ходульные корни характерны для тропических деревьев: авиценния войлочная (*Avicennia tomentosa*), ризофора мангле (*Rhizophora mangle*), соннерация белая (*Sonneratia caseolaris*);

4) различают **древовидные лианы**, у которых единственный многолетний ствол – лазающий или обвивающий опору: виноград культурный (*Vitis vinifera* L.), виноградник коротконожковый (*Ampelopsis brevipedunculata* (Maxim.) Trautv.), девичий виноград пятилисточковый (*Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.).

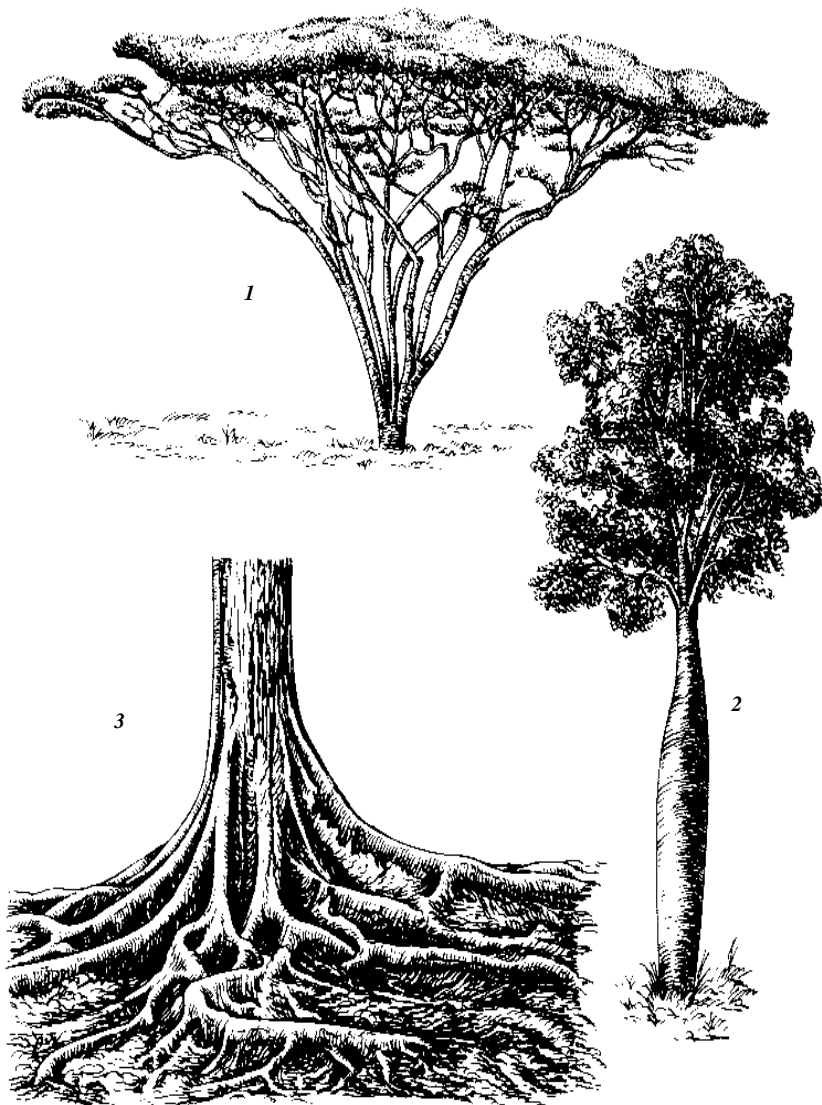


Рис. 2. Формы прямостоячих деревьев:
1 – дерево с зонтиковидной кроной; 2 – бутылочное дерево;
3 – основание дерева с досковидными корнями
(Ботаника ..., 2008)

Статистический анализ флоры различных областей Земного шара показал, что наиболее богаты деревьями влажнотропические регионы (Шмитхюзен, 1966). Например, во флоре бассейна р. Амазонки 88 % деревьев и только 12 % трав, а во флоре лесной зоны Евразии 12 % деревьев и 88 % трав. Прямостоячих деревьев нет в степях, полупустынях, во многих типах пустынь, в тундре и высокогорьях, т. е. в крайних условиях обитания. Прямостоячее дерево – это ЖФ в наиболее благоприятных условиях роста: климатических, почвенных и световых. Высота деревьев в умеренной зоне – 20–34 м, а в тропиках – в среднем 50–80 м, нередко до 100 м, максимальная высота деревьев около 150 м – у эвкалиптов (*Eucalyptus* sp.) и секвой (*Sequoia* sp.). Многие хвойные представляют собой высокие стройные деревья. Самая высокая (112 м) секвой вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*) была обнаружена в Калифорнии, диаметр ее ствола составлял 11 м. По толщине ствола секвой уступает только таксодиуму мексиканскому (*Taxodium mucronatum*), толщина ствола которого может достигать 16 м и мамонтову дереву – 12 м (Жизнь растений, 1978).

У некоторых деревьев образуется не один ствол, а несколько, например, береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), клен полевой (*A. campestre* L.). Они относятся к ЖФ немногоствольного дерева. Для деревьев характерна морфологическая пластичность. Например, у липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) обнаружено пять ЖФ: одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, многоствольное дерево, куртинообразующее дерево, факультативный стланец (Чистякова, 1978).

Как правило, в крайних условиях существования – на северных и южных границах ареала, а также на верхней границе леса, в высокогорьях, в субарктических и субантарктических широтах деревья принимают стелющуюся форму, которая называется **стланец** (можжевельник туркестанский – *Juniperus turkestanica* Kom., сосна горная – *Pinus montana* L.). Длительность жизни у стланцев гораздо больше, чем у прямостоячих деревьев. Например, сосна горная живет до 1000 лет в отличие от сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), продолжительность жизни которой в среднем 150–200 (редко – 400 лет).

Кустарники отличаются от деревьев тем, что в течение жизни особи формируется не один-единственный ствол, а несколько или много дочерних стволиков, постепенно сменяющих друг друга. Они образуются в результате приземного/надземного ветвления: кустарник аэроксильный – сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.); или подземного ветвления: кустарник геоксильный или настоящий – карагана древовидная,

или акация желтая (*Caragana arborescens* Lam.). Общая продолжительность жизни кустарника может быть очень большой – несколько сотен лет, но каждый ствол живет ограниченное время, в среднем 20–40 лет, у малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) – всего 2 года, у некоторых видов спиреи (*Spiraea* sp.) – 5–6 лет, а у сирени обыкновенной и караганы древовидной – до 60 лет. Некоторые виды растений могут быть в форме дерева и в форме кустарника (рис. 3а).

Среди кустарников, как и среди деревьев, различают:

а) прямостоячие формы: волчье лыко (*Daphne mezereum* L.), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.);

б) стелющиеся или шпалерные кустарники – стланики: береза карликовая (*Betula nana* L.), сосна стланиковая, или кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel). Они появляются в крайних холодных условиях существования. Растения прижимаются к почве и сохраняются от недостатка тепла и влаги;



Рис. 3а. Черемуха обыкновенная в форме кустарника (Зубкова, 2014)

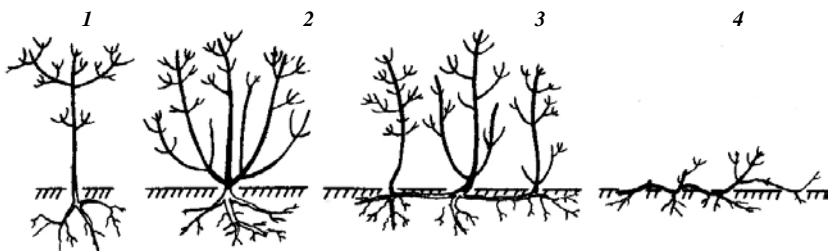


Рис. 36. Жизненные формы кустарников
 1 – древовидная; 2 – кустовидная; 3 – ксилоризомная; 4 – стланик
 (Истомина, 1994)

в) лиановидные или кустарниковые лианы: княжик красивый, или сибирский (*Atragene speciosa* Weinm.), дальневосточные виды ломоносов, или клематисов (*Clematis* sp.);

г) суккулентные (сильно ветвящиеся у основания крупные представители родов молочай (*Euphorbia* sp.) и опунция (*Opuntia* sp.)

Некоторые жизненные формы кустарников представлены на рисунке 36.

Кустарники встречаются почти во всех областях Земного шара и в разнообразных типах растительности, в лесах они образуют подлесок. Чисто кустарниковые заросли образуются за пределами широтной и высотной границы леса, при некотором недостатке тепла или влаги: кустарниковая тундра; заросли вишни кустарниковой, или степной (*Cerasus fruticosa* Pall.) и сливы колючей, или терна (*Prunus spinosa* L.) – в лесостепи; пояс рододендронов (*Rhododendron* sp.) – в горах.

Кустарнички (рис. 4) – низкорослые растения, высотой не более 50 см (80), обычно 10–30 см. Длительность жизни отдельных скелетных осей и отдельных кустиков, соединенных корневищами, т. е. парциальных кустов (лат. *partis* – часть; парциальный – частичный, отдельный) меньше, чем у настоящих кустарников (в среднем 5–10 лет), хотя общая продолжительность жизни особи может достигать, как у кустарников и деревьев, несколько сотен лет. Кустарнички – еще более угнетенная форма роста древесных растений, многие из них типичные олиготрофы – растут на бедных почвах, чем объясняется их слабый рост. Среди кустарничков выделяют: а) аэроксильные – вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hill); б) геоксильные – ива сетчатая (*Salix reticulata* L.), черника, брусника; в) спалерные (стелющиеся) или стланички – дриада большая, или куропаточная трава (*Dryas grandis* Juz.).

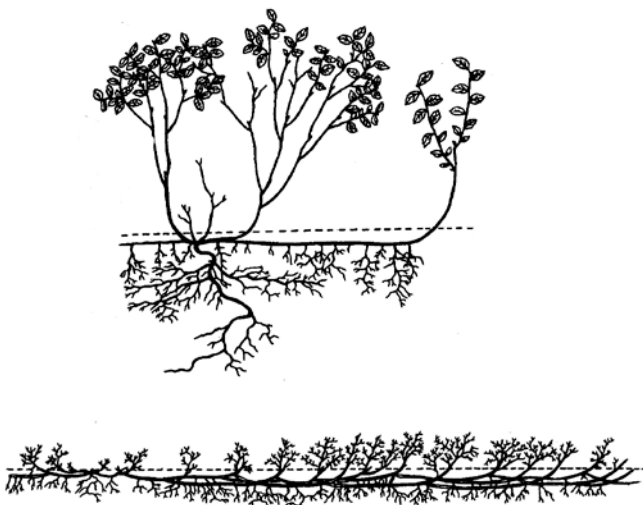


Рис. 4. Кустарничек черники
(Серебряков, 1962)

Кустарнички распространены, главным образом, в высокогорьях и тундрах, где часто приобретают подушковидную или стелющуюся форму роста.

В лесах, например, в ельниках-черничниках и сосняках-брусничниках, они образуют низкий кустарничковый ярус, иногда вместе с травами. Вне лесной зоны могут образовывать самостоятельные сообщества – в тундрах, в высокогорьях, а также на очень бедных выщелоченных субстратах – так называемые «вересковые пустоши» в Западной Европе и на олиготрофных сфагновых болотах. К типичным кустарничкам относятся господствующие растения торфяных болот: клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), подбел обыкновенный, или белolistник (*Andromeda polifolia* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.), мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench), брусника, черника. Все они принадлежат к семейству вересковых (*Ericaceae*). Эти кустарнички – ксероморфные олиготрофы и облигатные микоризообразователи, т. е. живут в симбиозе с микотрофными грибами.

3.2.2. Классификация полудревесных растений

Полудревесные растения – полукустарники и полукустарнички характеризуются тем, что их надземные побеги частично деревянистые, частично травянистые, т. е. верхняя часть побега ежегодно отмирает,

а нижняя часть с почками возобновления на высоте 5–20 см над землей остается многолетней (*хамефиты* по Х. Раункиеру). Они различаются по величине остающейся многолетней части побегов и общим размером. Распространены, главным образом, в аридных областях.

К **полукустарникам** относятся многочисленные виды полыней (*Artemisia* sp.), господствующие в растительном покрове сухих степей, полупустынь, отчасти пустынь Казахстана и Средней Азии.

К **полукустарничкам** относятся володушка блестящая (*Vupleurum exaltatum* Bieb.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), лаванда узколистная (*Lavandula angustifolia* Mill.), шалфей лекарственный (*Salvia officinalis* L.), составляющие основу растительности склонов гор в Средиземноморье, например, на Балканах. В крайних неблагоприятных условиях существования для полудревесных растений характерна подушковидность, например, для растений высокогорий Памира (терескен обыкновенный – *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn.).

Длительность жизни удлиненных надземных осей у *травянистых* растений составляет один вегетационный период, а у *древесных* растений скелетные оси – многолетние (Гатцук, 1976). Различия в длительности жизни и характере отмирания скелетных осей в системе побегов у деревьев, кустарников, кустарничков, полукустарников и длиннопобеговых многолетних трав показаны на рисунке 5.

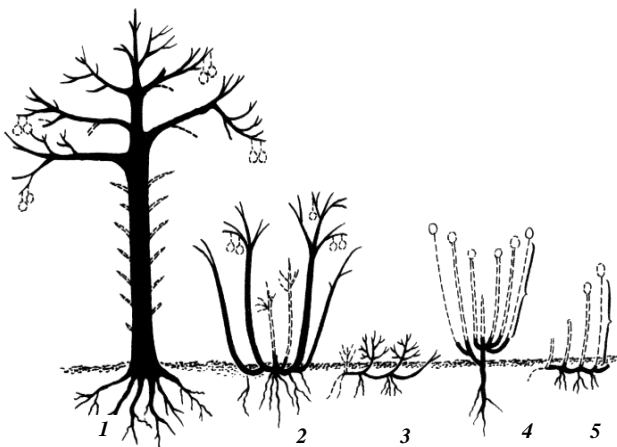


Рис. 5. Древесные и травянистые жизненные формы, соотношение многолетних и отмирающих частей:

1 – дерево; 2 – кустарник; 3 – кустарничек; 4 – полукустарник;
5 – длиннопобеговая трава. Многолетние части показаны черным пунктиром; отмершие ранее – двойным пунктиром; отмирающие в текущем году – пунктиром (Ботаника ..., 2006)

3.2.3. Классификация травянистых растений

Поликарпические травянистые растения. Рассмотрим кратко основные группы жизненных форм травянистых, многолетних, поликарпических растений. **Поликарпик** (от греч. *polys* – многий, *karpos* – плод) – растение, неоднократно цветущее в течение своего индивидуального развития (онтогенеза). Многолетние травы подразделяются по морфологическим особенностям их многолетних подземных органов.

Стержнекорневые (каудексовые) – во взрослом состоянии имеют хорошо развитый главный корень, сохраняющийся всю жизнь, проникающий глубоко в почву. У этой группы растений формируется многолетний орган побегового и корневого происхождения, называемый **каудексом**. Вместе с корнем он служит местом отложения питательных веществ и несет множество почек возобновления.

В зависимости от ветвления каудекса различают (рис. 6):

1) **одноглавые:** дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.), ферула татарская (*Ferula tatarica* Fisch. ex Spreng.);

2) **многоглавые:** василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.), жабрица Ледебера (*Seseli ledebourii* G. Don. fil.), клевер горный (*Trifolium montanum* L.), люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus* Lindl.), свербига восточная (*Bunias orientalis* L.), смолевка сибирская (*Silene sibirica* (L.) Pers.).

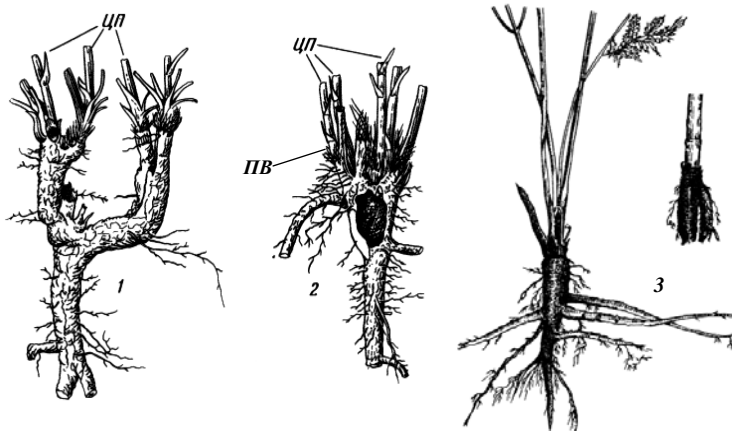


Рис. 6. Каудексы многолетних трав

Многоглавые: 1, 2 – василек шероховатый; одноглавые: 3 – купырь лесной;

ЦП – основания цветущих побегов, ПВ – почки возобновления

(Ботаника ..., 2006)

Кистекорневые – во взрослом состоянии у растений нет главного корня; придаточные корни толстые, иногда запасующие, иногда втягивающие, в большом количестве скучены в виде кисти на очень укороченной подземной стеблевой оси. Длительность жизни каждого годичного прироста этой оси относительно невелика 2–3 (4) года, поэтому длина живой части оси обычно небольшая, в пределах одного или нескольких сантиметров. Например, калужница болотная (*Caltha palustris* L.), купальница азиатская (*Trollius asiaticus* L.), лютики едкий (*Ranunculus acris* L.) и лютик многоцветковый (*R. polianthemus* L.), подорожник большой (*Plantago major* L.) (рис. 7).



Рис. 7. Подорожник большой – *Plantago major* L.
(Балахонов, 1997)

Короткорневищные – растения во взрослом состоянии имеют многолетнее подземное корневище с короткими междоузлиями, от которого отходят длинные придаточные корни (рис. 8). Возраст живой части корневища может достигать 20 и более лет (например, у башмачка настоящего – *Cypripedium calceolus* L., купены лекарственной – *Polygonatum officinale* All.). Междоузлия короткие, их длина не превышает диаметра корневища; горизонтальные или направленные косо вверх. У большинства короткорневищных растений первоначально весь побег надземный, а затем стеблевая часть с помощью придаточных корней втягивается в почву и превращается в корневище. Такие корневища называют погружающимися или **эпигеогенными** (от греч. *epi* – на, *geo* – земля – надземно рожденный), например, гравилаты (*Geum* sp.), ирисы (*Iris* sp.), манжетки (*Alchemilla* sp.). У других видов, например, у адониса весеннего (*Adonis vernalis* L.), ветреницы лютиковой (*Anemone*



Рис. 8. Гравилат речной – *Geum rivale* L.

Рисунок Т. И. Серебряковой

(Актуальные проблемы современной биоморфологии, 2012)

ranunculoides L.), купены лекарственной – корневище изначально подземного происхождения, т. е. **гипогеогенное** (от греч. *hypo* – под, *geo* – земля – подземно рожденный).

Длиннокорневищные имеют корневища с удлинненными междоузлиями, длина которых в 2–2,5 и более раз превышает их толщину (рис. 9).

Они изначально подземного происхождения – гипогеогенные, например, вороний глаз, кострец безостый (*Bromus inermis* Leys.), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), пырей ползучий (*Agropyron repens* (L.) Beauv.). Длительность жизни отдельных приростов корневища у разных растений различна от 1–2 лет у пырея ползучего и других луговых злаков, до 10 и более лет – у майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt) и грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.). Корни – придаточные, быстро сменяющиеся.

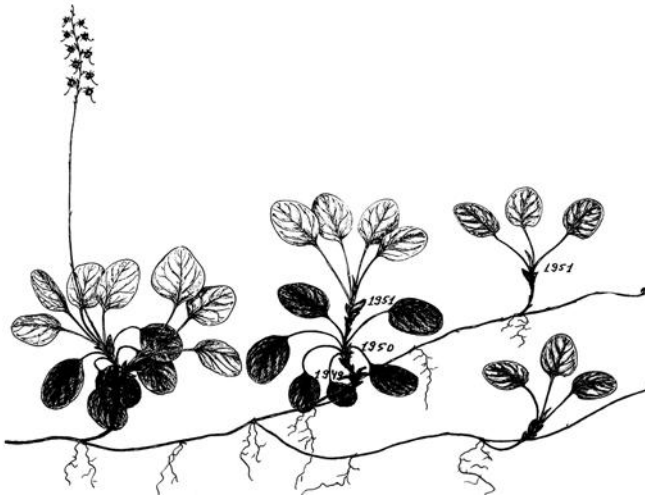


Рис. 9. Гушанка круглолистная – *Pilora rotundifolia* L.
 Рисунок Т. И. Серебряковой
 (Актуальные проблемы современной биоморфологии, 2012)

Дерновинные – сильно ветвящиеся растения с мочковатой корневой системой, у которых ежегодно раскрывается большое количество *почек возобновления*. Их делят на **рыхлодерновинные** и **плотнoderновинные**. К ним относят преимущественно злаки и осоки.

У **рыхлодерновинных** растений побеги, возникающие в *зоне куцения* (ветвления), растут наклонно вверх, образуя рыхлый куст. Число экстравагинальных побегов в кусте (дерновине) небольшое: лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), овсяница красная (*F. rubra* L.), полевица тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.), райграс высокий (*Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl), тимoffеевка луговая (*Phleum pratense* L.), ожики волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd.) (рис. 10).

Плотнoderновинные имеют большое число (до нескольких сот) плотно расположенных интравагинальных побегов в дерновине (рис. 11). К ним относятся: белоус торчащий (*Nardus stricta* L.), ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.), ковыль перистый (*S. pennata* L.), луговик дернистый, или щучка (*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.), овсяница бороздчатая, или типчак (*Festuca sulcata* (Hack.) Nym.). В эту группу входят также кочкарные осоки: осока дернистая (*Carex cespitosa* L.), осока стоповидная (*C. pediformis* C. A. Mey.) и другие.



Рис. 10. Ожика волосистая – *Luzula pilosa* (L.) Willd.
Рисунок Т. И. Серебряковой
(Актуальные проблемы современной биоморфологии, 2012)

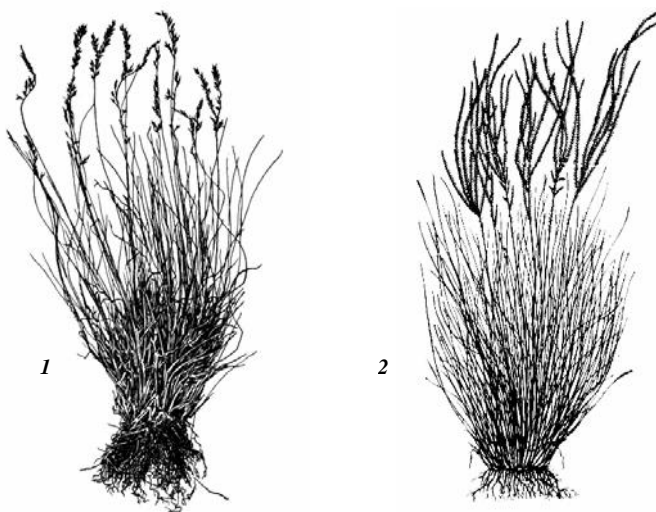


Рис. 11. Плотнoderновинные злаки:
1 – овсяница бороздчатая (типчак); 2 – ковыль Лессинга
(Ботаника ..., 2006)

Клубнеобразующие – это сборная группа растений, которая имеет клубни разного происхождения (корневого, стеблевого, смешанного и листового) и включает в себя растения:

1) со сменяющимися из года в год клубнями смешанного или корневого происхождения: борец дубравный (*Aconitum nemorosum* Bieb. ex Reichenb.), борец Флерова (*A. flerovii* Steinb.), пальчатокоренник мясокрасный (*Dactylorchiza incarnata* (L.) Soo), хохлатка полая (*Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte), ятрышник шлемоносный (*Orchis militaris* L.).

2) с одним многолетним клубнем стеблевого происхождения, на котором сменяются надземные побеги, например, цикламен персидский (*Cyclamen persicum* L.) или с несколькими клубнями – норичник узловатый, или шишковатый (*Scrophularia nodosa* L.) (рис. 12);

3) столонно-клубневые, где клубни появляются на верхушках тонких подземных столонов (картофель клубненосный – *Solanum tuberosum* L., седмичник европейский – *Trientalis europaea* L. (рис. 13), топинамбур, или земляная груша – *Helianthus tuberosus* L.);

4) с клубнями листового происхождения (сердечник тонколистный – *Cardamine tenuifolia* (Ledeb.) Turcz.).

У широко распространенного в сосновых лесах седмичника европейского (рис. 13) надземный побег со скученными на верхушке листьями и изящными белыми цветками формирует летом дочерние побеги из почек, расположенных у основания. Дочерние побеги – очень тонкие, белые столоны растут горизонтально в лесной подстилке. К концу лета верхушечная почка столона загибается вверх, ее ось утолщается и превращается в маленький клубенок, на месте изгиба формируется пучок придаточных корней. После перезимовки из почек вырастают новые надземные побеги, а хрупкие столоны отмирают и разрушаются.

Клубнелуковичные растения имеют видоизмененный подземный побег, сочетающий в себе признаки клубня и луковицы (рис. 14). Разросшийся укороченный стебель образует клубневидное, мясистое, однолетнее образование, покрытое сухими, пленчатыми чешуями или остатками оснований отмерших листьев. *Клубнелуковицы* служат для накопления питательных веществ и ежегодного возобновления. Внешне они напоминают луковицу. На оси клубнелуковицы хорошо заметны узлы и междоузлия, пазушные почки, из которых развиваются новые клубнелуковицы – детки, например, у безвременника прекрасного (*Colchicum laetum* Stev.), гладиолуса (*Gladiolus* sp.) и шафрана сетчатого (*Crocus reticulatus* Stev.).

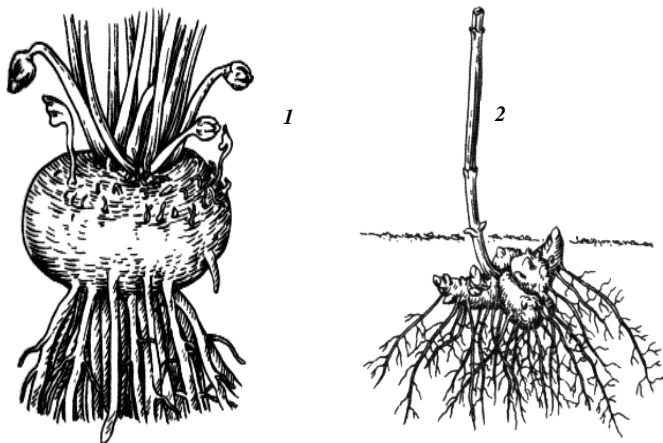


Рис. 12. Клубнеобразующие растения:
 1 – цикламен персидский, 2 – норичник узловатый или шишковатый
 (Ботаника ..., 2006)

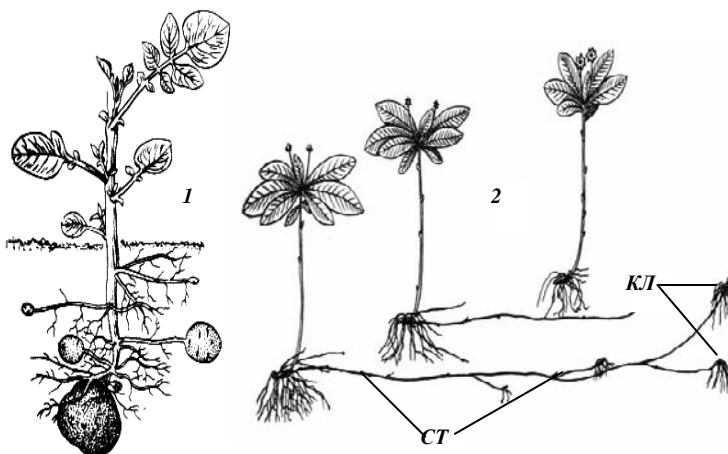


Рис. 13. Столонно-клубневые растения:
 1 – картофель, 2 – седмичник европейский; СТ – стolon, КЛ – клубни
 (Ботаника ..., 2006)

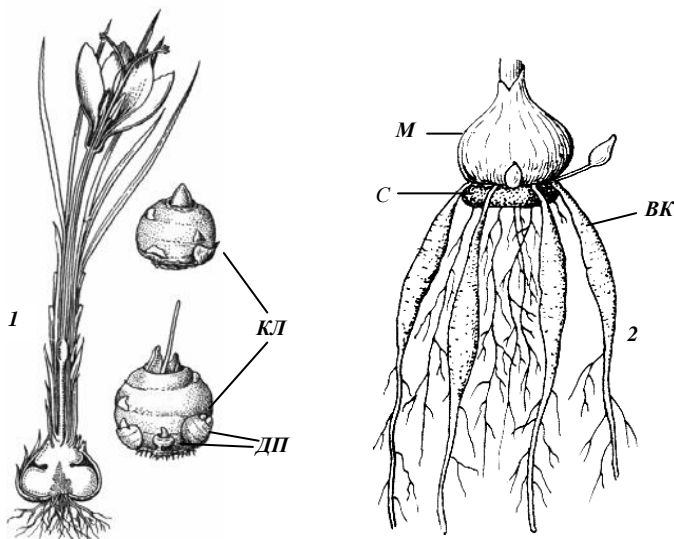


Рис. 14. Клубнелуковичные растения:

- 1 – шафран с клубнелуковицами (КЛ) и дочерними почками – «детками» (ДП);
 2 – гладиолус с утолщенными у основания втягивающими корнями (БК);
 М – молодая и С – старая клубнелуковицы
 (Ботаника 2006)

Луковичные. У этих растений многолетние подземные, реже надземные органы представлены различными типами луковиц с ежегодно сменяющейся придаточной корневой системой (рис. 15).

Луковица – это видоизмененный укороченный подземный побег. Стебель, называемый *донцем*, сильно редуцирован и уплощен, несет плотно расположенные друг к другу сочные чешуи, которые служат для накопления воды и питательных веществ. По их строению и расположению различают два типа луковиц: *пленчатые* (лук репчатый – *Allium cepa* L.) и *чешуйчатые*, или *черепитчатые* (лилия саранка – *Lilium martagon* L.). Луковицы служат для перенесения неблагоприятных условий, вегетативного возобновления и размножения. Они свойственны однодольным растениям из семейств лилейные (лилии, луки, пролески, тюльпаны) и амариллисовые (амариллисы, гиацинты, нарциссы).

Луковичные растения наиболее обильны в степях, полупустынях и некоторых пустынях: лук неравный (*Allium inaequale* Janka), рябчик русский (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.), тюльпан Шренка (*Tulipa schrenkii* Regel), а также в высокогорьях: лук прямой (*Allium strictum* Schrad.), рябчик дагана (*Fritillaria dagana* Turcz. ex Trautv.).

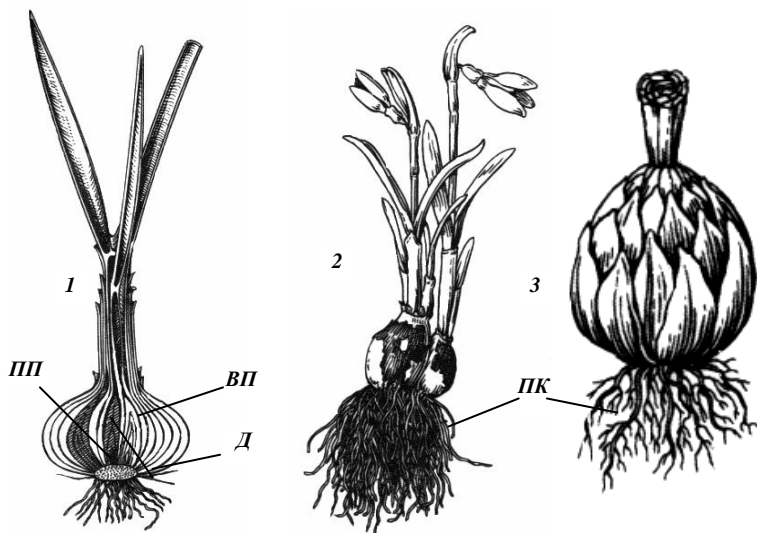


Рис. 15. Луковичные растения:

1 – лук репчатый, 2 – подснежник белоснежный, 3 – лилия – саранка;
 Д – донце, ВП – верхушечная почка, ПП – пазушные почки, ПК – придаточные корни
 (Ботаника 2006)

Довольно много луковичных в лесах: гусиный лук желтый (*Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl.), лилия карликовая (*Lilium pumilum* Delile), лук победный, или черемша (*Allium victorialis* L.), пролеска двулистная (*Scilla bifolia* L.), пролеска сибирская (*S. sibirica* Haw.). Большинство из них – эфемероиды – многолетние растения с коротким периодом вегетации, надземные побеги которых живут недолго, появляясь рано весной, а к началу лета, после плодоношения, полностью отмирают (подснежник белоснежный – *Galantus nivalis* L., пролеска пониклая – *Scilla cernua* Delar.), так они «убегают» от засухи.

Некоторые клубневые, стolonно-клубневые и луковичные растения ведут себя как вегетативные малолетники (любка двулистная, пальчатокоренник Фукса, ятрышник шлемоносный) или даже как вегетативные однолетники, если орган возобновления существует 1–2 года и быстро разрушается, сменяясь последующим. Картофель – пример многолетнего растения, ведущего себя как вегетативный однолетник.

Корнеотпрысковые – растения, образующие отпрыски (поросль) из придаточных почек на корнях (рис. 16). Например, к *облигатно корнеотпрысковым* относятся: льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.), осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), щавель малый, или щавелек (*Rumex acetosella* L.), а к *факультативно корнеотпрысковым* – тайник сердцевидный (*Listera cordata* (L.) R. Br.), чесночница черешковая (*Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande).

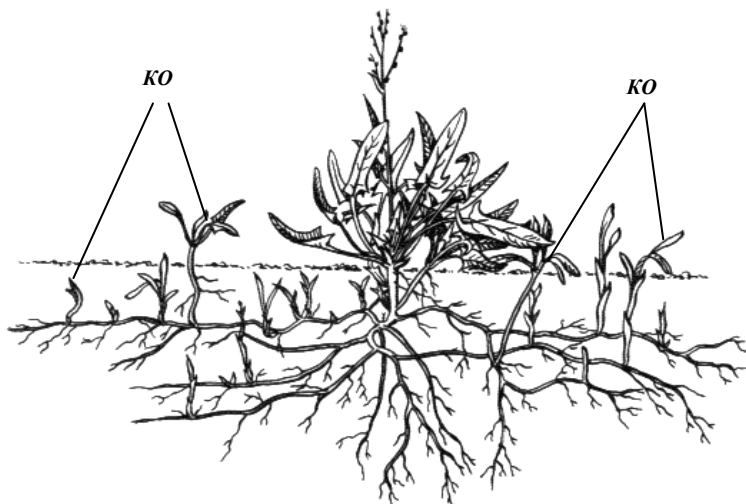


Рис. 16. Щавель малый, или щавелек – *Rumex acetosella* L.

КО – корневые отпрыски
(Лебедев, 1984)

Наземно-ползучие – будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), вербейник монетчатый, или луговой чай (*Lysimachia nummularia* L.), клевер ползучий (*Trifolium repens* L.) – это растения, у которых полегающие и стелющиеся *плагиотропные* (горизонтально растущие) побеги образуют придаточные корни (рис. 17). Плагиотропные надземные побеги лучше приспособлены для поглощения рассеянного света, т. к. поверхность их листьев располагается в горизонтальной плоскости, и оказываются в лучших условиях в отношении тепла и влажности, зимой они защищены снежным покровом. Такие растения распространены, главным образом, в холодных, но достаточно влажных климатических условиях (тундрах, высокогорьях), а также в нижних ярусах лесных сообществ, в условиях сильного затенения.



Рис. 17. Клевер ползучий – *Trifolium repens* L.
(Гуленкова, Красникова, 1976)

Столonoобразующие – растения, у которых в основании стебля из почек возникают летом удлинённые тонкие побеги – *столoны* с чешуевидными листьями, например, у картофеля или редко запасующими подземными листьями. В отличие от корневищ, столoны живут недолго, обычно отмирают в своей средней части в то же лето, когда появляются.

Различают следующие столonoобразующие растения:

1) **надземно-столонные**: живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum* Huds.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.). Надземные столoны – недолговечные ползучие побеги, фотосинтезирующие и служащие для захвата территории и вегетативного размножения (рис. 18);

2) **подземно-столонные**: адокса мускусная (*Adoxa moschatellina* L.), кипрей болотный (*Epilobium palustre* L.), седмичник европейский.

У одних столonoобразующих растений верхушечная почка загибается вверх, ее ось утолщается за счет отложения питательных веществ и превращается в клубень, например, у картофеля, седмичника европейского (см. рис. 13).

На столoнах не всегда образуются клубни. Если столoны развиваются надземно, то верхушечная почка столoна загибается вверх и дает розеточный побег. Надземные столoны иногда называют *усами* и *плетьми*. Они недолговечны, быстро разрушаются, дочерние особи в виде укоренившихся розеточных побегов обособляются и начинают развиваться самостоятельно. Функция усов состоит в захвате площади и расселении дочерних особей, т. е. в вегетативном размножении растений.



Рис. 18. Живучка ползучая – *Ajuga reptans* L
Рисунок Т. И. Серебряковой
(Актуальные проблемы современной биоморфологии, 2012)

Не всякое конкретное растение укладывается строго в ту или иную группу ЖФ. Часто образуются смешанные и переходные формы – корневищно-кистекарневые, корневищно-рыхлодерновинные, корневищно-стержнекарневые, корневищно-столонные (кислица обыкновенная – *Oxalis acetosella* L.) (Черненкова, Шорина, 1990) и т. д. В этой классификации не отражено разнообразие надземных побегов.

Важно отметить, что группы ЖФ наземных, многолетних трав: стержнекарневые, кистекарневые, дерновинные, луковичные, отчасти короткокарневые и клубнеобразующие относят к *вегетативно неподвижным* или *вегетативно малоподвижным* растениям, а группы: длиннокорневые, столонообразующие, отчасти короткокарневые и клубнеобразующие – к *вегетативно подвижным*. Последние способны к интенсивному захвату новой площади, активному передвижению и вегетативному размножению. Расстояние, на которое перемещается особь, зависит от длины корневищ и столонов, так называемых «коммуникационных органов».

Длительность существования каждого прироста корневищ, столонов, клубней, лукович колеблется в широких пределах (от одного сезона до нескольких десятков лет). Общая длительность жизни особи многолетнего травянистого растения обычно превышает эти сроки, особенно у вегетативно подвижных растений. Общая продолжительность жизни многолетних трав у некоторых стержнекарневых и плотнодерновинных

доходит до 200 и более лет (ковыль галечный – *Stipa glareosa* P. Smirn.), а для длиннокорневищных возраст вообще не поддается определению.

Монокарпические травянистые растения. Монокарпика (*monocarpic*; от греч. *monos* – один, единственный, *karpos* – плод) однажды плодоносящие растения – в течение всего онтогенеза один раз цветут и плодоносят, после чего полностью отмирают. В зависимости от продолжительности жизни различают: однолетники с *моноциклическими* побегами (циклы развития делятся один вегетационный период), двулетники с *дициклическими* побегами (2 года), малолетники и многолетники с *полициклическими* побегами (3–5 и более лет) (Биологический..., 1986).

Большинство монокарпиков – *однолетники*, не имеющие органов вегетативного возобновления, отмирают после цветения и плодоношения целиком, вместе с корневой системой, оставляя только семена (*мерофиты*, по Х. Раункиеру). Среди однолетников различают группы по продолжительности жизни:

1) *эфмеры*, которые проходят жизненный цикл всего за 2–3 недели и переживают летнюю жару и засуху в виде семян, в основном, это растения пустынь и степей (бурачок пустынный – *Alyssum desertorum* Stapf., веснянка весенняя – *Erophila verna* (L.) Besser, рогозавник серповидный – *Ceratocephala falcata* (L.) Pers.);

2) длительно *вегетирующие однолетники* (озимые и яровые). Многие однолетники возникли в средиземноморском климате, где осень мягкая и влажная, зима теплая, а лето резко засушливое. Они прорастают осенью, вегетируют всю зиму, а цветут и плодоносят весной, и к наступлению засухи отмирают. Попадая в умеренную зону, с влажным летом и холодной зимой, такие однолетники становятся *озимыми*, т. е. живут два неполных сезона, всходят в конце лета – осенью, зимуют в фазе кущения и заканчивают свое развитие в следующем году. Для их развития необходимо воздействие низких температур. К ним относятся озимые хлебные злаки – пшеница (*Triticum* sp.), рожь (*Secale* sp.), а также ряд полевых сорняков (пастушья сумка, подмаренник цепкий – *Galium aparine* L., фиалка полевая – *Viola arvensis* Murr.). *Яровые* однолетники живут один полевой сезон, всходят весной или летом и заканчивают свое развитие в течение одного вегетационного периода (пикульник красивый – *Galeopsis speciosa* Mill., редька дикая – *Raphanus raphanistrum* L.) (Фисюнов, 1984).

Среди монокарпиков также выделяют: *двулетники* (болиголов пятнистый – *Conium maculatum* L., ослинник двулетний – *Oenothera*

biennis L., лопух, или репейник большой – *Arctium lappa* L.), *малолетники* (цмин песчаный, или бессмертник – *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., чистотел большой – *Chelidonium majus* L.) и редко встречающиеся *многолетники* (агава американская – *Agave americana* L.). Она цветет один раз в жизни – на 10–15-м году, образуя цветонос высотой 8 м с 17 тыс. цветками, а после цветения погибает (Брем, 2004).

3.2.4. Особые жизненные формы растений

Среди древесных и травянистых растений можно выделить также своеобразные ЖФ: лианы, эпифиты и растения-подушки.

В условиях глубокого затенения нижних ярусов влажнотропических лесов выработались особые ЖФ растений, выносящие основную массу вегетативных и генеративных побегов в верхние ярусы, к свету. К ним относятся лианы и эпифиты.

Лианы (от лат. *ligo* – связывать) – вьющиеся или лазающие растения с длинными побегами, не способны самостоятельно сохранять вертикальное положение, в качестве опоры используют другие растения, скалы, постройки и т. п. (Быков, 1988; Биоморфология..., 2005). Побег лиан бывают как *древесными*, например, у винограда культурного, лимонника китайского (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.), так и *травянистыми* – у калистегии заборной, или вьюнка заборного (*Calystegia sepium* (L.) R. Br.), хмелья вьющегося (*Humulus lupulus* L.).

По способу освоения опоры различают лианы:

1) **опирающиеся**, не имеющие специальных приспособлений для лазания (цепляющихся корней, вьющихся стеблей, усиков); их длинные побеги удерживаются на опоре с помощью жестких волосков, шипиков, колючек или черешков листьев и побегов ветвления: виды родов подмаренник (*Galium* sp.), тропические фуксии (*Fuchsia* sp.), ротанговые пальмы (*Palmae* sp.) – с тонкими (диаметром 2–3 см) и длинными (до 300 м) побегами;

2) **цепляющиеся** – с разнообразными колючками и шипами различного происхождения (древогубец плетевидный – *Celastrus flagellaris* Rupr., шиповник иглистый – *R. acicularis* Lindl., шиповник, или роза колючая – *Rosa spinosissima* L.);

3) **корнелазящие** – со специальными придаточными цепляющими корнями (плющ обыкновенный – *Hedera helix* L.) и корнями, выделяющими специфические вещества (фикус карликовый – *Ficus pumila*);

4) **усиконосные** – со специальными усиками, обвивающими опору – листового (арбуз – *Citrullus vulgaris* Schrad., горошек мышиный – *Vicia*

cracca L., горошек заборный – *Vicia sepium* L., огурец – *Cucumis sativus* L., переступень белый – *Bryonia alba* L., тыква – *Cucurbita pepo* L., чина безлисточковая – *Lathyrus aphaca* L., чина луговая – *L. pratensis* L.) или стеблевого происхождения (виноград амурский – *Vitis amurensis* Rupr., виноград обыкновенный – *Vitis vinifera* L.);

5) **вьющиеся** – с побегами, обвивающими опору по винтовой линии против часовой стрелки (вьюнок полевой – *Convolvulus arvensis* L., кирказон широколистный – *Aristolochia macrophylla* Lam., хмель вьющийся или в разных направлениях (полукустарник паслен сладко-горький – *Solanum dulcamara* L.).

Большинство видов лиан произрастает в тропиках. В Сибири встречаются только два вида кустарниковых лиан – княжик сибирский (*Atragene sibirica* L.) и княжик охотский (*Atragene ochotensis* Pall.).

Эпифиты (*epi* – на, *phyton* – растение) – растения, которые поселяются, главным образом, на стволах и ветвях деревьев, но не являются паразитами по отношению к ним. Растения, поселяющиеся на листьях других растений, называют *эпифиллами* (от греч. *epi* – на, *phyllum* – лист), например, водоросли, мхи (эфмеропсис – *Ephemeropsis tjibodesis*), лишайники, редко – цветковые растения, распространенные, главным образом, в тропиках и субтропиках. Среди эпифильных лишайников существуют переходные формы от чистого эпифитизма к умеренному паразитизму, например, на листьях чая поселяется лишайник – катиллярия бутеля (*Catillaria bouteillei*), который снижает фотосинтез и ослабляет чайный куст.

Эпифиты не вступают в прямой физиологический контакт с растением – субстратом, а продолжают самостоятельно существовать как автотрофные организмы. Считают, что около 10 % всех видов растений ведут эпифитный образ жизни. Большинство эпифитов встречается во влажных тропических лесах, например, папоротник платициериум, или олений рог (*Platyserium bifurcatum*). Название рода происходит от греч. слов *platys* – «плоский» и *keras* – «рог» по форме спороносных листьев, напоминающих оленьи рога (рис. 19).

Наиболее богаты эпифитами семейства орхидные: аэрангис желто-белый (*Aerangis luteo-alba*), ванда голубая (*Vanda coerulea*), ванда Ротшильда (*V. rothschildiana*), онцидиум опаленный (*Oncidium sphacelatum*) и бромелиевые: тилландсия уснеевидная, или испанский мох (*Tillandsia usneoides*), фризия красивая (*Friesea speciosa*), эхмея королевы Марии (*Aechmea maria-reginae*) и др. Наиболее интересное приспособление

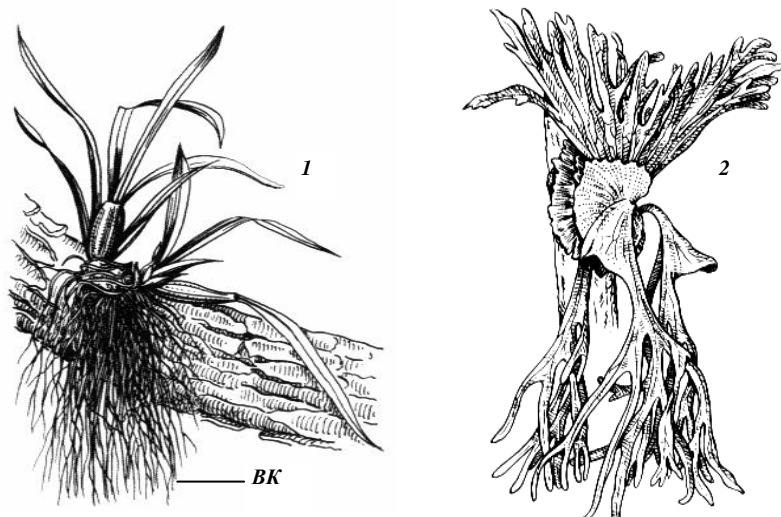


Рис. 19. Растения – эпифиты:

1 – онцидиум опаленный на ветке дерева, *БК* – воздушные корни;
 2 – папоротник платицириум, или олений рог
 (Ботаника 2006)

к эпифитному образу жизни имеется у дисхидии (*Dischidia rafflesiana*). Наряду с обычными листьями растение образует крупные листовые кувшинчики, имеющие отверстия, в которые могут проникать собственные корни и получать накопившуюся в них воду, а в других перевернутых сухих кувшинчиках поселяются муравьи. Отходы муравейника – идеальный источник пищи для дисхидии, таким образом, это эпифитное растение одновременно получает питательные вещества и воду (Вент, 1972).

Во влажных и менее теплых областях, в том числе, в горных районах, распространены эпифитные мхи, лишайники, папоротники.

В умеренном и холодном климате разнообразно эпифитное население стволов и ветвей наших деревьев: мхи (дикранум – *Dicranum* sp., гипнум – *Hypnum* sp., мниум – *Mnium* sp.); лишайники: ксантория настенная (*Xanthoria parietina* (L.) Beltz.), пармелия бороздчатая (*Parmelia sulcata* Taul.), уснея волосистая (*Usnea hirta* (L.) Wigg.), фисция припудренная (*Physcia pulverulenta* (Schreb.) Hampe.), эверния сливовая (*Evernia prunastri* (L.) Ach.), цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.); зеленые водоросли – космополиты: плеврококк обыкновенный (*Pleurococcus vulgaris*), трентеполия (*Trentepohlia umbrina*). Среди вод-

ных растений, в частности морских, есть эпифитные водоросли и грибы, поселяющиеся на водных цветковых растениях и крупных водорослях. Между настоящими эпифитами и не эпифитными растениями существуют переходные формы. Возможен *случайный эпифитизм* – прорастание семян лесных трав в нижних частях стволов деревьев и поселение растений в расщелинах корки (будра плющевидная, вербейник монетчатый и др.). Переходный тип представляют собой *полуэпифиты*, которые начинают развитие на дереве, а потом развивают длинные придаточные корни, достигающие почвы и переходят на самостоятельное почвенное питание (фикус бенгальский – *Ficus benghalensis*, фикус-удушитель – *Ficus indica*); к полуэпифитам также относят некоторые ароидные (монстера остроконечная – *Monstera acuminata*). Ее семена прорастают наземно, затем лазящие побеги, достигнув вершины ствола дерева-опоры, развивают плетевидные побеги, повисающие вниз, достигнув почвы, они укореняются, стелятся по земле, а встретив опору, снова ползут вверх с помощью корней – прицепок.

Эпифиты получают питательные вещества из воздушной окружающей среды. Поглощению капельно-жидкой и парообразной влаги из воздуха способствует развитие воздушных корней с губчатым покровом (*веламеном*), например, у орхидных. У эпифитов, не имеющих корней, влага поглощается ворсистой поверхностью листьев, например, у тилландсии уснеевидной из семейства бромелиевых. В целях экономного расходования воды некоторые эпифиты имеют ксероморфные черты: толстые, мясистые листья с плотной кутикулой, опушенные или редуцированные листья. Могут запасать воду в утолщенных междоузлиях (*псевдобульбах* и *тубероидах* у орхидей) или в основаниях листьев (у бромелиевых). Минеральное питание эпифитов обеспечивается, в основном, за счет атмосферной пыли и в результате разложения растительных остатков, скапливающихся на субстрате. Вместилищами такой первичной почвы служат «корневые гнезда», образующиеся из сплетения воздушных корней, а также «нишевые листья», неплотно прилегающие к стволу и образующие ниши, в которых накапливается почва. Эпифиты используют также вещества, вымываемые дождями из листьев и хвои деревьев (Горышина и др., 1992). Одна из характерных черт эпифитов – очень мелкие семена и споры, легко разносимые даже слабыми воздушными потоками в области крон. Экологический смысл *эпифитизма* – своеобразная адаптация к световому режиму в густых тропических и темно-хвойных лесах: возможность выбраться к свету в верхний ярус леса без больших затрат веществ на рост. Эволюция многих эпифитов зашла так далеко, что они оказались прочно «привязанными»

к субстрату – живым растениям, и многие виды потеряли способность расти вне его – *облигатные эпифиты* (антуриум толстожилковый – *Anthurium crassinervium*).

К группе светолюбивых растений может быть отнесена своеобразная ЖФ – **растения-подушки** (рис. 20). Они характеризуются плотным расположением побегов, низкорослостью, в результате чего формируется подушковидная форма, которая образуется в результате усиленного ветвления и крайне замедленного роста скелетных осей и побегов. Мелкие ксерофильные листья и цветки расположены по периферии подушки. Между отдельными побегами скапливаются мелкозем, пыль, мелкие камни, в результате создается собственная «почва» и особый микроклимат. Некоторые виды растений-подушек приобретают большую компактность и необычайную плотность. По таким растениям, как дионисия моховидная (*Dionysia bryoides*), качим аретиевидный (*Gypsophilla aretioides*), проломник охотский (*Androsace ochotensis*), проломник швейцарский (*Androsace helvetica*), смолевка бесстебельная (*Silene acaulis* (L.) Jacq.), можно ходить как по твердой почве.

Издали их трудно отличить от валунов. Менее плотные колючие подушки образуют камнеломка дернистая (*Saxifraga caespitosa* L.) и терескен обыкновенный (*Ceratoides pappisa* Botsch. et Ikonn.).

Некоторые подушки имеют резко выраженные черты ксероморфизма – мелкие листья, колючки разного происхождения: астрагал колючковый (*Astragalus arnacantha* M. Bieb.), акантолимон крылоприцветковый (*Acantholimon pterostegium*), акантолимон алатавский (*A. Alatavicum*), название рода акантолимон произошло от греч. слов *acanthus* – колючка, шип и *leimon* – луг (рис. 20).

Скученность побегов защищает конусы нарастания от неблагоприятных условий среды. Благодаря компактной структуре, они успешно противостоят ветрам. Поверхность их нагревается почти так же, как и поверхность почвы, а колебания температуры внутри подушки менее выражены, чем в окружающей среде. Отмечены случаи значительного повышения температуры внутри подушки. Например, у высокогорного вида Центрального Тянь-Шаня (*Dryadanthe tetrandra*) при температуре воздуха 10 °С внутри растения температура достигала 23 °С, благодаря аккумуляции тепла в этом своеобразном «парнике» (Горышина, 1979). Эта ЖФ растений приурочена исключительно к бедным – каменистым, песчаным, торфянистым и нередко холодным субстратам. Они всегда растут на открытых местах при ярком полном солнечном освещении, нередко – с повышенной долей ультрафиолетовых лучей (в высокогорьях).

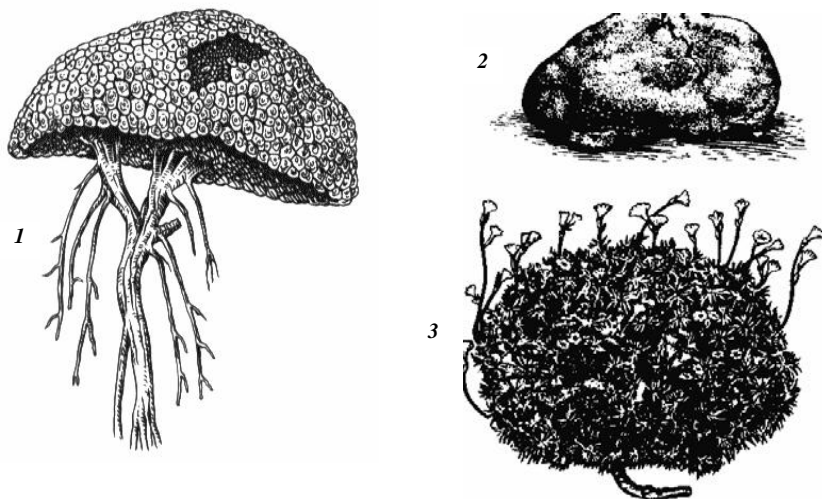


Рис. 20. Растения-подушки:

1 – азорелла с острова Кергелен, 2 – качим аретиевидный,
3 – акантолимон алатавский
(Ботаника ..., 2006)

Растения-подушки бывают самых разных размеров (от нескольких сантиметров до 1 м и более в поперечнике) и разнообразных очертаний: полушаровидные, плоские, вогнутые. В Австралии и в Новой Зеландии крупные подушки причудливых форм называют «растениями-овцами».

Из-за медленного роста растения-подушки по долговечности вполне сравнимы с деревьями: их возраст может достигать нескольких сотен лет. Например, на Памире подушка акантолимона диаметром 3 см имела возраст 10–12 лет, при 10 см – 30–35 лет, а возраст крупных подушек достигал не одной сотни лет.

Растения-подушки в большинстве своем – стержнекорневые травянистые многолетники и древесные растения из различных семейств: бобовые, розоцветные, зонтичные, гвоздичные, примуловые, свинчатковые и др. Они иногда целиком определяют ландшафт в высокогорьях (в частности, на Памире), а также на морских побережьях, в арктических тундрах, на каменистых океанических островах, особенно в южном полушарии. Например, род азорелла (*Azorella* sp.) из семейства зонтичные, встречается в высокогорьях Анд Южной Америки, на Фолклендских островах и в Новой Зеландии. Азорелла образует плот-

ные твердые подушки диаметром до 1 м, состоящие из компактных розеточных побегов, около 3 см в диаметре, с кожистыми темно-зелеными, жесткими листьями (рис. 20) (Брем, 2004).

3.3. Демографическая классификация жизненных форм растений

В современной *фитоценологии* широко используется система ЖФ, отражающая структуру *фитогенного поля* растения – пространство, параметры которого (освещенность, сила ветра, состав опада и др.) преобразованы жизнедеятельностью растений. Степень изменения этих параметров характеризует напряженность фитогенного поля (Уранов, 1965). С учетом характера пространственного размещения структурных частей растений и степени их автономности в растительном сообществе выделено 4 типа биоморф. В связи с этим, наряду с широко известными классификациями Х. Раункиера и И. Г. и Т. И. Серебряковых, используется классификация растений по типам биоморф или демографическая (Смирнова и др., 1976; Шорина, 1981; Жукова и др., 1989, Паленова, 1993). В ней отражены эколого-морфологический и демографический принципы распределения растений по ЖФ. Эта классификация может быть использована при полевых и лабораторных исследованиях растений в разных частях их ареалов (табл. 2).

Классификация ЖФ по типам биоморф или **демографическая** разработана для анализа численности и пространственной структуры ценопопуляций растений. По характеру пространственного размещения структурных частей (побегов, корней, почек возобновления в онтогенезе особи) и степени их автономности выделено 4 типа биоморф:

а) **моноцентрический тип** характеризуются тем, что у взрослых особей корни, побеги и почки возобновления сосредоточены в единственном центре – источнике разрастания, т. е. взрослая особь представляет собой один элементарный источник **фитогенного поля** (Уранов, 1965) – поля воздействия растения на среду. К моноцентрическим биоморфам относятся вегетативно-неподвижные и малоподвижные виды: одноствольные деревья, стержнекорневые, некоторые дерновинные и вегетативно не размножающиеся клубневые растения;

б) **полицентрический тип** – взрослые особи данной биоморфы имеют несколько четко выраженных центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления, соединенных между собой коммуника-

циями (корневищами, столонами, усами др.). Они одновременно являются центрами разрастания особей и могут самостоятельно существовать и давать новые центры при естественном или искусственном отделении. К этому типу биоморф относятся длиннокорневищные, корнеотпрысковые, наземно- и подземно-столонообразующие травы, вегетативно размножающиеся и активно разрастающиеся кустарнички, кустарники и деревья. Обособление центров разрастания и вегетативное размножение достигают у этого типа биоморф максимального выражения;

в) **неявнополицентрический тип** – взрослые особи этого типа имеют несколько слабо различимых центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления. К этой группе биоморф относятся луковичные, короткокорневищные, кистекорневые травы, некоторые древесные растения. Если взрослые особи этих биоморф имеют небольшие по протяженности корневища, то у них условно могут быть выделены участки, где наиболее активно происходят ростовые процессы – эти части особи (партикулы) могут рассматриваться как единицы воздействия на среду;

г) **ацентрический тип** – у взрослых особей корни, почки возобновления рассредоточены вдоль всей длины побегов, имеется множество сближенных источников разрастания, фитогенное поле протяженное, центры разрастания не выражены. К этому типу биоморф относятся некоторые наземно-ползучие виды (клевер ползучий – *Trifolium repens* L.).

Моно-, неявно-, ацентрические и явнополицентрические биоморфы образуют ряд, в котором увеличивается степень автономности структурных элементов особей, дезинтеграция (обособление центров разрастания) становится специализированной, одновременно возрастает вегетативная подвижность, усиливается роль вегетативного размножения в жизни популяции, а его формы становятся более совершенными.

В настоящее время ЖФ растений изучают не только с точки зрения особенностей морфологии и экологии растений, но и с позиций учета форм их существования друг с другом в одном фитоценозе (Ботаника..., 2006). Существует несколько классификаций ЖФ, основанных на признаках растений, важных для их взаимодействий в фитоценозе (Высоцкий, 1915; Зозлин, 1961, 1968, 1976 и др.).

**Эколого-морфологическая и демографическая
классификации ЖФ растений
(Жукова и др., 1989; с уточнениями и добавлениями – 2014)**

Эколого-морфологическая классификация растений	Демографическая классификация растений*				Примеры
	I	II	III	IV	
ДЕРЕВЬЯ					
Прямостоячие одноствольные немногоствольные (плейокормные)	+				Дуб черешчатый
непартикулирующие (с единой корневой системой)	+				Береза пушистая
партикулирующие (отделившиеся части имеют собственную корневую систему)		+	+		Клен остролистный, клен полевой
куртинообразующие длиннокорневищные			+		Липа сердцелистная
корнеотпрысковые			+		Осина, вяз гладкий
кустовидные («торчки»): непартикулирующие	+				Дуб черешчатый
партикулирующие:					
<i>короткоксилоризомные</i>		+			Липа сердцелистная
<i>длинноксилоризомные</i>			+		Липа сердцелистная
<i>корнеотпрысковые</i>			+		Вяз гладкий
С т л а н ц ы (стелющиеся деревья)	+	+			Кедровый стланник
КУСТАРНИКИ					
Прямостоячие непартикулирующие	+				Ива сетчатая Волчье лыко
партикулирующие					
<i>короткоксилоризомные</i>	+	+			Лещина обыкновенная
<i>длинноксилоризомные</i>			+		Лещина обыкновенная
<i>корнеотпрысковые</i>			+		Малина лесная
С т л а н и к и (стелющиеся кустарники)	+				Береза карликовая

* I – моноцентрические; II – полицентрические; III – неявнополицентрические; IV – ацентрические.

Эколого-морфологическая классификация растений	Демографическая классификация растений*				Примеры
	I	II	III	IV	
КУСТАРНИЧКИ					
Прямостоячие наземно-ползучие	+	+	+		Ива сетчатая
длиннокорневищные			+		Клюква болотная, тимьян ползучий
короткорневищные	+	+			Черника, брусника
корнеотпрысковые		+	+		Подбел многолистный
С т л а н и ч к и (стелющиеся кустарнички)					Вереск обыкновенный
длиннопобеговые	+	+			Минуартия арктическая
подушковидные	+				
ПОЛУКУСТАРНИКИ					
Непартикулирующие	+				Кохия распростертая
Партикулирующие	+	+			Польнь полевая
Корнеотпрысковые		+	+		Польнь сантолистная
ПОЛУКУСТАРНИЧКИ					
Каудексовые короткорневищные	+				Костяника, польнь равнинная
Стелющиеся наземно-ползучие	+	+			Княженика, польнь высокая
подушковидные	+	+	+		Тимьян степной
корнеотпрысковые	+	+	+		Смолевка бесстебельная
ТРАВЫ					
Монокарпика однолетние	+				Желтушник левкойный, крупка весенняя
малолетние	+				Козлобородник восточный, ослинник двулетний
многолетние	+				Борщевик сибирский
Поликарпики стежнекорневые некаудексовые	+				Подорожник степной
стежнекорневые каудексовые непартикулирующие	+				Бедренец камнеломка, цикорий обыкновенный
<i>партикулирующие</i>	+				Василек скабиозолистный, василек сумский

Эколого-морфологическая классификация растений	Демографическая классификация растений*				Примеры
	I	II	III	IV	
вертикальнокороткорневищные	+				Подорожник большой
кистекорневые	+				Лютик едкий, валериана лекарственная, синюха голубая
луковичные и клубнелуковичные					
непартикулирующие	+				Лук огородный, подснежник Воронова
партикулирующие	+				Пролеска сибирская
дерновинные					
непартикулирующие	+				Лисохвост коленчатый
<i>рыхлодерновинные</i>					Душистый колосок
партикулирующие					
<i>плотнoderновинные</i>					Белоус торчащий
<i>рыхлодерновинные</i>	+	+			Ежа сборная
горизонтально и косокороткорневищные		+		+	Примула Сибторпа, лапчатка прямостоячая, медуница неясная, копытень европейский, купена многоцветковая
		+		+	
короткоподземно-столонные:					
недерновинные		+			Кипрей болотный
дерновинные		+			Мятлик расставленный
длиннокорневищные			+		Ландыш майский, мать-и-мачеха обыкновенная, пырей ползучий
длинностолонные					
розеткообразующие			+		Лютик ползучий, лапчатка гусиная
луковичные	+		+		Тюльпан Биберштейна
клубневые	+		+		Хохлатка расставленная
дерновинные	+		+		Лерхенфельдия извилистая
наземно-ползучие			+	+	Луговой чай
полуползучие			+	+	Будра плющевидная
корнеотпрысковые	+		+		Щавель малый, осот полевой



ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Для определения растений по классификации И. Г. Серебрякова можно пользоваться таблицей, построенной по типу дихотомического ключа (Шафранова, 1990). Она позволяет не только выявить наиболее существенные признаки основных групп ЖФ, но и увидеть их соподчиненность.

Определительная таблица ЖФ растений по Л. М. Шафрановой и др., 1990 с дополнениями*

1. В составе тела растения только потенциально однолетние побеги (не обладающие способностью жить дольше одного сезона), лишенные зимующих почек. Зимующие почки только у озимых форм. Длительность жизни растения от прорастания семени до отмирания меньше одного года **однолетние травы.**
- + В составе тела растения как потенциально однолетние, так и потенциально многолетние побеги, которые несут зимующие почки. Длительность жизни растения больше одного года 2.
2. Все надземные части побегов однолетние, а приземные и подземные – многолетние. Зимующие почки расположены на уровне почвы или погружены в нее **многолетние травы.**
- + Имеются многолетние надземные побеги или части побегов. Зимующие почки расположены надземно, некоторые – подземно 3.
3. Большая часть каждого удлиненного надземного побега однолетняя, многолетние *одревесневшие* лишь их нижние части (а также укороченные побеги). Зимующие почки располагаются относительно невысоко над поверхностью почвы **полудревесные растения.**
- + Надземные побеги на всем (реже почти на всем) своем протяжении многолетние (кроме генеративных участков). Зимующие почки расположены надземно вплоть до самых верхних частей растения – **деревянистые растения** 4.

* Авторские дополнения выделены курсивом.

4. Большинство многолетних *одревесневших* побегов приземные или подземные, горизонтальные или приподнимающиеся, *имеющие стелющуюся форму дерева* **стланцы;**
стелющиеся кустарники **стланики;**
стелющиеся или шпалерные кустарнички..... **стланички.**
- + Большинство многолетних побегов вертикальные или чуть наклонные .5.
5. Зона кущения приземная или подземная (в последнем случае зимующие почки располагаются не только приземно, но и подземно). Есть несколько надземных вертикальных стволиков, сменяющих друг друга в онтогенезе растения (*продолжительность жизни надземных скелетных осей от 2–3 до 30–40 и более лет, высота – от 0,8–1 до 5–6 м*)..**кустарники.**
(продолжительность жизни ортотропных надземных осей не более 5–10 лет, высота – от 5–7 до 50–60 см)..... **кустарнички.**
- + Кущения не происходит. На протяжении жизни растение имеет, как правило, только один ствол с кроной ветвей. Приземные спящие почки (если они есть) трогаются в рост только в результате насильственного подавления роста главного ствола.....**деревья.**



ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

5.1. Онтогенез

Разнообразие жизненных форм растений описывается не только в разных систематических группах, но в онтогенезе особей одного вида. Поэтому необходимо знать, как проходит онтогенез растений.

Развитие популяционно-онтогенетического направления показало, что глубокое изучение популяционного биоразнообразия невозможно без подробного описания полного онтогенеза особей или рамет для любого вида растений.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма. Это наиболее распространенная общебиологическая трактовка, уточняемая и дополняемая разными авторами (Левин, 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 постэмбриональный период.

Очевидно, различие подходов зоологов и ботаников определяется спецификой объектов исследования, разными принципами их организации. 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.

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). Следствием этого является модульная структура тела с относительной автономностью отдельных его частей (структурных модулей), также с 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. Поэтому традиционная трактовка онтогенеза как индивидуального развития одной особи применима у растений лишь к организмам, неспособным к вегетативному размножению.

Если попытаться охватить все многообразие модулярных организмов, то можно принять следующее определение онтогенеза: полный онтогенез – это генетически обусловленная полная 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).

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.

В ходе онтогенеза происходят рост и развитие организма, в определенной последовательности совершаются биохимические, физиологические и морфологические процессы. Онтогенетические (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.

5.2. Периодизация онтогенеза растений

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) детализировали и дополнили периодизацию онтогенеза: обоснована онтогенетическая неравноценность особей в популяциях растений разных биоморф, введено подразделение генеративного периода на молодое, средневозрастное и старое генеративные 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. Е. Л. Нухимовский (1997) предложил в периодизации онтогенеза растений выделять эмбриональный период, подразделив его на два подпериода: а) собственно эмбриональный и б) латентный (табл. 3).

Таблица 3

Периодизация онтогенеза растений
(Работнов, 1950; Уранов, 1975, Онтогенетический атлас..., 2000)

Периоды и этапы	Онтогенетические состояния	Индекс
I. Эмбриональный: а) собственно эмбриональный (пренатальный) б) латентный	Формирующееся семя и зародыш, находящиеся на материнском растении	
	Сформировавшиеся и отделившиеся семена или нераскрывающиеся односемянные плоды	se
II. Прегенеративный	Проросток	p
	Ювенильное	j
	Имматурное	im
	Виргинильное (молодое вегетативное)	v
III. Генеративный	Скрытогенеративное	g ₀
	Молодое (раннее) генеративное	g ₁
	Средневозрастное (зрелое) генеративное	g ₂
	Старое (позднее) генеративное	g ₃
IV. Постгенеративный	Субсенильное	ss
	Сенильное	s
	Отмирающее	sc

Позднее было описано еще одно состояние – скрытогенеративное (g₀) (Шестакова, 1991).

В монографии «Ценопопуляции растений» (1988) 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, а также часто и сменой жизненной формы. Каждый этап онтогенеза характеризует биологический возраст особи.

Отнесение растений к тому или иному онтогенетическому 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 определяется по взрослым особям. Окончательное становление жизненной формы наблюдается в разных возрастных состояниях: от v до g_2 (редко – g_3). 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.).

При выделении онтогенетических состояний 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 ЖФ.

5.3. Онтогенетические состояния

Ниже приводятся наиболее общие качественные признаки онтогенетических состояний, используемые для растений разных ЖФ.

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 семе-

нем; 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. Иматурные растения (im) – наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных растений к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа, появление отдельных взрослых признаков структуры 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 сформированы, 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 эти признаки отсутствуют или нет возможности проверить наличие генеративных почек, то скрытогенеративное состояние не выделяется, хотя фактически оно всегда присутствует 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 или зрелые (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 разраста-

ния: 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 $g_1(v)$, $g_2(v)$ и $g_3(v)$. Эти группы четко выделяются по остаткам («пенькам») прошлогодних генеративных побегов, по рубцам от них при отсутствии 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 фенофазы.

У некоторых видов растений при замедленном развитии особей в прегенеративном периоде целесообразна более подробная периодизация онтогенеза и выделение в пределах некоторых онтогенетических состояний 2–3 подгрупп, отличающихся четкими морфологическими маркерами. Например, у ясеня обукновенного (*Fraxinus excelsior* L.) могут быть выделены 2 подгруппы имматурных (im_1 и im_2 состояния), которые характеризуются различным расчленением листовых пластинок (Заугольнова, 1997). У многолетнего монокарпика жабрицы порезнико-

вой (*Sesili libanotis* (L.) Koch.) описаны 3 подгруппы виргинильных растений (v_1, v_2, v_3), отличающиеся степенью расчленения сегментов листа, числом пар сегментов, наличием количеством листовых рубцов на корневище, его толщиной (Быкова, 1997).

Непрерывность процессов морфогенеза и варьирование в различных экологических ситуациях темпов развития особей предопределяют появление промежуточных онтогенетических состояний, сочетающих признаки соседних этапов онтогенеза. Так, в засушливые годы ускоренный темп развития особей подорожника большого (*Plantago major* ssp. *pleiosperma* Pilger) приводит к быстрому переходу растений в генеративное состояние и появлению зацветающих иматурных и даже ювенильных особей.

Вероятно, в этом случае целесообразно использовать двойные индексы: $g_1 - (j)$, $g_1 - (im)$, подчеркивая этим своеобразие их морфологической структуры и неоднородность группы молодых генеративных растений.

При выделении онтогенетических состояний 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 ЖФ.

5.4. Признаки онтогенетических состояний растений разных жизненных форм

В настоящее время установлен перечень качественных и количественных признаков, специфичных для растений разных жизненных форм.

В качестве основных признаков маркеров онтогенетических состояний деревьев и кустарников 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 полудревесных растений помимо перечисленных признаков отмечается степень одревеснения побегов.

В качестве примеров приведены рисунки онтогенезов изученных древесных и полудревесных растений (рис. 21–31). Рисунки онтогенезов растений, опубликованные в Онтогенетическом атласе лекарственных растений обозначены *, а в Онтогенетическом атласе растений – **.

ДЕРЕВЬЯ

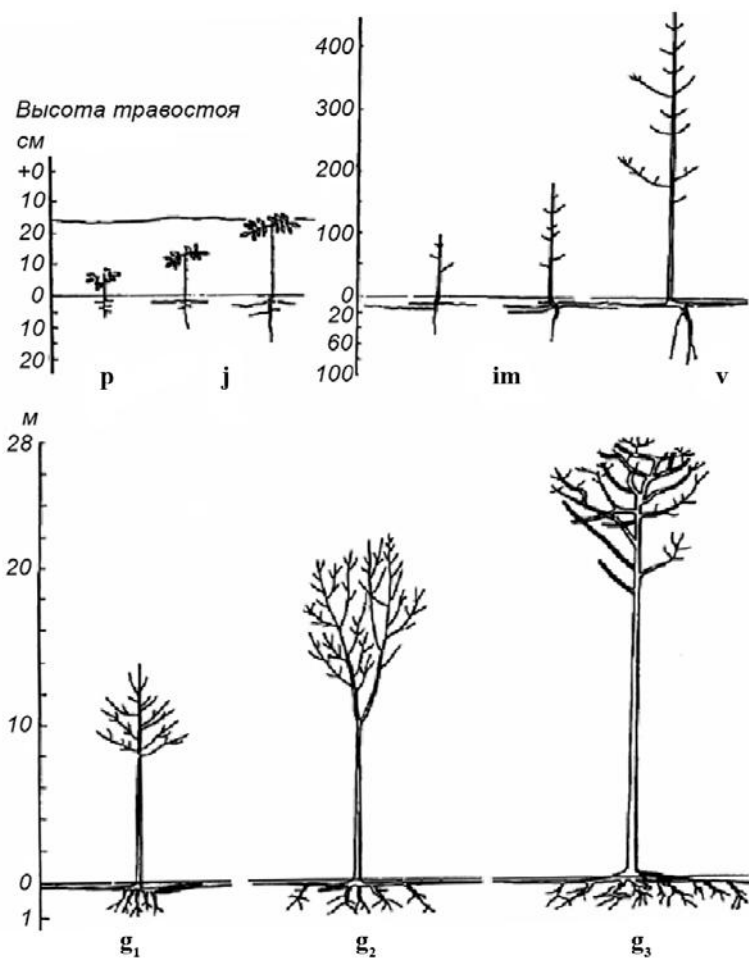


Рис. 21. Онтогенез ясеня обыкновенного – *Fraxinus excelsior* L.
(Заугольнова, 1997, т. 1)*

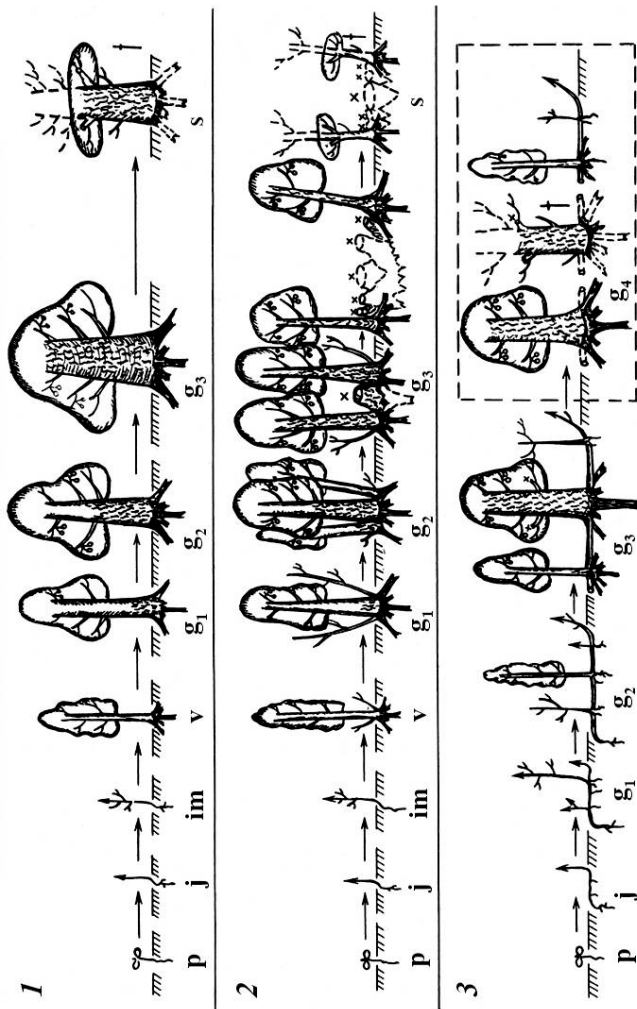


Рис. 22. Онтогенез липы сердцелистной – *Tilia cordata* Mill.:

1 – развитие одноствольного; 2 – немногоствольного; 3 – куртино-образующего дерева (Чистякова, 1994)



Рис. 23. Онтогенез сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris* L.
 (Жукова, Нотов, Турмухаметова, Тетерин, 2013, т. 7)**

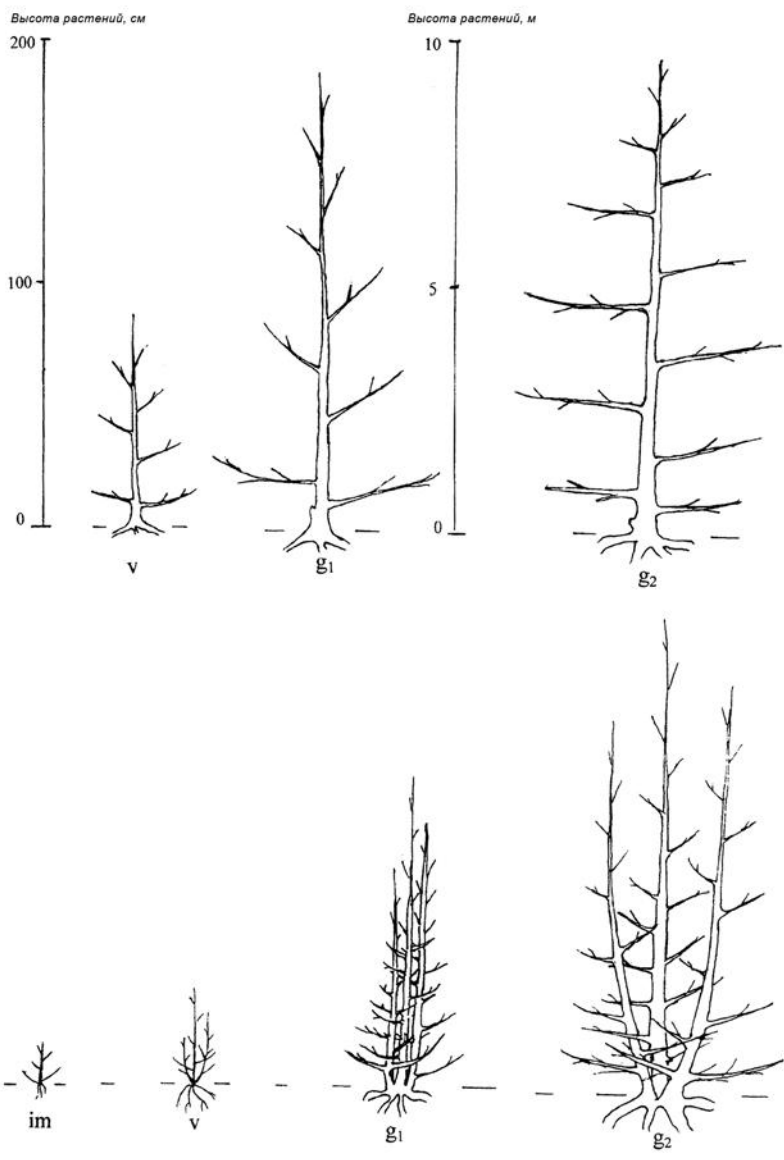


Рис. 24. Онтогенез туйи западной – *Thuja occidentalis* L.
(Сарбаева, Воскресенская, 2002, т. 3)*

КУСТАРНИКИ

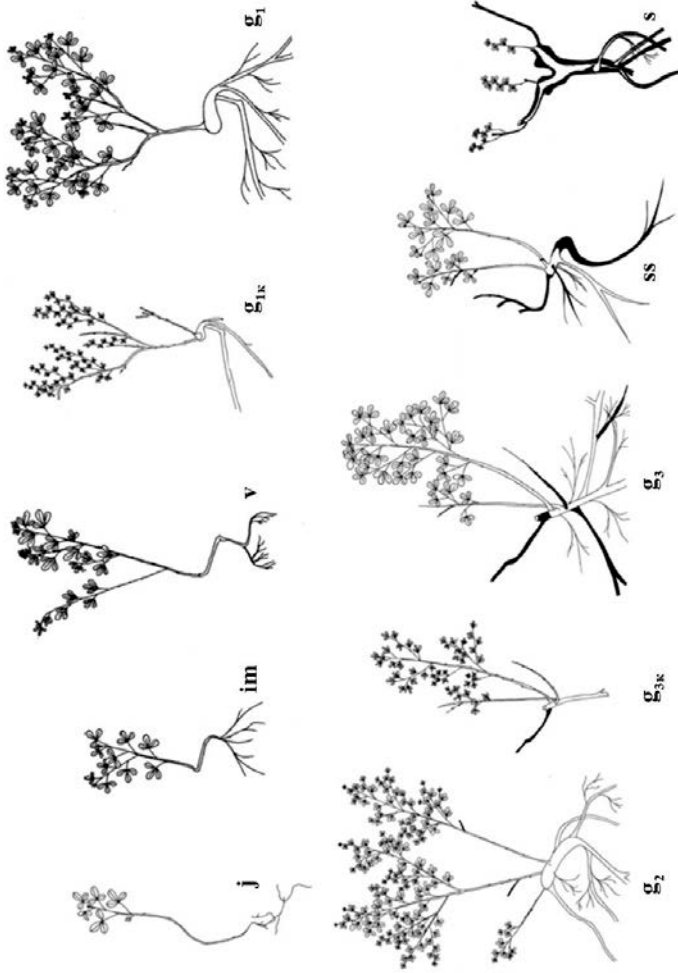


Рис. 25. Онтогенез ракитника русского – *Chamaecytisus ruthenicus*
Fisch. ex Woloszcz. Klaskova (Гавриллова, Жукова, Закамская, 2007, т. 5)**

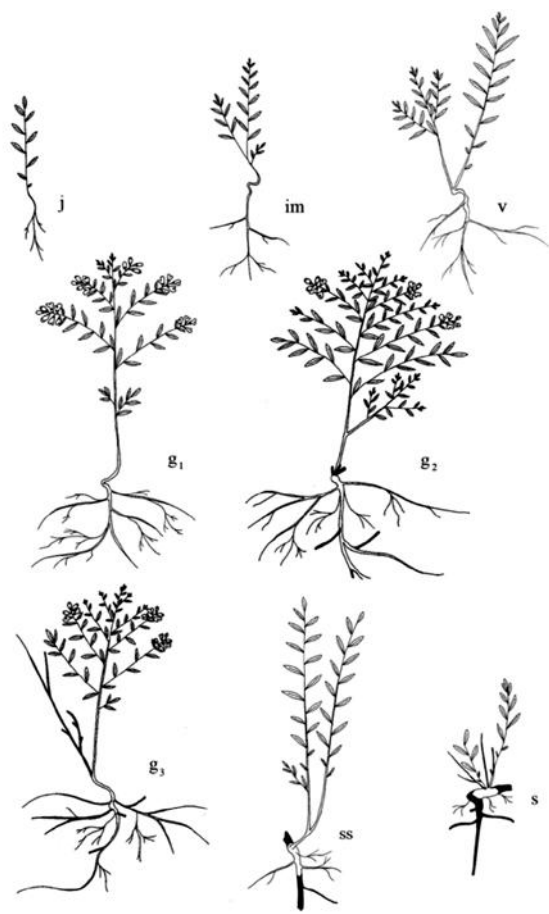


Рис. 26. Онтогенез дрoка красильного – *Genista tinctoria* L.
(Гаврилова, Жукова, Закамская, 2007, т. 5) **

Кустарнички

Для кустарничков и полукустарничков отмечаются признаки – маркеры, применяемые как для древесных, так и для травянистых полицентрических биоморф: длительность жизни скелетных осей, соотношение одревесневших и травянистых частей, число и высота стволиков, число и расположение парциальных образований, характер их отмирания, направление их роста, особенности подземных органов – корней и корневищ.

КУСТАРНИЧКИ

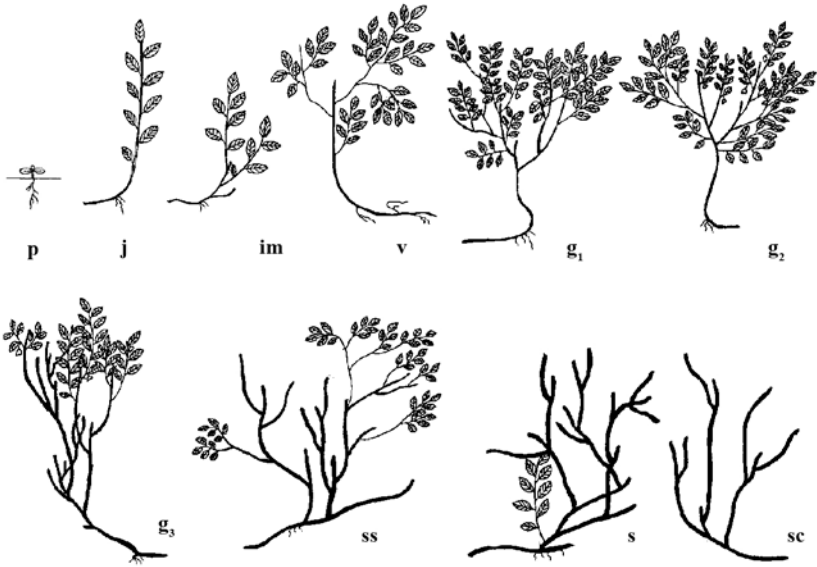


Рис. 27. Онтогенез черники – *Vaccinium myrtillus* L.
(Полянская, Жукова, Шестакова, 2000, т. 2)*

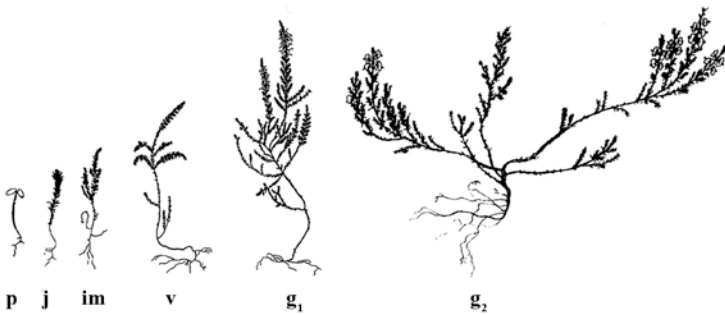


Рис. 28. Онтогенез вереска обыкновенного – *Calluna vulgaris* L. Hult.
(Жукова, Полянская, 2002, т. 3)*

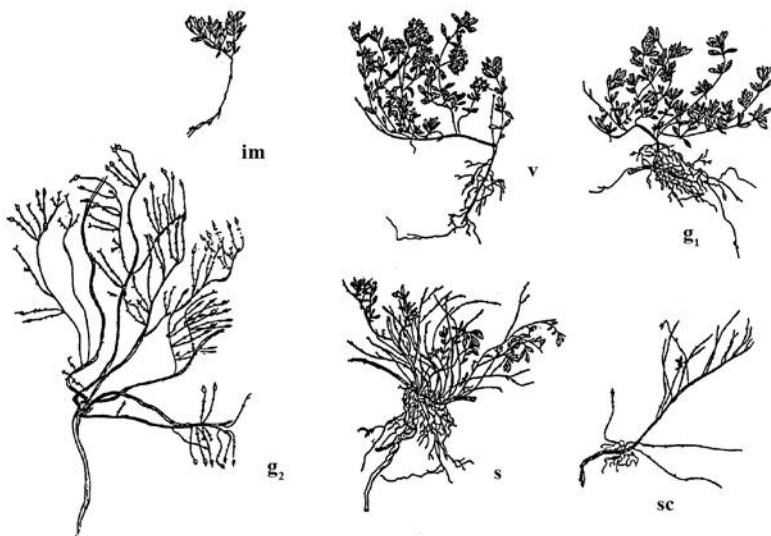


Рис. 29. Онтогенез тимьяна степного – *Thymus steposus* Клок.
(Головенкина, Файзуллина, 2000, т. 2)*

ПОЛУКУСТАРНИЧКИ

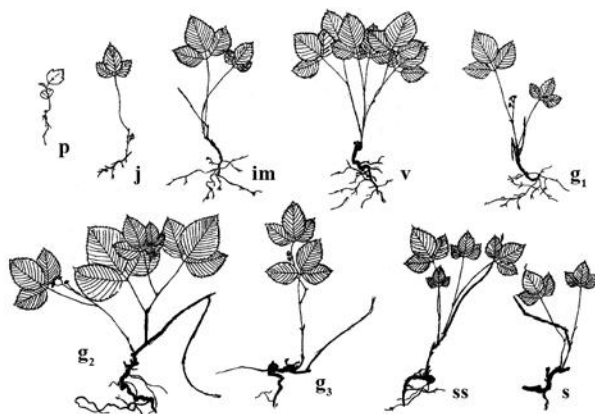


Рис. 30. Онтогенез костяники каменной – *Rubus saxatilis* L.
(Закамская, Панова, Жукова, 2000, т. 2)*

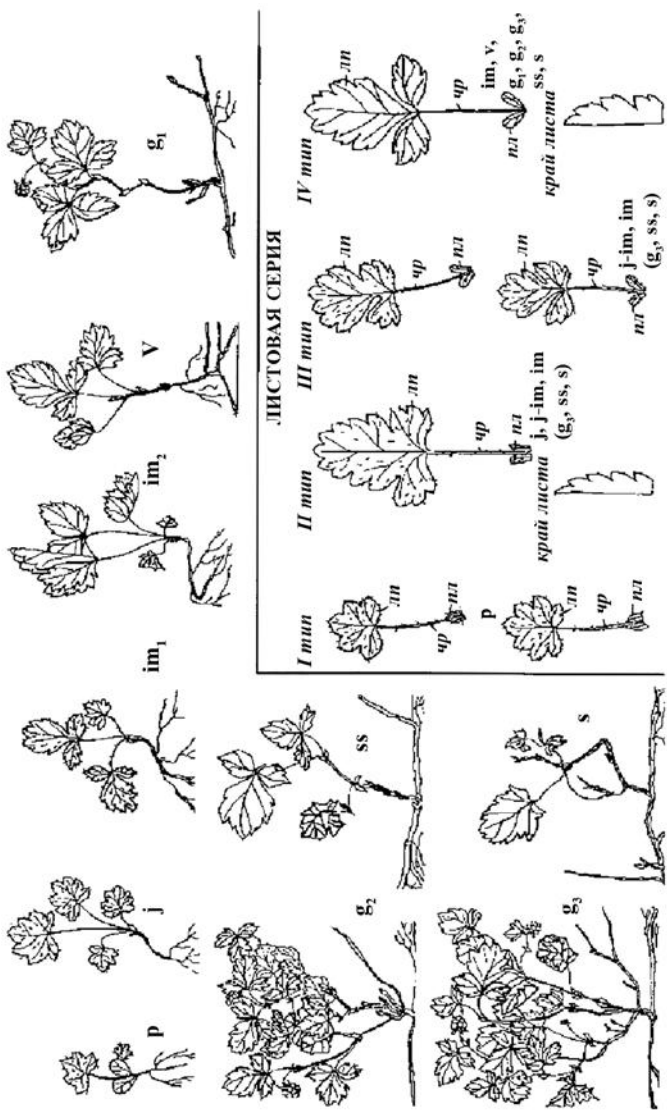


Рис. 31. Онтогенез княженики – *Rubus arcticus* L.:
 лл – листовая пластинка, чр – черешок; лл – прилистники (Жукова, Белова, 1997, т. 1)*

Травянистые растения

При изучении онтогенеза травянистых растений (рис. 32–55) необходимо учитывать специфику каждой группы биоморф. В то же время для всех многолетних, малолетних и однолетних травянистых растений побеговая система описывается по общему плану: 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.

ОДНОЛЕТНИКИ

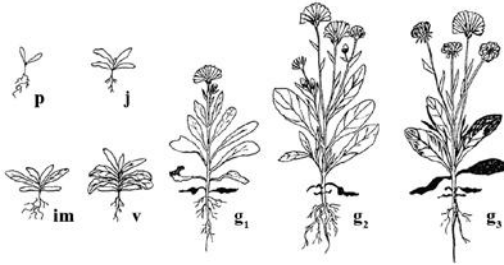


Рис. 32. Онтогенез календулы лекарственной – *Calendula officinalis* L.
(Жукова, Шестакова, Грошева, Воскресенская, Лошкарёва, Мамаева, 1997, т. 1)*

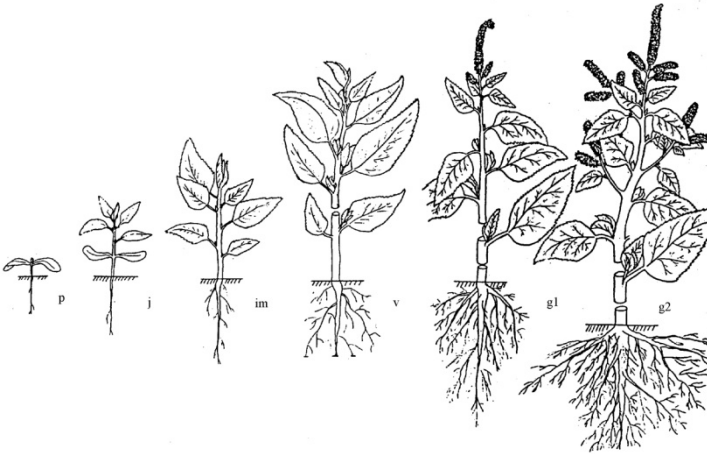


Рис. 33. Онтогенез амаранта багряного – *Amaranthus cruentus* L.
(Жукова, Воскресенская, Грошева, Женихова, 2000, т. 2)*

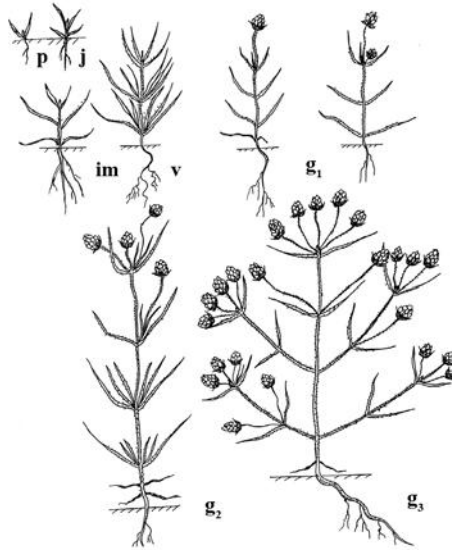


Рис. 34. Онтогенез подорожника песчаного – *Plantago arenaria* Waldst. et Kit. (Османова, 2007, т. 5)**

МАЛОЛЕТНИКИ

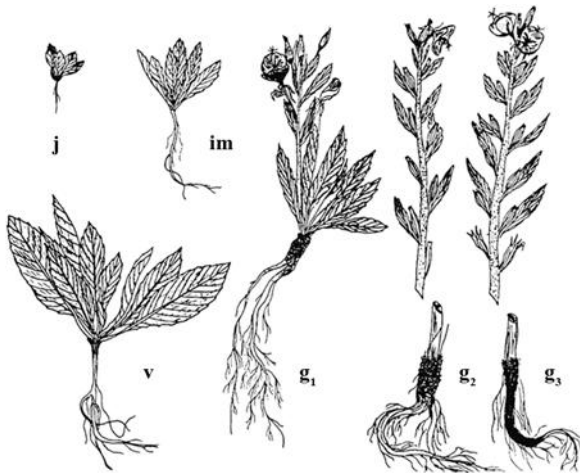


Рис. 35. Онтогенез ослинника двулетнего – *Oenothera biennis* L. (Османова, Королёв, 1997, т. 1)*

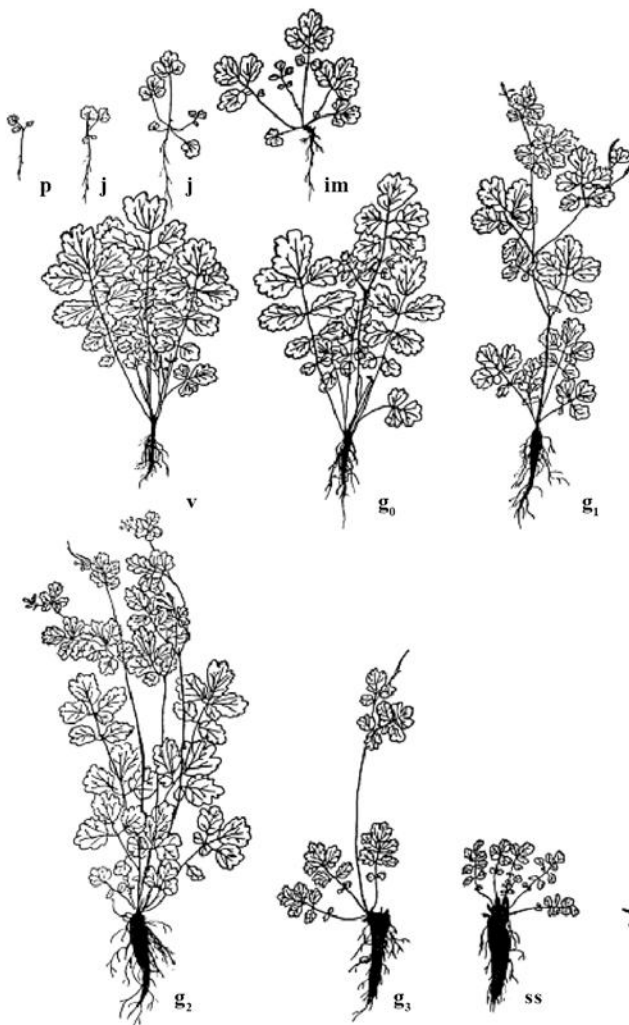


Рис. 36. Онтогенез чистотела большого – *Chelidonium majus* L.
(Скочилова, Жукова, Пигулевская, 1997, т. 1)*

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

МНОГОЛЕТНИЕ ТРАВЫ

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 (рис. 37).

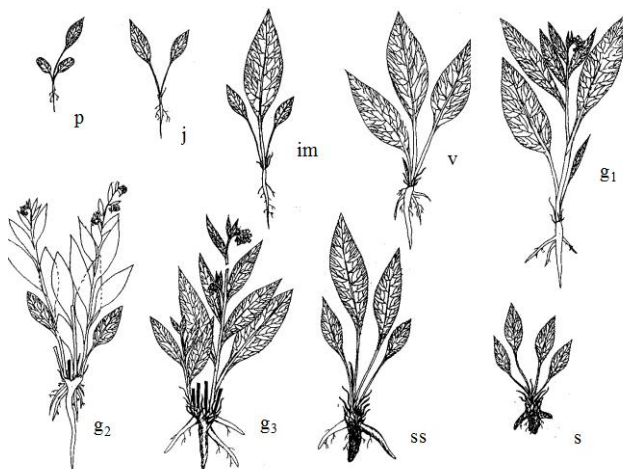


Рис. 37. Онтогенез окопника лекарственного – *Symphytum officinale* L.
(Ведерникова, Матвеева, 2000, т. 2)*

У кистекарневых 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 эпигеогенном корневище, время появления и степень развития боковых корней, их цвет, количество, отмирание (рис. 38, 39).

У короткокорневищных и короткокорневищно-кистекарневых растений – появление, развитие главного корня (на начальных этапах онтогенеза), начало и характер формирования корневища (эпигеогенного или гипогенного происхождения), его ветвление, цвет, степень разрушения, развитие системы придаточных корней; число, цвет, образование, отмирание корней (рис. 40–42).

У кровохлепки лекарственной встречается 7 ЖФ (см. гл. 6). На рисунке 43 представлен ее онтогенез стержнекарневой короткокорневищной с многоглавым каудексом ЖФ.

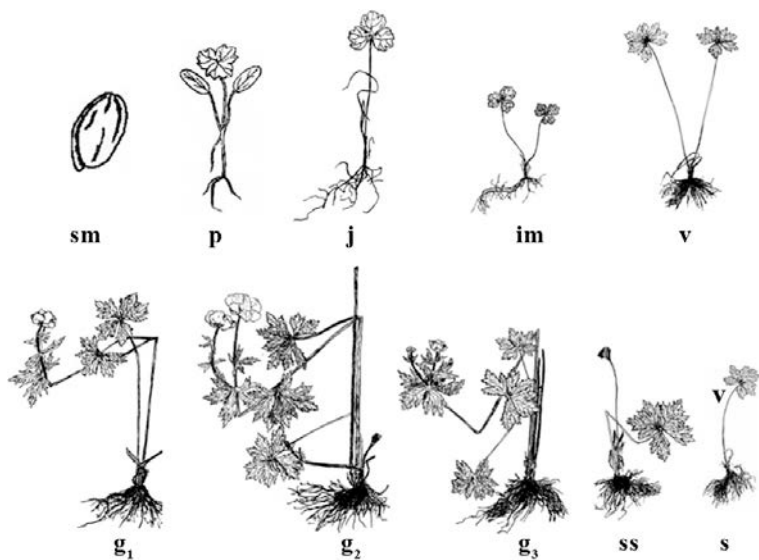


Рис. 38. Онтогенез купальницы европейской – *Trollius europaeus* L.
(Акшенцев, 2002, т. 3)*

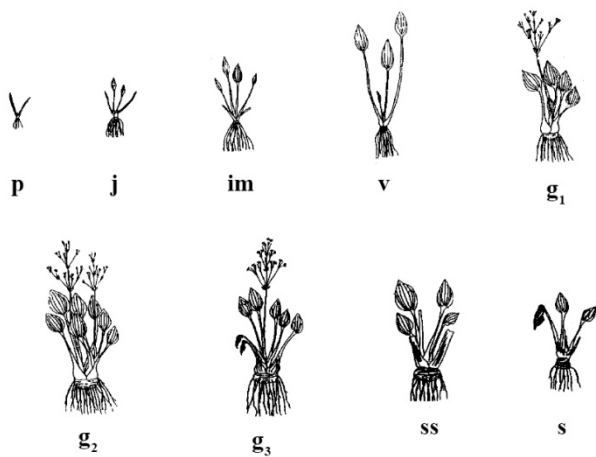


Рис. 39. Онтогенез частухи подорожниковой – *Alisma plantago-aquatica* L.
(Алябшьева, 2000, т. 2)*

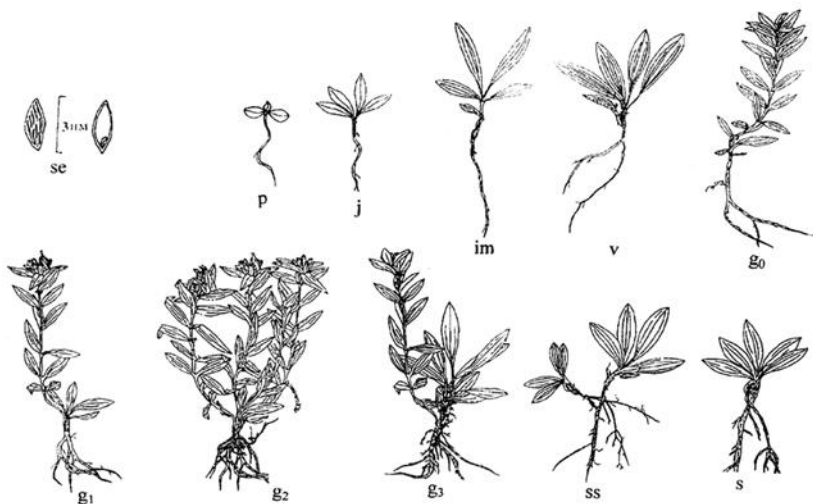


Рис. 40. Онтогенез горечавки крестовидной – *Gentiana cruciata* L.
(Козырева, 2002, т. 3)*

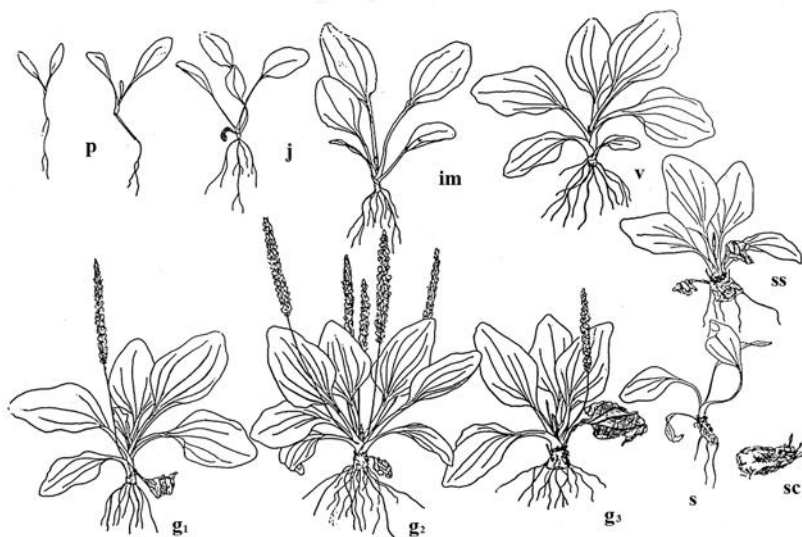


Рис. 41. Онтогенез подорожника большого подвид major –
Plantago major ssp. major Pilger.
(Жукова, Глотов, Балахонов, Ившин, Пигулевская 1997, т. 1)*

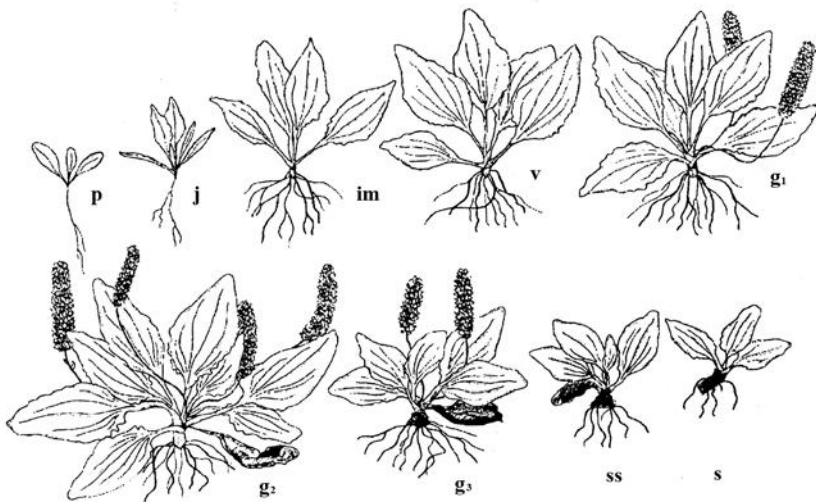


Рис. 42. Онтогенез подорожника большого подвид pleiosperma – *Plantago major ssp. pleiosperma* Pilger.
(Жукова, Глотов, Балахонов, Ившин, Пигулевская 1997, т. 1)*

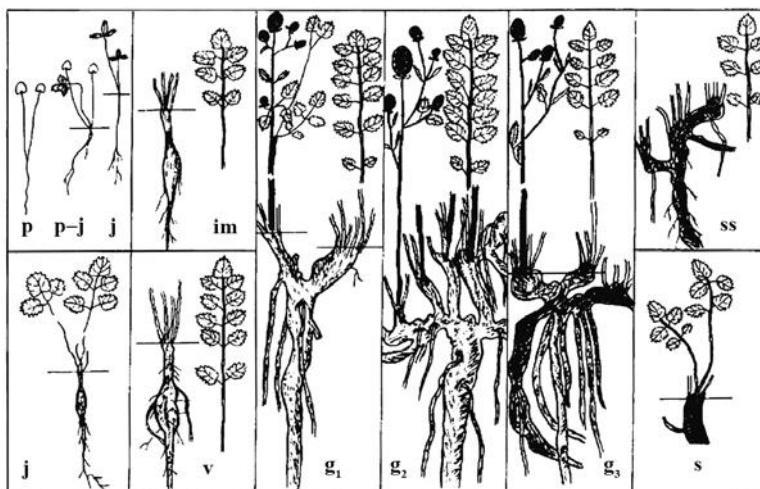


Рис. 43. Онтогенез кровохлебки лекарственной – *Sanguisorba officinalis* L.
(Ермакова, 1997, т. 1)*

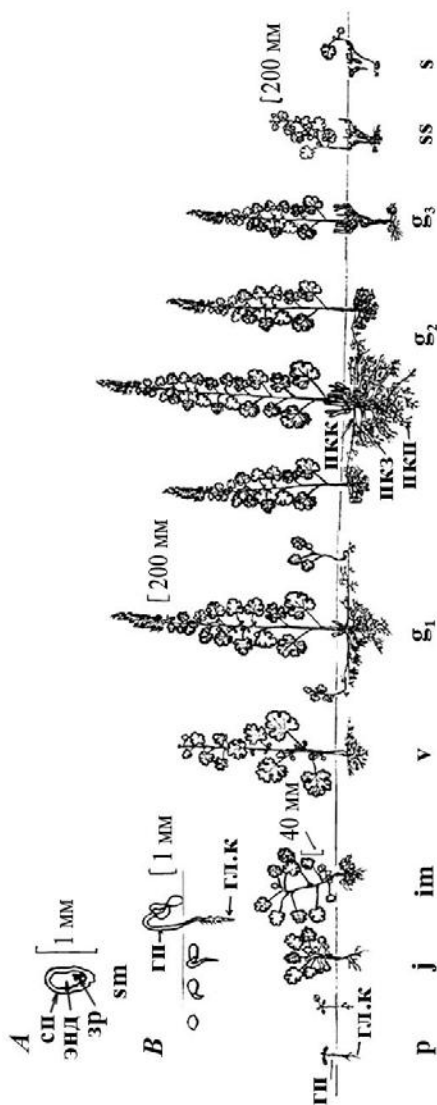


Рис. 44. Онтогенез маклеи мелкоплодной – *Macleania microsarpa* (Maxim.) Fedde:

А – строение семени (сп – спермодерма, энд – эндосперм, зр – зародыш);

В – прорастание семени (гп – гипокотиль, г.л.к – главный корень); онтогенетические состояния (пкз – запасавшие придаточные корни, пкк – придаточные корни с корневыми почками, пкп – поглощающий придаточный корень)

(Абизов, Луфферов, 2002, т. 3)*

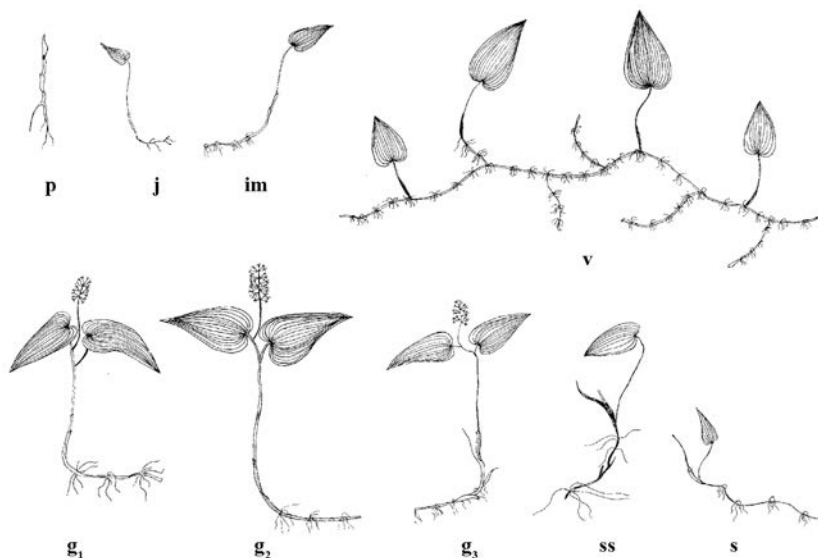


Рис. 45. Онтогенез майника двулистного – *Majanthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt. (Полянская, Леонтьева, Шестакова, Файзуллина, 2000, т. 2)*

У корнеотпрысковых растений следует отметить проявление придаточных почек на корнях, образование корневых отпрысков и характер отмирания (рис. 44).

У длиннокорневищных растений отмечается поведение главного корня, сохраняющегося на начальных этапах онтогенеза; появление и формирование, как правило, гипогейного корневища (отбега) с удлинненными междоузлиями, число побегов, парциальных образований, соотношение молодых отбегов и коммуникационных корневищ (рис. 45).

У дерновинных растений следует проследить направление и характер роста боковых побегов (интравагинальные – у плотнодерновинных; экстравагинальные с короткими корневищами – у рыхлодерновинных). Важно учесть 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 влагаллица листа; появление придаточных корней, их количество, цвет, отмирание (рис. 46, 47).

ПЛОТНОДЕРНОВИННЫЕ

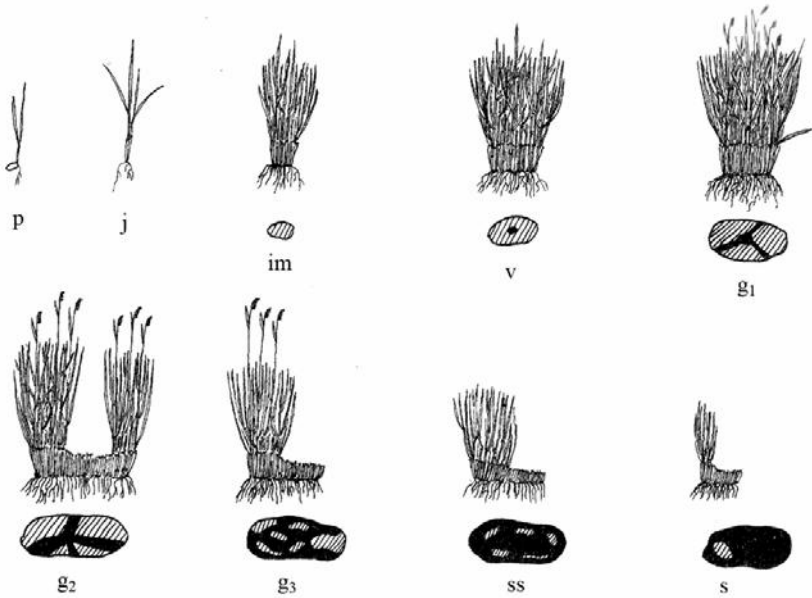


Рис. 46. Онтогенез белоуса торчащего – *Nardus stricta* L.
(Жукова, 2011, т. 6)**

РЫХЛОДЕРНОВИННЫЕ

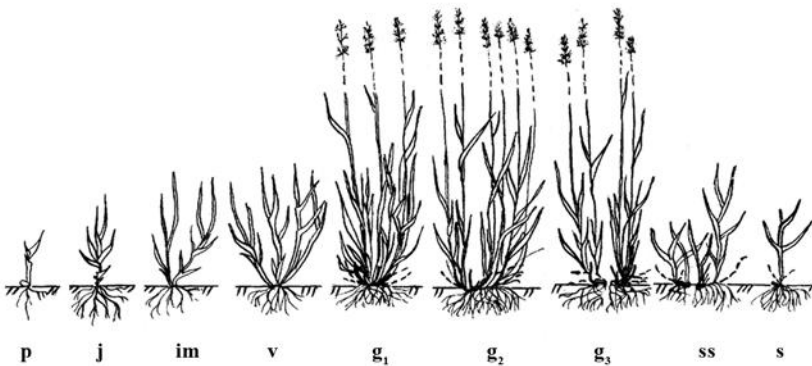


Рис. 47. Онтогенез овсяницы луговой – *Festuca pratensis* Huds.
(Ермакова, 2007, т. 5)**

У клубнеобразующих нужно обратить внимание на разные надземные и подземные типы побегов, особенно на появление клубней, их развитие, морфологическую природу, расположение, размеры клубней и их отмирание (рис. 48).

У столоно-клубнеобразующих растений отмечают время образования столонов и клубней, их размеры, форму, характер корневой системы (рис. 49, 50).

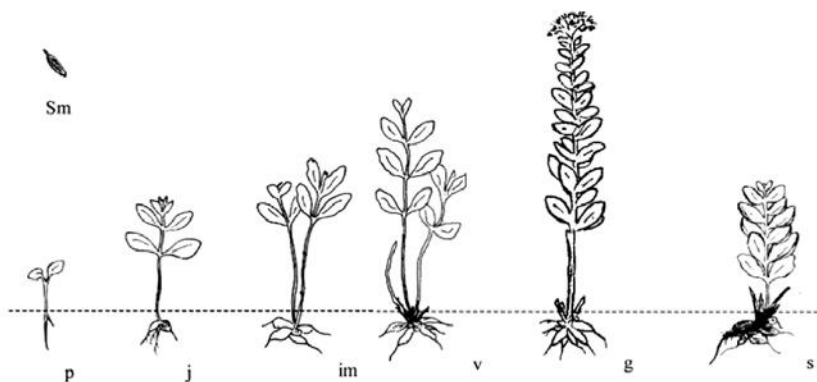


Рис. 48. Онтогенез очитка пурпурного – *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub. (Бабак, 2007, т. 5)**

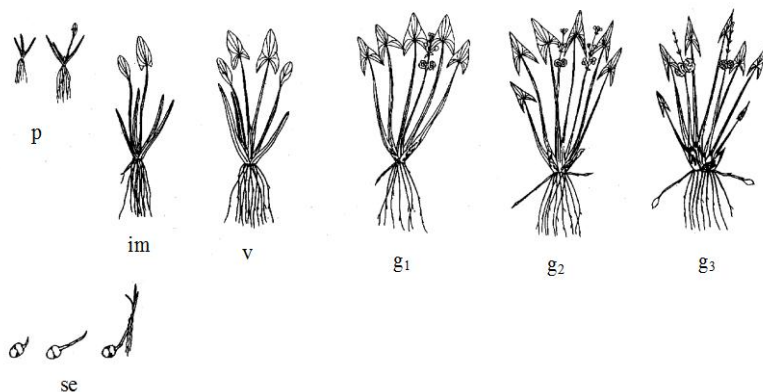


Рис. 49. Онтогенез стрелолиста обыкновенного – *Sagittaria sagittifolia* L. (Алябышева, Жукова, Воскресенская, 2000, т. 2)*

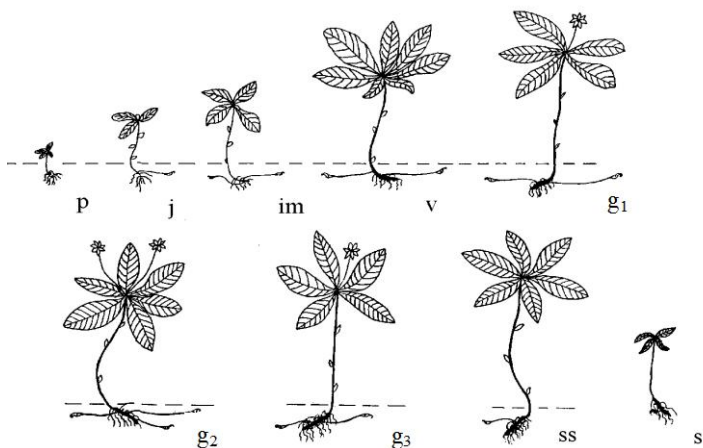


Рис. 50. Онтогенез седмичника европейского – *Trientalis europaeae* L.
(Полянская, Жукова, Шестакова, 2000, т 2)*

У луковичных следует отметить появление, форму, величину, формирование, морфологическую природу, расположение луковиц, их развитие, отмирание, образование дочерних луковиц, характер и развитие корневой системы, число, длину и диаметр, образование и отмирание корней (рис. 51).

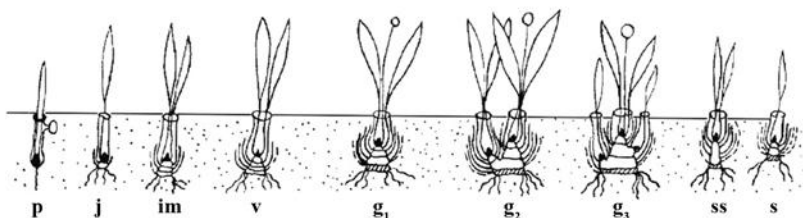


Рис. 51. Онтогенез подснежника Воронова – *Galanthus woronowii* Los.
(Шорина, 1997, т. 1)*

У надземно-столонообразующих – появление и формирование столонов, количество столонов и дочерних розеточных побегов, их морфологическая природа, характер образования, укоренения, разрушение междоузлий у столонов; особенности системы придаточных корней (рис. 52).

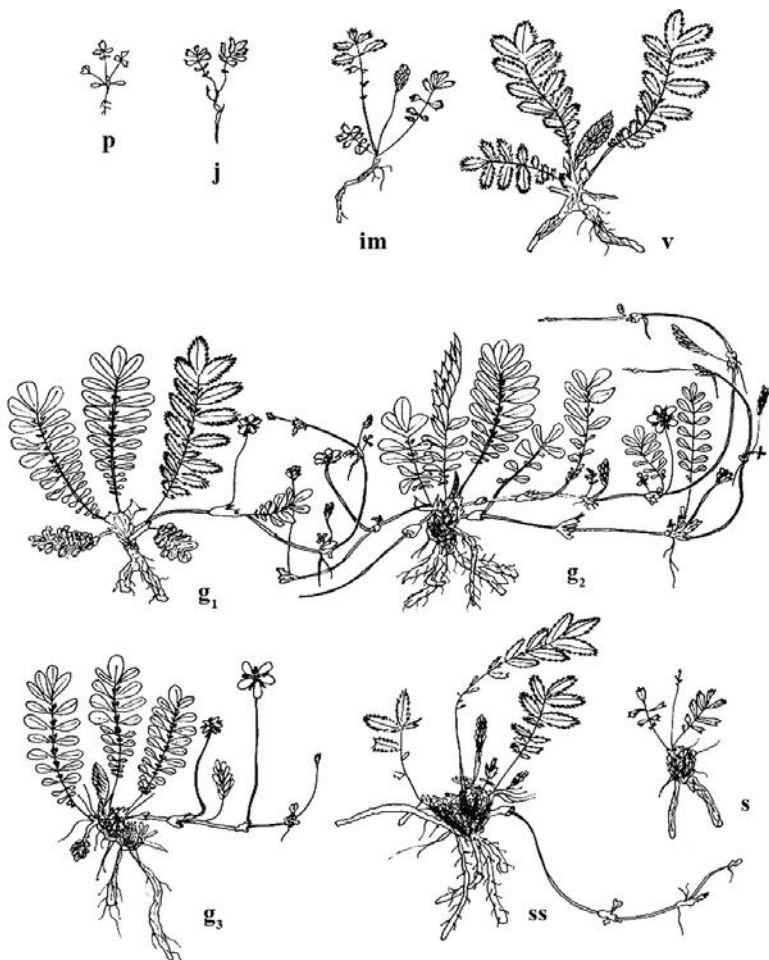


Рис. 52. Онтогенез лапчатки гусиной – *Potentilla anserina* L.
(Жукова, 1997, т. 1)*

У наземно-ползучих – тип побега, направление роста, появление плагиотропных побегов, их развитие, укоренение, отмирание (рис. 53).

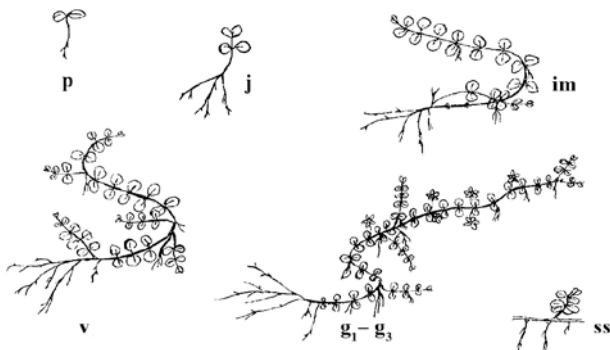


Рис. 53. Онтогенез вербейника монетчатого – *Lysimachia nummularia* L. (Паленова, 1997, т. 1)*

Особые жизненные формы растений лианы и подушки требуют при изучении онтогенеза учёта дополнительных признаков. При описании лиан нужно установить, в каком онтогенетическом состоянии происходит выбор опоры и закрепление на ней. Затем нужно описать приспособления, с помощью которых лианы удерживаются на хозяине (волоски, шипы, колючки, усики разной морфологической природы, специализированные побеги и корни), степень их одревеснения (рис. 54). Растения – подушки – чаще всего стержнекорневые растения, для которых уже были указаны признаки маркёры. Дополнительно следует учесть черты ксероморфизма, степень их проявления на разных этапах онтогенеза, а также размеры и темпы прироста подушек (рис. 55).

ЛИАНА

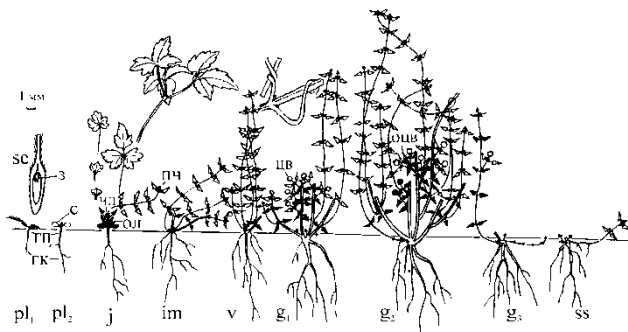


Рис. 54. Онтогенез княжика красивого, или сибирского – *Atragene speciosa* Weinm. (Барыкина, Чубатова, 2004, т. 4)**

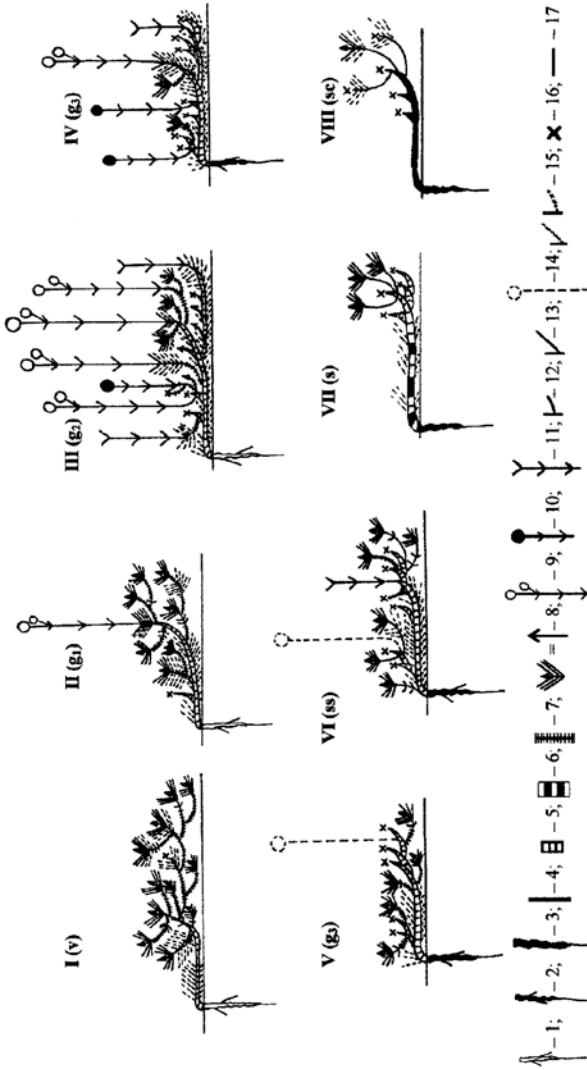


Рис. 55. Онтогенез гвоздики песчаной – *Dianthus arenarius* L.:

I-VIII – основная скелетная ось подушки; v-sc – онтогенетические состояния; 1 – ветвящийся корень; 2 – разрушающийся ветвящийся корень; 3 – разрушающийся неветвящийся корень; 4 – однолетняя часть побега; 5 – многолетняя часть побега; 6 – разрушающаяся многолетняя часть побега; 7 – укороченные междоузлия; 8 – вегетативный розеточный побег; 9 – вегетативно-генеративный побег; 10 – вегетативно-генеративный побег с недоразвитыми цветками; 11 – побег с неполным циклом развития; 12 – предлист; 13 – лист; 14 – отмерший вегетативно-генеративный побег; 15 – отмершие предлистья и листья; 16 – гибель; 17 – уровень почвы (Пичугина, Савиных, 2007, т. 5)**

6



ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ

Однако сложность природных явлений, в том числе индивидуально-го развития, не укладывается в рамки статических представлений об онтогенетических состояниях. 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, Нотов, 1999, Гатцук, 2008). Все эти свойства реализуются у растений в широком наборе структурных единиц (модулей или фитомеров). Кроме того, у разных биоморф, возможны их разнообразное сочетание, неодинаковая скорость их формирования и длительность 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. Однако сейчас уже достаточно детально изучены многие ЖФ древесных и травянистых растений, что позволяет более точно представить их морфологическое биоразнообразие и поливариантность в различных экосистемах.

В связи с этим, предложена классификация различных проявлений морфологической поливариантности по следующим системам органов: а) корневые; б) вегетативные побеговые; в) генеративные побеговые.

Изменение алгоритма дифференциации любого из них приводит в дальнейшем к изменениям морфологических структур разного масштаба. Выделяно 4 основных модуса морфологических изменений: 1) *зачатков фитомеров* (участков побега, включающих узел с листом, пазушной почкой и лежащим ниже междуузлем) *конуса нарастания или их элементов*; 2) *числа точек роста побега или корня* (интенсивности ветвления); 3) *окраски фитомеров и их элементов*; 4) *числа и формы зачатков генеративных структур* (Жукова, 1995).

Примеры морфологической поливариантности можно найти у растений любого систематического положения. Большинство изученных древесных и травянистых растений встречается в виде нескольких жизненных форм.

Для древесных растений наиболее ярко поливариантность ЖФ описана А. А. Чистяковой на примере липы мелколистной (*Tilia cordata* L.), описавшей у этого вида 5 ЖФ (см. рис. 22). В книге «Восточно-европейские широколиственные леса» дана общая схема изменчивости ЖФ широколиственных деревьев, четко показывающая их различные варианты: одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, одноствольный торчок, немногоствольное дерево, многоствольное дерево (дерево-куст), кустовидный торчок, куртинообразующее дерево, факультативный стланик.

Аналогичные результаты были получены И. И. Истоминой (2001) при изучении ряда кустарников: бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa* Scop.), жимолости лесной (*Lonicera xylosteum* L.), для которых характерна высокая пластичность ЖФ и формирование ряда ЖФ в меняющихся экологических условиях: неподвижного аэроксильного кустарника, одноствольного «деревца», факультативного стланика (рис. 56).

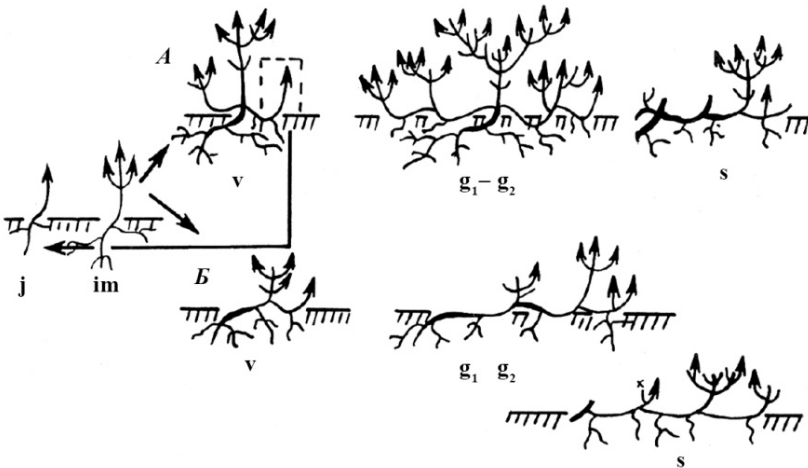


Рис. 56. Варианты онтогенеза бересклета бородавчатого
 Vegetативный ряд: А – онтогенез эпигеогенно-геоксильного куста;
 Б – формирование стланика (Истомина, Киров, 1994)

При изучении типичных кустарников *Juniperus communis* L. и *Daphne mezereum* L. в смешанных лесах Республики Марий Эл были обнаружены у можжевельника обыкновенного жизненная форма одноствольного дерева, а у волчьего лыка – одноствольного «деревца». На рисунках 57 и 58 представлены онтогенезы этих своеобразных ЖФ.

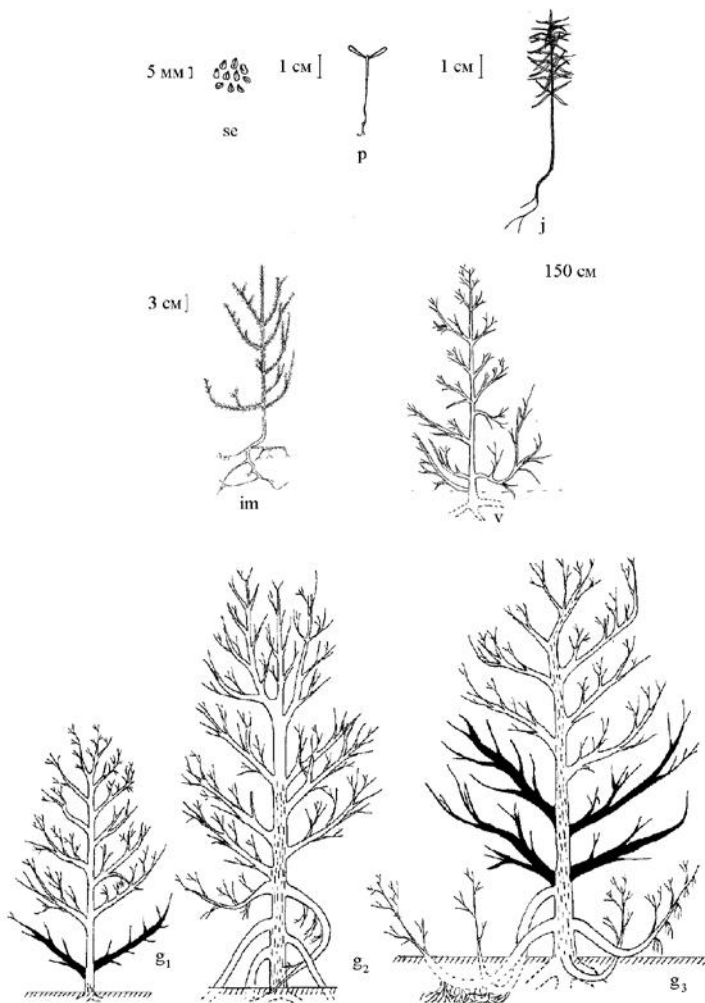


Рис. 57. Онтогенез можжевельника обыкновенного – *Juniperus communis* L. (Горохова, Бекмансуров, Салахов, 2007, т. 5)**

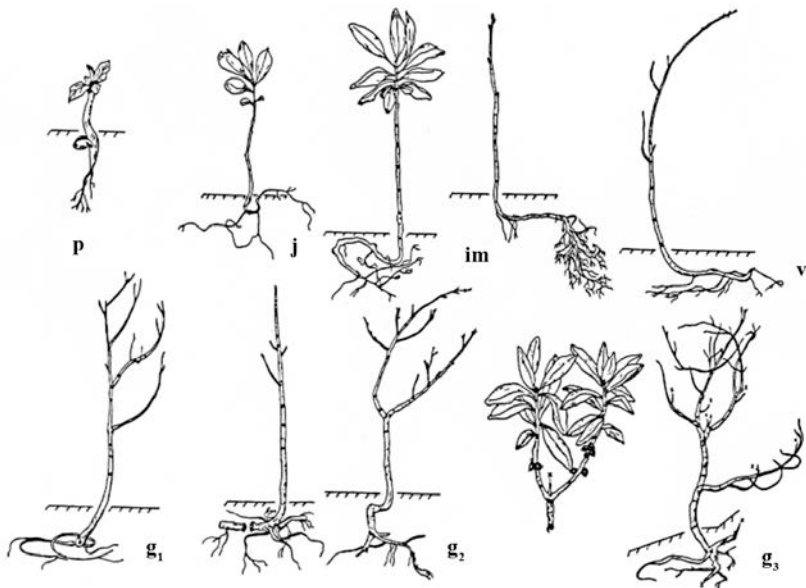


Рис. 58. Онтогенез волчьего лыка обыкновенного – *Daphne mezereum* L.
(Балахонов, 1997, т. 1)*

Максимальная изменчивость биоморфы описана для стержнекорневых растений, у которых обнаружено 16 вариантов жизненной формы: от типичной стержнекорневой до подушковидной и «перекати-поле» (Жукова и др., 2001) (рис. 59). Для многих видов луговых растений обнаружены 2–3 жизненные формы (Жукова, 1995). Максимальное число (8) вариантов жизненных форм описано у клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) (Покровская, 1976), 7 ЖФ – у одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.) (Ермакова и др., 2006), 5 ЖФ – у подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) (Жукова, Османова, 1999; Османова, 2000).

Среди изученных нами растений особо высокой пластичностью обладает кистекорневой вертикально короткокорневищный поликарпик подорожник большой (*Plantago major* L.), у которого обнаружено 7 ЖФ и 5 вариантов тератов, образование которых связано с воздействием гербицидов или поражением мучнистой росой (Жукова, 1995; Жукова, Шестакова, 1997) (рис. 60).

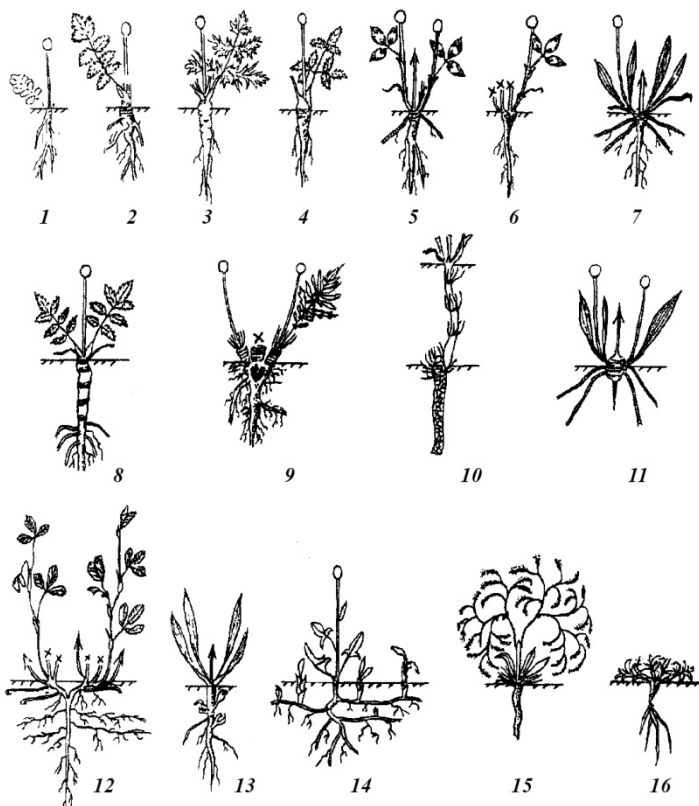


Рис. 59. Разнообразие вариантов стержнекорневой жизненной формы цветковых растений:

1 – однолетняя стержнекорневая жизненная форма (сурепица обыкновенная); 2 – двулетняя или многолетняя стержнекорневая (пастернак посевной); 3 – однолетняя стержнекорневая с запасующим главным корнем (морковь посевная); 4 – многолетняя корневищно-стержнекорневая неветвящаяся (купьяр лесной); 5 – многолетняя стержнекорневая с многоглавым каудексом (клевер луговой); 6 – многолетняя стержнекорневая с системой замещающих побегов (клевер луговой); 7 – многолетняя корневищно-кистестержнекорневая (подорожник ланцетный); 8 – многолетняя стержнекорневая с одноглавым каудексом (жабрица порезниковая); 9 – многолетняя стержнекорневая с многоглавым каудексом (василек шероховатый); 10 – многолетняя стержнекорневая каудексовая с верхнеразветочными побегами (синеголовник равнинный); 11 – многолетняя корневищно-кистестержнекорневая с ранним отмиранием главного корня (подорожник ланцетный); 12 – многолетняя полицентрическая длиннокорневищно-стержнекорневая (люцерна серповидная); 13 – многолетняя стержнекорневая корнеотпрысковая (подорожник ланцетный); 14 – многолетняя полицентрическая стержнекорневая с корневыми отпрысками на боковых корнях (щевелек малый); 15 – стержнекорневая – «перекати поле» (качим метельчатый); 16 – радиально-плоская подушковидная стержнекорневая жизненная форма (смолевка бесстебельная) (Жукова и др., 2001)

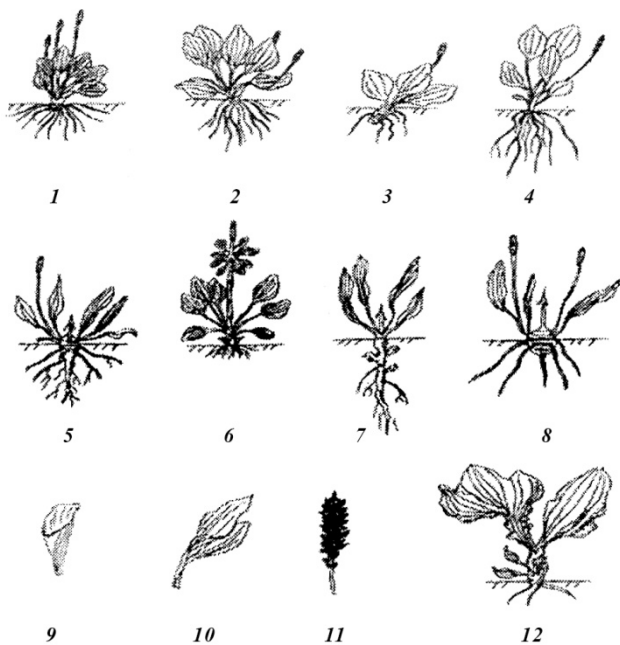


Рис. 60. Поливариантность жизненных форм подорожника – *Plantago major*:
 1 – кистекорневая; 2 – вертикально короткокорневищная; 3 – апогеотропно короткокорневищная; 4 – короткокорневищно-стержнекорневая; 5 – стержнекорневая; 6 – двурозеточная кистекорневая; 7 – стержнекорневая корнеотпрысковая; 8 – стержнекорневая с запасющим главным корнем; 9–12 – тераты листьев, соцветий и побега (Жукова, 2002)

Таким образом, примеры морфологической поливариантности четко демонстрируют, что модусы морфологических преобразований едины для вегетативной и генеративной сфер растений. Они характерны для определенных онтогенетических состояний. Кроме того, на одном и том же этапе онтогенеза у растений одного вида могут по-разному происходить процессы ветвления побегов и корнеобразования, закладываться придаточные почки (Жукова, 2012). Интересно, что доля встречаемости морфологической поливариантности значительно больше в молодом генеративном состоянии, чем в зрелом и, особенно, в старом генеративном состоянии. Можно предположить, что к концу онтогенеза сохраняются лишь варианты, способствующие лучшей адаптации организмов (Жукова, 1995).

6.1. Поливариантность жизненных форм растений по классификации Х. Раункиера

Классификация жизненных форм растений (Раункиер, 1907, 1934) стала одной из самых распространенных в экологической морфологии растений. В данной классификации привлекает доступность единственного критерия – положение почек возобновления и диаспор в надземном, приземном и подземным пространством экосистем. Эта классификация определяет способ защиты почек от неблагоприятных климатических условий. Автором было выделено 5 типов жизненных форм: 1) фанерофиты; 2) хамефиты; 3) гемикриптофиты; 4) криптофиты; 5) терофиты (см. гл. 3, рис. 1).

Однако за гениальной простотой принципа выделения жизненных форм растений Х. Раункиера кроется огромное разнообразие их вариантов, которые чаще всего стараются не замечать исследователи, навечно закрепив за деревьями название фанерофитов, за кустарниками – хамефитов и т. д.

Применение концепции дискретного описания онтогенеза растений (Работнов 1950; Уранов 1975; Онтогенетический атлас растений – 1997–2013) и концепции поливариантности развития (Ценопопуляции растений..., 1988; Нотов, Жукова 2013) показало, что практически все без исключения деревья начинают свою жизнь как криптофиты (подземный этап прорастания семян), далее становятся гемикриптофитами (проростки, ювенильные растения), позднее – хамефитами, так как в имматурном, реже в виргинильном состоянии их побеги по высоте не превышают уровня снегового покрова. И только в генеративном периоде, иногда в конце прегенеративного, они превращаются в истинные фанерофиты.

Но даже у многих видов взрослых деревьев: береза повислая (*Betula pendula* Roth), липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.) и ряда кустарников: лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.) и других – сохраняются почки в основании стволов. Но если они выходят из состояния покоя, то развернувшиеся молодые побеги вначале тоже защищены снегом. Следовательно, в таких случаях мы имеем дело с промежуточной жизненной формой хаме-фанерофитов. А если проследить изменения в онтогенезе, то возникает последовательный ряд смены жизненных форм: криптофиты – гемикриптофиты – хамефиты – фанерофиты. Такая динамика морфологических изменений проявляется неодинаково у разных видов в различных экологических условиях, в том числе, при антропогенном стрессе. Это прекрасные примеры морфологической поливариантности онтогенеза.

Чрезвычайно интересные наблюдения, проведенные за состоянием почек рябины обыкновенной и сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.), показали, что почки с побегов, покрытых снегом, либо не отличаются по количеству почечных чешуй от почек на побегах кроны, либо конусы нарастания почек подснежных побегов формируют больше почечных чешуй. Эти наблюдения требуют дополнительных исследований.

Хамефиты, представленные кустарничками и полукустарничками, также как и фанерофиты, начинают свою жизнь как криптофиты. В этом случае при вегетативном размножении на ксилоризомах таких кустарничков как брусника и черника зимуют спящие почки, которые весной формируют новые побеги, высота которых не превышает снежный покров.

Таким образом, для кустарничков и тем более полукустарничков, правильно было бы строить такой же последовательный ряд жизненных форм растений: криптофиты, а начиная с имматурного или виргинильного состояния – гемикрипто – хамефиты или крипто – хамефиты.

К типу гемикриптофитов относят, прежде всего, травянистые поликарпики, представленные широким спектром жизненных форм по классификации И. Г. и Т. И. Серебряковых (1964–1972). Как и описанные выше жизненные формы, гемикриптофиты начинают свой онтогенез как криптофиты, формирующие на корнях плагиотропные побеги в подстилке: эпигеогенные корневища (копытень европейский – *Asarum europaeum* L.) или столоны (седмичник европейский – *Trientalis europaea* L.) – спящие почки, которых в дальнейшем при отделении от материнского растения вместе с участками приземных побегов становятся вегетативными диаспорами. Из них развиваются омоложенные в разной степени особи гемикриптофитов с неполным онтогенезом. Таким образом, гемикриптофиты можно точнее охарактеризовать как крипто – гемикриптофиты.

Онтогенез собственно криптофитов сходен с описанным выше онтогенезом гемикриптофитов. После созревания их семян или не вскрывающихся плодов они могут сохраниться в почвенном банке или прорасти на следующий год. У них тоже возникают подземные диаспоры из гипогеогенных корневищ, клубней, луковиц и т. д., формируются особи с неполным онтогенезом. Таким образом, они – криптофиты в точном понимании Х. Раункиера, хотя нередко при сокращенном онтогенезе могут закончить его за 1 год. Примерами могут быть: вороний глаз (*Paris quadrifolia* L.), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), различные виды рода *Allium*.

Только терофиты полностью оправдывают первоначальное толкование, данное Х. Раункиером. Но и в этом случае встречаются однолетники, способны перезимовать и продлить свою жизнь на следующий год, например, мятник однолетний (*Poa annua* L.). Тогда они превращаются в крипто-терофитов.

Таким образом, если точно использовать описание жизненных форм растений, предложенное Х. Раункиером, их правильно относить только к генеративным растениям. Но и в этом случае нужно учитывать возможность проявления поливариантности их развития.

Все вышесказанное ни в коей степени не умаляет заслуги выдающегося естествоиспытателя – Х. Раункиера, ставшего по праву одним из основоположников экологической морфологии растений. Он сумел на заре развития экологии выделить наиболее существенные черты приспособленности растений к климатическим факторам, описать механизмы защиты почек возобновления и способы перезимовки диаспор, а затем использовать предложенные типы ЖФ для классификации растительного покрова Земли.

6.2. Влияние экологических факторов на поливариантность жизненных форм растений

В настоящее время накоплен большой и интересный материал о приспособленности растений разных жизненных форм к меняющимся условиям среды. В литературе описано множество случаев изменчивости морфологических признаков особей на разных этапах онтогенеза в популяциях растений разных биоморф.

Морфологическая поливариантность описана для большинства жизненных форм древесных и травянистых растений в различных экологических условиях. У большинства многолетних растений многообразие ЖФ часто реализуется благодаря морфологическим адаптациям, затрагивающим как вегетативную, так и генеративную сферы.

В зависимости от условий местообитания ЖФ видов могут изменяться. Так, вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth) (рис. 61) имеют плотнодерновинную ЖФ, а под пологом лесных насаждений – корневищнодерновинную ЖФ. Чаще всего происходит растяжение одного или нескольких междоузлий метамеров побега, например, в результате засыпания песком у плотнодерновинного злака луговика дернистого (рис. 62) и при затенении лесным пологом у плотно- или рыхлодерновинного злака лерхенфельдии извилистой (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur) появляются удлиненные столоно-розеточные побеги (рис. 63).

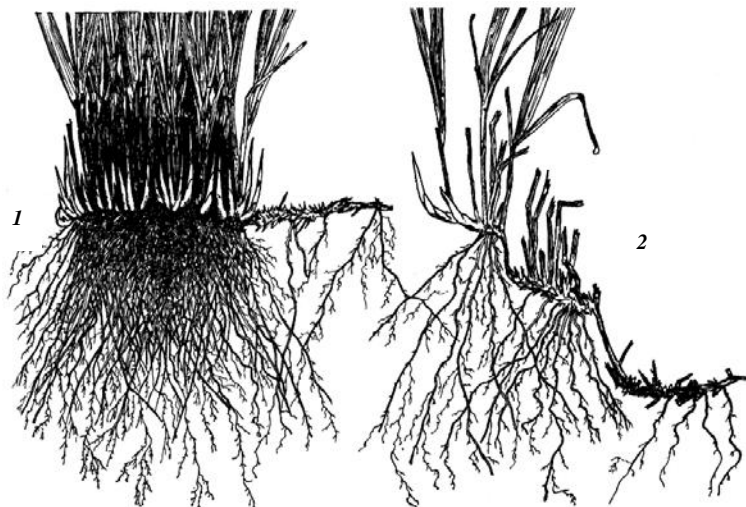


Рис. 61. Вейник тростниковидный:
1 – на вырубке; 2 – под пологом насаждений
(Алеев, 1980)

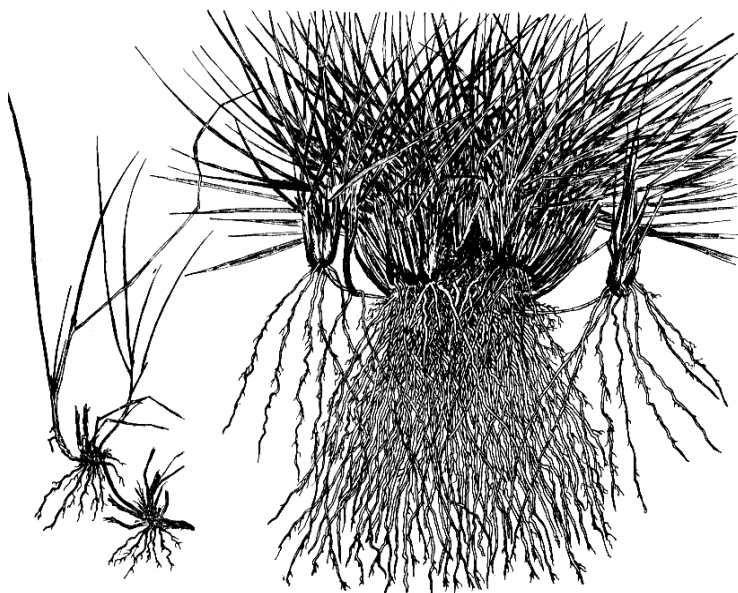


Рис. 62. Луговик дернистый при засыпании песком
(Ведерникова, 1987)

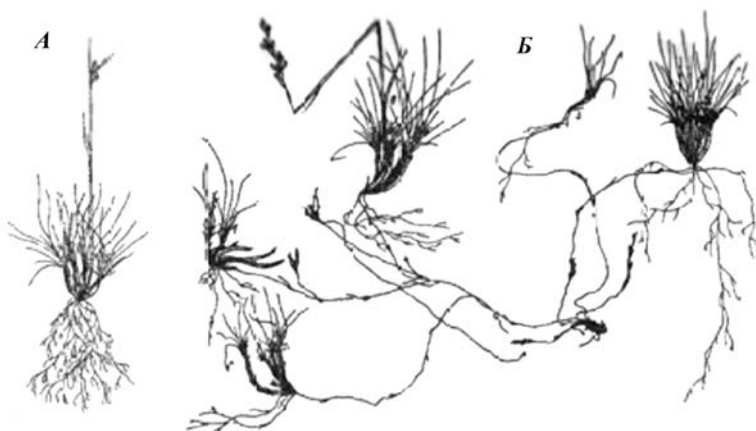


Рис. 63. Лерхенфельдия извилистая:

А – плотнодерновинная ЖФ на вырубке; Б – столоно-дерновинная полицентрическая особь при затенении лесным пологом (Жукова, 1979)

Таким образом, вместо одной дерновины у каждой особи этих видов формируются разреженные полицентрические системы из сравнительно небольшого числа надземных вегетативных побегов, связанных корневищами или столонами, которые располагаются в самом верхнем слое почвы или в подстилке. В результате изменения экологических условий у особей данных видов формируются явнополицентрические системы.

Наблюдая жизнь растений в условиях эрозионно-подвижных субстратов (в горах и пустынях), Е. Л. Нухимовский (1997) отмечает, что погребенные субстратом растения или погибают, или изменяют свой облик: например, у житняка ломкого (*Agropyron fragile* (Roth) P. Candargy) вместо компактных корневищ образуются удлиненные, а у кермека Гмелина (*Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze) вместо розеточных побегов образуются верхнерозеточные. При ежегодном засыпании песком у гармалы обыкновенной (*Peganum harmala* L.) происходит вынужденное удлинение подземных многолетних побегов и каудекса, формируется рыхлый куст с одревесневающими надземными удлиненными побегами, сохраняющими жизнеспособность в почве на значительную часть своей длины (Нухимовский, 1997, 2002).

В неблагоприятных экологических ситуациях (короткий сезон вегетации на северных лугах) или при антропогенном стрессе (интенсивный выпас скота) у мятлика однолетнего (*Poa annua* L.) и у колоска душистого (*Anthoxantum odoratum* L.) происходит увеличение числа элемен-

тов фитомеров, наблюдается превращение моноциклических побегов в дициклические, а последних – в полициклические, что приводит к большей продолжительности жизни каждого побега и особи в целом (Жукова, 1995).

Л. А. Жукова и И. М. Ермакова наблюдали редукцию фитомеров и их элементов, а также сокращение жизни полициклических побегов, переход их в ди- и моноциклические побеги у особой ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) и овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) в агроценозах (Динамика..., 1985).

Изменение числа точек роста побегов или корней происходит при воздействии гербицида 2,4-Д и микотоксинов мучнистой росы (*Erysiphe cichoracearum* DC.). Так, у подорожника большого (*Plantago major* L.) из большого числа придаточных почек на корневище формируются дополнительные розеточные боковые побеги (Жукова, Шейпак, 1985), а при воздействии микотоксинов эризифовых грибов нарушается морфогенез, появляются листовые тераты, изменяется окраска и форма листьев, формируются дополнительные вегетативные и генеративные побеги (Жукова, Шестакова, 1995).

Под влиянием выпаса у частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) образуются многорозеточные особи (Алябышева и др., 2000). В результате подтопления лугов у стержнекорневого растения девясила британского (*Inula britannica* L.) появляются придаточные корни, корневая система становится смешанной, а за счет образования корневых отпрысков и вертикально-направленных коротких корневищ формируется полицентрическая система (Османова, 1991). Таким образом, морфологическая поливариантность способствует большей устойчивости особей и популяций девясила британского. Благодаря полицентричности, длительность полного онтогенеза увеличивается, происходит вегетативное размножение и омоложение отделяющихся особей, а следовательно, всей ценопопуляции в целом.

Г. О. Османова (1998, 2000, 2007, 2009) расширила представление о биоморфологии подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.), морфологической пластичности его подземных органов, выявила широкие адаптационные возможности вида в нетипичных местообитаниях. Она предложила адаптационно-морфологический ряд подорожника ланцетного, включающий в себя 4 биоморфы: короткокорневищную однорозеточную, короткокорневищную многорозеточную, короткокорневищно-стержнекорневую и корнеотпрысковую. В результате сравнительно-морфологического анализа подземных органов подорожника ланцетолистного, произрастающих в разных экологических условиях, обнаружено изменение жизненной формы особей в зависимости от гранулометрического состава почвы: на песчаных почвах преобладают

стержнекорневые растения, на легких супесчаных – многорозеточные, на суглинистой почве – короткокорневищно-кистекарневые, а на щебне – растения со смешанной корневой системой. На луговых склонах у особей этого вида в результате образования корневых отпрысков формируются полицентрические системы (Жукова, Османова, 1999).

Резкое изменение условий обитания вызывает у седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) сильные морфологические изменения вегетативных органов:

- 1) формы и размеров всех или одного из листьев верхушечной розетки;
- 2) характер листорасположения;
- 3) образование дополнительных розеточных или удлинённых побегов;
- 4) полегание бокового и формирование ползучего побега;
- 5) развитие stolона из пазухи листа на стебле;
- 6) изменение количества цветков и их размеров.

Следует отметить, что для седмичника европейского характерна высокая морфологическая пластичность на разных этапах онтогенеза, но некоторые варианты обнаружены только у особей в виргинильном состоянии. Наибольшее количество проявлений морфологической поливариантности отмечено в сосняке-черничнике, что, вероятно, связано с засушливыми условиями местообитаний (Полянская, Шестакова, 1998; Полянская, 2004).

Широко распространенный в Сибири рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum* L.) является пластичным видом, реагирующим на факторы среды изменением жизненной формы от высокого кустарника до стланныйкового кустарничка. Так, на территории Горного Алтая обнаружены четыре экобиоморфы рододендрона даурского: высокий кустарник (4,0–4,5 м); средний кустарник (2,5–3,0 м); низкий кустарник (0,6–0,8 м) и стланныйковый кустарничек (0,10–0,15 м). Способность рододендрона даурского изменять жизненную форму свидетельствует о высокой адаптации этого вида к разным экологическим условиям местообитаний (Кумандина, 2002).

У лука алтайского (*Allium altaicum* Pall.) выявлены две жизненные формы: рыхлодерновинная с косоапogeотропным корневищем формирующаяся на мелкощебнистых осыпях с мелкоземистой почвой; однопобеговая вертикально-короткокорневищная с крупной одиночной луковицей – на скальных уступах и осыпях, сложенных крупнообломочными породами (Фризен, 1988).

В зависимости от условий обитания у родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.) обнаружены 3 жизненные формы: 1) хамефит на скалах и в прирусловых ивняках; 2) гемикриптофит на плато выравнивания при

толщине слоя мелкозема 10–15 см или в прирусловых ивниках, где происходит отложение иловатой фракции; 3) криптофит в притеррасных зонах, вследствие засыпания мелкоземом, смываемым с террас паводковыми или ливневыми водами, а в островных и прирусловых зонах – делювием, переносимым током вод, и на бечевниках, где почки возобновления втягиваются в почву в результате контрактильной деятельности корней. Система подземных органов родиолы состоит из мощного разветвленного деревянистого вертикального стеблекорня (каудекса), а также массы боковых и придаточных корней. По классификации И. Г. Серебрякова, родиолу розовую можно отнести к стержнекорневым короткокорневищным растениям (Полетаева, 2003).

И. М. Ермакова и Т. А. Зайцева (1993) выявили морфологическая поливариантность подземных органов кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.) в разных экологических условиях. В результате исследований у нее обнаружено 7 жизненных форм:

1) стержнекорневая короткокорневищная с многоглавым каудексом (на пойменных лугах в европейской части России) (см. гл. 5, рис. 42);

2) стержнекорневая с многоглавым каудексом (на остепненных лугах, в степях, на опушках, полянах, под пологом леса на Южном Урале, в Сибири и Монголии);

3) кистекокорневая с многоглавым каудексом (на пойменных лугах Тюменской области, при их затоплении до 70 дней);

4) кистекокорневая (на болотистых лугах с мерзлотной почвой в Монголии);

5) кистекокорневая-корневищная (во влажных пониженных местах Омской области);

б) клубнеобразующая (в Новосибирской области);

7) короткокорневищная (с редкими придаточными корнями в сосновых лесах Монголии на почвах, прогреваемых до 20 см и с сильно разветвленной корневой системой в Среднерусской лесостепи).

Различные проявления морфологической поливариантности вегетативных и генеративных органов валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.) и синюхи голубой (*Polemonium caeruleum* L.) в природных и искусственных ценопопуляциях создают необходимую гетерогенность популяций, обеспечивая их приспособленность к различным условиям среды (Илюшечкина, 1998).

С особенностями экологических условий связан тип корневой системы череды поникшей (*Bidens cernua* L.) и череды трехраздельной (*B. tripartita* L.). При умеренном увлажнении формируется стержнекорневая ЖФ, главный корень сохраняется в течение всей жизни и хорошо различим среди небольшого числа тонких придаточных корней, а в условиях избыточного увлажнения почвы главный корень отмирает, на

нижних узлах побега развивается большое число придаточных корней и образуется кистекорневая ЖФ (Марков, Ключникова, 1997; Марков, 2002).

Многолетние наблюдения подтвердили, что представление о постоянстве жизненной формы каждого вида растений устарело.

Примеры морфологической поливариантности можно найти у растений любого систематического положения. Большинство изученных древесных и травянистых растений встречается в виде нескольких жизненных форм.

Сегодня в руках экологов, фитоценологов и биологически грамотных жителей Земли есть экологические шкалы. К сожалению, созданы они пока не для всех стран и даже не для каждого континента. За рубежом достаточно широко используются европейские точечные шкалы Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1991) и Э. Ландольта (Landolt, 1977), в России – диапазонные шкалы Л. Г. Раменского с соавторами (Раменский и др., 1956) и Д. Н. Цыганова (1983), а также ряд региональных шкал. В настоящее время созданы компьютерные программы – электронный справочник «Экологические шкалы Л. Г. Раменского» (Горин, 1997), EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006), которые сделали экологические шкалы доступными для широкого применения.

Что дает нам использование экологических шкал? Прежде всего, возможность объективной экологической характеристики местообитаний популяций и сообществ. Вводя в компьютерную программу EcoScaleWin флористические списки из геоботанических описаний сообществ, мы получаем набор диапазонов факторов конкретных экологических шкал.

Далее, можно сравнить полученные (реализованные) диапазоны рассматриваемого фактора с потенциальными диапазонами, приведенными в шкалах, и определить, насколько эффективно экологические условия данного местообитания позволяют ценопопуляциям конкретных видов разных ЖФ, входящих в ценоз, использовать тот или иной фактор.

Если рассчитать предложенные ранее показатели: потенциальной (PEV) и реализованной (REV) экологические валентности и далее - коэффициент экологической эффективности (K.ec.eff.), то становится очевидным, насколько широки возможности использования любого местообитания по конкретному фактору для живущей здесь ценопопуляции конкретного вида (Экологические шкалы ..., 2010).

При четком представлении о состоянии самой ценопопуляции (ЦП) вида той или иной ЖФ можно сделать ряд практических выводов. Если ЦП неполночленная, т.е. в ней частично или полностью отсутствуют группы подроста, то она может не сохраниться, т.к. не будет смены поколений, несмотря на присутствие генеративных растений. А если

и групп генеративных растений не будет, то жить этой ЦП осталось недолго. Но все это справедливо, если нет вегетативного размножения. Чтобы выяснить это, необходимо определить ЖФ растения, знать её особенности. ЦП нормальная полночленная, т. е. содержит все онтогенетические группы, то в этом ценозе регулярно осуществляется поток поколений изучаемого вида, чему способствует вся совокупность абиотических и биотических факторов. Это конкретный ответ самой ценопопуляции на вопрос о том, хорошо ли ей в данной экосистеме. И в этом громадное преимущество использования экологических шкал, так как не человек решает за конкретную популяцию или сообщество, а они сами, своим присутствием и своим состоянием, сигнализируют об этом. Это особенно важно, потому что в экологии до сих пор не разработана теория синергизма факторов абиотических, биотических и тем более их совместного воздействия на элементы экосистемы.

Но чтобы правильно расшифровать «ответы» ценопопуляций, нужно уметь их описывать, определять онтогенетические группы растений разных ЖФ, представлять внутривидовые взаимодействия и историю развития популяции. Все это требует знания биоморфологии и популяционной экологии растений. Без них полученные «ответы» растений могут быть формально или неверно истолкованы. Разумеется, на первых порах, и умение выделить диапазоны конкретных факторов, в которых существует ценопопуляция определённого вида растений той или другой ЖФ, также будет полезно (рис. 64, 65).

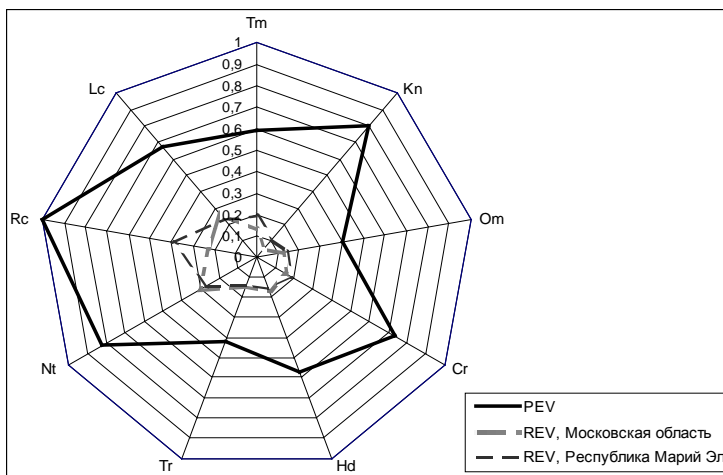


Рис. 64. Потенциальная (PEV) и реализованные (REV) экологические валентности изученных ЦП *Pinus sylvestris* на территории Московской области и РМЭ

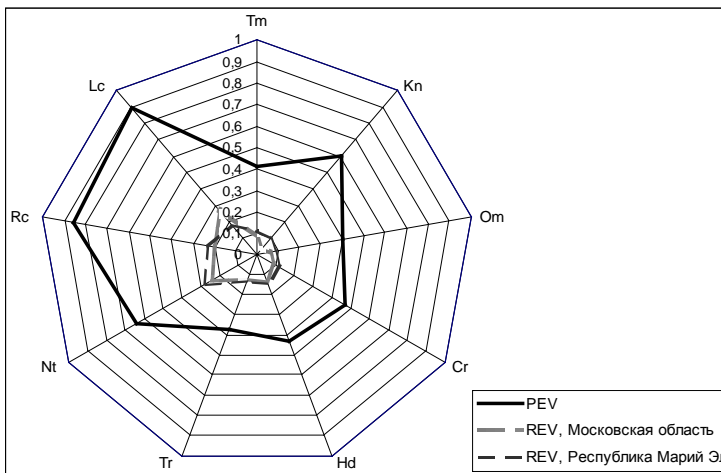


Рис. 65. Потенциальная (PEV) и реализованные (REV) экологические валентности изученных ЦП *Tilia cordata* на территории Московской области и РМЭ

Многолетний опыт работы в популяционной экологии сотрудников кафедры экологии Марийского государственного университета показал, что отечественные диапазонные экологические шкалы дают возможность:

1) выявить экологические характеристики видов растений различных ЖФ в конкретных местообитаниях;

2) построить диаграммы, отражающие фрагменты экологических ниш для растений разных ЖФ как редких, так и инвазионных для конкретных территорий;

3) уточнить в шкалах Л. Г. Раменского с соавторами (1956) и в шкалах Д. Н. Цыганова (1983); при большом объеме геоботанического материала, экологические позиции как редких, так и инвазионных видов растений различных ЖФ и дополнить в шкалах отсутствующие экологические характеристики;

4) проследить динамику климатических и почвенных факторов, антропогенных трансформаций в ценопопуляциях растений разных ЖФ, разработать долгосрочные прогнозы и рекомендации о формах рационального использования растительных ресурсов.

Создаваемые банки геоботанических описаний могут быть использованы для решения этих задач. Одновременно развитие предложенного экологического анализа, включающего определение потенциальной

и реализованной экологической валентности и индексов толерантности, будет способствовать выявлению экологических факторов, определяющих как оптимальное, так и критическое состояние популяций растений разных ЖФ, а также путей сохранения и восстановления фитоценозов и экосистем, особо охраняемых территорий с редкими и исчезающими видами.

Многочисленные примеры морфологической поливариантности приведены в монографиях И. Г. Серебрякова «Экологическая морфология растений» (1964) и Т. С. Серебряковой «Морфогенез и жизненные формы злаков» (1971), где дан огромный фактический материал о многообразии морфологических структур древесных и травянистых растений.

Описание и определение морфологических структур и понятий можно также найти:

- 1) в иллюстрированном словаре «Биоморфология растений» (2005);
- 2) в учебнике «Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология» Т. И. Серебряковой, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др. (2006);
- 3) в монографии «Современные подходы к описанию структуры растений» (Киров, 2008);
- 4) в книге «Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии» Л. М. Шаfranова, Л. Е. Гатцук, Н. И. Шорина (2009);
- 5) в монографии «Биологические типы Х. Раункиера и современная ботаника» (Киров, 2010);
- 6) в монографии «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012);
- 7) в монографии «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (2014).

Дальнейшие исследования морфологической поливариантности развития растений должны включать в себя комплексные работы, проводимые совместно с физиологами растений, генетиками, экологами, математиками.



ОПИСАНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ОРХИДНЫХ ПРИБАЙКАЛЬЯ

7.1. Эколого-морфологическая характеристика орхидных Прибайкалья

Семейство *Orchidaceae* Juss., несмотря на таксономическую целостность, обнаруживает исключительное разнообразие строения своих органов, отражающее основные пути их эволюции. Среди орхидей есть эпифиты, лианы, надземные и подземные растения. Если эпифиты и лианы – обитатели тропических областей, чаще всего лесов с насыщенным влагой воздухом, то все орхидеи умеренного климата – наземные, многолетние поликарпические травянистые растения, монокарпические побеги которых развиваются по моноциклическому типу.

На основании изучения особенностей роста вегетативных надземных и подземных органов нами были описаны ЖФ представителей семейства орхидных, произрастающих на территории Прибайкалья.

Орхидеи умеренного климата характеризуются симподиальным способом нарастания системы побегов. При этом рост главной оси побега ограничен, он прекращается либо вследствие формирования верхушечного соцветия, либо в результате отмирания верхушечной почки.

Именно у орхидей с симподиальной системой побегов распространены такие модификации частей побега, как *корневище*, *клубнелуковица*, *клубень*, являющиеся органами запаса и вегетативного размножения. В литературе до сих пор нет единства в терминологии, используемой для обозначения специализированных утолщенных побегов орхидей. Авторы называют их по-разному: луковица, ложная луковица, воздушный клубень, туберидий, бульба, псевдобульба. Причиной такого обилия терминов является недостаточная изученность строения вегетативных органов орхидей. В описании морфологии побеговых систем орхидных Прибайкалья автор придерживается следующих определений:

1. **Корневище** – система подземных плагиотропных участков серии последовательных побегов, несущих придаточные корни, чешуевидные листья и почки возобновления, из которых развиваются надземные побеги. Длительность существования корневищ неодинакова. Различают виды с долгоживущими (башмачок крупноцветковый, башмачок на-

стоящий, дремлик зимовниковый) и короткоживущими корневищами (мякотница однолистная, калипсо луковичная). У всех корневищных орхидей ветвление симподиальное (Смирнова, 1990). На долгоживущих корневищах остаются рубцы (после отмирания наземных побегов), по количеству которых можно подсчитать относительный возраст растения.

2. **Столон** – подземный или надземный, быстро растущий плагиотропный участок побега, не способный к накоплению питательных веществ, несущий на конце почку, клубень или луковицу. Столоны, как правило, длинномерные, имеют недоразвитые мелкие низовые листья и в отличие от корневищ недолговечные, как правило, однолетние, поэтому системы побегов, частью которых они являются, быстро распадаются, высвобождая клубни, клубнелуковицы и т. п. Столоны могут быть длинными (бровник одноклубневый) и короткими (гнездоцветка клубочковая и ятрышник шлемоносный).

3. **Клубень** (англ. *tuber*) по Р. Дресслеру (Dressler, 1981) – специализированный орган смешанного стеблекорневого происхождения, служащий для запасаания питательных веществ и вегетативного размножения. Клубни могут быть:

а) **надземными** – туберидии (от лат. *tuber* – клубень), часто называемые псевдобульбой (англ. – *pseudobulb*), воздушным клубнем или бульбой, – особые видоизменения *надземного побега*, образующиеся в результате разрастания одного (одиночный клубень) или нескольких (многочленный клубень) междоузлий бокового побега, нередко с ассимилирующими листьями, с пазушными или терминальными (верхушечными) соцветиями. Тонкие корни с многочисленными корневыми волосками отходят от корневищного участка, живут 1–2 года. Верхушечная почка редуцирована или развита в верхушечное соцветие (мякотница однолистная, хаммарбия болотная, виды рода *Liparis* Rich);

б) **подземными**, как правило, корнеклубни (англ. – *root tuber*) – видоизмененные боковые или придаточные корни, с сильно развитой запасающей паренхимой, образуются как утолщение базальной, срединной или верхней части корня (кокушник длиннорогий, пальчатокоренники Фукса, кровавый и мясо-красный, любка двулистная и др.).

Для клубневых орхидей «корневищные связи» в системе отмершего материнского и развивающегося дочернего побегов весьма недолговечны и для этих орхидей следует использовать понятие «корневище кратковременное».

4. Кроме надземных клубней у орхидей формируются **клубнелуковицы** (англ. – *bulbotuber*), которые по своему строению близки к псевдобульбам. Клубнелуковица – *видоизмененный подземный побег*, у которого из разросшегося одного или нескольких укороченных

междоузлий образуется клубневидное, мясистое, одно- или двухлетнее образование с пленчатыми чешуевидными и влагалищными, быстро разрушающимися листьями (Биоморфология..., 2002). На верхушке клубнелуковицы формируется почка, из которой развивается генеративный побег (цветонос иногда занимает боковое положение), а в нижней части клубнелуковицы – 1–2 придаточных корня с хорошо развитой проводящей системой: калипсо луковичная (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes), дальневосточные виды родов ореорхис (*Oreorchis* sp.), кремастра (*Clemastra* sp.), элеорхис *Eleorchis* sp.). Все почки, кроме верхушечной закладываются в пазухах оснований листовых влагалищ прошлой генерации побегов, расположенных в верхней половине или 2/3 клубнелуковицы. По Е. С. Смирновой (1990), клубнелуковичные орхидеи занимают промежуточное положение между бескорневищными и корневищными растениями. Иногда поколения клубнелуковиц не отмирают целиком, а их основания, длительно сохраняясь, образуют подобие корневища многолетней особи (*Calypso bulbosa*, *Bletilla striata*).

5. **Стеблекорневой тубероид**, син.: **тубероид** (англ. – *tuberoid*) – одно-, двухлетний подземный столоновидный орган, несущий почку возобновления, покрытый волосками, напоминающими корневые волоски. Он обычно развивается из нижних почек однолетнего монокарпического побега в горизонтальном направлении за счет апикального роста. Проксимальная часть тубероида (до почки) представляет собой стеблевой участок, а дистальная часть (после почки) функционирует как корень; часто тубероид называют **корневым клубнем** (Биоморфология..., 2002) или **корнеклубнем** (Серебряков, 1952). Стеблекорневые тубероиды орхидных являются сложными морфолого-анатомическими образованиями, содержащими элементы как побегового, так и корневого происхождения (Ogura, 1953; Kumazawa, 1958; Тихонова, 1972, 1981, 1983). По мнению И. В. Татаренко (1996), стеблекорневой тубероид представляет собой совокупность видоизмененного участка побега и запасавшего корня (или нескольких корней). Этот побеговый участок в зависимости от типа тубероида может иметь различную длину: от 0,2 до 0,5 см у орхидных с пальчатораздельным тубероидом (кокушник длиннорогий, пальчатокоренники Фукса, мясо-красный и кровавый); от 0,3 до 0,8 см у орхидных с веретеновидными тубероидами (лизиелла малоцветковая) и до 5–10 см у орхидных со столоновидным тубероидом (тулотисы буряцкий и уссурийский, любка цельногубая) и со сферическим тубероидом на длинном столоне (бровник одноклубневый).

У орхидей вся корневая система состоит из массы придаточных корней. У одних видов (корневищных, клубнелуковичных, клубневых) корни сосредоточены в основании побегов, у других (гудайера ползу-

чая) – в узлах по всему побегу, часто, даже в каждом узле. Длина и толщина корней у разных видов варьируют.

У ряда **корнеотпрысковых** видов орхидных отмечается удивительная способность апикальной меристемы корня преобразовываться в стеблевую и давать придаточные почки на корнях (тайник сердцевидный, гнездовка камчатская). Подобное явление встречается у видов рода *Pogonia*, *Listera*, *Cephalanthera*, *Neottia*.

Нами впервые были обнаружены придаточные почки на корнях и старых клубнях любки двулистной и корневищах башмачка капельного на вырубке сосново-березового вейниково-разнотравного леса (Иркутская область). Эти почки имеют вид белого «клубенька» конусовидной формы (высотой 2–3 мм) с 1–2-мя столонами на верхушке «клубенька», несущими на столонах по 3 пазушные почки (рис. 66). В тканях корней и старого клубня любки двулистной отчетливо виден участок с меристематической активностью, от которого к верхушке конуса идут сосудистые пучки. Подобные образования у клубневых и корневищных видов орхидных встречаются очень редко и лишь в нарушенных экотопах (например, на вырубке). Можно предположить, что способность некоторых видов орхидных образовывать почки на корнях повышает эффективность вегетативного размножения и способствует их сохранению в экстремальных условиях.

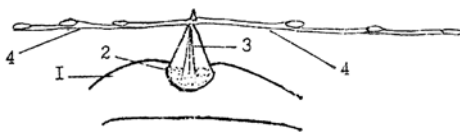


Рис. 66. Образование придаточной почки на корнях у любки двулистной:

- 1 – часть старого корня; 2 – участок с меристематической активностью;
- 3 – сосудистые пучки; 4 – столоны с пазушными почками (Быченко, 1992)

7.2. Классификация жизненных форм орхидных Прибайкалья

На основании эколого-морфологической классификации ЖФ растений И. Г. Серебрякова (1952, 1964), классификаций подземных органов клубневых видов, предложенных японским (Ogura, 1953) и американским (Dressler, 1981) учеными и на основе морфологических форм роста побеговых систем орхидных нами была создана новая синтетическая классификация ЖФ для представителей семейства орхидных. Все изученные виды орхидных принадлежат к двум основным типам жизненных форм: корневищным (10 видов) и клубневым (6 видов). Эти типы

были подразделены на 16 подтипов ЖФ (табл. 4). Среди корневищных видов преобладают короткокорневищные – 5 видов, среди клубневых – клубнеобразующие с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом – 9 видов (Быченко, 1992, 2002, 2006 а, б).

Эколого-морфологический анализ орхидных по классификации ЖФ Х. Раункиера показал, что все виды орхидных умеренного климата относятся к двум группам: криптофитам (22 вида) и гемикриптофитам (10 видов). По характеру размещения структурных частей растений и степени их автономности выделены следующие типы биоморф (табл. 4): моноцентрический (15 видов), неявнополицентрический (11 видов), явнополицентрический (5 видов) и ацентрический (1 вид). По сезонному ритму развития побегов преобладают летнезеленые с зимним периодом покоя (26 видов), 3 вида – бесхлорофильные, с подземной вегетацией в течение нескольких лет (*Neottia camtschatea*, *Epipogium aphyllum*, *Corallorhiza trifida*), один вид – вечнозеленый (*Goodyera repens*), один вид – зимне-весенне-зеленый с летним периодом покоя (*Calypso bulbosa*), один вид – зимне-летне-зеленый с осенним периодом покоя (*Spiranthes sinensis*). По ритму цветения преобладают среднелетние (16 видов), они цветут в июне – июле, 7 видов – весенне-раннелетние цветут в мае – начале июня, 8 видов – позднелетние цветут в июле-августе и один вид – позднелетний-раннеосенний – цветет во второй половине августа начале сентября (*Hammarbia paludosa*).

КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КЛУБНЕВЫХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ

1. Клубнеобразующие с утолщенным веретеновидным стеблекорневым тубероидом (скт) – любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) (рис. 67).

2. Длинностолоноклубнеобразующие со сферическим скт – бровник одноклубневый (*Herminium monorchis* (L.) R. Br.) (рис. 68).

3. Короткостолоноклубнеобразующие со сферическим скт – ятрышник шлемоносный (*Orchis militaris* L.); неоттианта или гнездоцветка клубучковая (*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter) (рис. 69).

4. Клубнеобразующие с пальчатораздельным скт – пальчатокоренник Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo), п. мясо-красный (*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo), п. кровавый (*Dactylorhiza cruenta* (O. F. Mueller) Soo), п. гебридский (*Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott) Aver.), п. длиннолистный (*Dactylorhiza longifolia* (L. Neum.) Aver.), п. солончаковый (*Dactylorhiza salina* (Turcz. ex Lindl.) Soo), п. теневой (*Dactylorhiza umbrosa* (Kar. Et. Kir.); пололепестник зеленый (*Coeloglossum viride* (L.) C. Hartman); кокушник длиннорогий или комарниковый (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.) (рис. 70).

Таблица 4

Эколого-морфологическая характеристика орхидных Южного Прибайкалья

№ п/п	Виды орхидных	ЖФ	ЖФ по И. Г. Серебрякову с дополнениями	Типы био-морф	Сезонный ритм развития	Ритм цветения
1	<i>Catypso bulbosa</i>	Г	Короткокорневищно-клубнелуковичная	М	зз	5-6
2	<i>Coeloglossum viride</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКТ	М	лз	6-7
3	<i>Corallorhiza trifida</i>	Г	Коралловидно-короткокорневищная	НП	бхл	5-6
4	<i>Suiprpedium calceolus</i>	К	Короткокорневищная	НП	лз	5-6
5	<i>C. guttatum</i>	К	Длиннокорневищная	ЯП	лз	5-6
6	<i>C. macranthon</i>	К	Короткокорневищная	НП	лз	5-6
7	<i>C. ventricosum</i>	К	Короткокорневищная	НП	лз	5-6
8	<i>Dactylorhiza cruenta</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКТ	М	лз	6-7
9	<i>D. fuchsii</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКТ	М	лз	6-7
10	<i>D. helleborine</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКТ	М	лз	6-7
11	<i>D. incarnata</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКТ	М	лз	6-7
12	<i>D. longifolia</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКТ	М	лз	6-7
13	<i>D. salina</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКТ	М	лз	6-7

Продолжение табл. 4

№ п/п	Виды орхидных	ЖФ	ЖФ по И. Г. Серебрякову с дополнениями	Типы био-морф	Сезонный ритм развития	Ритм цветения
14	<i>D. umbrosa</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКГ	М	лз	6-7
15	<i>Epiractis helleborine</i>	К	Короткокорневищная	НП	лз	7-8
16	<i>Epiractis palustris</i>	К	Длиннокорневищная	ЯП	лз	7-8
17	<i>Epipogium arphyllum</i>	Г	Коралловидно-короткокорневищная столонобразующая	ЯП	бхл	7-8
18	<i>Goodyera repens</i>	Г	Ползучекокорневищная	АЦ	вз	7-8
19	<i>Gymnadenia conopsea</i>	К	Клубнеобразующая с пальчатораздельным СКГ	М	лз	6-7
20	<i>Hammarbia paludosa</i>	Г	Кратковременнокорневищная с надземным побеговым клубнем	М	лз	8-9
21	<i>Hemimium monorchis</i>	К	Длинностолонклубнеобразующая со сферическим СКГ	ЯП	лз	6-7
22	<i>Listera cordata</i>	Г	Длиннокорневищная, факультативно-корнеотпрысковая	ЯП	лз	7-8
23	<i>Listera ovata</i>	К	Короткокорневищная	НП	лз	6-7
24	<i>Lysistella oligantha</i>	Г	Клубнеобразующая с тонким веретеновидным СКГ	НП	лз	6-7
25	<i>Malaxis monophyllos</i>	Г	Кратковременнокорневищная с надземным побеговым клубнем	М	лз	6-7

Окончание табл. 4

№ п/п	Виды орхидных	ЖФ	ЖФ по И. Г. Серебрякову с дополнениями	Типы биоморф	Сезонный ритм развития	Ритм цветения
26	<i>Neottia camtschatea</i>	Г	Короткокорневичная факультативно-корнеотпрысковая с запасными корнями	НП	бхл	7–8
27	<i>Neottianthe cucullata</i>	Г	Короткостолонклубнеобразующая со сферическим СКТ	М	лз	7–8
28	<i>Orchis militaris</i>	К	Короткостолонклубнеобразующая со сферическим СКТ	М	лз	5–6
29	<i>Platanthera bifolia</i>	К	Клубнеобразующая с утолщенным веретеновидным СКТ	М	лз	6–7
30	<i>Platanthera hologlottis</i>	К	Клубнеобразующая со столонovidным СКТ	НП	лз	7
31	<i>Spiranthes sinensis</i>	К	Короткокорневичная-кистекоорневая	НП	злз	7–8
32	<i>Tylosis fuscescens</i>	К	Клубнеобразующая со столонovidным СКТ	НП	лз	7

Условные обозначения:

жизненные формы (ЖФ) по Х. Раункьеру:

К – криптофит, Г – гемикриптофит, СКТ – стеблекорневой тубероид;

типы биоморф:

М – моноцентрический, НП – неавтополицентрический, ЯП – явнополицентрический, АЦ – апентрический;

сезонный ритм развития побегов:

зз – зимне-весеннезеленые, лз – летнезеленые, злз – зимне-летнезеленые с осенним периодом покоя, вз – вечнозеленые,

бхл – бесхлорофильные с подземной вегетацией в течение нескольких лет;

ритмы цветения (цифрами указаны месяцы цветения).

5. Клубнеобразующие со столоновидным скт – любка цельногубая (*Platanthera hologlottis* Maxim.); тулотис буреющий (*Tulotis fuscescens* (L.) Czer.) (рис. 71).

6. Клубнеобразующие с тонким веретеновидным скт – лизиелла малочетковая (*Lysiella oligantha* (Turcz.) Nevski) (рис. 72).

КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КОРНЕВИЩНЫХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ

1. Длиннокорневищные – дремлик болотный (*Epipactis palustris* (L.) Crantz); башмачок крапчатый, капельный или пятнистый (*Cypripedium guttatum* Sw.) (рис. 73).

2. Длиннокорневищные факультативно-корнеотпрысковые – тайник сердцевидный (*Listera cordata* (L.) R. Br.).

3. Короткокорневищные растения – дремлик широколистный или зимовниковый (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz); тайник овальный или яйцевидный (*Listera ovata* (L.) R. Br.); башмачок настоящий или известняковый (*Cypripedium calceolus* L.), башмачок вздутый (*Cypripedium ventricosum* Sw.), башмачок крупноцветковый (*Cypripedium macranthon* Sw.) (рис. 74).

4. Короткокорневищно-кистеконовые – скрученник китайский (*Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames) (рис. 75).

5. Кратковременнокорневищные с надземным побеговым клубнем – хамарбия болотная (*Hammarbya palludosa* (L.) O. Kuntze); мякотница однолистная (*Malaxis monophyllos* (L.) Sw.) (рис. 76).

6. Короткокорневищно-клубнелуковичные – калипсо луковичная (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) (рис. 77).

7. Бесхлорофильные короткокорневищные факультативно-корнеотпрысковые с запасяющими корнями – гнездовка камчатская (*Neottia camtschatea* (L.) Reichenb.).

8. Бесхлорофильные кораллоподобно-короткокорневищные – ладьян трехнадрезный (*Corallorhiza trifida* Chatel).

9. Бесхлорофильные кораллоподобно-короткокорневищные столонообразующие – надбородник безлистный (*Epipogium aphyllum* Sw.) (рис. 78).

10. Ползучекокорневищные – гудайера ползучая (*Goodyera repens* R. Br.) (рис. 79).

Ниже приводятся рисунки некоторых ЖФ орхидных Прибайкалья (Быченко, 1992).



Рис. 67. Любка двулистная – клубнеобразующее с утолщенным веретеновидным скт

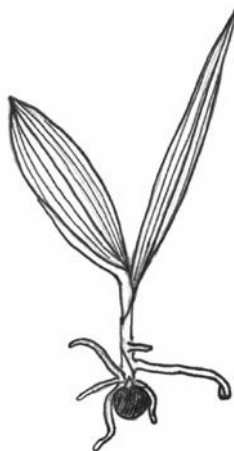


Рис. 68. Бровник одноклубневый – длинностолонклубнеобразующее со сферическим скт

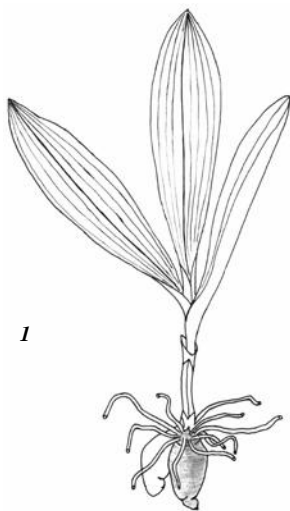


Рис. 69. Короткостолонклубнеобразующие со сферическими СКТ:
1 – ятрышник шлемоносный, 2 – гнездоцветка клубочковая



Рис. 70. Кокушник длиннорогий – клубнеобразующее с пальчатораздельным скт

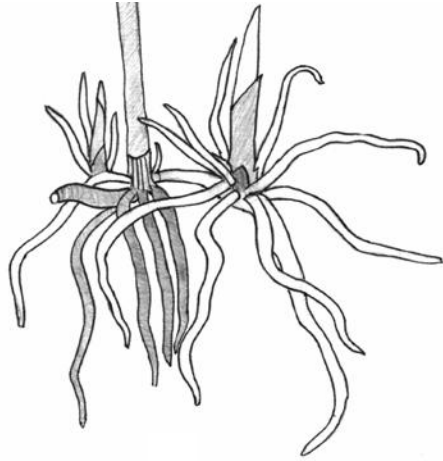


Рис. 71. Тулотис буреющий – клубнеобразующее со столоновидным скт

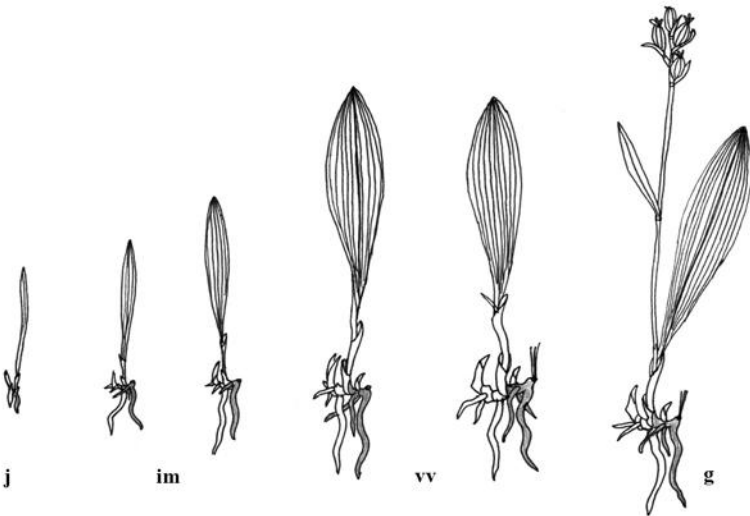


Рис. 72. Лизиелла малоцветковая – клубнеобразующее с тонким веретеновидным стеблекорневым тубероидом



Рис. 73. Башмачок капельный – длиннокорневищное растение



Рис. 74. Башмачок крупноцветковый – короткокорневищное растение



Рис. 75. Скрученник китайский – короткокорневищно-кистекарное



Рис. 76. Мякотница однолиственная
кратковременнокорневищное
с надземным побеговым клубнем
(псевдобульбой)



Рис. 77. Калипсо луковичная – корневищно-клубнелуковичное растение:
справо показано вегетативное разрастание особи



Рис. 78. Надбородник безлистный –
 бесхлорофильное коралловидно-короткочерневищное столонообразующее растение.
 На рисунке видны длинные тонкие столон (иногда до 10 см) с пазушными почками



Рис. 79. Гудайера ползучая – ползучекорневищное растение

8



**РАЗНООБРАЗИЕ
ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ
ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ
РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ**

Во флоре Республики Марий Эл насчитывается 1039 видов растений, среди которых преобладают травянистые растения – 941 вид или 90,6 % (Абрамов, 2000). Общее число видов лекарственных растений – 329.

По продолжительности жизни среди лекарственных растений преобладают многолетние растения – 269 видов (81,7 %), однолетников – 40 видов (12,2 %), а малолетников всего 20 видов (6,1 %).

Как можно анализировать свойства лекарственных растений с позиций биоморфологии?

Спектры ЖФ Х. Раункиера являются хорошим отражением климата в планетарном масштабе. Биологические спектры ЖФ можно использовать не только при сравнении крупных географических регионов, но и в пределах одного природно-климатического района.

В таблице 5 показаны результаты анализа ЖФ лекарственных растений Республики Марий Эл по классификации Х. Раункиера.

Таблица 5

**Соотношение жизненных форм лекарственных растений
Республики Марий Эл по классификации Х. Раункиера**

Жизненные формы	Число видов	Процент от общего числа видов
Фанерофиты	39	11,9
Хамефиты	27	8,2
Гемикриптофиты	161	48,9
Криптофиты:	62	18,8
геофиты	56	17,0
гидрофиты	6	1,8
Терофиты	40	12,2
Всего	329	100

Изучение биоразнообразия жизненных форм лекарственных растений изучаемой территории Республики Марий Эл выявило абсолютное преобладание гемикриптофитов (48,9 %). Криптофиты составляют

18,8 %, а геофиты – 17 %. Терофиты и фанерофиты представлены соответственно 40 (12,2 %) и 39 видами (11,9 %), меньше всего хамефитов – 27 видов (8,2 %) и гидрофитов – 6 видов (1,8 %) (Ведерникова, 2004 а, б).

Полученные данные по определению соотношения ЖФ лекарственных растений Республике Марий Эл совпадают с закономерностями, выявленными Х. Раункиером для районов с умеренно-континентальным климатом.

Изучение биоразнообразия жизненных форм лекарственных растений во флоре Республики Марий Эл по классификации Х. Раункиера позволяет глубже понять ее связь с геосторическими условиями крупных географических регионов.

В тоже время в климатически достаточно однородном регионе - Республике Марий Эл хорошо дифференцируют местообитания лекарственных растений спектры ЖФ по системе И. Г. и Т. И. Серебряковых (1964).

Классификация И. Г. и Т. И. Серебряковых основана на различиях в длительности жизни растений, степени одревеснения их скелетных осей, структуры побеговых и корневых систем. Для травянистых растений дополнительно используются следующие признаки: направление роста побегов и корней, способ вегетативного возобновления и размножения, анатомическая структура надземных и подземных. Согласно этой эколого-морфологической классификации, лекарственные растения Республики Марий Эл представлены 15 жизненными формами (табл. 6). Среди них преобладают травянистые растения – 274 вида (82,7 %). Древесные растения представлены 53 видами (16,1 %), 23 из которых (7 %) – деревья, 16 видов (4,9 %) – кустарники, 14 видов (4,2 %) – кустарнички; 1 полукустарник (0,3 %) и 1 полукустарничек (0,3 %).

Таблица 6

Соотношения ЖФ лекарственных растений Республики Марий Эл по классификации И. Г. и Т. И. Серебряковых

Жизненные формы	Число видов	Процент
Древесные растения:	53	16,1
Деревья	23	7,0
Кустарники	16	4,9
Кустарнички	14	4,2
Полудревесные растения:	2	0,6
Полукустарники	1	0,3
Полукустарнички	1	0,3
Травянистые растения	274	82,7
Всего	329	100

Изучение лекарственных растений в различных фитоценозах Республики Марий Эл позволило составить биологические спектры ЖФ по этой классификации.

Преобладание той или иной ЖФ в определенном местообитании и процентное соотношение между ними (*биологический спектр* ЖФ) в растительном сообществе характеризует, в известной, степени воздушно-водный и тепловой режим почвы. Как отмечает Р. Уиттекер (1980), спектры ЖФ позволяют утверждать, что растительные сообщества – это сочетания различно приспособленных видов (точнее – их ЦП). Состав спектров изменяется по градиентам факторов среды. Эти изменения объяснимы и даже предсказуемы.

В биологических спектрах ЖФ лекарственных растений фитоценозов в РМЭ доминируют стержнекорневые (24,1 %), кистеконовые (16,2 %) и длиннокорневищные (15,2 %), наименьшая доля приходится на короткокорневищно-наземно-столонообразующие и стержнекорневые-корнеотпрысковые ЖФ растений (менее 1 %).

Среди стержнекорневых много мезофитов и ксерофитов. Преобладание стержнекорневых растений свидетельствует о сухости почв в местах их обитания, кистеконовых – о достаточном увлажнении, а длиннокорневищных – о достаточном или избыточном увлажнении местообитаний. Например, длиннокорневищные растения могут встречаться в дубравах, хвойно-широколиственных лесах, для которых типична (снять обыкновенная – *Aegopodium podagraria* L.). На пойменных лугах, в полях, рудеральных сообществах часто встречается длиннокорневищный пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). Численность ЦП этих видов сокращается при уменьшении увлажнения: от сырых почв к сухим.

Таким образом, биологические спектры ЖФ лекарственных растений свидетельствуют о разнообразии экологических условий их обитаний на территории Республики Марий Эл.

Биоразнообразие ЖФ лекарственных растений Республики Марий Эл по двум классификациям Х. Раункиера и И. Г. Серебрякова представлено в приложении О. П. Ведерниковой с использованием литературных данных (Алексеев и др., 1992; Иллюстрированный ..., 2002, 2003, 2004 и др.).

Как же правильно использовать лекарственные растения? Где и как можно их заготавливать для личных нужд или для использования в медицинской промышленности? Прежде всего, необходимо убедиться, что необходимый вам вид не является редким или исчезающим растением. Для Республики Марий Эл они отмечены в нашем учебном пособии *(Приложение). Как региональные Красные книги, так и общероссийские, издаются регулярно. Есть информация и в Интернете. Но это только начало большой работы. Затем необходимо найти научную литературу по

своему региону, включающую сведения о фитоценозах, в которых произрастают интересующие вас растения. Далее нужно выяснить, есть ли официальные разрешения на сбор этих видов для приготовления лекарств индивидуально и в промышленном масштабе. Всегда нужно иметь в виду, что районы произрастания лекарственных растений могут оказаться экологически грязными. Тогда сбор запрещен. Для научных исследований также нужен специальный допуск. Но главное, о чем никогда нельзя забывать, – это о том, что недопустимо разорительное собирательство, хищническое уничтожение растений и не только лекарственных! Растения не только лечат нас, но и выделяют кислород, необходимый для дыхания большинства живых существ Биосферы. По расчетам учёных, без кислорода человечество может погибнуть уже в середине XXI века. Все зависит от нас! От нашего желания сохранить нашу Биосферу.

ЗАДАНИЯ

1. Охарактеризуйте ЖФ растений по классификации Х. Раункиера.
2. Опишите ЖФ растений по классификации И. Г. и Т. И. Серебряковых.
3. Определите ЖФ растений по гербарным образцам или живым растениям, используя разные классификации ЖФ.
4. На основе геоботанических описаний, выполненных в разных фитоценозах (лес, луг, степь, болото и др.), проанализируйте ЖФ растений по классификациям Х. Раункиера и И. Г. Серебрякова.
5. Постройте биологические спектры ЖФ растений изученных фитоценозов по разным классификациям.
6. Сопоставьте биологические спектры ЖФ растений лесных и луговых сообществ по классификациям Х. Раункиера и И. Г. Серебрякова.
7. Приведите примеры изменения ЖФ растений в разных экологических условиях.
8. Опишите морфологическую поливариантность одного вида растения в разных экологических условиях, используя гербарные образцы или живые растения.
9. Выявите смены ЖФ растений в процессе их индивидуального развития (онтогенеза).
10. Проанализируйте влияние антропогенных факторов (пожары, вырубки, сенокошение, выпас скота, рекреации и т. д.) на изменение ЖФ растений.
11. Опишите растения разных ЖФ и дополните информацию в таблице 3.
12. Приведите примеры лекарственных растений, имеющих признаки разных ЖФ по классификациям Х. Раункиера и И. Г. Серебрякова, используя приложение.
13. Сгруппируйте лекарственные растения по продолжительности жизни и заполните таблицу.
14. Определите биологический спектр ЖФ лекарственных растений, используя приложение.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что включает в себя понятие «жизненная форма» (ЖФ) растений?
2. Как определяли ЖФ Е. Варминг и И. Г. Серебряков?
3. В чем заключается отличие понятий: ЖФ, онтобиоморфа, форма роста, ценобиоморфа, экобиоморфа, экоморфа, экологическая группа?
4. Какие существуют подходы к определению и классификации ЖФ растений?
5. Какие признаки лежат в основе биологической классифиции ЖФ растений Х. Раункиера?
6. Какое практическое значение имеет классификация ЖФ растений Х. Раункиера?
7. Что отражает «биологический спектр» ЖФ растений Х. Раункиера?
8. Почему ЖФ Х. Раункиера хорошо отражают климатические условия в планетарном масштабе, а в климатически однородном регионе они не эффективны или слабо дифференцируют местообитания сообществ?
9. Какие признаки положены в основу эколого-морфологической классификации И. Г. Серебрякова?
10. Каковы адаптивные преимущества имеют растения с вегетативным размножением при помощи длинных корневищ, надземных и подземных столонов, стелющихся побегов?
11. В каких экологических условиях встречается форма растений-подушек?
12. Почему подушковидные растения распространены преимущественно в высоких широтах и в высокогорье?
13. Какие признаки положены в основу разделения травянистых многолетних растений по классификации И. Г. и Т. И. Серебряковых?
14. Почему плотнодерновинные злаки характерны в основном для лугов пастбищного использования, степей и болот?
15. В каких условиях проявляется преимущество длиннокорневищных и стержнекорневых растений?
16. Преобладание какой ЖФ растений по эколого-морфологической классификации свидетельствует о различной степени влажности почвы?
17. Какие почвы наиболее благоприятны для длиннокорневищных трав: рыхлые или плотные, увлажненные или сухие?
18. Изменяется ли ЖФ растений в процессе онтогенеза?

19. В каком онтогенетическом состоянии формируется основная ЖФ и по каким признакам она описывается?
20. Влияют ли экологические условия произрастания, включая антропогенные воздействия, на изменение ЖФ растений?
21. Какие преимущества имеет корнеотпрысковая ЖФ одуванчика лекарственного по сравнению со стержнекорневой?
22. Почему корнеотпрысковая ЖФ одуванчика лекарственного не реализуется в придорожных условиях?
23. Почему подорожник большой встречается в придорожной полосе? Меняется ли его ЖФ в зависимости от условий обитания?
24. В каких условиях происходит столонообразование у луговика дернстого и лерхенфельдии извилистой?
25. Какое биологическое значение имеет столонообразование?
26. Какими особенностями обладают эпифиты и эпифиллы?
27. Чем отличаются клубнеобразующие, луковичные и клубнелуковичные растения?
28. По каким признакам отличаются деревья, кустарники, кустарнички и травы?
29. В чем разница между стланцами, стланиками и стланичками?
30. Чем характеризуется ЖФ лиан? Какие виды лиан по способу освоения опоры Вы знаете?
31. В чем разница между понятиями монокарпик и поликарпик?
32. Какие ученые внесли большой вклад в изучение ЖФ растений?
33. Как классифицируются ЖФ растений по типам биоморф?
34. Каково основное отличие между древесными и травянистыми растениями сезонных климатов?
35. По каким признакам классифицируются ЖФ растений в таблице № 3?
36. Какие морфологические особенности характерны для орхидных?
37. Чем отличается туберидий от тубериода у орхидных?
38. Встречаются ли среди видов орхидных корнеотпрысковые растения?
39. Какие признаки лежат в основе классификации ЖФ орхидных?
40. Бывают ли случаи, когда у одной особи встречаются признаки разных ЖФ?
41. Какие ЖФ по классификациям Х. Раункиера и И. Г. Серебрякова преобладают среди лекарственных растений Республики Марий Эл?
42. На какие группы делятся лекарственные растения по продолжительности жизни?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемое учебное пособие посвящено ведущим проблемам современной морфологии и популяционной экологии.

Использование широкого спектра разнообразных признаков для характеристики жизненных форм позволяет составить о них целостное представление. Морфологическое строение вегетативной и генеративной сфер, лежащие в основе выделения ЖФ, связано с целым рядом биологических свойств: ход онтогенеза, возможности размножения, характер консортивных связей, уровень устойчивости к ряду природных и антропогенных нарушений. Это определяет поливариантность ЖФ и жизненную стратегию ценопопуляций любого вида, что позволяет прогнозировать их поведение в тех или иных условиях.

Продолжительность отдельных состояний онтогенеза и всей жизни особи, характер онтогенетической и пространственной структур ЦП, способ ее самоподдержания, тип стратегии и динамики ЦП и даже устойчивость вида в сообществе зависят от ЖФ растения.

В пособии приведена история становления биоморфологии как науки о ЖФ, различные варианты классификаций ЖФ растений: Х. Раункиера, И. Г. и Т. И. Серебряковых, О. В. Смирновой и др., Л. А. Жуковой и др. Биологические спектры ЖФ Х. Раункиера являются хорошим отражением климата в планетарном масштабе, а в климатически однородном регионе хорошо дифференцируют местообитания спектры ЖФ И. Г. и Т. И. Серебряковых. Демографическая классификация необходима для изучения структуры популяций.

Отдельная глава книги посвящена изменению ЖФ растений в онтогенезе. В ней дан перечень признаков, которые надо учитывать при описании онтогенетических состояний разных ЖФ: деревьев, кустарников, кустарничков, полудревесных растений, многолетних и однолетних трав, эпифитов, лиан, подушек.

Для каждой группы ЖФ приводятся рисунки онтогенетических состояний конкретных видов, сделанные авторами описаний. В главе собраны в основном материалы исследователей популяционно-онтогенетической школы МарГУ, созданной Заслуженным деятелем науки РФ, д-ром биол. наук, профессором Л. А. Жуковой.

Предисловие и послесловие посвящено сохранению биосферы (Л. А. Жукова).

Подробно описано разнообразие жизненных форм орхидных в Прибайкалье (Т. М. Быченко).

Проанализированы ЖФ лекарственных растений Республики Марий Эл (О. П. Ведерникова, Г. О. Османова).

В пособии имеется глава, посвященная изменчивости ЖФ растений в онтогенезе (Л. А. Жукова).

В учебном пособии подобран интересный материал о приспособленности растений к меняющимся условиям среды, описаны случаи изменчивости морфологических признаков особей, вплоть до поливариантности их ЖФ в популяциях разных видов растений (О. П. Ведерникова, Л. А. Жукова).

В приложении приведены сведения о наиболее часто встречающихся жизненных формах лекарственных растений Республики Марий Эл (О. П. Ведерникова).

Исследование и определение ЖФ имеют особое значение для дальнейшего изучения и оценки состояния ценопопуляций растений, особенно редких и исчезающих, инвазионных, а также хозяйственно полезных, в том числе, лекарственных растений.

Авторы пособия выражают благодарность рецензентам, д-ру биол. наук, профессору Вятского государственного гуманитарного университета Н. П. Савиных, д-ру биол. наук, профессору Тверского государственного университета А. А. Нотову и заслуженному учителю РФ, учителю биологии школы № 2010 г. Москвы В. А. Русову, литературному редактору РИЦ МарГУ Е. Г. Смоляр за ценные советы и замечания, ведущему программисту С. Н. Бастраковой за техническое редактирование.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Книга «Разнообразие жизненных форм растений» посвящена одному из вопросов общебиологических и философских проблем – многообразию на нашей планете. Это чрезвычайно важная проблема, понимание которой определяет не только историю биосферы в целом, но и историю наших цивилизаций. В разных формах существуют все царства природы. Это не только экосистемное, ценоотическое, видовое, популяционное разнообразие, это разнообразие морфоструктур органов, клеток, физиологических и биохимических процессов, генетическое разнообразие. Если внимательно присмотреться к листьям одного дерева, то нельзя найти двух совершенно одинаковых. Среди людей одной, а тем более разных национальностей, нельзя найти совершенно одинаковых людей, не только внешне, но и по манере поведения, образу мыслей и всему остальному. Даже однояйцевые близнецы в чем-то различаются. Это нужно понимать и принимать. Нельзя требовать абсолютного сходства ни в чем. Все войны и раздоры всегда были связаны с требованиями полного подобия в любых проявлениях. Такой подход губителен для всего живого. Поливариантность – общий закон природы. Только признание этого может сохранить равновесие в природе и в обществе. Только так можно жить в мире и не разрушить биосферу.

Биосфера Земли в опасности! Последствия экологических кризисов в разных районах нашей планеты не осознаны человечеством. Равнодушное хищническое отношение к природе уже привело к катастрофам, ликвидировать которое не в силах ни одно государство.

Расширение площади пустынь, вырубка лесов, дефицит пресной воды, уменьшение содержания кислорода в атмосфере Земли, загрязнения всей биосферы – все это проблемы, которые реально грозят существованию нашей цивилизации.

Однако настроения вседозволенности в обращении с природой до сих пор остаются господствующими. Главное – прибыль, комфорт!

Человеческая цивилизация продолжает разрушать экосистемы, уничтожает популяции редких видов растений, животных, грибов и других обитателей нашей Биосферы.

К конвенции о сохранении биоразнообразия, принятой ЮНЕСКО в 1992 г., присоединилось большинство стран мира, в том числе и Рос-

сия. Предложены новые методы реинтродукции популяции представителей разных царств и рационального использования природных ресурсов. Однако этим занимается только узкий круг ученых и практиков. В образовательных программах в России по разным предметам практически не отражены экологические вопросы, проблемы сохранения многообразия и биоразнообразия. Нужно срочно ввести для школ и вузов по всем предметам такую тематику.

Новые поколения должны стать инициаторами охраны природы, проводить мониторинг нарушенных экосистем и особо охраняемых территорий, изучать биоразнообразие природных объектов. Поэтому, прежде всего, нужно знать, как оценивать биоразнообразие, научиться этому на экскурсиях и в экспедициях, читая разумные книги, собирая гербарии, выращивая растения.

Никогда не откладывайте на завтра то, что можно сделать сегодня! «Завтра» для нашей цивилизации может не наступить, если мы будем бездействовать!

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Биоморфа 8, 9
- Биологический спектр 20, 120
- Биоморфологические признаки 11
- Биоморфология 11
- Биотический тип 9
- Вегетативные малолетники 37
- Вегетативно малоподвижные растения 40
- Вегетативно неподвижные растения 40
- Вегетативно подвижные растения 40
- Вегетативные однолетники 37
- Вегетативное размножение 39
- Веламен 45
- Габитус 8
- Гемикриптофиты 17
 - протогемикриптофиты (безрозеточные) 17
 - полурозеточные 18
 - розеточные 18
- Геллофиты 18, 19
- Геофиты 18
 - клубневые 18
 - клубнелуковичные 18
 - корневищные 18
 - корнеотпрысковые 19
 - луковичные 18
- Гидрофиты 19
- Двулетники 41
- Деревья 21, 50, 61
 - бутылочные 23
 - зонтиковидные 22, 23
 - корнеотпрысковые 24
 - куртинообразующие 24
 - кустовидные (торчки) 24
 - многоствольные 24
 - немногоствольные 24, 50
 - одноствольные 24, 50
 - порослеобразующие 24, 50
 - прямостоячие 22, 50
- Дерновинные растения 32, 79, 80
 - рыхлодерновинные 32, 79, 80
 - плотнодерновинные 32, 79, 80
- Донце 36
- Древесные растения 44
- Жизненная форма 7, 8
- Зона кущения 32
- Каудекс 29
 - многоглавый 29
 - одноглавый 29
- Кистекорневые растения 30, 74
- Классификация ЖФ 13
 - биологическая (биоморфологическая) 14, 15
 - демографическая (по типам биоморф) 14, 48
 - фитоценотическая 14
 - эколого-биологическая 14
 - эколого-морфологическая 14, 21
- Клубень 34, 105
 - корневой 34, 105
 - листовой 34
 - надземный 105
 - подземный 105
 - стеблевой 34

- Клубнелуковица 34, 36, 105
- Клубнелуковичные растения 34
- Клубнеобразующие растения 34, 81
- Корневище 30, 104
 - гипогоегенное 31
 - эпигоегенное 30
- Корневищные растения
 - короткокорневищные 30, 74
 - длиннокорневищные 31, 79
- Корнеклубни 34, 105
- Корнеотпрысковые растения 38, 79
 - облигатно 38
 - факультативно 38
- Криптофиты 18
- Крона 22
 - пирамидальная 22
 - округлая 22
 - зонтиковидная 22
- Кронообразующие деревья 8
- Кустарник 24, 50
 - аэроксильный 24
 - геоксильный 24
 - лиановидный 26
 - прямостоячий 25
 - суккулентный 26
 - стелющийся (шпалерный) 25
- Кустарничек 26, 51, 67
 - аэроксильный 26
 - геоксильный 26
 - шпалерный 26
- Лианы 42, 84
 - вьющиеся 43
 - древовидные 22
 - корнелазящие 42
 - кустарниковые 26
 - опирающиеся 42
 - усиконосные 42
 - цепляющиеся 42
- Луковица 36
 - пленчатая 36
 - чешуйчатая (черепитчатая) 36
- Луковичные растения 36, 37, 82
- Малолетники 37
- Многолетние травы 21, 29
- Монокарпики 41, 51
- Наземно-ползучие травы 38, 83
- Однолетние травы 21, 41
 - озимые 41
 - яровые 41
- Онтобиоморфа 11
- Основная ЖФ 11
- Особь 55
- Онтогенез 8, 55
 - неполный 56
 - полный 56
 - сложный 56
 - сокращенный 56
- Онтогенетические состояния 57
- Парциальный куст 26
- Пневая поросль 22
- Побеги 41, 58
 - дициклические 41
 - моноциклические 41
 - надземные 105
 - плагиотропные 38
 - подземные 105
 - полициклические 41
- Подход 13
 - эколого-морфологический 13
 - эколого-ценотический 13
- Поливариантность (мультивариантность, многовариантность) 86
- Поликарпики 29, 51
- Полудревесные растения 21, 27, 61
- Полукустарники 28, 51
- Полукустарнички 28, 51, 67
- Полуэпифиты 45
- Почки возобновления 15, 17–19, 29
- Придаточные корни 22
 - столбовидные 22
 - досковидные 22
 - ходульные 22
- Псевдобульба 45, 105

- Растения-подушки 46, 85
- Спектр жизненных форм 118
- Ствол 21, 22
 - бутылочный 23
 - клубневидный 22
- Стержнекорневые (каудексовые) растения 29, 74
 - многоглавые 29
 - одноглавые 29
- Стланики 24, 25, 50
- Стланички 26, 51
- Стланцы 24, 50
- Столон 105
- Столонно-клубневые растения 81
- Столonoобразующие растения 39
 - надземно 39
 - подземно 39
- Сциофиты 10
- Терофиты 19, 37
- Тип биоморф 48
 - ацентрический 49
 - моноцентрический 48
 - неявнополицентрический 49
 - полицентрический 48
- Травянистые растения 29
- Туберидий 105
- Тубероид 45, 106
 - веретеновидный 106
 - пальчатораздельный 106
 - стеблекорневой 106
 - столонovidный 106
 - сферический 106
- Турионы 16
- Усы (плети) 39
- Фанерофиты 15
 - мегафанерофиты 15
 - мезофанерофиты 15
 - микрофанерофиты 15
 - нанофанерофиты 16
- Фитомер 86
- Фитогенное поле 11, 48
- Форма роста 8, 9
- Хамефиты 17, 24
 - активные 17
 - кустарничковые 17
 - пассивные 17
 - подушковидные 17
 - полукустарничковые 17
 - суккулентные 17
- Ценобиоморфа 9
- Ценопопуляция 99–101
- Экобиоморфа 10
- Экологические группы растений (экоморфы) 9, 10
 - гелиоморфа 10
 - гигроморфа 10
 - термоморфа 10
 - трофоморфа 10
 - ценоморфа 10
- Экологическая валентность 101
 - потенциальная 101
 - реализованная 101
- Экологические школы 100
- Эпифитизм случайный 45
- Эпифиллы 43
- Эпифиты 43
 - облигатные 46
- Эфемероиды 37
- Эфемеры 41

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абрамов, Н. В.* Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов: науч. изд. / Мар. гос. ун-т; Н. В. Абрамов. – Йошкар-Ола, 2000. – 164 с.
2. Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. – Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – 610 с.
3. *Алеев, Ю. Г.* Жизненная форма как система адаптаций / Ю. Г. Алеев // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 9, вып. 3/6. – С. 462–476.
4. *Алеев, Ф. Н.* Экоморфология / Ю. Г. Алеев. – Киев: Наукова думка, 1986. – 424 с.
5. *Алексеева, Ю. Е.* Растительный покров окрестностей Пушина / Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, Н. Г. Прилепский. – Пушино: ОНТИ ПНЦ, 1992. – 177 с.
6. *Алябышева, Е. А.* Влияние экологических факторов на структуру ценопопуляций некоторых короткокорневищных видов / Е. А. Алябышева, Т. В. Микляева, Н. В. Прищепенкова // Четвертые Вавиловские чтения. Диалог науки и практики в поисках новой парадигмы общественного развития России в новом тысячелетии. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. – Ч. 3. – С. 58–60.
7. Биологические типы Христиана Раункиера и современная ботаника: материалы Всероссийской науч. конф. «Биологические чтения к 150-летию Х. Раункиера» / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. – Киров: Изд. ВятГУ, 2010. – 419 с.
8. Биологический энциклопедический словарь / гл. ред. С. М. Гиляров. – М.: Сов. энцикл., 1986. – 831 с.
9. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь: учеб. пособие / П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин. – М.: 2005. – 256 с.
10. Ботаника с основами фитоцетологии: анатомия и морфология и анатомия растений / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – 543 с.
11. *Брем, А.* Жизнь растений. Новейшая ботаническая энциклопедия / А. Брем. – М.: Эксмо, 2004. – 976 с.
12. *Булохов, А. Д.* Экологическая оценка среды методами фитоиндикации / А. Д. Булохов. – Брянск: БГПУ, 1996. – 104 с.
13. *Быков, Б. А.* Доминанты растительного покрова Советского Союза / Б. А. Быков. – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1962. – Т. 2. – 436 с.
14. *Быков, Б. А.* Геоботаника / Б. А. Быков. – Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1978. – 288 с.
15. *Быков, Б. А.* Экологический словарь / Б. А. Быков. – Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1988. – 212 с.

16. *Быченко, Т. М.* Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: дис. ... канд. биол. наук / Т. М. Быченко. – М., 1992. – 355 с.
17. *Быченко, Т. М.* Методика изучения ценопопуляций редких и исчезающих видов растений Прибайкалья: учеб. пособие / Т. М. Быченко. – Иркутск: ИГПУ, 2002. – 91 с.
18. *Быченко, Т. М.* Структурное и внутривидовое биоразнообразие орхидных Южного Прибайкалья / Мар. гос. ун-т; Т. М. Быченко // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 71–74.
19. *Быченко, Т. М.* Разнообразие жизненных форм и особенности вегетативного размножения орхидных Прибайкалья / Т. М. Быченко // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. – Казань: Казанский гос. ун-т, 2006. – Ч. 2 – С. 49–52.
20. *Быченко, Т. М.* Разнообразие жизненных форм растений / Мар. гос. ун-т; Т. М. Быченко, О. П. Ведерникова. – Йошкар-Ола, 2006. – 108 с.
21. *Вальтер, Г.* Общая геоботаника / Г. Вальтер. – М.: Мир, 1982. – 262 с.
22. *Варминг, Е.* Экологическая география растений / Е. Варминг. – М., 1901.
23. *Ведерникова, О. П.* Биологические особенности и ценоэкологические популяции луговика дернистого – *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. на пойменных лугах Марийской АССР: дис. ... канд. биол. наук / О. П. Ведерникова. – М., 1987. – 160 с.
24. *Ведерникова, О. П.* Анализ жизненных форм лекарственных растений Республики Марий Эл / О. П. Ведерникова // Конституционные единицы в морфологии растений: материалы X школы по теоретической морфологии растений. – Киров, 2004. – С. 32–33.
25. *Ведерникова, О. П.* Таксономическое и структурное биоразнообразие лекарственных растений в Национальном парке «Марий Чодра» / О. П. Ведерникова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. – Йошкар-Ола, 2004. – С. 69–71.
26. *Вент, Ф.* В мире растений / Ф. Вент. – М.: Мир, 1972. – 192 с.
27. *Вильямс, В. Р.* Естественно-научные основы луговодства или луговедения / В. Р. Вильямс. – М.: Новая деревня, 1922.
28. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: ЦЭПЛ РАН / отв. ред. О. В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Т. 1. – 479 с.
29. *Высоцкий, Г. Н.* Ергеня. Культурно-фитологический очерк / Г. Н. Высоцкий // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1915. – Т. 5. – С. 1113–1464.
30. *Голубев, В. Н.* Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений / В. Н. Голубев // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т. 77, вып. 6. – С. 72–80.
31. *Гатцук, Л. Е.* Содержание понятия «травы» и проблемы их эволюционного положения / Л. Е. Гацук // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука, 1976. – С. 55–130.
32. *Гатцук, Л. Е.* Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции / Л. Е. Гацук // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. – 2008. – Вып. 9, № 25(85). – С. 29–41.

33. Горышина, Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М.: Высш. шк., 1979. – 368 с.
34. Горышина, Т. К. Практикум по экологии растений: учеб. пособие / Т. К. Горышина, И. С. Антонова, Ю. И. Самойлов. – СПб.: Изд-во СПУ, 1992. – 140 с.
35. Гризебах, А. Растительность земного шара / А. Гризебах. – М., 1874. – Ч. 1; 1877. – Ч. 2.
36. Гуленкова, М. А. Летняя Полевая практика по ботанике: учеб. пособие / М. А. Гуленкова, А. А. Красникова. – М.: Просвещение, 1976. – 224 с.
37. Гумбольдт, А. Идеи о физиономичности растений / А. Гумбольдт. – М., 1936. – 228 с.
38. Двораковский, М. С. Экология растений / М. С. Двораковский. – М.: Высш. шк., 1983. – 193 с.
39. Динамика ценопопуляций некоторых луговых растений на фоне сукцессивных изменений фитоценозов под влиянием резкой смены антропогенных воздействий / Л. А. Жукова, И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина и др. // Динамика ценопопуляций растений: – М.: Наука, 1985. – С. 82–95.
40. Ермакова, И. М. Кровохлебка лекарственная / И. М. Ермакова, Т. А. Зайцева // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1993. – Вып. 9, ч. 2 – С. 39–70.
41. Жизнь растений. Высшие растения / под ред. И. В. Грушвицкого. – М.: Просвещение, 1978. – Т. 4. – 447 с.
42. Жукова, Л. А. Луговик извилистый / Л. А. Жукова // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – Т. 5. – С. 46–57.
43. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
44. Жукова, Л. А. Влияние гербицидов на возрастной состав ценопопуляций подорожника большого / Л. А. Жукова, О. А. Шейпак // Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях. – М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1985. – С. 3–25.
45. Жукова, Л. А. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, В. Г. Мичурин и др. // Биологические науки. – 1989. – № 12. – С. 65–75.
46. Жукова, Л. А. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках / Л. А. Жукова, Э. В. Шестакова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100, вып. 3. – С. 95–101.
47. Жукова, Л. А. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. (*Plantaginaceae* L.) / Л. А. Жукова, Г. О. Османова // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 86, № 12. – С. 80–86.
48. Жукова, Л. А. Жизненные формы растений / Мар. гос. ун-т; Л. А. Жукова, Н. В. Илюшечкина // Полевой экологический практикум. – Йошкар-Ола, 2000. – С. 16–33.
49. Жукова, Л. А. Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований // Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. – Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 91–104.

50. Заугольнова, Л. Б. Жизненные формы и популяционное поведение многолетних травянистых растений / Л. Б. Заугольнова, Н. С. Сугоркина, Е. Г. Щербакова // Экология популяций. – М.: Наука, 1991. – С. 5–22.
51. Зозулин, Г. М. Система жизненных форм высших растений / Г. М. Зозулин // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 1. – С. 3–20.
52. Зозулин, Г. М. Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений / Г. М. Зозулин // Ботанический журнал. – 1968. – Т. 53, № 2. – С. 223–233.
53. Зозулин, Г. М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане / Г. М. Зозулин // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука, 1976. – С. 45–54.
54. Игнатьева, И. П. Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных: учеб. пособие. Ч. II. Метаморфозы вегетативных органов растений аридных областей / И. П. Игнатьева, И. И. Андреева. – М.: Изд-во МСХА, 1993. – 172 с.
55. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселев, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. – М.: Т-во науч. изд. КМК, Ин-т технологических исследований, 2002. – Т. 1. – 526 с.; 2003. – Т. 2. – 665 с.; 2005. – Т. 3. – 520 с.
56. Илюшечкина, Н. В. Поливариантность онтогенеза *Polemonium caeruleum* L. и *Valeriana officinalis* L. в природных и искусственных ценопопуляциях / Н. В. Илюшечкина // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 226–232.
57. Казакевич, Л. И. Материалы к биологии растений юго-востока России. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников / Л. И. Казакевич // Известия Саратовской с.-х. опытной станции. – 1922. – Т. 3, вып. 3–4. – С. 99–117.
58. Козо-Полянский, Б. М. Случай превращения биоморф культурных растений и их значение / Б. М. Козо-Полянский // Труды Воронежского гос. ун-та. – 1945. – Т. 13, № 1. – С. 46–50.
59. Конструкционные единицы в морфологии растений: материалы X школы по теоретической морфологии растений. – Киров, 2004. – 253 с.
60. Кумандина, М. Н. Рододендрон даурский – *Rhododendron dauricum* L. в Горном Алтае (анатомо-морфологические, эколого-физиологические аспекты): автореф. ... канд. биол. наук / М. Н. Кумандина. – Томск, 2002. – 19 с.
61. Лавренко, Е. М. Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов нижнеднепровских песков / Е. М. Лавренко // Проблемы растениеводческого освоения пустыни, 1935.
62. Лавренко, Е. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) / Е. М. Лавренко, В. И. Свешникова // Журнал общей биологии. – 1965. – Т. 26, № 3.
63. Лебедев, В. П. Онтогенез и структура ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых сорных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. П. Лебедев. – М., 1984. – 15 с.

64. Марков, М. В. Онтогенез череды поникшей (*Bidens cernua* L.) / Мар. гос. ун-т; М. В. Марков // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Т. III. – Йошкар-Ола, 2002. – С. 83–86.
65. Марков, М. В. Род череда / М. В. Марков, Н. М. Ключникова // Биологическая флора Московской области. – М.: Полиэкс, 1997. – Вып. 13. – С. 192–213.
66. Нотов, А. А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов / А. А. Нотов // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 60–79.
67. Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: Теория организации биоморф / Е. Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.; 2002. – Т. 2. – 859 с.
68. Османова, Г. О. Морфологическая поливариантность и возрастная структура природных популяций *Plantago lanceolata* L. / Г. О. Османова // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 277–280.
69. Османова, Г. О. Особенности формирования специализированных побегов и разнообразие жизненных форм *Plantago lanceolata* L. / Г. О. Османова // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений: тез. докл. Всерос. совещ. – Сыктывкар, 2000. – С. 125–127.
70. Османова, Г. О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L.: монография / Мар. гос. ун-т; Г. О. Османова. – Йошкар-Ола, 2007. – 184 с.
71. Османова, Г. О. Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (Plantaginaceae Juss.): автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Г. О. Османова. – Оренбург, 2009. – 37 с.
72. Паленова, М. М. Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав: автореф. ... канд. биол. наук / М. М. Паленова. – М., 1993. – 16 с.
73. Правдин, Ф. Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема / Ф. Н. Правдин // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986. – С. 3–8.
74. Полевой экологический практикум / Мар. гос. ун-т; отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2000. – 112 с.
75. Полетаева, И. И. Родиола розовая / И. И. Полетаева // Биология и экология редких растений Республики Коми. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – С. 119–138.
76. Полянская, Т. А. Особенности морфологической поливариантности у *Maianthemum bifolium* (L.) W. F. Schmidt и *Trientalis europaea* L. в разных эколого-ценологических условиях / Т. А. Полянская // Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Конструкционные единицы в морфологии растений. – Киров, 2004. – С. 209–211.
77. Полянская, Т. А. Морфологическая поливариантность седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в разных эколого-фитоценологических условиях / Т. А. Полянская, Э. В. Шестакова // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 232–233.
78. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – М.; Л., 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.

79. *Савиных, Н. П.* О жизненных формах водных растений / Н. П. Савиных // Гидрботаника: методология, методы: материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2003. – С. 39–48.
80. *Савиных, Н. П.* Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежно-водных растений / Н. П. Савиных // Тр. VIII междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2009. – Т. 2. – С. 173–182.
81. *Савиных, Н. П.* Биоморфология как наука // Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. – Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 15–20.
82. *Серебряков, И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.
83. *Серебряков, И. Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосемянных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
84. *Серебряков, И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. – Т. 3. – С. 146–208.
85. *Серебряков, И. Г.* Экологическая морфология высших растений в СССР / И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52, № 10. – С. 1449–1471.
86. *Серебрякова, Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971. – 359 с.
87. *Серебрякова, Т. И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т. И. Серебрякова // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 84–137.
88. *Серебрякова, Т. И.* Жизненные формы растений / Т. И. Серебрякова; под ред. Н. А. Красильникова, А. А. Уранова // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1974. – Т. 1. – С. 87–116.
89. *Серебрякова, Т. И.* Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений / Т. И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 6. – С. 75–86.
90. *Серебрякова, Т. И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Т. И. Серебрякова // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161–178.
91. *Серебрякова, Т. И.* Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – 543 с.
92. *Смирнова, О. В.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Н. А. Торопова, Л. Д. Фаликов // Ценопопуляция растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 14–44.
93. *Смирнова, Е. С.* Морфология побеговых систем орхидных / Е. С. Смирнова. – М.: Наука, 1990. – 208 с.
94. Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров, ООО «Любань», 2008. – 355 с.

95. *Татаренко, И. В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны / И. В. Татаренко. – М.: Аргус, 1996. – 207 с.
96. *Тихонова, М. Н.* К вопросу о терминологии, касающейся специализированных утолщенных побегов орхидных / М. Н. Тихонова // Ботанический журнал. – 1981. – Т. 66, № 11. – С. 1628–1630.
97. *Тихонова, М. Н.* К вопросу о природе подземных органов некоторых представителей трибы *Orchideae* / М. Н. Тихонова // Ботанический журнал. – 1983. – Т. 68, № 5. – С. 648–652.
98. *Уиттекер, Р. Г.* Сообщества и экосистемы / Р. Г. Уиттекер. – М., 1980. – 326 с.
99. *Уранов, А. А.* Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
100. *Уранов, А. А.* Фитогенное поле / А. А. Уранов // Проблемы современной ботаники. – М.; Л.: Наука, 1965. – Т. 2. – С. 251–254.
101. *Фисюнов, А. В.* Сорные растения / А. В. Фисюнов. – М.: Колос, 1984. – 320 с.
102. *Фризен, Н. В.* Луковые Сибири / Н. В. Фризен. – Новосибирск: Наука, 1988. – 185 с.
103. Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. – Киров: Изд. ООО «Радуга – ПРЕСС», 2014. – 358 с.
104. *Хохряков, А. П.* Закономерности эволюции растений / А. П. Хохряков. – Новосибирск: Наука, 1975. – 199 с.
105. *Хохряков, А. П.* Принципы классификации жизненных форм растений / А. П. Хохряков // Изв. АН СССР. Сер.: Биология. – 1979. – № 4. – С. 586–598.
106. *Хохряков, А. П.* Эволюция биоморф растений / А. П. Хохряков. – М.: Наука, 1981. – 165 с.
107. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
108. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М., 1977. – 183 с.
109. *Черепанов, С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья-95, 1995. – 990 с.
110. *Черненкова, Т. М.* Кислица обыкновенная / Т. М. Черненкова, Н. И. Шорина // Биологическая флора Московской области / под ред.: В. Н. Павлова, Т. А. Работнова, В. Н. Тихомирова. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – С. 154–171.
111. *Чистякова, А. А.* О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А. А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – Т. 83, вып. 2. – 1978. – С. 129–137.
112. *Шафранова, Л. М.* Жизненные формы растений и их классификация // Учебно-полевая практика по ботанике: учеб. пособие / Л. М. Шафранова, М. М. Старостенкова, М. А. Гуленкова, Н. И. Шорина. – М.: Высш. шк., 1990. – С. 42–73.

113. *Шмитхюзен, И.* Общая география растительности / И. Шмитхюзен. – М.: Прогресс, 1966 – 310 с.
114. *Шорина, Н. И.* Структура зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией / Н. И. Шорина // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 213–231.
115. *Шорина, Н. И.* Жизненная форма / Н. И. Шорина // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – Т. 3. – С. 415–420.
116. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова, М. Н. Гаврилова, Т. А. Полянская. – Йошкар-Ола, 2010. – 368 с.
117. *Юрцев, Б. А.* Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники / Б. А. Юрцев // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука, 1976. – С. 9–44.
118. Age state of plants of various growth forms: a review / L. E. Gatzuk, O. V. Smirnova, L. I. Vorontzova, L. B. Zaugolnova, L. A. Zhukova // Journal of Ecology. – 1980. – Vol. 68, № 4. – P. 675–696.
119. *Braun-Blanquet, J.* Pflanzensoziologie. 3. Aufl. / J. Braun-Blanquet. – Wien; N. Y., 1964. – 865 S.
120. *Dressler, R. L.* The orchids: natural history and classification / R. L. Dressler. – Cambridge, Harvard Univ. Press, 1981. – 332 p.
121. *Drude, O.* Atlas der Pflanzenverbreitung / O. Drude. – Gotha, 1887.
122. *Kumazawa, M.* The sinker of *Platanthera* and *Perula*, its morphology and development / M. Kumazawa // Phytomorphology. – 1958. – Vol. 8, № 1–2. – P. 137–145.
123. *Ogura, Y.* Anatomy and morphology of the subterranean organs in some orchidaceae / Y. Ogura // J. Fac. Sci. Univ. Tokio. Sect. 3. – 1953. – Vol. 6. – P. 135–157.
124. *Raunkiaer, C.* Types biologiques pour la géographie botanique / C. Raunkiaer // Bul. Acad. R. Sc. – Danemark, 1905.
125. *Raunkiaer, C.* Planterigetets Livsformer og deres betydning for Geografien / C. Raunkiaer. – Koebenhavn og Kristiania, 1907.
126. *Raunkiaer, C.* The life forms of plants and statistical plant geography / C. Raunkiaer. – Oxford: Clarendon, 1934. – 632 p.
127. *Warming, E.* Über perenne Gewächse / E. Warming // Botanisches Centralblatt. – 1884. – Bd. 18, № 19. – S. 16–22.
128. *White, J. (ed.)* The population structure of vegetation / J. White (ed.). – Dordrecht, Boston, Lancaster: Dr. W. Junk Publishers, 1985. – 669 p. (Handbook of vegetation science; Pt 3).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Разнообразие ЖФ лекарственных растений Республики Марий Эл¹

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Отдел МОХОВИДНЫЕ – BRYOPHYTA				
Класс Мхи – Bryopsida				
Подкласс Сфагновые, белые, или торфяные мхи – Sphagnidae				
Сем. Сфагновые – Sphagnaceae				
1	Сфагнум – <i>Sphagnum sp.</i>	много-летнее	криптофит	
Отдел ПЛАУНОВИДНЫЕ – LYCOPODIOPHYTA (LYCOPHYTA)				
Класс Плауновые – Lycopodiopsida				
Сем. Баранцовые – Hyperziaceae				
2*	Баранец обыкновенный – <i>Hyperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	много-летнее	хамефит	наземно-ползучее
Сем. Плауновые – Lycopodiaceae				
3	Плаун булавовидный – <i>Lycopodium clavatum</i> L.	много-летнее	хамефит	наземно-ползучее
4	Плаун годичный – <i>Lycopodium annotinum</i> L.	много-летнее	хамефит	наземно-ползучее
5*	Плаун сплюснутый – <i>Lycopodium complanatum</i> L.	много-летнее	хамефит	наземно-ползучее
Отдел ХВОЦЕВИДНЫЕ – EUISETOPHYTA				
Класс Хвощевые – Equisetopsida				
Сем. Хвощевые – Equisetaceae				
6	Хвощ зимующий – <i>Equisetum hyemale</i> L.	много-летнее	хамефит	длиннокорневищное
7	Хвощ лесной – <i>Equisetum sylvaticum</i> L.	много-летнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
8*	Хвощ полевой – <i>Equisetum arvense</i> L.	много-летнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное

¹ П р и м е ч а н и е. * Отмечены названия видов растений, внесенные в Красную книгу Республики Марий Эл (Абрамов, 1997).

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Отдел ПАПАРОТНИКОВИДНЫЕ – PTERIDOPHYTA (POLYPODIOPHYTA)				
Класс Полиподиевые – Polypodiopsida				
Подкласс Полиподиевые, или настоящие папоротники – Polypodiidae				
Сем. Гиполеписовые – Hypolepidiaceae				
9	Орляк обыкновенный – <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	много- летнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
Сем. Гроздовниковые – Bothrychiaceae				
10	Гроздовник виргинский – <i>Botrychium virginiana</i> (L.) Small	много- летнее	криптофит (геофит)	короткокорневищ- ное – кистекоорневищное
11	Гроздовник полудунный – <i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	много- летнее	криптофит (геофит)	короткокорневищ- ное – кистекоорневищное
Сем. Кочедыжниковые – Athyriaceae				
12	Кочедыжник женский – <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	много- летнее	хамефит	короткокорневищное
Сем. Оноклеевые – Onocleaceae				
13	Страусник обыкновенный – <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	много- летнее	хамефит	короткокорневищное
Сем. Щитовниковые – Dryopteridaceae				
14	Щитовник мужской – <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	много- летнее	хамефит	короткокорневищное
Сем. Ужовниковые – Ophioglossaceae				
15*	Ужовник обыкновенный – <i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	много- летнее	криптофит (геофит)	короткокорневищ- ное – кистекоорневищное
Отдел ГОЛОСЕМЕННЫЕ – PINOPHYTA				
Класс Хвойные – Pinopsida				
Сем. Кипарисовые – Cupressaceae				
16	Можжевельник обыкновенный – <i>Juniperus communis</i> L.	много- летнее	фанерофит	кустарник аэроксильный, дерево, стланник
Сем. Сосновые – Pinaceae				
17	Ель обыкновенная – <i>Picea abies</i> (L.) Karst.	много- летнее	фанерофит	дерево

Продолжение прил.

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
18	Ель сибирская – <i>Picea obovata</i> Ledeb.	многолетнее	фанерофит	дерево
19	Лиственница сибирская – <i>Larix sibirica</i> Ledeb.	многолетнее	фанерофит	дерево
20	Пихта сибирская – <i>Abies sibirica</i> Ledeb.	многолетнее	фанерофит	дерево
21	Сосна обыкновенная – <i>Pinus sylvestris</i> L.	многолетнее	фанерофит	дерево
Отдел ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ – MAGNOLIOPHYTA				
Класс Однодольные – Liliopsida				
Сем. Ароидные – Araceae				
22	Аир болотный – <i>Acorus calamus</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит, гелофит)	длиннокорневищное
Сем. Мятликовые – Poaceae				
23	Душистый колосок – <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	рыхлодерновинное, факультативно- короткокорневищное
24	Зубровка душистая – <i>Hierochloë odorata</i> (L.) Beauv.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	длиннокорневищное
25*	Ковыль перистый – <i>Stipa pennata</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	плотнокорневищное
26	Пырей ползучий – <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
27	Тростник обыкновенный – <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	многолетнее	криптофит (геофит, гелофит)	длиннокорневищное
Сем. Ирисовые – Iridaceae				
28	Касатик желтый – <i>Iris pseudacorus</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит, гелофит)	короткокорневищно- кистекокорневое
29	Касатик сибирский – <i>Iris sibirica</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	короткокорневищно- кистекокорневое

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Сем. Лилейные – <i>Liliaceae</i>				
30	Вороний глаз четырехлиственный – <i>Paris quadrifolia</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
31	Ландыш майский – <i>Convallaria majalis</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
32*	Лилия кудреватая – <i>Lilium martagon</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	луковичное
33	Майник двулистный – <i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
34	Купена душистая – <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	многолетнее	криптофит (геофит)	короткорневищное
35*	Купена широколистная – <i>Polygonatum latifolium</i> Desf.	многолетнее	криптофит (геофит)	короткорневищное
36	Купена многоцветковая – <i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	многолетнее	криптофит (геофит)	короткорневищное
37*	Чемерица Лобеля – <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	многолетнее	криптофит (геофит)	короткорневищно-кистекокорневое
Сем. Орхидные – <i>Orchidaceae</i>				
38*	Башмачок крапчатый – <i>Cypripedium guttatum</i> Sw.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
39*	Башмачок настоящий <i>Cypripedium calceolus</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	короткорневищное
40	Дремлик широколистный – <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	многолетнее	криптофит (геофит)	короткорневищное
41	Кокушник длиннорогий – <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	многолетнее	криптофит (геофит)	клубнеобразующее
42	Любка двулистная – <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	многолетнее	криптофит (геофит)	клубнеобразующее
43	Пальчатокоренник мясочерный – <i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo	многолетнее	криптофит (геофит)	клубнеобразующее

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
44	Пальчатокоренник пятнистый – <i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	многолетнее	криптофит (геофит)	клубнеобразующее
45	Пальчатокоренник Фукса – <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druse) Soo	многолетнее	криптофит (геофит)	клубнеобразующее
46*	Пыльцеголовник красный – <i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.	многолетнее	криптофит (геофит)	коротkokорневищное
47	Тайник яйцевидный – <i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	многолетнее	криптофит (геофит)	коротkokорневищное
48*	Ятрышник шлемоносный – <i>Orchis militaris</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	клубнеобразующее
Сем. Осоковые – Cyperaceae				
49	Осока мохнатая – <i>Carex pilosa</i> Scop.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
50	Осока песчаная – <i>Carex arenaria</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
Сем. Рогозовые – Typhaceae				
51	Рогоз узколистный – <i>Typha angustifolia</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное, факультативно-корнеклубнеобразующее
Сем. Рясковые – Lemnaceae				
52	Ряска малая – <i>Lemna minor</i> L.	многолетнее	криптофит (гелофит)	кистекорневое
Сем. Сусаковые – Butomaceae				
53	Сусак зонтичный – <i>Butomus umbellatus</i> L.	многолетнее	криптофит (гелофит)	коротkokорневищное
Сем. Спаржевые – Asparagaceae				
54	Спаржа лекарственная – <i>Asparagus officinalis</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	коротkokорневищное
Сем. Частуховые – Alismataceae				
55	Стрелолист обыкновенный – <i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	многолетнее	криптофит (гелофит)	клубнекорневищное, подземностолонообразующее
56	Частуха подорожниковая – <i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	многолетнее	криптофит (гелофит)	коротkokорневищнокистекорневое

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Класс Двудольные – Dicotyledones				
Сем. Астровые – Asteraceae				
57	Белокопытник гибридный <i>Petasites hybridus</i> (L.) – Gaertn., Mey. et Scherb	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
58	Белокопытник ложный – <i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
59	Бодяк огородный – <i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	многолетнее	гемикриптофит	короткорневищно-кистекорневое
60	Бодяк полевой – <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	многолетнее	криптофит (геофит)	корнеотпрысковое
61	Бодяк разнолистный – <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	многолетнее	гемикриптофит	кистекорневое, длиннокорневищное
62	Василек иберийский – <i>Centaurea iberica</i> Trev. Ex Spreng.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
63	Василек луговой – <i>Centaurea jacea</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткорневищно-кистекорневое
64	Василек синий – <i>Centaurea cyanus</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
65*	Василек сумской – <i>Centaurea sumensis</i> Kalen.	многолетнее	гемикриптофит	корневищно-стержнекорневое
66	Василек шероховатый – <i>Centaurea scabiosa</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, факультативно-корнеотпрысковое
67	Дурнишник обыкновенный – <i>Xanthium strumarium</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
68	Девясил высокий – <i>Inula helenium</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
69	Девясил британский – <i>Inula britannica</i> L.	многолетнее, редко малолетнее	гемикриптофит	короткорневищное, факультативно-корнеотпрысковое
70	Золотарник обыкновенный – <i>Solidago virgaurea</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткорневищно-кистекорневое
71	Какалия копьевидная – <i>Cacalia hastata</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
72	Козлобородник луговой – <i>Tragopogon pratensis</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
73*	Колочник обыкновенный – <i>Carlina vulgaris</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
74	Кошачья лапка двудомная – <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	многолетнее	хамефит	наземно-ползучее
75	Крестовик обыкновенный – <i>Senecio vulgaris</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
76	Крестовик Якова – <i>Senecio jacobaea</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
77	Лопух большой – <i>Arctium lappa</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
78	Лопух малый – <i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
79	Мать-и-мачеха – <i>Tussilago farfara</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
80	Мелколепестник канадский – <i>Erigeron canadensis</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
81	Мордовник обыкновенный – <i>Echinops ritro</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, корнеотпрысковое
82	Нивяник обыкновенный – <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
83	Одуванчик лекарственный – <i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, факультативно-корнеотпрысковое
84	Осот огородный – <i>Sonchus oleraceus</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	корнеотпрысковое
85	Пижма обыкновенная – <i>Tanacetum vulgare</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	короткокорневищное, длиннокорневищное
86	Полынь обыкновенная – <i>Artemisia vulgaris</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, травянистый хамефит	стержнекорневое
87	Полынь горькая – <i>Artemisia absinthium</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, травянистый хамефит	Стержнекорневое
88	Полынь Сиверса – <i>Artemisia sieversiana</i> Willd.	однолетнее, двулетнее	терофит, гемикриптофит	стержнекорневое

№ п/п	Название вида	Продолжи- тельность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
89	Птармика обыкновенная, или чихотная трава – <i>Ptarmica vulgaris</i> DC.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
90	Пупавка красильная – <i>Anthemis tinctoria</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
91	Сушеница лесная – <i>Gnaphalium sylvaticum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
92	Сушеница топяная – <i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
93	Татарник колючий – <i>Carduus acanthoides</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
94	Тысячелистник обыкновенный – <i>Achillea millefolium</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
95	Цикорий обыкновенный – <i>Cichorium intybus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
96	Цмин песчаный – <i>Helichrysum arenarium</i> (L) Moench	малолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
97	Черда поникшая – <i>Bidens cernua</i> L.	однолетнее	терофит	кистекарневое
98	Черда трехраздельная – <i>Bidens tripartita</i> L.	однолетнее	терофит	кистекарневое
99	Ястребинка зонтичная – <i>Hieracium umbellatum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно- кистекарневое
Сем. Бальзаминовые – <i>Balsaminaceae</i>				
100	Недотрога обыкновенная – <i>Impatiens noli-tangere</i> L.	однолетнее	терофит	кистекарневое
Сем. Белозоровые – <i>Parnassiaceae</i>				
101	Белозор болотный – <i>Parnassia palustris</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно- кистекарневое
Сем. Березовые – <i>Betulaceae</i>				
102	Береза повисшая – <i>Betula pendula</i> Roth	многолетнее	фанерофит	дерево
103	Береза пушистая – <i>Betula pubescens</i> Ehrh.	многолетнее	фанерофит	дерево

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
104	Ольха клейкая, или черная – <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	многолетнее	фанерофит	дерево
105	<i>Alnus incana</i> (L.) MOENCH			
Сем. Бересклетовые – <i>Celastraceae</i>				
106	Бересклет бородавчатый – <i>Euonymus verrucosus</i> Scop.	многолетнее	фанерофит	кустарник аэроксильный
Сем. Бобовые – <i>Leguminosae (Fabaceae)</i>				
107	Астрагал песчаный – <i>Astragalus arenarius</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
108	Вязель разноцветный – <i>Coronilla varia</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное, стержнекорневое
109	Горошек мышиный – <i>Vicia cracca</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
110	Донник белый – <i>Melilotus albus</i> Medic.	дву-малолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
111	Донник лекарственный – <i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	дву-малолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
112	Дрок красильный – <i>Genista tinctoria</i> L.	многолетнее	фанерофит	кустарник
113	Клевер-белоголовка гибридный – <i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl	многолетнее (редко двулетнее)	гемикриптофит	стержнекорневое
114	Клевер-белоголовка горный – <i>Amoria montana</i> (L.) Sojak	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, факультативно-корнеотпрысковое
115	Клевер-белоголовка ползучий – <i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	многолетнее	хамефит	наземно-ползучее
116	Клевер луговой, или красный – <i>Trifolium pratense</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
117	Клевер люпиновый – <i>Trifolium lupinaster</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	корнеклубнеобразующее
118	Клевер пашенный – <i>Trifolium arvense</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
119	Клевер шуршащий – <i>Trifolium strepens</i> Crantz	однолетнее	терофит	стержнекорневое
120	Люцерна серповидная – <i>Medicago falcata</i> L.	многолетнее (одно-, двулетнее)	гемикриптофит, терофит	стержнекорневое, факультативно-корнеотпрысковое
121	Люцерна хмелевая – <i>Medicago lupulina</i> L.	одно-, двулетнее (многолетнее)	гемикриптофит, терофит	стержнекорневое
122	Лядвенец рогатый – <i>Lotus corniculatus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
123	Ракитник русский – <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. Ex Woloszcz.) Klaskova	многолетнее	фанерофит	кустарник
124	Чина луговая – <i>Lathyrus pratensis</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
125	Чина клубненосная – <i>Lathyrus tuberosus</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит), гемикриптофит	клубнеобразующее
125	Язвенник круглоголовый – <i>Anthyllis macrocephala</i> Wend.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
Сем. Буковые – Fagaceae				
126	Дуб черешчатый – <i>Quercus robur</i> L.	многолетнее	фанерофит	дерево
Сем. Бурчаниковые – Boraginaceae				
127	Липучка обыкновенная – <i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	одно-двулетнее	терофит, гемикриптофит	стержнекорневое
128	Медуница неясная – <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
129	Незабудка болотная – <i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	многолетнее	гемикриптофит	корневищное
130	Незабудка полевая – <i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	одно-двулетнее	терофит, гемикриптофит	стержнекорневое
131	Окопник лекарственный – <i>Symphytum officinale</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, короткокорневищное

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
132	Синяк обыкновенный – <i>Echium vulgare</i> L.	двулетнее, иногда многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
133	Чернокорень лекарственный – <i>Cynoglossum officinale</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
Сем. Валериановые – <i>Valerianaceae</i>				
134	Валериана лекарственная – <i>Valeriana officinalis</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекокорневое
Сем. Вахтовые – <i>Menyanthaceae</i>				
135	Вахта трехлистная – <i>Menyanthes trifoliata</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит, гелофит)	длиннокорневищное
Сем. Вересковые – <i>Ericaceae</i>				
136	Багульник болотный – <i>Ledum palustre</i> L.	многолетнее	хамефит	кустарничек, реже кустарник
137	Брусника – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	многолетнее	хамефит	кустарничек длиннокорневищный
138	Вереск обыкновенный – <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	многолетнее	хамефит	кустарничек с одревесневающими корневищами-ксилоризомами
139	Голубика – <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	многолетнее	хамефит	кустарничек
140	Клюква болотная – <i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	многолетнее	хамефит	кустарничек наземноползучий
141	Подбел многолистный – <i>Andromeda polifolia</i> L.	многолетнее	хамефит	кустарничек короткокорневищный
142	Толокнянка обыкновенная – <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	многолетнее	хамефит	кустарничек длиннокорневищный
143	Черника – <i>Vaccinium myrtillus</i> L.	многолетнее	хамефит	кустарничек длиннокорневищный
Сем. Волчниковые – <i>Thymelaeaceae</i>				
144	Волчегодник обыкновенный, или Волчье лыко – <i>Daphne mezereum</i> L.	многолетнее	хамефит-нанофанерофит	маловетвистый кустарник древовидной формы (дерево)

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Сем. Ворсянковые – <i>Dipsacaceae</i>				
145	Короставник полевой – <i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	много-летнее	гемикриптофит	стержнекорневое
146	Сивец луговой – <i>Succisa pratensis</i> Moench	много-летнее	гемикриптофит	кистекоорневое
Сем. Вьюнковые – <i>Convolvulaceae</i>				
147	Вьюнок полевой – <i>Convolvulus arvensis</i> L.	много-летнее	криптофит (геофит)	стержнекорневая корнеотпрысковая травянистая лиана
148	Повой заборный – <i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Dr.	много-летнее	криптофит (геофит)	корнеотпрысковая травянистая лиана
Сем. Вязовые – <i>Ulmaceae</i>				
149	Вяз гладкий – <i>Ulmus laevis</i> Pall.	много-летнее	фанерофит	дерево
Сем. Гвоздичные – <i>Caryophyllaceae</i>				
150	Гвоздика разноцветная – <i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link	много-летнее	гемикриптофит	короткоорневищное
151	Гвоздика-травянка – <i>Dianthus deltoides</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	стержнекорневое, короткоорневищное, длиннокорневищное, стержнекорневодлиннокорневищное
152	Гвоздика Фишера – <i>Dianthus fisheri</i> Spreng.	много-летнее	гемикриптофит	корневищное, стержнекорневое
153	Горицвет кукушкин, или Кукушкин цвет – <i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A. Br.	много-летнее	гемикриптофит	стержнекорневое
154	Дрема белая – <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	многолетнее, (однодвухлетнее)	гемикриптофит, терофит	стержнекорневое, факультативно-корнеотпрысковое
155	Звездчатка злаковидная – <i>Stellaria graminea</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
156	Звездчатка ланцетолистная, или жестколистная – <i>Stellaria holostea</i> L.	много-летнее	хамефит	длиннокорневищное с ползучими побегами

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
157	Звездчатка средняя, или Мокрица – <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	однолетнее, перезимовывающее	терофит	стержнекорневое с ползучими побегами
158	Качим метельчатый – <i>Gypsophila paniculata</i> L.	многолетнее	хамефит	полукустарник, полукустарничек
159	Мыльнянка лекарственная – <i>Saponaria officinalis</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое с вертикальным корневищем, длиннокорневищное
160	Смолевка поникшая – <i>Silene nutans</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
161	Смолка обыкновенная, или клейкая – <i>Steris viscaria</i> (L.) Rafin.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
Сем. Гераниевые – Geraniaceae				
162	Аистник цикутный, или обыкновенный – <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L. Her.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
163	Герань кроваво-красная – <i>Geranium sanguineum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекокорневое
164	Герань лесная – <i>Geranium sylvaticum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекокорневое
165	Герань луговая – <i>Geranium pratense</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекокорневое
166	Герань Роберта – <i>Geranium robertianum</i> L.	однолетнее, двулетнее	терофит, гемикриптофит	стержнекорневое
Сем. Горечавковые – Gentianaceae				
168	Горечавка легочная – <i>Gentiana pneumonanthe</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
169	Горечавка крестовидная – <i>Gentiana cruciata</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекокорневое
170	Золототысячник обыкновенный – <i>Gentaurium erythraea</i> Rafn	двулетнее, реже однолетнее	гемикриптофит, терофит	стержнекорневое
Сем. Гречишные – Polygonaceae				
171	Горец змеиный – <i>Polygonum bistorta</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	короткокорневищное

Продолжение прил.

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
172	Горец перечный, или Водяной перец – <i>Polygonum hydropiper</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
173	Горец почечуйный – <i>Polygonum persicaria</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
174	Горец птичий – <i>Polygonum aviculare</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
175	Горец шероховатый – <i>Polygonum scabrum</i> Moench	однолетнее	терофит	стержнекорневое
176	Щавель кислый – <i>Rumex acetosa</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое с коротким ветвистым корневищем, кистекарневое
177	Щавель конский – <i>Rumex confertus</i> Willd.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное, стержнекорневое, факультативно-корнеотпрысковое
178	Щавель курчавый – <i>Rumex crispus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое с коротким корневищем
Сем. Грушанковые – <i>Pyrolaceae</i>				
179	Грушанка круглолистная – <i>Pyrola rotundifolia</i> L.	многолетнее	хамефит	длиннокорневищное
180	Зимолобка зонтичная – <i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	многолетнее	хамефит	длиннокорневищное травянистое, кустарничек
181	Ортилия однобокая – <i>Orthilia secunda</i> (L.) House	многолетнее	хамефит	длиннокорневищное травянистое, кустарничек
Сем. Дербенниковые – <i>Lythraceae</i>				
182	Дербенник иволлистый, или Плакун-трава – <i>Lythrum salicaria</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное, длиннокорневищное
Сем. Дымянковые – <i>Fumariaceae</i>				
183	Дымянка лекарственная – <i>Fumaria officinalis</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
184*	Хохлатка плотная, или луковичная – <i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv.	многолетнее	криптофит (геофит)	корнеклубнеобразующее

Продолжение прил.

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Сем. Жимолостные – <i>Caprifoliaceae</i>				
185	Бузина красная – <i>Sambucus racemosa</i> L.	многолетнее	фанерофит	кустарник
186	Жимолость лесная – <i>Lonicera xylosteum</i> L.	многолетнее	фанерофит	кустарник
187	Калина обыкновенная – <i>Viburnum opulus</i> L.	многолетнее	фанерофит	кустарник
188*	Линнея северная – <i>Linnaea borealis</i> L.	многолетнее	хамефит	наземно-ползучее травянистое, кустарничек
Сем. Зверобойные – <i>Hypericaceae</i>				
189	Зверобой продырявленный – <i>Hypericum perforatum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	длиннокорневищное, коротkokорневищное, корнеотпрысковое
190	Зверобой пятнистый – <i>Hypericum maculatum</i> Crantz	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
Сем. Ивовые – <i>Salicaceae</i>				
191	Ива белая, или Ветла – <i>Salix alba</i> L.	многолетнее	фанерофит	дерево, кустарник
192	Ива остролистная, или Вербa – <i>Salix acutifolia</i> Willd.	многолетнее	фанерофит	дерево, кустарник
193	Тополь дрожащий, или Осина – <i>Populus tremula</i> L.	многолетнее	фанерофит	дерево
194	Тополь чёрный, или Осокорь – <i>Populus nigra</i> L.	многолетнее	фанерофит	дерево
Сем. Истодовые – <i>Polygalaceae</i>				
195	Истод горьковатый – <i>Polygala amarella</i> Crantz	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
196	Истод обыкновенный – <i>Polygala vulgaris</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
197	Истод хохлатый – <i>Polygala comosa</i> Schkuhr.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
Сем. Камнеломковые – <i>Saxifragaceae</i>				
198	Камнеломка болотная – <i>Saxifraga hirculus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Сем. Капустные – Brassicaceae				
199	Горчица белая – <i>Sinapis alba</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
200	Горчица сарептская – <i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
201	Гулявник лекарственный – <i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
202	Дескурайния Софии – <i>Descurainia Sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	однолетнее	терофит	стержнекорневое
203	Желтушник левкойный – <i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	однолетнее	терофит	Стержнекорневое
204	Икотник серо-зеленый – <i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	двулетнее, или многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
205	Свербига восточная – <i>Bunias orientalis</i> L.	двулетнее, или многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
206*	Сердечник луговой – <i>Cardamine pratensis</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	наземно-ползучее, короткокорневищно-кистекарневое
207	Сумочник пастуший, или Пастушья сумка – <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	однолетнее, двулетнее	терофит, гемикриптофит	стержнекорневое
208	Сурепка обыкновенная – <i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
209	Ярутка полевая – <i>Thlaspi arvense</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
Сем. Кипрейные, или Ослинниковые – Onagraceae				
210	Кипрей узколистный, или Иван-чай – <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	многолетнее	гемикриптофит	корнеотпрысковое
211	Ослинник двулетний – <i>Oenothera biennis</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
Сем. Кирказоновые – Aristolochiaceae				
212	Кирказон обыкновенный – <i>Aristolochia clematitis</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
213	Копытень европейский – <i>Asarum europaeum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	длиннокорневищное с участками коротких корневищ
Сем. Кисличные – Oxalidaceae				
214	Кислица обыкновенная – <i>Oxalis acetosella</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	столонообразующее
Сем. Кленовые – Aceraceae				
215	Клён платановидный – <i>Acer platanoides</i> L.	многолетнее	фанерофит	дерево
Сем. Колокольчиковые – Campanulaceae				
216	Бубенчик лилиелистный – <i>Adenophora lilifolia</i> (L.) A. DC.	многолетнее	гемикриптофит	короткорневищно-кистекорневое
217	Букашник горный – <i>Jasione montana</i> L.	двулетнее (иногда многолетнее)	гемикриптофит	стержнекорневое
218	Колокольчик крапиволистный – <i>Campanula trachelium</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
219	Колокольчик круглолистный – <i>Campanula rotundifolia</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное, факультативно-корнеотпрысковое
220*	Колокольчик персиколистный – <i>Campanula persicifolia</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткорневищно-кистекорневое
221	Колокольчик сученный – <i>Campanula glomerata</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, стержнекорневое с вертикальным корневищем, коротко-стержне-кистекорневое с многоглавым каудексом, факультативно-корнеотпрысковое, короткорневищное
Сем. Коноплевые – Cannabaceae				
222	Хмель обыкновенный, или вьющийся – <i>Humulus lupulus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	лиана травянистая длиннокорневищная

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
Сем. Крапивные – <i>Urticaceae</i>				
223	Крапива двудомная – <i>Urtica dioica</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
224	Крапива жгучая – <i>Urtica urens</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
Сем. Крушиновые – <i>Rhamnaceae</i>				
225	Жостер слабительный – <i>Rhamnus cathartica</i> L.	многолетнее	нанофанерофит	кустарник геоксильный, дерево
226	Крушина ломкая, или ольховидная – <i>Frangula alnus</i> Mill.	многолетнее	нанофанерофит, фанерофит азроксильный	кустарник, дерево
Сем. Крыжовниковые – <i>Crossulariaceae</i>				
227	Смородина красная – <i>Ribes rubrum</i> L.	многолетнее	нанофанерофит	кустарник геоксильный
228	Смородина черная – <i>Ribes nigrum</i> L.	многолетнее	нанофанерофит	кустарник геоксильный
Сем. Кувшинковые – <i>Nymphaeaceae</i>				
229	Кубышка желтая – <i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	многолетнее	криптофит (гидрофит)	короткорневищно-кистековое
230	Кувшинка чисто-белая – <i>Nymphaea candida</i> J. et C. Presl.	многолетнее	криптофит (гидрофит)	короткорневищно-кистековое
Сем. Ластовневые – <i>Asclepiadaceae</i>				
231	Ластовень лекарственный – <i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.	многолетнее	гемикриптофит	короткорневищное
Сем. Лещиновые – <i>Corylaceae</i>				
232	Лещина обыкновенная, или Орешник – <i>Corylus avellana</i> L.	многолетнее	нанофанерофит	кустарник геоксильный
Сем. Липовые – <i>Tiliaceae</i>				
233	Липа сердцелистная, или мелколистная – <i>Tilia cordata</i> Mill.	многолетнее	фанерофит	дерево куртинообразующее, дерево кустовидное «торчки»
Сем. Лютиковые – <i>Ranunculaceae</i>				
234	Борец северный – <i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	многолетнее	гемикриптофит	короткорневищное с одно- или многоглавым каудексом

Продолжение прил.

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
235	Василистник малый – <i>Thalictrum minus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
236	Воронец колосистый – <i>Actaea spicata</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
237	Воронец красноплодный – <i>Actaea erythrocarpa</i> Fisch.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
238	Ветреничка лютичная – <i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
239	Горицвет весенний – <i>Adonis vernalis</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
240	Живокость посевная – <i>Consolida regalis</i> S. F. Gray	однолетнее	терофит	стержнекорневое
241	Калужница болотная – <i>Caltha palustris</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит (гелофит)	короткокорневищно-кистекарневое, стержнекарневое с вертикальным корневищем
242	Купальница европейская – <i>Trollius europaeus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекарневое
243	Лютик едкий – <i>Ranunculus acris</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекарневое
244	Лютик ползучий – <i>Ranunculus repens</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	наземностолообразующее, короткокорневищно-кистекарневое
245	Лютик ядовитый – <i>Ranunculus scleratus</i> L.	однолетнее, или двулетнее	терофит, гемикриптофит	кистекарневое
246	Прострел раскрытый, или Сон-трава – <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
247	Чистяк весенний – <i>Ficaria verna</i> Huds.	малолетнее	криптофит (геофит)	кистекарневое-корнеклубнеобразующее
Сем. Маковые – <i>Papaveraceae</i>				
248*	Мак самосейка – <i>Papaver rhoeas</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекарневое

Продолжение прил.

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
249	Мак снотворный – <i>Papaver somniferum</i> L.	одно-летнее	терофит	стержнекорневое
250	Чистотел большой – <i>Chelidonium majus</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	стержнекорневое
Сем. Мальвовые – <i>Malvaceae</i>				
251	Просвирник лесной – <i>Malva sylvestris</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	стержнекорневое
252	Просвирник приземистый – <i>Malva pusilla</i> Smith et Sow.	одно-летнее	терофит	стержнекорневое
Сем. Маревые – <i>Chenopodiaceae</i>				
253	Лебеда раскидистая – <i>Atriplex patula</i> L.	одно-летнее	терофит	стержнекорневое
254	Марь белая – <i>Chenopodium album</i> L.	одно-летнее	терофит	стержнекорневое
Сем. Мареновые – <i>Rubiaceae</i>				
255	Подмаренник мягкий – <i>Galium mollugo</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
256	Подмаренник настоящий – <i>Galium verum</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
257	Ясменник душистый – <i>Asperula odorata</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
Сем. Маслинные – <i>Oleaceae</i>				
258	Ясень обыкновенный – <i>Fraxinus excelsior</i> L.	много-летнее	фанерофит	дерево
Сем. Молочайные – <i>Euphorbiaceae</i>				
259	Молочай болотный – <i>Euphorbia palustris</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	стержнекорневое корнеотпрысковое
260	Молочай прутьевидный, или Вальдштейна – <i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit.	много-летнее	гемикриптофит	стержнекорневое корнеотпрысковое
261	Молочай солнцегляд – <i>Euphorbia helioscopia</i> L.	одно-летнее	терофит	стержнекорневое
Сем. Норичниковые – <i>Scrophulariaceae</i>				
262	Авран лекарственный – <i>Gratiola officinalis</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное

Продолжение прил.

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
263	Вероника лекарственная – <i>Veronica officinalis</i> L.	много-летнее	хамефит	наземно-ползучее
264	Вероника длиннолистная – <i>Veronica longifolia</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
265	Вероника дубравная – <i>Veronica chamaedrys</i> L.	много-летнее	хамефит	наземно-ползучее
266	Коровяк густоцветковый – <i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
267	Коровяк лекарственный, или мохнатый – <i>Verbascum phlomoides</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
268	Льнянка обыкновенная – <i>Linaria vulgaris</i> Mill.	много-летнее	криптофит (геофит)	корнеотпрысковое
269	Мытник болотный – <i>Pedicularis palustris</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	полупаразит кистекокорневой
270	Норичник шишковатый – <i>Scrophularia nodosa</i> L.	много-летнее	криптофит	клубнеобразующее короткокорневищное
271	Очанка прямая – <i>Euphrasia stricta</i> D. Wolff ex J. F. Lehm.	однолетнее	терофит	полупаразит стержнекорневой
272	Погремок малый – <i>Rhinanthus minor</i> L.	однолетнее	терофит	полупаразит стержнекорневой
Сем. Пасленовые – <i>Solanaceae</i>				
273	Белена черная – <i>Hyoscyamus niger</i> L.	двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
274	Дурман обыкновенный – <i>Datura stramonium</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
275	Паслен сладко-горький – <i>Solanum dulcamara</i> L.	много-летнее	нанофанерофит	полукустарник корневищный лиановидный, кустарник полулиановидный
276	Паслен черный – <i>Solanum nigrum</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
Сем. Первоцветные – <i>Primulaceae</i>				
277	Вербейник обыкновенный – <i>Lysimachia vulgaris</i> L.	много-летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
278	Вербейник монетчатый, или Луговой чай – <i>Lysimachia nummularia</i> L.	многолетнее	хамефит	наземно-ползучее
279	Первоцвет весенний – <i>Primula veris</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	коротkokорневищнокистекорневое
280	Проломник нитевидный – <i>Androsace filiformis</i> Retz.	однолетнее	терофит	кистекорневое
281	Проломник северный – <i>Androsace septentrionalis</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
282	Седмичник европейский – <i>Trientalis europaea</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	подземностолоно-клубнеобразующее
Сем. Подорожниковые – <i>Plantaginaceae</i>				
283	Подорожник большой – <i>Plantago major</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	коротkokорневищнокистекорневое
284	Подорожник ланцетный – <i>Plantago lanceolata</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	коротkokорневищное, факультативно-корнеотпрысковое, стержнекорневое
285	Подорожник средний – <i>Plantago media</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, коротkokорневищное
Сем. Ремнецветные – <i>Loranthaceae</i>				
286	Омела белая – <i>Visciv album</i> L.	многолетнее	фанерофит	кустарник полупаразитный
Сем. Розоцветные – <i>Rosaceae</i>				
287	Гравилат городской – <i>Geum urbanum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	коротkokорневищнокистекорневое
288	Гравилат речной – <i>Geum rivale</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	коротkokорневищнокистекорневое
289	Ежевика сизая – <i>Rubus caesius</i> L.	многолетнее	нанофанерофит, хамефит деревянистый	кустарник геоксильный, Полукустарник
290	Земляника зеленая, или клубника – <i>Fragaria viridis</i> Duch.	многолетнее	гемикриптофит	наземностолонообразующее, коротkokорневищное
291	Земляника лесная – <i>Fragaria vesca</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	наземностолонообразующее, коротkokорневищное

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
292	Костяника – <i>Rubus saxatilis</i> L.	много- летнее	хамефит травянистый	полукустарничек наземноползучий короткорорневищный
293	Куманика – <i>Rubus suberectus</i> G. Anders. ex Smith	много- летнее	фанерофит	кустарник
294	Кровохлебка лекарственная – <i>Sanguisorba officinalis</i> L.	много- летнее	гемикриптофит	стержнекорневое с многоглавым кау- дексом, короткокор- невищно-кистеко- рневое, факультативно- клубнеобразующее
295	Лабазник вязолистый – <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	много- летнее	гемикриптофит	короткокорневищно- кистеко- рневое
296	Лабазник обыкновенный – <i>Filipendula vulgaris</i> Moench	много- летнее	гемикриптофит	короткокорневищно- кистеко- рневое
297	Лапчатка прямостоячая – <i>Potentilla erecta</i> L.	много- летнее	криптофит (геофит)	короткокорневищное
298	Лапчатка гусиная – <i>Potentilla anserine</i> L.	много- летнее	гемикриптофит	наземностолоно- образующее стержнекорневое
299	Лапчатка серебристая – <i>Potentilla argentea</i> L.	много- летнее	гемикриптофит	стержнекорневое с коротким корневищем
300	Малина арктическая, или княженика – <i>Rubus arcticus</i> L.	много- летнее	гемикриптофит	полукустарничек гипогеогенный
301	Малина обыкновенная – <i>Rubus idaeus</i> L.	много- летнее	фанерофит	кустарник, полукустарник корнеотпрысковый
302	Манжетка обыкновенная – <i>Alchemilla vulgaris</i> L.	много- летнее	гемикриптофит	короткокорневищно- кистеко- рневое
303	Морошка приземистая – <i>Rubus chamaemorus</i> L.	много- летнее	хамефит	полукустарничек длиннокорневищный
304	Репешок обыкновенный – <i>Agrimonia eupatoria</i> L.	много- летнее	гемикриптофит	короткокорневищное
305	Рябина обыкновенная – <i>Sorbus aucuparia</i> L.	много- летнее	фанерофит	дерево, кустарник

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
306	Сабельник болотный – <i>Comarum palustre</i> L.	многолетнее	криптофит (гелофит), травянистый хамефит	длиннокорневищное
307	Черемуха обыкновенная – <i>Padus avium</i> Mill.	многолетнее	фанерофит	дерево
308	Шиповник иглистый – <i>Rosa acicularis</i> Lindl.	многолетнее	нанофанерофит	кустарник геоксильный
309	Шиповник коричный – <i>Rosa majalis</i> Herzm.	многолетнее	фанерофит	кустарник геоксильный
310	Шиповник собачий – <i>Rosa canina</i> L.	многолетнее	нанофанерофит	кустарник геоксильный
311	Яблоня лесная – <i>Malus sylvestris</i> Mill.	многолетнее	фанерофит	дерево
Сем. Росяниковые – Droseraceae				
312	Росянка круглолистная – <i>Drosera rotundifolia</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	кистекокорневое
313	Росянка длиннолистная – <i>Drosera anglica</i> Huds.	многолетнее	гемикриптофит	кистекокорневое
Сем. Сельдерейные – Apiaceae				
314	Бедренец большой – <i>Pimpinella major</i> (L.) Huds.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
315	Бедренец-камнеломка – <i>Pimpinella saxifraga</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, короткокорневищное
316	Болиголов пятнистый – <i>Conium maculatum</i> L.	дву-, одно-, многолетнее	гемикриптофит, терофит	стержнекорневое
317	Борщевик сибирский – <i>Heracleum sibiricum</i> L.	дву-, многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
318	Вех ядовитый – <i>Cicuta virosa</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
319	Волдушка золотистая – <i>Vipuleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное
320	Гирчовник татарский – <i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное

Продолжение прил.

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
321	Дудник лекарственный, или Дягиль – <i>Angelica archangelica</i> L.	многолетнее, двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое, короткокорневищное
322	Дудник лесной – <i>Angelica sylvestris</i> L.	многолетнее, двулетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
323	Калестания болотная, или горичник болотный – <i>Calestania palustris</i> (L.) K. Pol.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
324	Купырь лесной – <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
325	Морковь дикая – <i>Daucus carota</i> L.	однолетнее, двулетнее	терофит, гемикриптофит	стержнекорневое
326	Синеголовник плосколистный – <i>Eryngium planum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое с вертикальным корневищем, корнеотпрысковое
327	Сныть обыкновенная – <i>Aegopodium podagraria</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное с участками коротких корневищ
328	Пастернак дикий – <i>Pastinaca sylvestris</i> Mill.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
329*	Тмин обыкновенный – <i>Carum carvi</i> L.	двулетнее, реже однолетнее или малолетнее	гемикриптофит, терофит	стержнекорневое с вертикальным корневищем
Сем. Синюховые – <i>Polemoniaceae</i>				
330	Синюха голубая – <i>Polemonium coeruleum</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекокорневое
Сем. Толстянковые – <i>Grassulaceae</i>				
331	Очиток большой – <i>Sedum maximum</i> (L.) Hoffm.	многолетнее	хамефит травянистый	суккулент
332	Очиток едкий – <i>Sedum acre</i> L.	многолетнее	хамефит травянистый	суккулент
Сем. Фиалковые – <i>Violaceae</i>				
333	Фиалка душистая – <i>Viola odorata</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищное

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
334	Фиалка полевая – <i>Viola arvensis</i> Murr.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
335	Фиалка собачья – <i>Viola canina</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
336	Фиалка трехцветная – <i>Viola tricolor</i> L.	однолетнее, реже двулетнее	терофит	стержнекорневое
Сем. Хрящеветниковые – <i>Illecebraceae</i>				
337	Грыжник гладкий – <i>Herniaria glabra</i> L.	однолетнее, реже двулетнее	терофит	стержнекорневое
338	Грыжник многобрачный – <i>Herniaria polygama</i> J. Gay	многолетнее	гемикриптофит	стержнекорневое
339	Дивала однолетняя – <i>Scleranthus annuus</i> L.	однолетнее	терофит	кистекокорневое
Сем. Яснотковые – <i>Lamiaceae</i>				
340	Будра плющевидная – <i>Glechoma hederacea</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	наземно-ползучее, стержнекорневое
341	Буквица лекарственная – <i>Betonica officinalis</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	короткокорневищно-кистекокорневое
342	Душица обыкновенная – <i>Origanum vulgare</i> L.	многолетнее	гемикриптофит, криптофит	длиннокорневищное, короткокорневищное
343	Живучка ползучая – <i>Ajuga reptans</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	наземно-столонообразующее, короткокорневищно-кистекокорневое
344	Змееголовник Рюйша – <i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	многолетнее	хамефит, гемикриптофит	длиннокорневищное, стержнекорневое
345*	Змееголовник тимьяноцветковый – <i>Dracocephalum thymiflorum</i> L.	однолетнее	терофит	стержнекорневое
346	Зопник клубненосный – <i>Phlomis tuberosa</i> L.	многолетнее	криптофит (геофит)	корнеклубнеобразующее-короткокорневищное
347	Зюзник европейский – <i>Lycopus europaeus</i> L.	многолетнее	гемикриптофит	длиннокорневищное
348	Котовник кошачий – <i>Nepeta cataria</i> L.	многолетнее	гемикриптофит или хамефит	стержнекорневое

№ п/п	Название вида	Продолжительность жизни	Жизненные формы	
			по Х. Раункиеру	по И. Г. Серебрякову
349	Мята полевая – <i>Mentha arvensis</i> L.	много- летнее	гемикриптофит,	длиннокорневищное
350	Пустырник пятилопастный – <i>Leonurus cardiaca</i> L.	много- летнее	криптофит (геофит)	длиннокорневищное
351	Тимьян обыкновенный, или Чабрец – <i>Thymus vulgaris</i> L.	много- летнее	хамефит	кустарничек стержнекорневой, стланичек
352	Тимьян ползучий – <i>Thymus serpyllum</i> L.	много- летнее	хамефит	кустарничек стержнекорневой, стланичек
353	Черноголовка обыкновенная – <i>Prunella vulgaris</i> L.	много- летнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	длиннокорневищное, короткокорневищное
354	Чистец болотный – <i>Stachys palustris</i> L.	много- летнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	длиннокорневищное
355	Чистец лесной – <i>Stachys sylvatica</i> L.	много- летнее	гемикриптофит, криптофит (геофит)	длиннокорневищное
356	Яснотка белая, или Глухая крапива – <i>Lamium album</i> L.	много- летнее	гемикриптофит	длиннокорневищное

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
1. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ	7
1.1. История изучения жизненных форм растений	7
1.2. Основные понятия	9
2. ОБЗОР КЛАССИФИКАЦИЙ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ	13
2.1. Варианты классификаций жизненных форм	14
3. ОСНОВНЫЕ ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ КЛАССИФИКАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ	15
3.1. Биологическая классификация жизненных форм Х. Раункиера	15
3.2. Эколого-морфологическая классификация жизненных форм растений	21
3.2.1. Классификация древесных растений	21
3.2.2. Классификация полудревесных растений	27
3.2.3. Классификация травянистых растений	29
3.2.4. Особые жизненные формы растений	42
3.3. Демографическая классификация жизненных форм растений	48
4. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ	53
5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ	55
5.1. Онтогенез	55
5.2. Периодизация онтогенеза растений	56
5.3. Онтогенетические состояния	58
5.4. Признаки онтогенетических состояний растений разных жизненных форм	61
6. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ	86
6.1. Поливариантность жизненных форм растений по классификации Х. Раункиера	92
6.2. Влияние экологических факторов на поливариантность жизненных форм растений	94
7. ОПИСАНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ОРХИДНЫХ ПРИБАЙКАЛЯ	104
7.1. Эколого-морфологическая характеристика орхидных Прибайкалья	104
7.2. Классификация жизненных форм орхидных Прибайкалья	107

8. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ	118
ЗАДАНИЯ	122
КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ	123
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	125
ПОСЛЕСЛОВИЕ	127
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	129
ЛИТЕРАТУРА	132
ПРИЛОЖЕНИЕ	140

*ЖУКОВА Людмила Алексеевна
ВЕДЕРНИКОВА Ольга Павловна
БЫЧЕНКО Татьяна Михайловна
ОСМАНОВА Гюльнара Орудж кзы*

ЛЕКАРСТВЕННЫЕ РАСТЕНИЯ:
РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Литературный редактор *Е. Г. Смоляр*
Компьютерная верстка *С. Н. Бастракова*
Фотографии на обложке: *Т. М. Быченко, В. Н. Лихачев*

Тем. план 2015 г. № 13.

Подписано в печать 25.02.2015 г. Формат 60 × 84/16.
Усл. печ. л. 9,77. Усл.-изд. л. 7,10. Тираж 300. Заказ № 522.

Оригинал-макет подготовлен к печати в РИЦ
ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет».
424001, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1.

Отпечатано с оригинал-макета в типографии ООО ИПФ «СТРИНГ»
424006, Россия, Республика Марий Эл, г. Йошкар-Ола, ул. Строителей, 95.