

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ГУСЕВА Александра Алексеевна

**МОРФОГЕНЕЗ ВИДОВ РОДА *SCUTELLARIA* L. И СТРУКТУРА ИХ
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В СИБИРИ**

03.02.01 – «Ботаника»

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель –
профессор, доктор биологических наук
В.А. Черемушкина

Новосибирск – 2018

Оглавление

Введение	5
Глава 1 Представления о жизненных формах, морфогенезе и онтогенетической структуре ценопопуляций растений разных жизненных форм	10
Глава 2 Объекты и методы исследования	33
2.1. Объекты исследования	33
2.2 Методы исследования.....	43
Глава 3 Классификация жизненных форм видов рода <i>Scutellaria</i> в Сибири	52
Глава 4 Онторморфогенез видов рода <i>Scutellaria</i> разных жизненных форм	62
4.1 Моноцентрический полукустарник с ортотропными побегами	62
4.2 Моноцентрический полукустарничек с ортотропными побегами	69
4.3 Моноцентрический полукустарничек с анизотропными побегами.....	80
4.4 Неявнополицентрические полукустарнички с ксилоризомами с ортотропными и анизотропными побегами	90
4.5 Моноцентрические поликарпические стержнекорневые травы с ортотропными и анизотропными побегами	99
4.6 Моноцентрические поликарпические стержнекорневые травы с ортотропными побегами.....	108
4.7 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищно-стержнекорневые травы с ортотропными и анизотропными побегами	113
4.8 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищные травы с анизотропными побегами.....	118

4.9 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищные травы с анизотропными и плагиотропными побегами	122
4.10 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищные травы с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами	126
4.11 Явнополицентрические поликарпические столонообразующие травы с анизотропными побегами.....	132
Глава 5 Онтогенетическая структура ценопопуляций видов рода <i>Scutellaria</i> в Сибири.....	146
5.1 Характеристика местообитаний изученных ценопопуляций.....	146
5.2 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria tuvensis</i>	153
5.3 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria grandiflora</i> ..	157
5.4 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria supina</i>	159
5.5 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria mongolica</i> ...	164
5.6 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria galericulata</i>	166
5.7 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria ikonnikovii</i> ..	168
5.8 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria scordiifolia</i> ..	169
5.9 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria dependens</i> ...	171
Глава 6 Организменные и популяционные адаптации видов рода <i>Scutellaria</i>	174
6.1 Морфобиологическое разнообразие	174
6.2 Размерное разнообразие	186
6.3 Пространственная структура элементарных демографических единиц и плотность особей.....	188
6.4. Темпы развития	190
6.5 Типы самоподдержания	195

Выводы.....	197
Список литературы	200

Введение

В настоящее время биоморфологические и популяционные исследования широко применяются для решения вопросов сохранения биоразнообразия, структура которого предполагает 3 основных компонента: разнообразие таксонов, сообществ и жизненных форм (Криволуцкий, 1999; Павлинов, 2001). Использование знаний о многообразии жизненных форм требует их классифицирования и подробного описания становления в онтогенезе. Современные исследования биоморфологического разнообразия растений проводятся в таксонах разного ранга: в семействах *Poaceae* Barnhart (Серебрякова, 1971) и *Ranunculaceae* Juss. (Барыкина, 1995), *Pyrolaceae* (Бобров, 2009), *Apiaceae* Lindl. (Петрова, 2016), родах *Hedysarum* L. (Гатцук, 1970), *Allium* L. (Черемушкина, 2004), *Saxifraga* L. (Жмылев, 2004), *Salvia* L. (Байкова, 2006), *Veronica* L. (Савиных, 2006) и др. Изучение биоморфологического разнообразия в разных систематических группах – семействах, секциях и родах дает возможность проследить преобразование морфологических структур и рассматривать многообразие жизненных форм как адаптацию растений к среде обитания. Такие исследования позволяют выявлять механизмы адаптации растений к различным эколого-фитоценоотическим условиям и определять способы сохранения биоразнообразия.

Scutellaria L. – крупный полиморфный род в семействе *Lamiaceae*. Виды обитающие в Сибири произрастают в широком диапазоне местообитаний: от заболоченных и сырых лугов на равнине до каменистых склонов и скал в высокогорье. Биоморфология рода изучена слабо (Нухимовский, 2002; Недосекина, Агафонов, 2006; Небайкина, 2010, 2011). Исследований касающихся структурно-функциональных особенностей видов рода совсем нет. Большинство работ касающихся изучению структуры ценопопуляций посвящено *S. baicalensis* Georgi (Банаева, 1994; Бухашеева и др., 2007; Пузырькина и др, 2011; Шишмарев, 2012; Санданов и др., 2017). Этот вид широко применяется как в официальной, так и народной медицине (Дикорастущие растения..., 2001), но в последнее время

он практически не используется в связи с ограниченностью сырьевой базы. В поисках новых источников сырья с аналогичными фармакологическими свойствами активно исследуются биологически активные вещества других видов рода (Cole, Anderson et al., 1990; Calis, Ogihara, 1995; Lin, Shieh, 1996; Маликов, Юлдашев, 2002; Awad, Arnason et al., 2003; Sonoda, Nishiyama et al., 2004; Raccuglia, Bellone et al., 2010; Дудецкая и др, 2011; Bardakci, Skaltsa et al., 2015; Han, Ren et al., 2018; Chen et al., 2018). В связи с этим необходимо оценить состояние ценопопуляций еще не изученных видов и выявить механизмы их устойчивого положения в ценозах.

Цель работы – изучение биоморфологических особенностей видов рода *Scutellaria* L. на территории Сибири и выявление закономерностей устойчивого существования их ценопопуляций в различных эколого-фитоценоотических условиях.

Задачи:

1. Выявить биоморфологическое разнообразие сибирских видов рода.
2. Классифицировать жизненные формы видов рода *Scutellaria* в Сибири.
3. Описать особенности онтоморфогенеза видов рода *Scutellaria* разных жизненных форм.
4. Изучить онтогенетическую структуру ценопопуляций видов разных жизненных форм.
5. Выявить организменные и популяционные адаптации видов рода *Scutellaria* к разным эколого-фитоценоотическим условиям.

Научная новизна. Впервые изучены особенности жизненных форм 11 видов рода *Scutellaria* в Сибири, предложена их классификация, включающая полудревесные и травянистые жизненные формы. Впервые для видов рода *Scutellaria* описано 8 путей морфогенеза и 6 типов онтогенеза. Выявлены особенности онтогенетической структуры ценопопуляций видов рода в разных эколого-фитоценоотических условиях, для отдельных видов установлено формирование нескольких типов спектра, их разнообразие определяется эколого-

фитоценоотическими условиями. Также впервые выявлены организменные и популяционные адаптации видов рода *Scutellaria* в Сибири, которые проявляются на организменном уровне в виде разнообразия жизненных форм, морфологических структур, хода морфогенеза и размерных характеристик особей, а на популяционном уровне в изменении параметров плотности, типа пространственной структуры, темпов развития и способов самоподдержания.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют представления о жизненных формах, морфогенезе, структуре ценопопуляций и адаптации видов рода *Scutellaria* к разным условиям обитания и могут быть использованы в решении вопросов эволюционной и экологической морфологии растений. Результаты исследования структуры ценопопуляций видов рода позволяют оценить их реальное состояние в естественных условиях произрастания и прогнозировать их изменения под действием факторов окружающей среды. На основе этих данных возможна разработка научно обоснованных подходов к рациональному использованию ценопопуляций видов рода *Scutellaria*. Также результаты настоящего исследования могут использоваться в учебных курсах «Ботаника. Анатомия и морфология растений», «Популяционная биология растений» и полевых практиках для студентов.

Положения, выносимые на защиту.

1. Формирование разнообразных жизненных форм в роде *Scutellaria* на территории Сибири связано с изменением типа побегов, их структурно-функциональной организации, положения зоны возобновления относительно субстрата и появлением новых или выпадением морфологических структур в онтогенезе при освоении видами новых местообитаний.

2. Устойчивость ценопопуляций изученных видов обеспечивается адаптациями организменного и популяционного уровней. На организменном уровне адаптации проявляются в виде разнообразия жизненных форм, морфологических структур, хода морфогенеза и размерных характеристик особей, а на популяционном уровне в виде изменения параметров плотности, типа пространственной структуры, темпов развития и способов самоподдержания.

Апробация результатов. Результаты исследования были представлены на международной конференции «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011); Всероссийской школе-семинаре «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012); V международной научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2013); II Международной научной конференции «Modern Phytomorphology» (Львов, 2013); Международной научной конференции «Современные тенденции в изучении флоры Казахстана и ее охрана» (Алма-Ата, 2014); IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г и Т.И. Серебряковых (Москва, 2014); XIV международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2015); III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых (Санкт-Петербурге, 2015); Международной конференция «Инновационные подходы к сохранению биоразнообразия» (Баку, 2016); научной конференции с международным участием «Современные проблемы биоморфологии» (Владивосток, 2017); VI (XII) Международной Ботанической Конференции молодых ученых (Санкт-Петербурге, 2018); IV (VI) Всероссийской молодежной конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2018).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, в том числе 3 в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы включающего 335 источника, в том числе 63 – на иностранном языке. Работа изложена на 234 страницах машинописного текста, содержит 47 рисунков и 35 таблиц. Все таблицы и рисунки выполнены автором.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю профессору, доктору биологических наук Вере Алексеевне Черемушкиной за знания, помощь, постоянную поддержку и радостное экспедиционное детство. Благодарю весь коллектив лаборатории популяционной биологии и биоморфологии за ценные советы и критические замечания. Искренне

благодарна к.б.н., с.н.с. Алексею Юрьевичу Асташенкову, к.б.н., с.н.с. Гульноре Робеховне Денисовой, к.б.н., н.с. Евгении Борисовне Таловской за помощь в сборе материала, а также д.б.н., г.н.с. Андрею Юрьевичу Королюку и д.б.н., с.н.с. Наталье Ивановне Макуниной за профессиональные геоботанические описания.

Особую благодарность выражаю своим родным и близким за терпение и поддержку всех моих начинаний.

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках Государственного задания по проекту № АААА-А17-117012610053-9 и грантов РФФИ по проекту 15-04-02857-а и № 18-04-00621-а.

Глава 1 Представления о жизненных формах, морфогенезе и онтогенетической структуре ценопопуляций растений разных жизненных форм

Термин «жизненная форма», несмотря на его широкое применение, до сих пор разными авторами трактуется по-разному (Алехин, 1944; Культиасов, 1950; Серебряков 1962; Голубев, 1972, 1977; Серебрякова, 1980; Правдин 1986; Кирпотин, 1999). В 1884 году Е. Варминг определил жизненную форму 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». Дополнил и уточнил это понятие И. Г. Серебряков (1962), подняв его на современный уровень и обосновав как целостную концепцию (Алеев, 1980). Жизненная форма у высших растений, в понимании И. Г. Серебрякова, это «своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их подземные органы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определённых условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям» (Серебряков, 1962, стр. 69). В более позднем определении, опубликованном Т. И. Серебряковой (1972, стр. 86), Иван Григорьевич рассматривает жизненные формы как «габитус растения, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды». Согласно такому эколого-морфологическому подходу, жизненная форма – категория морфологическая и является результатом эволюционного процесса, протекающего в конкретных экологических условиях. Приспособление растений происходит через изменение роста вегетативных органов под действием комплекса экологических факторов. Одной из важнейших характеристик жизненной формы является её динамичность, т.е. способность меняться на протяжении жизни растения, в ходе его онтогенеза. Принятие того факта, что жизненная форма растений может изменяться в онтогенезе, привело к тому, что

многие авторы считают каждый возрастной этап в жизни особей, резко отличающийся от предыдущего, новой жизненной формой (Хохряков, 1978; Алеев, 1980). И. Г. Серебряков придерживался мнения о том, что в ходе онтогенеза происходит становление биоморфы, а не формирование новой (Серебряков, 1962; Гуленкова, 1974). Детальное изучение развития разных жизненных форм позволило ему выделить три понятия: онтогенез, морфогенез и онтоморфогенез. Онтогенез это индивидуальное развитие от рождения до естественной смерти, морфогенез – процесс формообразования структур разного уровня, а онтоморфогенез – развитие структуры особи в онтогенезе.

Кроме эколого-морфологического подхода есть и другие определения понятия «жизненная форма», не связанные только с морфологическими параметрами. Так, исходя из целей фитоценологии, Б. А. Тихомиров (1963) говорит о том, что под жизненной формой следует понимать форму уживаемости растений, их сосуществование со своими соседями и окружающей средой. Более четкое определение в рамках фитоценологического подхода дано Г. М. Зозулиным (1968): жизненная форма – это совокупность растительных организмов, имеющих качественно сходные приспособления для удержания особью площади обитания и распространения по ней. Другой подход к пониманию жизненных форм использовали R. Scharfetter и В. Н. Голубев. В их понимании каждый вид имеет определенную жизненную форму (Scharfetter, 1953; Голубев 1968, 1972). Е. Л. Нухимовский (1973, 1974, 1997) считал, что каждая особь, или индивидуум обладает своей биоморфой.

Изучение жизненных форм у растений проводится в трех основных направлениях: 1) изучение многообразия жизненных форм и их классификация; 2) изучение связи жизненных форм с особенностями окружающей среды; и 3) изучение филогенетических отношений отдельных групп жизненных форм (Серебряков, 1962).

Первое направление связано с изучением многообразия жизненных форм. Оно получило самое активное развитие, и к настоящему моменту накоплен большой фактический материал. Исследования проводятся как в пределах

таксонов разного ранга: в семействах *Poaceae* Barnhart (Серебрякова, 1971) *Ranunculaceae* Juss. (Барыкина, 1995), *Pyrolaceae* (Бобров, 2009) и *Apiaceae* Lindl. (Петрова, 2016), родах *Hedysarum* L. (Гатцук, 1970), *Allium* L. (Черемушкина, 2004), *Saxifraga* L. (Жмылев, 2004), *Salvia* L. (Байкова, 2006), *Veronica* L. (Савиных, 2006) и др., так и по региональному или зональному принципу: еловые леса (Сукачев, 1928; Сенянинова-Корчагина, 1949), степная зона (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1922; Келлер, 1923, 1926; Алехин, 1936; Шалыт, 1955) высокогорья Восточного Памира (Станюкович, 1949) и др.

Многие исследования посвящены отдельным группам растений. Так например, активно изучаются вегетативно-подвижные растения, которые обладают хорошо выраженной способностью к вегетативному возобновлению и размножению. Они встречаются как среди травянистых, так и деревянистых жизненных форм. Для них характерны клональное долголетие и повышенные возможности приспособительной геофилии (Любарский, Полуянова, 1984). Именно способность к клональному росту (клональному размножению) и его значение в жизни растений вызывает интерес к этой группе растений (Любарский, 1967, 1984; Серебрякова, 1981; Jenik, 1994; Klimeš, Klimešová, Hendriks, 1997; Schenk, 1999). Кустарнички и полукустарнички также привлекают внимание морфологов (Schröeter, 1926; Серебряков, Чернышева, 1955; Рачковская, 1957; Беспалова, 1960; Серебряков, 1962; Голубев, 1973; Гатцук, 1974б; Стешенко, 1977; Мазуренко, 1982, 1986; Бутник, 2001; и др.). Эти жизненные формы описаны в разных таксонах во многих работах (Серебряков 1962; Голубев, 1968, 1969; Дорохина, 1970, 1978; Мазуренко, 1982, 1986; Гогина, 1990; Palacio, 2006; Gazol, 2012; и др.). Полудревесные жизненные формы представлены большой разнообразной группой растений, критерии разделения полукустарников и полукустарничков так до сих пор четко не определены. Это обусловлено как недостаточностью изучения морфогенеза, так и «перекрытием» отдельных признаков этих жизненных форм (Голубев, 1973).

Использование знаний о многообразии жизненных форм в разных областях науки требует создания классификационной системы. К настоящему моменту

разработано много систем, в основе которых лежат морфологические признаки. При этом в зависимости от того, считаются ли признаки жизненных форм равнозначными или же не равнозначными, классификации могут быть: иерархические (Серебряков, 1962; Зозулин, 1961), линейные (Голубев, 1972) и многолинейные (Нухимовский, 1997). В предложенной И.Г. Серебряковым эколого-морфологической классификации используется большая совокупность соподчиненных признаков. Отделы выделяются по анатомической структуре надземных органов, типы среди древесных – по длительности жизни скелетных осей, а среди травянистых – по длительности жизни растений в целом. Классы характеризуются приспособительными чертами в морфологической структуре побегов, имеющими большое экологическое и эволюционное значение. Выделение подклассов, групп и секций основано на более частных с точки зрения автора признаках – направлении роста, способе возобновления и вегетативного размножения. Линейная система В. Н. Голубева представлена эколого-биологическими признаками разного значения. Эти признаки различаются по степени дифференциации (от общего к частному), а также по содержанию (морфологические, физиологические, ритмологические и т.д.). Основываясь на богатом фактическом материале В. Н. Голубева, Е. Л. Нухимовский создал многолинейную классификацию, закодированную в таблице – матрице. Она сопровождается большим списком использованных символов и объяснений к ним. Использование динамического подхода к изучению жизненных форм, в основе которого лежит изучение: 1 – характера пространственного размещения отдельных структурных элементов корневой и побеговой сферы в пределах особи и изменение этого показателя в онтогенезе, 2 – особенностей морфологической дезинтеграции особей, 3 – последовательностей фаз морфогенеза, позволило создать классификацию биоморф по особенностям хода морфогенеза (Смирнова и др., 1976; Смирнова, 1987). Выделены 3 типа биоморф: моноцентрическая, неявнополицентрическая и явнополицентрическая. В дальнейшем Н. И. Шорина (1994) предложила еще один тип биоморф – ацентрический. В классификации Г. Н. Высоцкого роль ведущих признаков играет степень вегетативной подвижности и

способ вегетативного размножения (Высоцкий, 1915). Классификации В. Н. Высоцкого и О. В. Смирновой имеет явную фитоценотическую направленность.

Со временем были предложены системы, объединяющие как эколого-морфологический, так и фитоценотический подходы. Такие классификации оказались более информативными, и применяются как для популяционного мониторинга растений (Жукова и др. 1989), так и при изучении жизненных форм в пределах конкретных систематических групп (Шорина, 1994; Черемушкина, 2004; Савиных, 2006).

Несмотря на разнообразие классификаций жизненных форм, все они имеют эколого-биологическую направленность. Рассматривая жизнь растений в конкретных экологических и фитоценотических условиях, авторы пытались отразить в классификациях механизмы взаимодействия растений с внешней средой.

В многообразии жизненных форм проявляется сложность взаимодействия растений с условиями окружающей среды. Второе направление изучения жизненных форм связано с выявлением приспособительных черт растений, которые чаще всего проявляются в изменении морфологической структуры особей. Анализ структурных особенностей растений разных жизненных форм и выявление механизмов приспособления имеет большое значение для решения вопросов адаптационной морфологии растений. Развитие представлений о модулярной природе растительных организмов (Halle, Oldeman, 1970; Hallé et. al., 1978; Prevost, 1978; Harper, Bell, 1979; Марфенин, 1993, 1999; Шафранова, Гатцук, 1994; Нотов, 1999, 2001; Марков, 2001) сопровождалось попытками выделения в теле растений отдельных структурно-биологических единиц: монокарпический побег, скелетная ось, парциальный куст (Серебрякова, 1952, 1962, 1964), элементарный побег (Грудзинская, 1960), моноподиальный поликарпический побег (Михайлова, 1971), моноподиальный скелетный побег и симподиальная система моноподиальных скелетных осей (Петухова, 1977), комплекс побегов замещения у злаков (Бологова, 1993) и др.

Создавались также системы морфологических единиц, в основе которых лежал принцип соподчиненности. Так для кустарников и кустарничков М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым (1977) по роли побегов в построении системы растения были выделены следующие единицы: первичный побег, побег формирования, побег ветвления, побег дополнения и их системы и др.

Анализ многочисленных работ по побегообразованию большого числа растений позволил Л.Е. Гатцук (1994, 2008) выделить 12 иерархических структурных единиц от метамера *s. str.* до генеты.

Н.П. Савиных (2001, 2002, 2004, 2006) в структуре растений выделила 3 модуля: элементарный, универсальный и основной. Модуль в ее понимании «это однотипная структура тела растения, закономерно повторяющаяся во времени и пространстве, возникающая в результате одного цикла формообразования» (Савиных, 2000, стр. 8). *Элементарный модуль* – элементарный метамер. *Универсальный модуль* – одноосный побег, образованный в результате деятельности одной апикальной меристемы. Эта элементарная биоморфологическая единица побеговых систем регулярно возникающая и циклически повторяющаяся во времени. Универсальность модуля проявляется в том, что его можно использовать для характеристики особей на всех этапах ее развития. *Основной модуль* – пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющаяся у зрелых генеративных особей. Основной модуль определяет тип жизненной формы. Например, у травянистых стелющихся хамефитов, ползущих всем телом многолетних трав, основной модуль – это система плагиотропных побегов 3-4 порядков ветвления. У моноцентрических трав с ортотропными побегами и короткими вертикальными корневищами – монокарпический побег. У длиннокорневищных трав основным модулем является – парциальных куст или парциальных побег. У полукустарничков – это система побега ветвления. У кустарничков и кустарников – система побегов формирования (Савиных, 2006).

За рубежом, в рамках концепции «архитектурных моделей» (Halle, Oldeman, 1970; Hallé et. al., 1978) выделяют три основных элемента структурной организации растений: единица морфогенеза, модуль и архитектурная модель. *Единица морфогенеза* – это структурная единица самого низкого ранга (Halle, Martin, 1968), соответствует элементарному побегу (Грудзинская, 1960; Гатцук 1974а, 1994; Антонова, Азова, 1999). *Модуль* – это простая побеговая единица структуры с детерминированным ростом, постоянная в своём выражении, происходящая одна из другой в результате симподиального нарастания (Prevost, 1967). Соответствует основному структурному элементу в системе Л.Е. Гатцук (1974а, 1994) – моноподиальному или одноосному побегу и «универсальному модулю» в понимании Н.П. Савиных (2000). Поливариантность развития модулей определяется их положением в осевой структуре растения и влиянием факторов внешней среды. *Архитектурная модель* – это видимое выражение генетической программы развития растения, представляет собой полностью развитый сложный план упорядоченной структуры модулей в последовательной конструкции. Это наследственно закрепленная стратегия роста растения, в соответствии с которой осуществляется формирование его архитектурных особенностей. Всего описано 24 архитектурные модели. Одна и та же модель может быть основой для многих жизненных форм и наоборот, сходные жизненные формы могут образовываться на базе разных моделей. Позже D. Barthélémy с соавторами (1989; 1991) предложили выделять у конкретных видов деревьев с определенной архитектурной моделью *архитектурную единицу*. Признаки архитектурной единицы каждого вида весьма стабильны и могут меняться в зависимости от экологических условий произрастания в основном только количественно (Caraglio, Edelin, 1990; Sabatier, Barthélémy, 1999; Grosfeld. et al., 1999; Costes, Guedon, 2002). Выделение архитектурных единиц (в понимании D. Barthélémy) в настоящее время проведено в основном у деревьев, кустарников (Caraglio, Edelin, 1990; Tortosa et al., 1996; Sabatier, Barthélémy, 1999; Barthélémy, 2003; Гетманец, 2008; 2015; Костина, 2008, 2015; Charles-Dominique et al., 2009; Антонова, Шаровкина, 2012; Антонова, Гниловская, 2013; Недосеко, 2014, 2016; и др.) и

частично у трав (Notov, Kuznetzova, 2004; Tumidajowicz, 2005; Bartušková, Klimešová, 2010; Асташенков, Черемушкина, 2016; Черемушкина, Гусева, 2017; и др.).

Одним из перспективных подходов при анализе архитектуры растений является выделение структурно-функциональных зон побегов: зоны торможения, зоны возобновления, зоны обогащения, главного соцветия (Troll, 1964, Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986), нижней зоны торможения (Мусина, 1976), средней и верхней зоны торможения (Борисова, Попова, 1990), скрытогенеративной зоны (Савиных, 1999) и интеркалярной зоны торможения (Astashenkov, 2015). В структуре моноподиальных олигоциклических олигокарпических побегов выделено 3 зоны: вегетативная зона, вегетативно-генеративная зона и зона вторичного вегетативного нарастания (Савиных 1979, 1981). Каждая зона выполняет определенную функцию. Разнообразие типов побегов обеспечивается разным набором структурно-функциональных зон. Наличие или отсутствие отдельных зон в строение побегов зависит от внешних условий. Изменение типа побега часто приводит к развитию у особей новых жизненных форм (Серебрякова, 1971; Заугольнова, 1974; Савиных, 2006; Колдаева, Калинкина, 2015; Astashenkov, 2015; Karnaukhova, 2015; Talovskaya, 2015).

По сути, структурные единицы это удобный инструмент морфологического анализа растений. Всё их многообразие должно отвечать следующим требованиям: они должны быть легко находимы и различимы на растении, а также исследователь при их выделении должен понимать, для чего каждая из структур выделяется (Кузнецова, 1995).

Анализ структуры растений с позиции модульной организации позволяет сравнивать растения разных жизненных форм и выявлять основные тенденции структурно-морфологических адаптаций на организменном уровне. Это важно для выяснения модусов морфологической трансформации жизненных форм в ходе эволюции, а также в прикладных исследованиях для оценки состояния видов растений в конкретных условиях среды и разработке программ их сохранения.

Все изменения структуры особей и становление жизненных форм происходят в процессе морфогенеза, который представляет собой последовательность фаз. Понятие «фаза морфогенеза» рассматривается как процесс и как результат. Вначале «фазой морфогенеза» называли структуру особи на определенной стадии развития – онтобиоморфа в понимании А.П. Хохрякова (1978). Позже «фазу морфогенеза» стали рассматривать как процесс перехода особи в новое качественное состояние. Познание хода морфогенеза у растений с разными жизненными формами позволяет выяснить механизмы преобразования габитуса растений и прогнозировать возможные пути этих изменений. О. В. Смирновой с соавторами (1976) на основе анализа литературы и собственных исследований описано 16 фаз морфогенеза в онтогенезе растений, которые реализуются в 2 этапа. Первый этап – от прорастания семян до вегетативного размножения: первичный побег, главная ось, первичный куст, рыхлый куст, дерновина, куртина и первичный побег или «главная ось» с диффузным подземным ветвлением. Второй этап – развитие серии особей последовательно возникших поколений в клоне от начала вегетативного размножения до гибели всего вегетативного потомства: кустящаяся партикула, некустящаяся партикула, система парциальных кустов, парциальный куст, симподиально нарастающий парциальный побег, система парциальных побегов, моноподиально нарастающий парциальный побег, парциальный побег с диффузным подземным ветвлением и не ветвящаяся партикула. В дальнейшем были выделены еще 2 фазы: первичный разветвленный побег (Черемушкина, 2004) и клон (Черемушкина, Асташенков, 2014). В разных условиях обитания у одного вида часто формируются разные фазы морфогенеза, что приводит к изменению всего хода морфогенеза и, в крайнем случае, к формированию в онтогенезе новой жизненной формы.

Третье направление изучения жизненных форм связано с выявлением закономерностей онтоморфогенеза и изменением жизненных форм растений в процессе эволюции, этому посвящено много работ (Lems, 1960; Tomlinson, 1962, 1970; Хохряков, 1963, 1975; Гатцук, 1967, 1970, 1971; Серебрякова, 1967, 1971, 1974; Шафранова, 1967; Meusel, 1970; Баранова, 1986, 1999; Мазуренко, 1982;

Барыкина, 1995; Черемушкина, 2004; Байкова, 2006; Савиных, 2006). Многообразие жизненных форм растений возникло в ходе эволюции в результате их адаптации к меняющимся условиям среды. А.Л. Тахтаджян (1948, 1964) оценил эволюционные изменения растений с позиции общебиологических механизмов преобразования морфологических структур и выявил модусы биоморфологической эволюции растений: пролонгация, девиация, аббревиация и неотения. Эти модусы у растений действуют как на уровне особей, так и на их отдельных побегах (Серебрякова, 1983). Как отмечает Т. И. Серебрякова (1980), увеличение числа жизненных форм внутри видов и небольших родов обычно связано с процессами идиоадаптаций в понимании А. Н. Северцова (1939) или частными приспособлениями в понимании А. Л. Тахтаджяна (1966), то есть идет в процессе адаптивной радиации без повышения общего уровня организации.

Становление жизненных форм, как правило, рассматривают на фоне возрастных изменений растений, при этом используется концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950а), дополненная А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Согласно этой концепции особь в своем развитии проходит последовательные этапы (онтогенетические состояния), характеризующиеся видоспецифичными качественными и количественными признаками (Жукова, 1995; Заугольнова и др., 1998). Наиболее существенными качественными признаками при выделении возрастных состояний являются: способ питания, наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и количественное соотношение их у особи, способность особей к семенному или вегетативному размножению, соотношение и интенсивность этих процессов, соотношение процессов новообразования и отмирания у особи, степень сформированности у особи основных признаков жизненной формы.

Концепция дискретного описания онтогенеза позволяет использовать разные подходы к классификации онтогенеза (Жукова, 1995). Так, на основе изучения онтогенеза большого числа видов Л. А. Жуковой (1983, 1995) разработана классификация, в которой учитываются следующие признаки:

длительность полного онтогенеза, способность завершить его в течение жизни одной или нескольких поколений особей, способность к вегетативному размножению, его время и кратность, степень омоложения партикул, продолжительность жизни особей вегетативного происхождения (рамет).

В классификации выделено 2 надтипа, 3 типа и 4 подтипа онтогенеза.

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

А-тип – вся программа онтогенеза завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения, может отсутствовать постгенеративный период.

Подтип А1. Длительность онтогенеза 1–3 года. Постгенеративного периода нет.

Подтип А. Длительность онтогенеза 3–30 лет. Есть постгенеративный периода.

Б-тип – полный онтогенез реализуется в одном поколении, есть постгенеративный период.

II надтип осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей.

В-тип – онтогенез семенной особи несколько сокращен, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном и субсенильном состояниях. Партикулы не омолаживаются, но в отличие от Б-типа живут дольше и могут неоднократно партикулировать.

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

Подтип Г1. Партикулы испытывают слабое омоложение на 1–2 онтогенетических состояний, способны к многократной партикуляции.

Подтип Г2. Партикулы сильно омоложены до имматурного или ювенильного онтогенетического состояния.

Д-тип – полный онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения. У семенных особей онтогенез краток, они

образуют специализированные диаспоры и погибают. Клонисты, возникшие из диаспор, глубоко омоложены.

В.А. Черемушкина и Т.В. Леонова (2011) при изучении биоморфологических особенностей *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. предложили дополнить классификацию, выделив в пределах **В-типа** новый подтип, характерный для моноподиально нарастающих короткокорневищных трав. Отличие от типа заключается во времени начала вегетативного размножения и образовании рамет, способных к неоднократной партикуляции с омоложением.

Создание классификации потребовало уточнения таких понятий, как «полный онтогенез», «неполный онтогенез» и «сокращенный онтогенез». Полный онтогенез растения – это генетически обусловленная полная последовательность всех этапов развития одной особи или ряда поколений особей (раметы) от диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах вследствие старения (Жукова, 1983). Неполный онтогенез – это онтогенез особи, у которой в зависимости от её происхождения и длительности существования реализуется часть генетической программы. Сокращенным является онтогенез, в течение которого возможен пропуск отдельных состояний или периодов (Жукова, 1995).

Так как классификация учитывает способность к вегетативному размножению, то следует рассмотреть и это явление. Под вегетативным размножением понимается «естественное или искусственное отделение от материнского организма его неспециализированных и специализированных частей, способных к самостоятельному существованию и развитию» (Ценопопуляции растений, 1988, стр. 21). Вегетативное размножение является результатом полной морфологической дезинтеграции. Вегетативное размножение, которое наблюдается у особей, не обладающих специализированными побегами разрастания, называют неспециализированным. Специализированное вегетативное размножение характерно для особей, у которых в онтогенезе развиваются специализированные органы для вегетативного разрастания: коммуникационные корневища, столоны, базальные вегетативные плагиотропные участки анизотропных побегов. Изучение большого числа видов разных

жизненных форм позволило выявить особенности вегетативного размножения: 1) степень омоложения вегетативно возникших особей; 2) возрастное состояние материнского организма, впервые приступившего к размножению; 3) продолжительность существования клона и отдельных партикул; 4) энергия разрастания; 5) длительность сохранения коммуникаций (Смирнова, 1974; Левина, 1983).

О. В. Смирнова (1974, 1983, 1987) выделяет 3 типа вегетативного размножения. Первый тип реализуется в конце онтогенеза и сопровождается синильным распадом (Сенянинова-Корчагина, 1967) или сенильной партикуляцией (Работнов, 1969). Встречается у дерновинных, стержнекорневых, луковичных и кустарниковых растений (Денисова, Николин, 2012; Петрова, 2013; Годин, Комаревцева, 2015).

Для второго типа характерно вегетативное размножение в середине онтогенеза (нормальная партикуляция (Работнов, 1969)), возможно 2 варианта: а) без омоложения или со слабым омоложением вегетативного потомства и слабым вегетативным разрастанием и б) с неглубоким омоложением и активным разрастанием (встречается у короткокорневищных, клубневых, луковичных, длиннокорневищно стержнекорневых, длиннокорневищные) (Гончарова, 2000; Бабак, 2011).

Третий тип – юношеская партикуляция (Смирнова, 1974), начинается в прегенеративном периоде и характеризуется появлением глубоко омоложенного потомства (встречается у корнеотпрысковых, столонообразующих, луковичных, клубневых) (Смирнова, 1987; Шабалкина, Савиных, 2012).

За рубежом вегетативное размножение принято называть клональным ростом («clonal growth») (Noble, Bell, Harper, 1979; Diggle, Lower, Ranker, 1998). А. Lukaszewicz (1962), а позже и R.R.B. Leakey (1981) предлагали классификации клонального роста, в которых учитывались 2 критерия: потенциальное разрастание и расселение растений. Исследуя растения в Центральной Европе L. Klimeš, J. Klimešová, R. Hendriks и J.V. Groenendaal (1997) выделили 21 тип клонального роста. Они отличаются по ряду признаков: 1) происхождение

органов клонального роста, 2) место положения рамет относительно материнской особи, 3) наличие специализированных органов хранения (клубней, луковиц), 4) длина специализированных побегов и 5) длительность сохранения коммуникаций между материнским и дочерним организмом.

Основными причинами пластичности растений является их модульная организация, способность к неограниченному росту, прикрепленный образ жизни и мультипатентность меристематических клеток (Заугольнова и др, 1988). Все эти свойства реализуются у растений в широком наборе структурных единиц, в их разнообразных сочетаниях у разных жизненных форм, в неодинаковой скорости их формирования (Савиных, 2007). Для каждого онтогенетического состояния особей любого вида в меняющихся экологических условиях может существовать широкий диапазон варьирования структурной организации, жизненности, способов размножения, темпов сезонного и онтогенетического развития. Морфобиологическое разнообразие (поливариантность) широко распространенное явление у растений (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995), встречается у видов как в эколого-географическом ряду (в пределах ареала) так и в одной ценопопуляции. В настоящее время Л. А. Жуковой (1995, 2006, 2008) выделено 3 надтипа, 7 типов поливариантности.

А-надтип. Структурная поливариантность.

1-тип – размерная поливариантность.

2-тип – собственно морфологическая поливариантность.

3-тип – поливариантность способов размножения.

Б-надтип. Динамическая поливариантность.

4-тип – ритмологическая поливариантность.

5-тип – поливариантность по темпам развития или временная поливариантность.

В-надтип. Функциональная поливариантность.

6-тип – физиологическая поливариантность.

7-тип – биохимическая поливариантность.

Размерная поливариантность — это один из показателей изменения жизненного состояния особей одной и той же онтогенетической группы (Воронцова и др., 1976; Harper, 1977). Жизненное состояние особей характеризуется набором морфометрических признаков и перспективами развития. Изучение этого типа поливариантности началось еще лесоводами, для выделения деревьев по мощности использовалась пятибальная шкала Крафта (Морозов, 1931). При популяционных исследованиях для ряда биоморф используются 3-8-балльные шкалы (Воронцова, Гатцук, Ермакова, 1976; Малиновский и др., 1984; Жилев, 1986; Илюшечкина, 1998, 2008, 2012; Алексеева, Федченко, 2005; Матвеев и др., 2006; Водолазова, Черемушкина, 2010). Детальные исследования виталитетной структуры ценопопуляций проводил Ю. А. Злобин (1984, 1989а,б, 2009), он предложил классификацию ценопопуляций, разделив их на процветающие, равновесные и депрессивные в зависимости от жизненного состояния особей и их распределения по виталитетным группам. Как отмечает К. А. Малиновский (1984), способность растений менять свое жизненное состояние является важнейшим адаптационным механизмом, работающим на организменном и популяционном уровнях.

Морфологическая поливариантность. Такой тип поливариантности проявляется в многообразии морфологических структур (побегов и корневых систем) и в существовании у особей одного вида, произрастающих в разных эколого-фитоценологических условиях, нескольких жизненных форм. В разных условиях произрастания изменение типа побега, а конкретно его цикличность, направление роста и структурно-функциональных зон обнаружены у многих видов растений (Серебрякова, 1971; Заугольнова, 1974; Савиных, 2006; Колдаева, Калинкина, 2015; Astashenkov, 2015; Karnaukhova, 2015; Talovskaya, 2015). Формирование разных жизненных форм встречается, как у древесных растений (Гатцук, 1968; Чистякова, 1978; Горошкевич, Кустова, 2002; Восточно-европейские леса, 2004;), так и у трав (Заугольнова, 1974; Kawano, Nagai, 1975; Смирнова, 1987; Паленова, 1991; Викторов, 2000; Черемушкина, 2001, 2004; Отмахов, Черемушкина, 2005; Гончарова, 2006; Денисова, 2006; Османова, 2007;

Черемушкина и др., 2008; Шабалкина, Савиных, 2012). Морфологическая поливариантность может изменять пространственную и онтогенетическую структуру популяции, ее продуктивность, жизненность и размер занимаемого ею пространства (Ценопопуляции растений, 1988).

Поливариантность способов размножения. Этот тип поливариантности проявляется в наличии разных способов размножения у одного вида, при этом возможны сочетания семенного и вегетативного размножения. На популяционном уровне одной из характеристик популяций является – тип самоподдержания. Л. А. Жуковой выделены (1995) 5 типов самоподдержания: 1. Самоподдержание исключительно семенным путем; 2. Самоподдержание преимущественно семенным путем и отчасти вегетативным; 3. Сочетание двух способов семенного и вегетативного размножения (с омоложением в разной степени); 4. Самоподдержание преимущественно вегетативным способом со значительным омоложением, редко семенное возобновление; 5. Самоподдержание исключительно вегетативное. Многие виды способны менять способ самоподдержания в разных экологических условиях. Поливариантность размножения в пределах одной ценопопуляции у растений различных биоморф имеет существенное значение и является одним из механизмов, обеспечивающих устойчивое существование видов в меняющихся условиях среды.

Ритмологическая поливариантность. Этот тип поливариантности проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей в одной ценопопуляции и в разных локальных популяциях (Серебряков, 1947, 1964; Пономорев, 1964; Беданоква и др, 1975; Ценопопуляции растений, 1976; Готов, 1983; Паленова, 1991, 1993; Полянская, 2001; Черемушкина, 2004; Турмухаметова, 2005, 2006; Кучинская, 2006; Турмухаметова и др., 2012, Шалаева, 2014; Чудинова, Бобров, 2016). Ритмологическая поливариантность в ценопопуляциях обеспечивает их ритмологическую гетерогенность, что имеет адаптивное значение, проявляющееся в устойчивости протекания процессов сезонного развития, в удержании пространства во время прямого воздействия неблагоприятных факторов и косвенного воздействия, связанного с

конкуренцией. Внутрипопуляционная ритмологическая поливариантность повышает степень биоразнообразия ценопопуляций, что необходимо для выживания в неблагоприятных условиях окружающей среды, сохранения и воспроизведения биологических ресурсов.

Поливариантность по темпам развития или временная поливариантность. Этот тип поливариантности выражается в различной скорости индивидуального развития (онтогенеза) (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1986). Длительность отдельных онтогенетических состояний может меняться в зависимости от эндогенных или экзогенных факторов. Исследования в естественных и искусственных фитоценозах позволило описать несколько классов поливариантности темпов развития (Жукова, 1995): нормальное, замедленное, ускоренное развитие, вторичный покой, пропуски онтогенетических состояний или периодов онтогенеза и реверсии в более молодые возрастные состояния вследствие омоложения. Этот тип поливариантности считается наименее изученным, хотя и накоплен большой фактический материал (Воронцова и др., 1978; Жукова, Комаров, 1991; Жукова 1995; Онипченко, Комаров, 1997; Илюшечкина, 1998; Агафонова и др., 2004; Акшенцев, 2006; Ермакова, 2006; Шивцова, 2009; Леонова, 2011; Семенова и др., 2013 и т. д.).

Функциональная поливариантность выражается в особенностях протекания физиологических процессов у растений на разных этапах их онтогенеза, которые и определяют особенности вида, темпы его развития и онтогенетическую структуру ценопопуляций. Функциональная поливариантность растений зависит от степени воздействия экологических факторов (Воскресенская, 2006; Сарбаева, Воскресенская, 2006; Жукова, 2008, 2012; Алябышева, 2012).

Позже Л.А. Жуковой (2012) был выделен еще один надтип поливариантности: *экологический*. Этот тип поливариантности проявляется в разных экологических позициях ценопопуляций видов в разных частях их ареала по почвенным и климатическим факторам.

Каждый вид в составе растительного сообщества представлен ценопопуляцией. Ценопопуляция имеет свою структуру и состоит из особей,

различающихся по абсолютному возрасту, онтогенетическому состоянию и другим признакам (Петровский, 1961; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976; Злобин, 1989; Миркин, 2000).

Одним из важных признаков ценопопуляции является пространственная структура, которая представляет собой один из способов достижения оптимальной плотности особей в условиях ценотической конкуренции и включает характеристику положения в пространстве отдельных элементов ценопопуляции с учетом их размера и возрастного состояния. Рассматривая горизонтальную структуру ценопопуляций, можно выделить 3 типа пространственного распределения особей по площади: случайное, регулярное и контагиозное (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969). Ю. Одум (1986) увеличил число типов до 5: равномерное, случайное, случайно групповое, равномерно групповое, групповое с образованием скоплений групп. Разные типы размещения могут наблюдаться у одного вида в разных условиях существования: у пустынного кустарника *Larrea divaricate* Cav. групповое размещение наблюдается при высоких показателях увлажнения, что связано со способностью вида к вегетативному размножению. Регулярное размещение отмечено при низком количестве осадков, что отражает результат элиминации особей при гомогенных условиях (Barbour, 1969; King, Woodell, 1973).

О.В. Смирнова с соавторами (1993) описали элементарную демографическую единицу (ЭДЕ), которая представляет собой множество особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории. У растений разных размеров и разных жизненных форм размеры пространства, необходимые для устойчивого оборота поколений, и длительность оборота поколений отличается на несколько порядков. ЭДЕ любого вида растений имеет два специфических диапазонных признака: размер занимаемого пространства и длительность оборота поколений. Определение размеров ЭДЕ производится на основе картирования путем постепенного наращивания размеров пробных площадей до такой величины, когда в выборке окажутся особи всех онтогенетических состояний в количествах,

необходимых для устойчивого оборота поколений. Непрерывность оборота поколений обеспечивается балансом между рождаемостью и смертностью, что проявляется в формировании относительно устойчивого онтогенетического спектра.

В зависимости от биологических свойств видов, экологических условий и степени антропогенных воздействий ЭДЕ может обладать различной пространственной структурой. В настоящее время описаны следующие типы пространственной структуры элементарных демографических единиц: непрерывный – популяционные локусы, состоящие из особей одного или отличающихся онтогенетических состояний, находятся в непосредственной близости, и прерывистый – популяционные локусы, состоящие из особей одного или различных онтогенетических состояний, удалены друг от друга на расстояния, превышающие размер локуса. Непрерывный тип подразделен на 3 варианта: пятнистый (мозаичный), диффузный и точечный.

Возрастная структура является важным показателем, используемым для оценки текущего состояния ценопопуляции и прогнозирования ее дальнейшего развития. По характеру онтогенетического состава Т. А. Работнов (1950а) предложил различать три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный, соответствующие крупным этапам развития ценопопуляции – возникновению, полному развитию и угасанию.

Инвазионная – это ценопопуляция, еще не способная к самоподдержанию и, следовательно, зависящая от заноса зачатков извне, состоящая преимущественно из молодых особей.

Нормальная – это ценопопуляция, независимая от заноса зачатков извне, то есть способная к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, либо тем и другим вместе. Нормальная ценопопуляция, содержащая особи всех онтогенетических состояний, является полночленной (Уранов, 1975). Если в ней отсутствуют особи каких-либо онтогенетических состояний, то такую ценопопуляцию следует считать нормальной неполночленной.

Регрессивная – ценопопуляция, уже потерявшая способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем и, следовательно, зависимая от заноса семян извне.

Ценопопуляции подвержены изменениям в процессе своего развития: 1) однонаправленные, необратимые изменения и 2) обратимые волнообразные изменения (Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции растений, 1976). Ценопопуляции, испытывающие обратимые циклические изменения численности и онтогенетического состава, называются дефинитивными. Такие ценопопуляции находятся в состоянии динамического равновесия с экотопом и подвержены, главным образом, флуктуациям. Если ценопопуляция претерпевает однонаправленные, необратимые изменения, то такая ценопопуляция называется сукцессивной.

Среди дефинитивных А. А. Урановым и О. В. Смирновой (1969) на основе критерия абсолютного максимума было предложено выделять четыре типа ценопопуляций: молодую, зрелую, стареющую и старую. Такая классификация неоднозначна для случаев, когда в онтогенетическом спектре максимум на двух группах особей. В связи с этим, Л. А. Животовским (2001) была предложена новая классификация нормальных популяций, основанная на совместном использовании индексов возрастности « Δ » и эффективности « ω » популяции (классификация «дельта-омега»). Введенный А. А. Урановым (1975) индекс возрастности (Δ), выступает в качестве характеристики энергетического состояния ценопопуляций и особей в процессе развития. Индекс эффективности (ω) был предложен Л. А. Животовским (2001), он является средней энергетической эффективностью ценопопуляции. Эффективность интерпретируется как величина нагрузки ценопопуляции на ресурсы среды, выражаемая в долях нагрузки, и определяется онтогенетической структурой ценопопуляции. В новой классификации выделены 2 новых типа ценопопуляций: переходный тип (для ценопопуляции с двумя максимумами в онтогенетическом спектре – на молодых и старых особях) и зреющая ценопопуляция (для ценопопуляций с высокой долей молодых генеративных особей).

Анализ большого фактического материала позволил Л. Б. Заугольной (1994) выделить характерный онтогенетический спектр. Он является инвариантной характеристикой ценопопуляции, не учитывает варьирования возобновления и смертности, а связан с биологическими свойствами вида и определяется типом онтогенеза. Также установлена связь между характерным спектром и жизненной формой. Выделены следующие типы характерного спектра:

1. Левосторонний спектр. Преобладают особи прегенеративного периода или одного из его онтогенетических состояний. Характерен для некоторых видов с простым онтогенезом: деревьев, стержнекорневых моно- и олигокарпиков, а также трав со сложным онтогенезом, глубоким омоложением вегетативных зачатков и небольшой продолжительностью жизни рамет.

2. Центрированный спектр. Преобладают зрелые генеративные растения. Формируется у видов с простым онтогенезом (моноцентрических стержнекорневых трав и полукустарников с невыраженным или очень коротким периодом старения при низкой эффективности семенного возобновления), у видов со сложным онтогенезом, с неглубоким омоложением.

3. Бимодальный спектр. В спектре два максимума: на молодых и старых растениях. Характерен такой тип спектра для видов с простым онтогенезом и выраженным периодом старения, для видов со сложным онтогенезом и вегетативным размножением без омоложения – в старом или зрелом состоянии. Чаще всего формируется у дерновинных злаков и осок, короткокорневищных трав и полукустарничков и кустарников со значительной продолжительностью жизни.

4. Правосторонний спектр. В спектре преобладают растения постгенеративного периода, нет подъемов молодой части спектра. Данный тип спектра выявлен у видов с выраженным и длительным периодом старения и вегетативным размножением (дерновинные, короткокорневищные травы).

Изучение онтогенетической структуры разных биоморф привело к разработке концепции базового спектра (Заугольнова, 1976). Базовый онтогенетический спектр представляет собой наиболее часто встречающийся

вариант спектра у данного вида. Он определяется на основе изучения нескольких природных ценопопуляций (как правило, десяти) и устанавливается на основе признаков подобия, а затем вычисляется с помощью усреднения (Заугольнова, 1994). Таким образом, базовый, в отличие от характерного онтогенетического спектра, является эмпирически полученной характеристикой. В настоящее время характерный и базовый спектры рассматриваются как синонимы (Смирнова, 2004). Однако, как отмечает В. А. Черемушкина (2008), данные понятия необходимо разграничивать, так как по отдельности они дают возможность более полно оценить состояние популяций и прогнозировать их дальнейшее развитие. Типы базовых спектров, также как и типы характерных онтогенетических спектров, выделяются по положению абсолютного максимума. Выделено 4 типа базового спектра: левосторонний, центрированный, правосторонний и бимодальный.

1. Левосторонний тип спектра может быть полночленным и неполночленным. Например, в популяциях монокарпиков (*Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Geranium robertianum* L.) отсутствуют постгенеративные растения, а генеративные представлены одновозрастной группой особей. У некоторых видов рода *Gagea* Salisb. не встречаются сенильные растения, что связано с особенностями их онтогенеза (Смирнова, 1987). Механизм образования левостороннего спектра может быть различным в зависимости от способа самоподдержания популяции: семенного, вегетативного и смешанного. При семенном способе самоподдержания обильное плодоношение определяет массовое развитие проростков и ювенильных особей, а ход элиминации вызывает последовательное уменьшение численности особей по мере их взросления (деревья, однолетние монокарпики, олигокарпики). При вегетативном способе самоподдержания, максимум создается благодаря высокой интенсивности размножения с образованием глубоко омоложенных рамет. При смешанном способе самоподдержания максимум определяется двумя вышеописанными процессами. Левосторонние спектры очень динамичны по соотношению возрастных групп. Эти изменения как правило вызваны неравномерностью

семенного размножения (Шорина, 1968; Смирнова, 1974; Заугольнова, 1976) или зависят от запаса зачатков в почве (Смирнова, 1987).

2. Центрированный тип спектра в большинстве случаев полночленный. Неполночленность отмечена у некоторых видов травянистых растений в определенной фитоценотической обстановке, т.е. в условиях, которые препятствуют осуществлению полного онтогенеза: например отсутствие семенного размножения в популяциях *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., *Mercurialis perennis* L. определяет неполночленный характер возрастных спектров этих видов в широколиственных лесах (Смирнова, 1987). При семенном самоподдержании максимум на средневозрастных генеративных особях связан с наибольшей продолжительностью этого состояния и с наименьшей элиминацией в этой группе особей. У видов с вегетативным и смешанным самоподдержанием, когда вегетативно возникшие особи неглубоко омоложены, максимум на g2 обусловлен или усиливается вследствие вегетативного размножения (*Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort.).

3. Правосторонний тип спектра. Накопление старых особей в ценопопуляциях связано с большой продолжительностью соответствующих возрастных состояний, а также ходом вегетативного размножения, в результате которого чаще всего образуются неомоложенные особи.

4. Бимодальный тип спектра. Такой спектр характерен для некоторых луговых злаков (ковыля перистого, тимофеевки степной, луговик дернистый), а также для длительно живущих стержнекорневых и короткокорневищных многолетников с регулярным возобновлением (Жукова, 1980; Жилев, 1982, 1987; Ермакова, Сугоркина, 1985).

Базовый спектр может варьировать, его варианты определяются особенностями самоподдержания популяций, поливариантностью онтогенеза, влиянием экологической и фитоценотической обстановки (Заугольнова, 1976; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988).

Глава 2 Объекты и методы исследования

2.1 Объекты исследования

Scutellaria L. – крупный полиморфный род, относящийся к семейству *Lamiaceae*. По данным А. Paton (1990а, б) род включает около 350-425 видов. Виды распространены почти по всей территории Земли, кроме Арктики, Южной Африки, не встречаются в пустынных районах и бассейне реки Амазонка. Наибольшее видовое разнообразие рода отмечено в Ирано-Туранской области, горных районах Средней Азии и в провинциях Китая: Юннань и Сычуань (Абдуллаева, 1987; Paton, 1990б).

С. В. Юзепчук (1954) для территории бывшего СССР указывает 148 видов. Особенности верхней части чашечки и соцветия лежат в основе деления рода на 4 подрода: *Euscutellaria* Brig., *Cystaspis* Juz., *Anaspis* (Reching.fil.) Juz. и *Apeltanthus* (Nevski) Juz. Внутри подрода *Euscutellaria* выделены 4 секции, которые отличаются по расположению цветков, строению соцветий, прицветных листьев и строению настоящих зеленых листьев, а также по длительности жизни растений: *Galericularia* A. Hamilt, *Stachymacris* A. Hamilt, *Nevskianthe* Jus. и *Lupulinaria* A. Hamilt. В трех других подродах секции не выделены.

Сделав обзор всех видов рода *Scutellaria* мировой флоры, А. Paton (1990а) предложил новую систему, выделив в нем два подрода, отличающихся по особенностям соцветия, положению цветков и типу прицветных листьев: Subgen. *Scutellaria* и Subgen. *Apeltanthus* (Nevski ex Juz.) Juz. *emend.* Paton. Внутри подрода *Scutellaria* по строению венчика, чашечки, строению и размеру эремов и жизненной форме выделено 5 секций: Sect. *Perilomia* (Kunth) Epling *emend.* Paton, Sect. *Salazaria* (Torrey) Paton, Sect. *Anaspis* (Rech. f.) Paton, Sect. *Salviifoliae* (Boiss.) Edmondson и Sect. *Scutellaria*. В подрода *Apeltanthus* также выделено 2 секции по наличию чешуевидных листьев в базальной части побегов, по строению верхней губы и характеру опушения орешков: Sect. *Apeltanthus* Nevski ex Juz. и Sect. *Lupulinaria* A. Hamilt.

В Конспекте флоры Азиатской России (Доронькин, 2012) сибирские виды рода отнесены, в соответствии с системой С. В. Юзепчука (1954), к подроду *Scutellaria* и к трем секциям: *Stachymacris* A. Hamilt, *Scutellaria*, *Lupulinaria* A. Hamilt. (таблица 2.1). В настоящей работе мы придерживаемся этого подразделения сибирских видов.

Таблица 2.1 – Виды рода *Scutellaria* L. в Сибири

Секция	Вид	
<i>Scutellaria</i>	1	<i>S. dependens</i> Maxim.
	2	<i>S. galericulata</i> L.
	3	<i>S. hastifolia</i> L.
	4	<i>S. ikonnikovii</i> Juz.
	5	<i>S. scordiifolia</i> Fischer ex Schrank
<i>Stachymacris</i> A. Hamilt	6	<i>S. baicalensis</i> Georgi
<i>Lupulinaria</i> A. Hamilt	7	<i>S. altaica</i> Fischer ex Sweet
	8	<i>S. grandiflora</i> Sims
	9	<i>S. mongolica</i> K. Sobol.
	10	<i>S. supina</i> L.
	11	<i>S. tuvensis</i> Juz.

Для территории Сибири приводится 12 видов рода *Scutellaria* (Зуев, 1997; Доронькин, 2012). Изучение распространения этих видов показало, что *S. sieversii* Bunge ошибочно указывается для этой территории. Вид был описан А. А. Бунге по сборам К. А. Мейера из пустынных скалистых гор Аркаул, Доленкара и Чингизтау в Казахстане (Ledebour, 1830). Позднее П. Н. Крылов (1937) в обработке рода для флоры Западной Сибири, характеризуя ареал, указал этот вид для «северо-восточной части Семипалатинской обл. и западной части Минусинского уезда (верховья р. Абакан по р.р. Карагай и Хемчик), Урянхайской земли, северо-западной Монголии (Монгольский Алтай) и Семиреченской области» (Крылов, 1937, с. 2301). Начиная с этого источника, указание на нахождение этого вида в Минусинской котловине продублировано

С. В. Юзепчуком (1954) во «Флоре СССР», В. В. Зуевым (1997) во «Флоре Сибири» и В. М. Доронькиным (2012) в «Конспекте флоры Азиатской России». Тщательный анализ гербарного материала (LE, ТК, NS, NSK, ALTB) не выявил гербарных образцов, собранных на территории бывшего Минусинского уезда. С территории Тувы (бывшая Урянхайская земля) был описан новый вид *S. tuvensis* Juz. В верховьях р.р. Карагай и Хемчик встречается *S. grandiflora* Sims, а не *S. sieversii*. Собственные поиски этого вида в Хакасии (р. Абакан) также не оказались успешными, что дает основание исключить вид *S. sieversii* из списка флоры Сибири.

Секция *Scutellaria*

Виды секции *Scutellaria* в основном приурочены к влажным местообитаниям, большинство имеют широкий ареал (рисунок 2.1).

S. dependens – восточноазиатский вид (Юзепчук, 1951), в Сибири находится на западной границе ареала (Степанцова и др., 2013) *S. dependens* встречается на мокрых кочкарных вейниково-осоковых лугах, которые типичны для широких речных долин, в кедрово-ясеновых долинных лесах с ольхой, которые встречаются в дренированных частях речных пойм, а также входят в состав сырых порослевых группировок. Предпочитает торфянисто-глеевые, оглеенные, тяжелые почвы, в основном растения группируются на поверхностях кочек (Куренцова, 1962).

S. galericulata – евроазиатский вид (Куминова, 1960). Встречается в лесном и лесостепном поясах (Чернева, 1970). В Сибири вид распространен по высокотравным березово-осиновым лесам подтайги и лесостепи Обь-Томского междуречья (Макунина, 2016). Часто встречается по долинам рек, пойменным понижениям и временным водоемам, в сообществах, занимающих самую низкую и обводненную часть западных болотных комплексов, на почвах с маломощным торфяным горизонтом. Также единично встречается на минеральной или слабо оторфованной глеевой почве по долинам малых рек и в предгорьях (Лашинский, 2009). Для этого вида установлены экологические оптимумы увлажнения и

богатства-засоленности почв на Юге Сибири (Королук, 2006). *S. galericulata* имеет пограничное значение и относится к влажнолуговым и сыролуговым растениям, по шкале богатство-засоление предпочитает довольно богатые почвы (таблица 2.2). По шкалам Н. Ellenberg (1974), Е. Landolt (1977) вид произрастает в местообитаниях с почвами в диапазоне от слабокислых до слабощелочных, богатых азотом.

S. hastifolia – евроазиатский лесостепной вид (Куминова, 1960). Произрастает на сырых пойменных лугах, окраинах болот, в зарослях кустарников (Юзепчук, 1954; Науменко, 2008). По Д. Н. Цыганову (1983) *S. hastifolia* приурочена к местообитаниям в диапазоне от лугово-степных до болотистых. По шкалам Н. Ellenberg (1974), Е. Landolt (1977) по отношению к освещенности особи этого вида могут произрастать в широком диапазоне местообитаний: от открытых пространств до светлых/полутенистых лесов (таблица 2.2).

S. ikonnikovii – восточноазиатский вид (Юзепчук, 1951). Встречается по берегам рек, по заливным и болотистым лугам, в поймах по ивнякам (Юзепчук, 1954; Рубцова, Якубов, 2007).

S. scordiifolia – азиатский вид (ограничен только азиатской частью материка Евразии) (Пешкова, 2001), относится к поясно-зональной группе собственно (равнинно-) степных растений. В степных районах Даурии в бассейне рек Ингода, Шилка, Онон, Аргунь (Пешкова, 2010) встречается в леймусовых степях, в леспедцево-нителистниковой степи, в ерниково-лапчатково-полынных, серобородниково-лапчатково-полынных степях и володушково-полынно-валлиско-типчаковой степи. В своей работе «Растительный покров Алтая» А. В. Куминова (1960) указывает этот вид для луговых степей и как сорное растение на пахоте в центральном горном районе Алтая на высоте от 700–1100 м, на пологих участках склонов, террасах и частично долинах рек. Единично встречается в сообществах зональных луговых степей, остепненных и мезофитных травянистых березовых лесах лесостепи и подтайги Обь-Томского междуречья. Также распространен в луговых степях Бийско-Чумышской

лесостепи, лесостепных предгорьях Салаира и остепненных травяных березовых лесах лесостепи Юга Красноярского края и Хакасии (Макунина, 2016). Предпочитает почвы, характеризующиеся почти постоянным недостатком влаги, доминирует на малогумусных солонцеватых черноземах и каштановых почвах, встречается на южных черноземах, на карбонатных почвах, а также на черноземных луговых (Куминава, 1960; Дулепова, 1993). Особи *S. scordiifolia* по увлажнению предпочитают сухолуговые почвы, по шкале богатства-засоленности – богатые (Королук, 2006).

Таблица 2.2 – Экологическая характеристика видов рода *Scutellaria* L. в Сибири

Вид	Н. Ellenberg (1974)				Е. Landolt (1977)				Д.Н. Цыганов (1983)					А.Ю.Корол юк (2006)	
	F	N	R	L	F	N	R	L	Hd	Rc	Nt	Tt	Lc	У	БЗ
<i>S. galericulata</i>	9	6	7	7	5	3	3	3	11-21	5-11	5-9	3-9	1-6	76	11
<i>S. hastifolia</i>	8	8	7	6	5	4	3	3	8-19	5-11	4-10	3-9	1-5	-	-
<i>S. ikonnikovii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. scordiifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	56	13,5
<i>S. dependens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. baicalensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. tuvensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48,4	13,3
<i>S. altaica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	59	12
<i>S. mongolica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	65	11
<i>S. grandiflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	49,8	13,4
<i>S. supina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	49,5	13

Примечание – F/Hd/У – увлажнение почв; N/Nt – богатство почв азотом; R/Rc – кислотность почв; L/Lc – освещенность; Tt/БЗ – богатства-засоленность; - – нет данных.



Рисунок 2.1 – Виды секции *Scutellaria*

Примечание – 1. *S. galericulata*, 2. *S. hastifolia*, 3. *S. ikonnikovii*, 4. *S. scordiifolia*, 5. *S. dependens*

Секция *Stachymacris*

S. baicalensis является единственным представителем секции *Stachymacris* в Сибири, имеет монголо-даурско-маньчжурский тип ареала (рисунок 2.2). Распространен в Китае (Чжили, Шентунг), северо-восточной Монголии, Маньчжурии, Японии (Комаров, 1907). В нашей стране произрастает в восточном Забайкалье (Читинской области), Среднем Приамурье (Амурская область), юго-западном Приморье (Приморский край) (Атлас ареалов, 1983). В степных районах

Даурии приурочен в основном к бассейнам рек Ингода, Онон, Аргунь. Относится к типично-степной поясно-зональной группе (Пешкова, 2010). По данным Б. И. Дулеповой (1993) является постоянным сопутствующим видом в составе байкальскоковыльно-нителистниковой степи, которая отмечена только в Аргунской Даурии на щебнистых черноземах нижней части склонов, их понижениях и выравненных участках седловин. Является доминантом в шлемниково-нителистниковых степях, которые распространены в долине р. Аргуни и её левобережных притоков по понижениям шлейфов склонов и лощинам. По наблюдениям В. М. Шишмарева (2012), чаще всего шлемник встречается в гмелинополынно-осоковоразнотравных, нителистниково-чиевых, осоково-пионовых, осоково-разнотравных, чиево-холоднополынных ассоциациях, а также в злаково-гмелиново-полынно-разнотравных ассоциациях с ильмом и гмелиновополынных ассоциациях с пятилистником. Вид занимает открытые лесостепные и степные участки, произрастает на прогреваемых склонах сопок с полным освещением и недостаточным увлажнением, на каменисто-щебнистых почвах.



Рисунок 2.2 – *S. baicalensis* в естественных условиях обитания

Секция *Lupulinaria*

Эта секция в Сибири представлена 5 видами (*S. supina*, *S. grandiflora*, *S. tuvensis*, *S. altaica* и *S. mongolica*) (рисунок 2.3).

Только *S. supina* обладает широким евроазиатским ареалом. Большая его часть находится в Западной и Средней Сибири, Казахстане и северо-западной Монголии. Остальные виды имеют небольшой ареал. *S. tuvensis*, *S. altaica* и *S. mongolica* – эндемики. *S. altaica* и *S. mongolica* – эндемики Алтайско-Саянской ботанико-географической провинции (Куминова, 1960; Пешкова, 2001). *S. tuvensis* эндемик юго-восточной части Тувы и примыкающей к ней северо-западной территории Монголии (Юзепчук, 1954; Камелин, Губанов, 1989; Зуев, 1997). *S. grandiflora* распространен в центральной и юго-восточной части Российского Алтая, Западной Туве, Монгольском и Гобийском Алтае. Р. В. Камелин и И. А. Губанов (1989) описали 2 подвида *S. grandiflora*, отличающихся опушением эремов и листьев: *S. grandiflora* Sims. subsp. *grandiflora* с сероопушенными листьями и с опушенными звездчатыми волосками эремами и *S. grandiflora* Sims. subsp. *gymnosperma* R. Kam. et Gubanov с голыми эремами и с менее опушенными листьями. Первый подвид распространен в основном в горных районах Русского Алтая и Западной Тувы, второй встречается в Монгольском Алтае. В работе исследован типовой подвид *S. grandiflora* subsp. *grandiflora*, произрастающий в степных сообществах, на каменистых щебнистых склонах, осыпях, скалах и галечнике.

Для всех видов секции А. Ю. Королюком (2006) (таблица 2.2) на Юге Сибири установлены экологические оптимумы увлажнения и богатства-засоленности почв. Особи видов *S. grandiflora*, *S. supina* и *S. tuvensis* приурочены к почвам с лугостепным увлажнением, *S. altaica* – к сухолуговым, а *S. mongolica* – к влажнолуговым. По шкале богатства-засоления у всех видов наблюдается тенденция к произрастанию на довольно богатых почвах.

В основном виды приурочены к опустыненным и настоящим степям и лесостепи, редко *S. supina* встречается в высокогорном поясе. Для особей *S. altaica*, *S. grandiflora* и *S. supina* типичными местообитаниями являются

настоящие, луговые степи и их петрофитные варианты на каменистых и щебнистых склонах, галечники, осыпи и скалы (Зуев, 1997; Юзепчук, 1954; Куминова, 1976; Макунина, 2016). В каменистых степях Западного Алтая *S. supina* является характерным видом (Куминова, 1960).

В Горном Алтае *S. grandiflora* выступает одним из диагностических видов ассоциации *Arbenio guttatae–Stipetum orientalis* Koroluk ass. nov., распространенной на эрозионных склонах рыхлых катафлювиальных отложений комплекса террас Чуи и Катунь (Королюк, Макунина, 2009). В Западной Туве вид встречается в петрофитных вариантах мелкодерновинных степей (Соболевская, 1950; Ершова, Намзалов, 1985).

Особи *S. mongolica* произрастают на песчаных террасах рек, по берегам водоемов, сырым лугам, заболоченным лесам, галечникам по берегам рек, каменистым и щебнистым осыпям и скалам (Юзепчук, 1954; Шереметова, Эбель, Буко, 2012). Встречается в луговых сообществах, находится в нижнем подъярусе вместе с такими видами, как *Ranunculus monophyllus* Ovcz., *Dracosephalum nutans* L. и др. Распределение этих видов в нижнем подъярусе неравномерное, пятнистое и имеет фрагментарную структуру, они создают красочный сезонный аспект. А также *S. mongolica* встречается в трещинах и на уступах скал в разнотравных группировках с можжевельником (*Juniperus sabina* L.) (Шереметова, Эбель, Буко, 2012).

Местообитания *S. tuvensis* приурочены к Центрально-Тувинской и Убсунурской котловинам, а также к юго-западной части нагорья Сангилен. Произрастание вида связано с сухими и опустыненными степями, распространенными в котловинах и окружающих их на юго-востоке низкогорьях, также встречается в несформированных сообществах на галечнике в долинах рек. *S. tuvensis*, как правило, растет на каменисто-щебнистой почве, обычен на галечниках, крупнокаменистых осыпях (Юзепчук, 1951). В сообществах выступает как ассектатор, однако может доминировать и образовывать аспект (Соболевская, 1950).



Рисунок 2.3 Виды секции *Lupulinaria*

Примечание – 1 – *S. altaica*, 2 – *S. grandiflora* 3 – *S. mongolica*, 4 – *S. supina* и 5 – *S. tuvensis*.

Жизненные формы определены для 7 сибирских видов рода *Scutellaria*. При этом разные авторы определяют жизненные формы видов по-разному. Так, *S. supina* С. В. Юзепчук (1954) относит к полукустарнику, а Е. Л. Нухимовский (2002) и Т. В. Недосекина и В. А. Агафонов (2006) – к полукустарничку. Такая же ситуация с жизненной формой *S. grandiflora*: В. В. Зуев (1997) относит его к полукустарничкам, а С. В. Юзепчук (1954) – к многолетним травянистым поликарпикам. *S. altaica* во флористических сводках (Юзепчук, 1954; Зуев, 1997) указывается как корневищное многолетнее травянистое растение.

S. baicalensis Ю. А. Банаевой (1994) описан как стержнекорневой травянистый многолетник. На Дальнем Востоке (Небайкина, 2011) указывается 3 жизненные формы этого вида: стержнекорневой травянистый поликарпик с многоглавым каудексом с удлиненными прямостоячими побегами; короткокорневищно-стержнекорневой травянистый поликарпик с удлиненными прямостоячими побегами; короткокорневищно-кистекарневой травянистый поликарпик с удлиненными прямостоячими побегами. Также на Дальнем Востоке установлены: 2 жизненные формы *S. dependens* (тонко-длиннокорневищно-столонообразующий травянистый поликарпик с приподнимающимися побегами и тонко-длиннокорневищно-столонообразующий травянистый поликарпик с полегающими побегами) и по одной жизненной форме для *S. galericulata* (тонко-длиннокорневищная с приподнимающимися побегами) и *S. ikonnikovii* (тонко-длиннокорневищная с ортотропными побегами) (Безделев, Безделева, 2006; Небайкина, 2011). Также описана столонообразующая жизненная форма *S. galericulata* в Кировской области (Шабалкина, Рязанова, 2017). Для остальных видов жизненные формы ранее не описывали.

2.2 Методы исследования

Выявление механизмов адаптаций видов и их ценопопуляций к условиям обитания требует применения разнообразных методов и подходов.

Материал для изучения особенностей биоморфологии и онтогенетической структуры природных ценопопуляций видов был собран в ходе экспедиционных работ в разных районах Сибири: в Забайкальском, Алтайском, Красноярском краях, в Иркутской и Кемеровской областях, в Горном Алтае, Хакасии и Туве (рисунок 2.4). Объектами изучения стали 11 видов рода *Scutellaria*, указанные для Сибири. При определении видов использовали оригинальные описания авторов этих видов (Юзепчук, 1951; Соболевская 1951), сводки «Флора СССР» (1954) и «Флора Сибири» (1997).

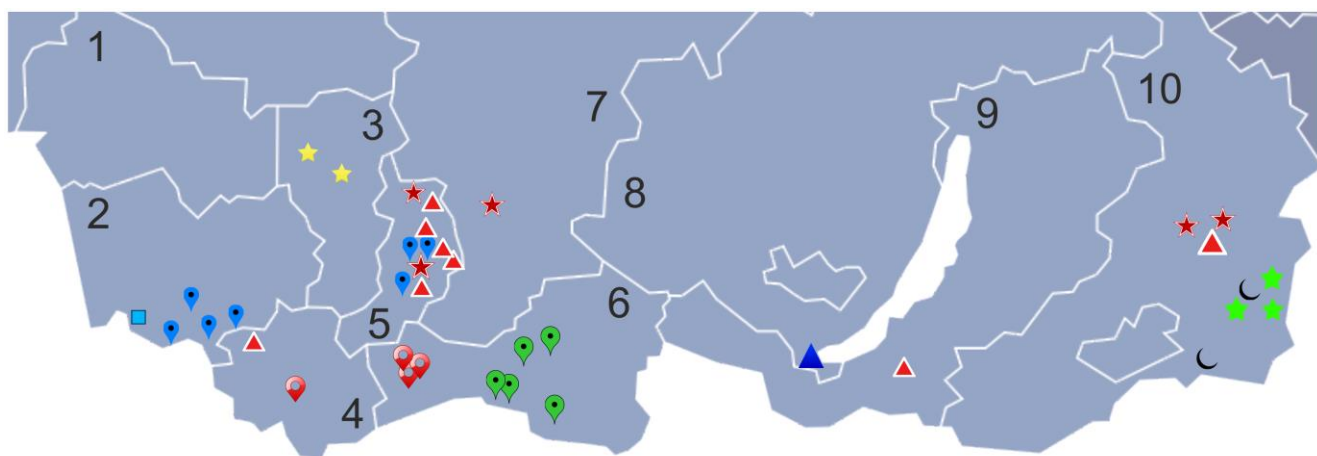


Рисунок 2.4 Места сборов видов рода *Scutellaria* в Сибири

Примечание – 1 – Новосибирская область, 2 – Алтайский край, 3 – Кемеровская область, 4 – Республика Алтай, 5 – Республика Хакасия, 6 – Республика Тыва, 7 – Красноярская область, 8 – Иркутская область, 9 – Республика Бурятия, 10 – Забайкальский край. ● – *S. tuvensis*, ● – *S. grandiflora*, ● – *S. supina*, ★ – *S. mongolica*, ★ – *S. galericulata*, ★ – *S. ikonnikovii*, ▲ – *S. dependens*, ▲ – *S. scordiifolia*, ☾ – *S. baicalensis* и ■ – *S. altaica*.

При характеристике жизненных форм видов рода *Scutellaria* основывались на эколого-морфологической концепции Варминга-Серебрякова (Warming, 1884; Серебряков, 1962, 1964). Под жизненной формой, вслед за И. Г. Серебряковым (1962, 1964), понимаем «общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям» (Серебряков, 1962, стр. 69).

Жизненная форма видов, вслед за И. Г. Серебряковым (1964) и Т. А. Серебряковой (1972), определялась по взрослым особям, находящимся в средневозрастном генеративном состоянии. Также использовалась классификация Г. Н. Высоцкого, где роль ведущих признаков играет степень вегетативной подвижности и способ вегетативного размножения (Высоцкий, 1915).

Для установления жизненной формы видов было проанализировано развитие особей в природе, гербарный материал, собранный в экспедициях, а также гербарные образцы, хранящиеся в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (NS, NSK), в Гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (ТК), в Гербарии Алтайского государственного университета (ALTB) и в Гербарии Санкт-Петербургского Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). При определении жизненных форм видов учитывали такие признаки как длительность жизни особей, морфологическая структура подземных органов, особенности пространственной структуры особей, наличие одревесневших многолетних надземных осей, характер их нарастания и отмирания, тип моноподиального побега. При выделении полукустарниковой жизненной формы опирались на представления Л. Е. Гатцук (1974) о разграничении полукустарников и полукустарничков на основании разного способа нарастания осей (базисимподиальное нарастание характерно для полукустарничков, мезосимподиальное для полукустарников).

При описании онтоморфогенеза опирались на представления о фазах морфогенеза (Ценопопуляции растений, 1976; Серебрякова, 1980; Черемушкина, 2004; Черемушкина, Асташенков, 2014; Савиных, Черемушкина, 2015). Кроме уже описанных фаз (первичный побег, разветвленный первичный побег, главная ось, первичный куст, рыхлый куст, куртина, парциальный побег, парциальный куст, система парциальных побегов и система парциальных кустов, клон), в работе так же описаны новые фазы морфогенеза:

1. *Разветвленный парциальный побег* – побег, образовавшийся из диаспоры в результате вегетативного размножения, он ветвится как в надземной, так и в подземной сферах.

2. *Разветвленная партикула* – образование, возникшее в результате распада системы парциальных побегов, ветвящееся как в надземной сфере, так и в подземной.

3. *Многопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением* – образование, возникшее из диаспоры, представленное группой побегов, связанных гипогеемным корневищем с диффузным подземным ветвлением.

4. *Однопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением* – образование, возникшее при делении многопобеговой партикулы с диффузным подземным ветвлением, представленное одним побегом, связанным с участком гипогеемного корневища с диффузным подземным ветвлением.

При создании системы жизненных форм рода в Сибири применялась классификация биоморф по особенностям хода морфогенеза (Смирнова, 1976). Использовались следующие понятия:

Моноцентрическая биоморфа – центр закрепления один, это вегетативно неподвижные растения, дезинтеграция либо отсутствует, либо происходит только на поздних этапах онтогенеза с образованием клона.

Неявнополицентрическая биоморфа – центры закрепления сосредоточены близко, они слабо различимы. Растения с такой биоморфой вегетативно слабо подвижны. Дезинтеграция, как правило, полная в середине или конце онтогенеза.

Явнополицентрическая биоморфа – центры закрепления удалены друг от друга. В основном вегетативно подвижные растения с полной ранней дезинтеграцией.

В связи с использованием в работе классификации, основанной на особенностях хода морфогенеза, понятия «жизненная форма» и «биоморфа» в настоящей работе не употребляются как синонимы. Для термина «жизненная форма» используется определение И. Г. Серебрякова, которое обсуждалось выше, а под «биоморфой» мы понимаем тип биоморфы по классификации О. В. Смирновой.

При изучении онтогенеза видов принята концепция дискретного описания, предложенная Т. А. Работновым (1950), она основывается на выделении в

процессе индивидуального развития особи этапов, характеризующихся качественными признаками. Онтогенетические группы выделены с учетом дополнений А. А. Уранова (1975) и его учеников (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Тип онтогенеза устанавливался на основании подходов к классификации онтогенеза у многолетних растений (Жукова, 1987, 1995). Описание онтогенеза проводили в разных эколого-ценотических условиях. Проанализировано более 9000 гербарных образцов 11 видов рода. Для количественной характеристики онтогенетических состояний бралось 20–25 особей. Полученные данные обрабатывались статистически, вычислялись: средняя арифметическая, её ошибка, минимальные и максимальные значения признаков, при помощи компьютерной программы Microsoft Excel. При сравнении значений биометрических показателей особей в разных местообитаниях использовали значения с достоверными отличиями по t-критерию Стьюдента (95 % уровень значимости) (Зайцев, 1984). При расчете критических значений t-критерия Стьюдента использовали стандартную таблицу (для $p \leq 0,05$) (Мыльников, 2007).

Абсолютный возраст у особей жизненных форм полукустарника, полукустарничка, моноцентрических и неявнополицентрических многолетних поликарпиков определяли по годичным кольцам на корнях. Длительность жизни отдельных рамет у неявнополицентрических полукустарничков и неявнополицентрических многолетних трав определялась по годичным кольцам скелетных осей, коммуникационных корневищ и придаточных корней. Длительность жизни отдельных рамет явнополицентрических многолетних трав определяли по числу годичных приростов и числу годичных колец на корневищах. Годичные кольца очень хорошо визуализируются при рассмотрении в микроскоп.

Изучение побегов основано на подходах И. Г. Серебрякова (1952, 1959, 1962), М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова (1977) и Л. Е. Гатцук (1974). Термины, используемые при описании морфогенеза полудревесных жизненных форм:

1. *Первичный побег* – основа многолетней системы побегов растения, закладывающаяся еще в семени.

2. *Побеги ветвления (ПВ)* – боковые побеги, развивающиеся на первичном или любом другом побеге. Их функции многообразны, но в основном сводятся к увеличению вегетативной массы и семенной продуктивности. Они могут входить в состав многолетних частей тела растения. Развиваются из обычных зимующих почек, реже силлептических и пролептических.

3. *Побег формирования (ПФ)* – выполняет в основном функции омоложения побеговой системы и освоения нового пространства. Морфологически они отличаются крупными размерами, усиленным ростом, особенно в первый год жизни. Они служат основой, на базе которой развиваются скелетные оси. Возникают, как правило, из спящих почек, но могут и из обычных зимующих.

4. *Побег дополнения (ПД)* развивается из спящих почек в качестве реакции на старение или повреждение растений.

5. *Побег обогащения (эфемерные побеги), (ПО)* – это однолетние побеги, полностью отмирающие в конце вегетационного периода. Могут быть как вегетативными, так и генеративными. Развиваются из почек всех типов.

6. *Система побега формирования (СПФ)* – это совокупность всех боковых побегов возникших на побеге формирования.

7. *Система побега ветвления (СПВ)* – это совокупность всех боковых побегов возникших на побеге ветвления.

8. *Составная скелетная ось (ССО)* – многолетнее образование, образованное совокупностью нижних частей побегов формирования все более возрастающего порядка.

Вслед за И. Г. Серебряковым (1959), *озимым побегом*, мы называем побег, развитие которого начинается в конце вегетационного периода, формируется короткометрамерный первый годичный прирост с переходными листьями, который уходит в зиму. После перезимовки верхушечная почка побега трогается в рост, формируется второй годичный прирост – ортотропный удлиненный.

При описании побегов длиннокорневищно-стержнекорневой жизненной формы используется термин, предложенный Л. Е. Гацук (1974), –

длиннокорневищноудлиненный побег, выделенный для моноподиальных побегов на основании объединения типов надземных побегов и типов корневищ.

Структурно-функциональная зональность побегов дана по Т. И. Серебряковой и Л. В. Петуховой (1978), а также И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1990).

При выделении основных структурных единиц у травянистых жизненных форм использовали иерархическую систему структурных единиц Л. Е. Гатцук (1994), применялись следующие понятия:

Одноосный побег (моноподиальный побег) – продукт одной апикальной меристемы. Это побег одного порядка. В пределах этой единицы могут быть только зачатки разветвленной системы (например: боковые почки), но сформированные части не разветвлены.

Комплекс одноосного побега – это единица в сезонном климате состоит из сохраняющегося одноосного побега вместе со всеми одноосными побегами, облигатно однолетними, на нем.

Побеговый комплекс, закрепляющий территорию – часть побеговой системы, занимающая особое место на поверхности почвы или другого твердого субстрата. В пределах одного организма надземные части единиц этого ранга отделены друг от друга пространством, как правило, единицы представлены первичным и парциальными кустами.

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950б; Ценопопуляции растений, 1976; 1988). Закладывались площадки 1 м^2 , в зависимости от особенностей распределения особей они закладывались случайным или регулярным способом на трансектах. На каждом 1 м^2 проводился учет особей каждого онтогенетического состояния.

Геоботанические описания были выполнены во всех сообществах, где изучалась онтогенетическая структура видов, при этом отмечали: видовой состав, общее проективное покрытие травостоя (ОПП, %), проективное покрытие вида (ПП, %), особенности субстрата, топографическое положение.

Названия видов высших растений уточнены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Онтогенетическая структура изучена у 8 видов: *S. galericulata*, *S. ikonnikovii*, *S. scordiifolia*, *S. dependens*, *S. tuvensis*, *S. mongolica*, *S. grandiflora* и *S. supina*. Исследовано 35 ценопопуляций (ЦП).

Онтогенетический спектр определяется как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976; 1988). Он высчитывался на основе учета 4–117 площадок размером 1 м² в каждой ценопопуляции.

В изученных ценопопуляциях число проанализированных особей составляло от 250 до 420. Всего учтено около 9000 особей.

В качестве интегральных характеристик онтогенетической структуры использовались следующие демографические показатели.

Индекс возрастности популяции – «дельта» (Δ) – средневзвешенное значение, где «весом» является доля растений i -го онтогенетического состояния в популяции (Уранов, 1975).

$$(1) \quad \Delta = \frac{\sum K_i \times M_i}{N},$$

где K_i – цена i -го возрастного состояния; M_i – плотность i -го состояния; N – плотность популяции.

Индекс эффективности популяции – «омега» (ω) – энергетическая нагрузка на среду, вызываемая «средним» растением (в долях от энергетической активности растений g_2 этой популяции) (Животовский, 2001).

$$(2) \quad \omega = \sum p_i \times e_i,$$

где $p_i = n_i/n$ – доля растений i -го возрастного состояния от общего числа растений в данной популяции; $e_i = 4e^{6-i}/(1+e^{6-i})^2$ – эффективность растений i -го онтогенетического состояния (Животовский, 2001).

Тип ценопопуляции определен по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (1969) и классификации «дельта–омега» Л. А. Животовского (2001). Экологическая плотность установлена, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986).

Выделение элементарных демографических единиц (ЭДЕ) основано на представлениях О. В. Смирновой и Л. Б. Заугольной (Заугольнова и др., 1993; Смирнова и др., 1993). ЭДЕ представляет собой множество особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории. Непрерывность оборота поколений обеспечивается балансом между рождаемостью и смертностью, что проявляется в формировании устойчивого онтогенетического спектра. Различают два пространственных типа элементарной демографической единицы: непрерывный – популяционные локусы, состоящие из особей близких или отличающихся онтогенетических состояний, находятся в непосредственной близости, и прерывистый – популяционные локусы, состоящие из особей одного или различных онтогенетических состояний, удалены друг от друга на расстояния, превышающие размер локуса.

Особенности прорастания эремов изучали на материале, собранном в природе. Опыт проводился в 4-кратной повторности, по 20–25 семян в каждой. Все семена подвергались холодовой стратификации (5–6°). Эремы выдерживали до полного прорастания, при неполном прорастании опыт прекращали после загнивания эремов (Майсурадзе и др., 1984).

Глава 3 Классификация жизненных форм видов рода *Scutellaria* в Сибири

Исследование 11 видов рода *Scutellaria* на территории Сибири позволило описать их жизненных форм. *S. altaica* и *S. supina* описаны нами как моноцентрический *полукустарник с ортотропными побегами* (рисунок 3.1). Полукустарниковая жизненная форма формируется в условиях достаточно увлажненных закустаренных ложбин в поясе богато-разнотравных настоящих степей (Гусева, 2014б; Cheryomushkina, Guseva, 2015).

Особи полукустарниковой жизненной формы достигают 60–70 см в высоту, диаметр кустов до 90 см. Это мощные растения, образующие куст, состоящий из мезосимподиально нарастающих составных скелетных осей и систем побегов формирования. Системы побегов формирования развивается в результате базитонного ветвления генеративных побегов. Отмирание всех побегов происходит на $\frac{3}{4}$ всей длины, при этом базальная часть с почками возобновления остается над поверхностью почвы, одревесневает и утолщается. В ходе развития особей происходит смена скелетных осей, старые составные скелетные оси отмирают до места прикрепления более молодых и в итоге сохраняются в центре в виде стволика. У особей всю жизнь сохраняется главный корень.

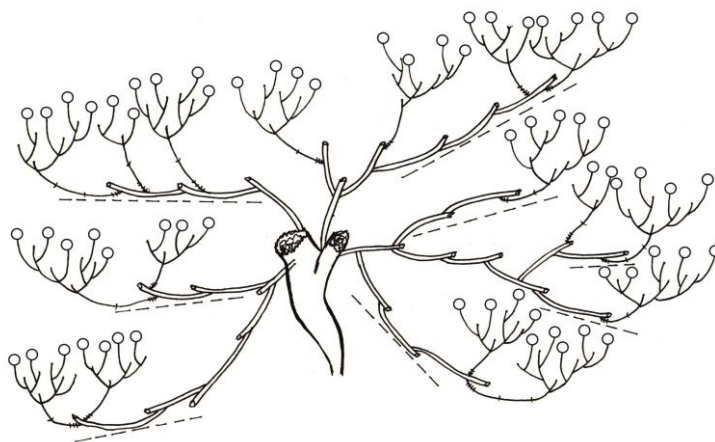


Рисунок 3.1 – Полукустарник с ортотропными побегами

Примечание – настоящая высота побегов не указана.

В петрофитных вариантах настоящих богато-разнотравных степей у особей *S. supina* формируется жизненная форма *полукустарничка с ортотропными побегами* (Cheryomushkina, Guseva, 2015). Такая же жизненная форма характерна и для особей *S. grandiflora*, она формируется в степных сообществах, на каменистых щебнистых склонах, осыпях и скалах в Западной Туве (Черемушкина, Гусева, 2017а) (рисунок 3.2). Жизненная форма *моноцентрического полукустарничка с анизотропными побегами* формируется у особей *S. tuvensis* (Гусева, 2011, Гусева, 2013г; Гусева, Черемушкина, 2017а) в условиях опустыненных степей (рисунок 3.3).

Структура особей полукустарничковой жизненной формы представлена системой одревесневших разветвленных составных скелетных осей, состоящих из базисимподиально нарастающих систем побегов формирования. Система побега формирования у разных видов образована разными типами побегов: 4 типа побегов у особей *S. tuvensis*, 2 у *S. grandiflora* и 1 у *S. supina*. Все побеги отмирают до базальной части. Скелетные оси в течение жизни постепенно отмирают и заменяются новыми, более молодыми, развивающимися из спящих почек. Длительность жизни осей у видов, обитающих в разных эколого-фитоценологических условиях, сильно варьирует – от 2–3 лет до 11. Диаметр кустов также у разных видов сильно колеблется – от 6 до 37 см. Высота у всех видов не превышает 30–35 см.

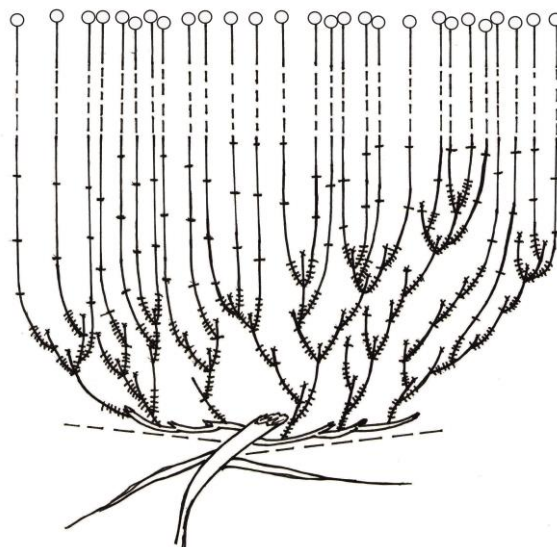


Рисунок 3.2 – Полукустарничек с ортотропными побегами

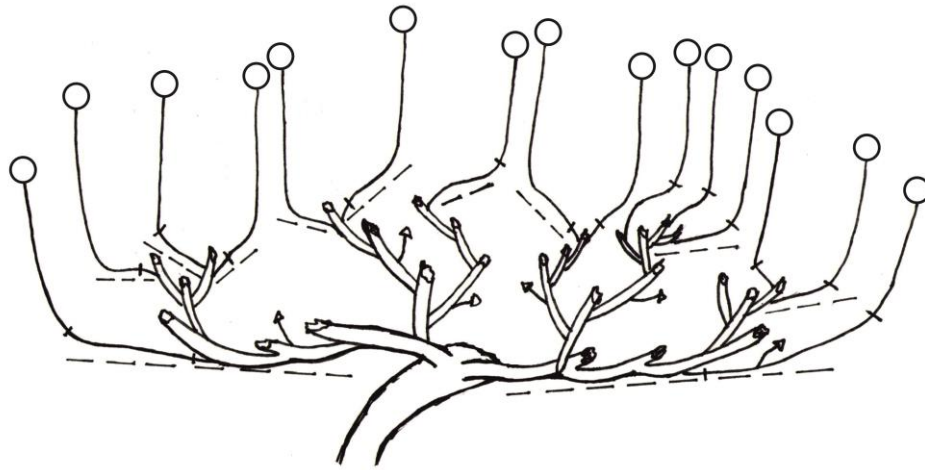


Рисунок 3.3 – Полукустарничек с анизотропными побегами

У особей *S. mongolica* в условиях луговых степей и остепненных лугов формируется неявнополицентрическая биоморфа: *полукустарничковая с ксилоризомами* (рисунок 3.4). Ксилоризомы формируются из базальных частей побегов формирования, которые за счет контрактильной деятельности главного и придаточных корней втягиваются в почву утолщаются и укореняются. При этом ежегодное возобновление происходит над поверхностью почвы. В структуре куста выделено три вида ксилоризомов, отличающиеся по времени возникновения, происхождению и типу побегов формирования, входящих в их состав. В результате перегнивания ксилоризомов и травматических повреждений на поздних этапах развития может происходить партикуляция.

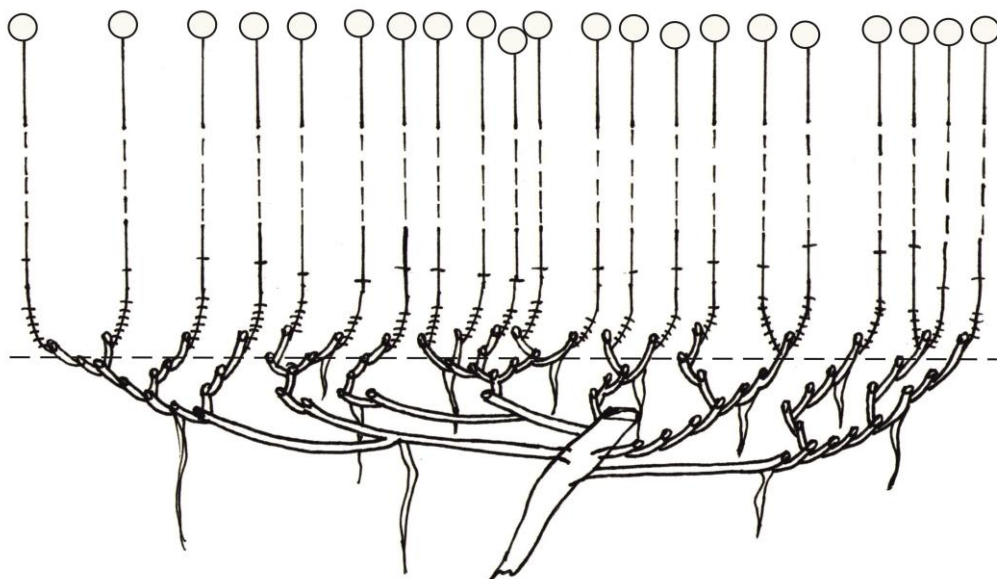


Рисунок 3.4 – Полукустарничек с ксилоризомами с ортотропными и анизотропными побегами

Стержнекорневая жизненная форма с ортотропными и анизотропными побегами развивается в условиях луговых степей у особей *S. supina* (Гусева, 2012; Cheryomushkina, Guseva, 2015), а также у особей *S. grandiflora* в северо-западной части ареала на эрозионных склонах рыхлых катафлювиальных отложений комплекса террас Чуи и Катунь (Черемушкина, Гусева, 2017а). Особи этой жизненной формы представлены кустами, состоящими из моноциклических (*S. supina*) и дициклических (*S. grandiflora*) побегов, которые развиваются как из почек возобновления, так и из спящих почек (рисунок 3.5) .

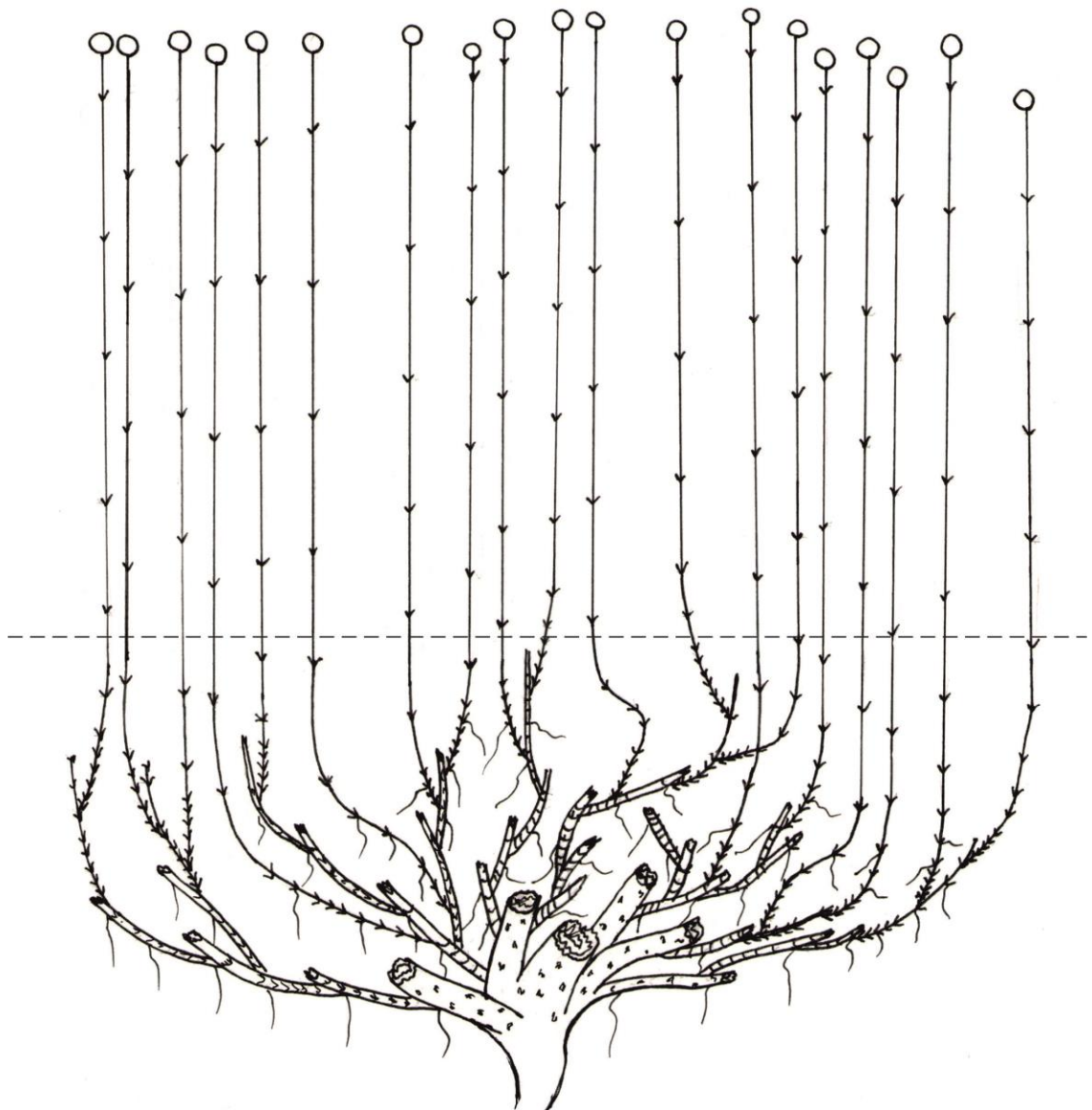
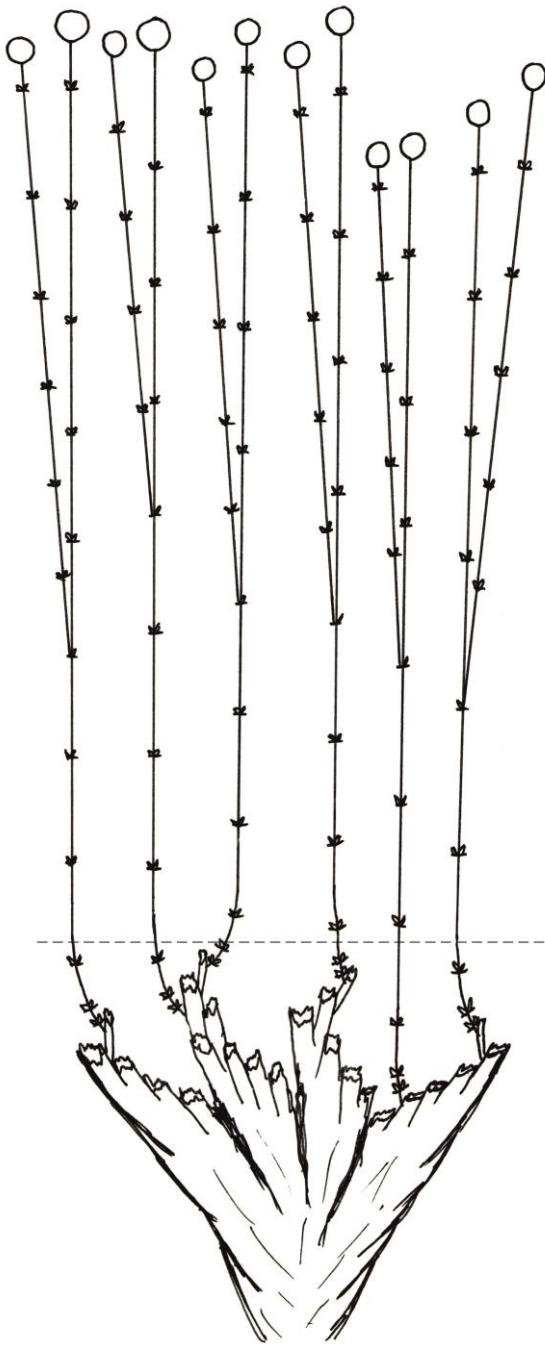


Рисунок 3.5 – Стержнекорневая жизненная форма с ортотропными и анизотропными побегами



Стержнекорневая жизненная форма с ортотропными побегами формируется у особей *S. baicalensis* в условиях степи и лесостепи. Куст состоит из моноциклических удлинненных побегов с укороченной базальной частью. Из базальных частей побегов формируется каудекс с запасом спящих почек, которые реализуются в течение всей жизни растения. В сенильном состоянии возможна старческая партикуляция (рисунок 3.6).

Рисунок 3.6 – Стержнекорневая каудексовая жизненная форма с ортотропными побегами

Длиннокорневищно-стержнекорневая жизненная форма формируется у особей *S. supina* в условиях остепненных лугов (Черемушкина, Гусева, 2013; Cheryomushkina, Guseva, 2015). Особи такой явнополицентрической биоморфы представлены куртиной, которая состоит из

первичного и парциальных кустов (рисунок 3.7). Формирование куртины происходит за счет образования дициклических длинокорневищноудлинненных побегов и их дальнейшего ветвления. Первичный и парциальные кусты образованы моноциклическими удлиннными побегами. В результате партикуляции происходит вегетативное размножение, отделившиеся раметы находятся на разных стадиях развития.

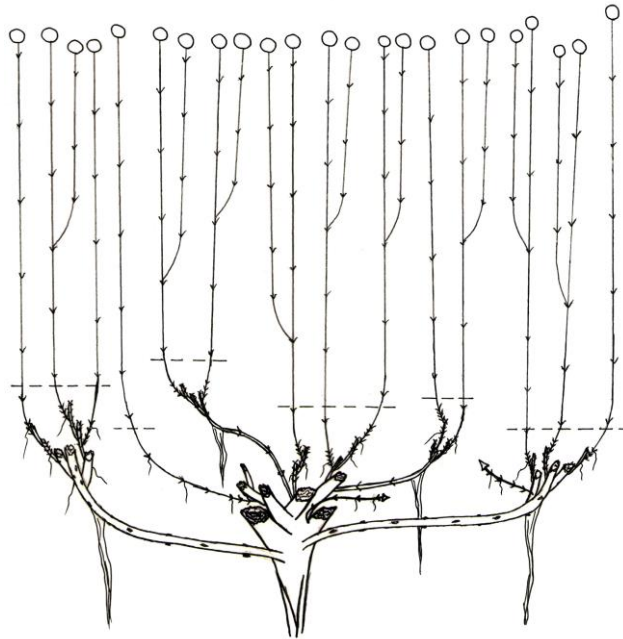


Рисунок 3.7 – Длиннокорневищно-стержнекорневая жизненная форма с ортотропными и анизотропными побегами

Длиннокорневищная жизненная форма формируется у особей *S. galericulata*, *S. ikonnikovii*, *S. dependens* и *S. hastifolia* в условиях сильного увлажнения: на сырых заболоченных лугах, по кочкам на осоковых болотах, в сырых лесах и по берегам рек и ручьев. Особи у разных видов могут быть представлены: системой парциальных побегов, многопобеговыми партикулами с диффузным подземным ветвлением, однопобеговыми партикулами с диффузным подземным ветвлением и разветвленными партикулами. Формирование корневищ происходит у видов по-разному (рисунок 3.8). У *S. galericulata* симподиально нарастающее корневище состоит из плагиотропных первых годичных приростов дициклических побегов. У особей *S. ikonnikovii* и *S. dependens* корневище нарастает за счет ежегодного развития новых моноциклических гипогеегенных побегов. Длительность жизни корневища у всех видов невелика, оно постоянно отмирает с проксимального конца и партикулирует. В результате партикуляции формируются отдельные парциальные образования, существующие от 1 года у *S. dependens* до 2–3-х, реже 4-х лет у *S. ikonnikovii*. В связи с этим по системе Г.Н. Высоцкого (1915) особи *S. galericulata*, *S. ikonnikovii* и *S. hastifolia* можно отнести к вегетативным малолетникам, а *S. dependens* – к вегетативным однолетникам.

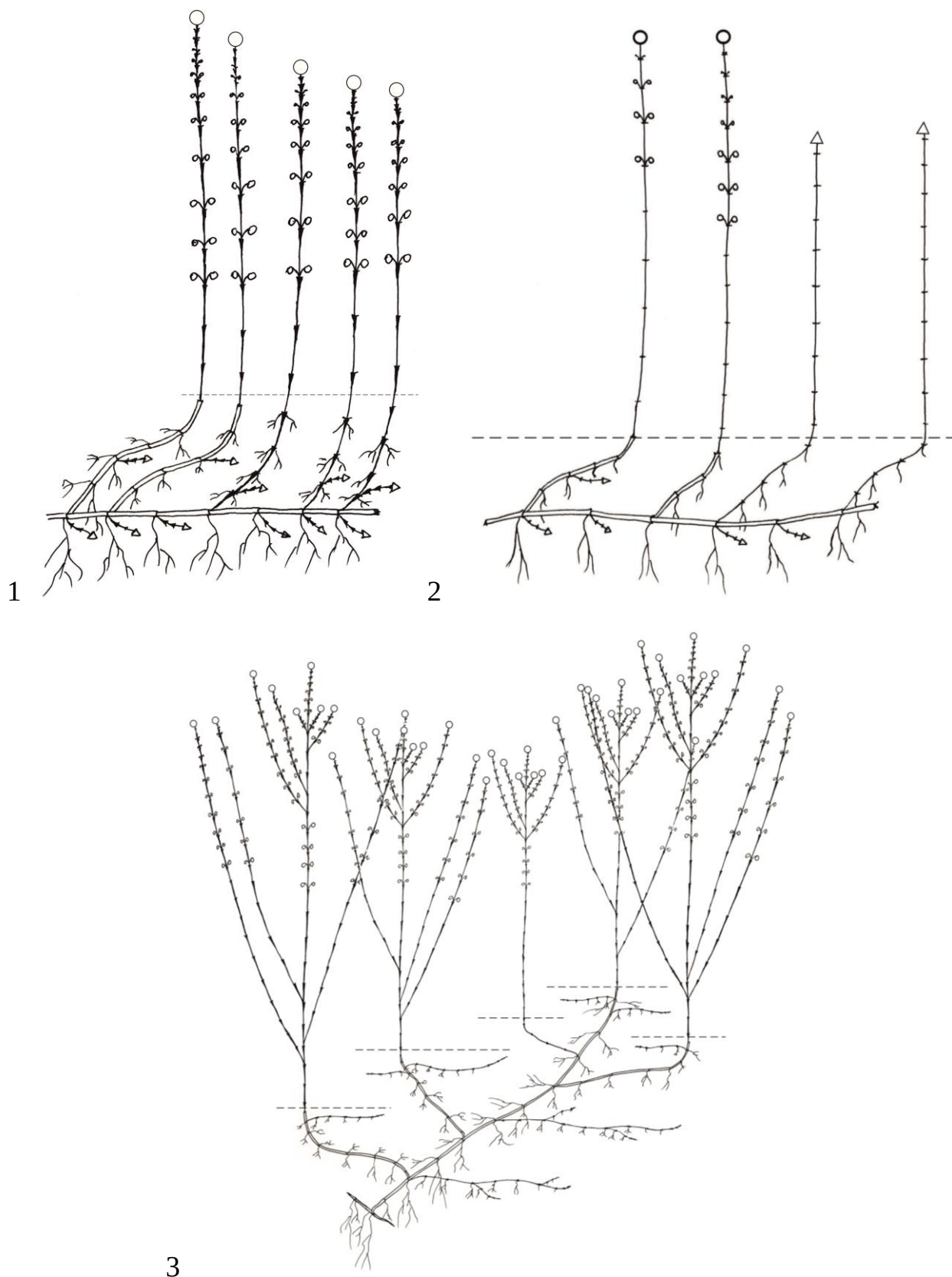


Рисунок 3.8 – Длиннокорневищная жизненная форма: 1 – с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами (*S. dependens*), 2 – с анизотропными и плагиотропными побегами (*S. ikonnikovii*) и 3 – анизотропными побегами (*S. galericulata*).

Столonoобразующая жизненная форма формируется у особей *S. scordiifolia* в условиях степных и лугово-степных сообществах на протяжении всего ареала (рисунок 3.9). У особей *S. galericulata* такая жизненная форма формируется в луговых группировках на крутых глинистых склонах рек, которые подвержены обвалам и затоплениям. Особи у видов представлены: парциальным дициклическим побегом с диффузным подземным ветвлением (*S. scordiifolia*) и системой из моно- и дициклических парциальных побегов (*S. galericulata*). Ежегодно особи полностью отмирают, возобновление происходит за счет образования новых клубневидных столонов, которые формируются на материнском stolone. По классификации Г.Н. Высоцкого (1915) особи *S. galericulata* и *S. scordiifolia* относятся к вегетативным однолетникам.

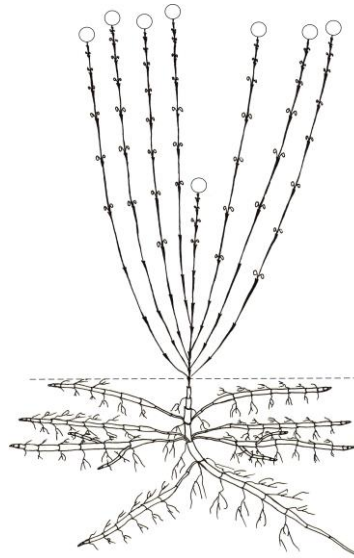


Рисунок 3.9 – Столonoобразующая жизненная форма с анизотропными побегами

Использование современных представлений о многообразии жизненных формах растений в разных областях науки требует построения их классификации. Попыток создания классификации жизненных форм видов рода *Scutellaria* ранее не предпринималось. На основании изучения 11 видов рода в природе и анализа гербарных образцов нами предложена система жизненных форм видов рода *Scutellaria* в Сибири, она включает полудревесные и травянистые жизненные формы (Гусева, Черемушкина, 2017б). Ведущими признаками при составлении системы были выбраны следующие: наличие одревесневших многолетних

надземных осей, характер их нарастания и отмирания; длительность жизни особей; особенности пространственной структуры особей; особенности укоренения скелетных осей; характер строения подземной сферы; тип моноподиального побега.

Отдел 1. Полудревесные

Тип 1.1 Полукустарники

Класс 1.1.1 Моноцентрические

Группа 1.1.1.1. Прямостоячие

подгруппа а) с ортотропными побегами (*S. supina*, *S. altaica*)

Тип 1.2 Полукустарнички

Класс 1.2.1 Моноцентрические

Группа 1.2.1.1. Прямостоячие

подгруппа а) с ортотропными побегами (*S. grandiflora*, *S. supina*)

подгруппа б) с анизотропными побегами (*S. tuvensis*)

Класс 1.2.2. Неявнополицентрические

Группа 1.2.2.1. Стелющиеся с ксилоризомами

подгруппа а) с ортотропными и анизотропными побегами (*S. mongolica*)

Отдел 2. Наземные травы

Тип 2.1 Поликарпические травы

Класс 2.1.1. Моноцентрические

Группа 2.1.1.1. Стержнекорневые

подгруппа а) с ортотропными побегами (*S. baicalensis*)

подгруппа б) с ортотропными и анизотропными побегами (*S. grandiflora*, *S. supina*)

Класс 2.1.2. Явнополицентрические

Группа 2.1.2.1. Длиннокорневищно-стержнекорневые

подгруппа а) с ортотропными и анизотропными побегами (*S. supina*)

Группа 2.1.2.2. Длиннокорневищные

подгруппа а) с анизотропными побегами (*S. galericulata* и *S. hastifolia*)

подгруппа б) с анизотропными и плагиотропными побегами (*S. ikonnikovii*)

подгруппа в) с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами (*S. dependens*)

Группа 2.1.2.3. Столонообразующие

подгруппа а) с анизотропными побегами (*S. scordiifolia*, *S. galericulata*)

Анализ распределения жизненных форм показал, что среди видов, произрастающих в Сибири, встречаются 4 полудревесных и 7 травянистых жизненные формы.

Распределение жизненных форм по секциям внутри рода выглядит следующим образом. Виды секции *Scutellaria* (*S. galericulata*, *S. hastifolia*, *S. scordiifolia* и *S. dependens* и *S. ikonnikovii*) формируют только травянистую жизненную форму. Единственный представитель секции *Stachymacris* в Сибири *S. baicalensis* формирует также только травянистую жизненную форму. Виды секции *Lupulinaria* (*S. tuvensis*, *S. altaica*, *S. grandiflora*, *S. mongolica*, и *S. supina*) в основном представлены полудревесными жизненными формами.

У трех видов, произрастающих на территории Сибири, выявлена лабильность жизненной формы в разных эколого-фитоценологических условиях. У особей *S. galericulata* формируется 2 травянистые жизненные формы (длиннокорневищная и столонообразующая), у особей *S. grandiflora*: травянистая (стержнекорневая) и полудревесная (полукустарничковая), а у особей *S. supina* развиваются 4 жизненные формы: полудревесные – полукустарник и полукустарничек, травянистые – стержнекорневая и длиннокорневищно-стержнекорневая.

Большинство видов способны к вегетативному размножению. Среди них есть моноцентрические (стержнекорневые с ортотропными побегами), неявнополицентрические (полукустарнички с ксилоризомами) и явнополицентрические биоморфы. У моноцентрических биоморф происходит неспециализированное вегетативное размножение – старческая партикуляция. Для неявно- и явнополицентрических травянистых биоморф характерно специализированное вегетативное размножение с помощью ксилоризомов (*S. mongolica*), длинных корневищ (*S. supina*, *S. galericulata*, *S. ikonnikovii*, *S. dependens* и *S. hastifolia*) и столонов (*S. scordiifolia* и *S. galericulata*).

Глава 4 **Онторморфогенез видов рода *Scutellaria* разных жизненных форм**

Выявление механизмов адаптаций, обеспечивающих длительное сохранение видов в природе, основано на изучении особенностей становления жизненной формы в онтогенезе. Биоморфология рода *Scutellaria* в Сибири изучена слабо (Юзепчук, 1954; Банаева, 1994; Зуев, 1997; Нухимовский, 2002; Недосекана, Агафонов, 2006; Небайкина, 2011; Шабалкина, Рязанова, 2017), в литературе имеются сведения о жизненных формах 7 видов: *S. altaica*, *S. altaica*, *S. supina*, *S. galericulata*, *S. baicalensis*, *S. ikonnikovii* и *S. dependens*. В настоящей главе представлен онтоморфогенез видов рода, произрастающих в Сибири, материал сгруппирован по жизненным формам.

4.1 Моноцентрический полукустарник с ортотропными побегами

Полукустарниковая жизненная форма формируется у особей *S. altaica* в верхней границе леса и у особей *S. supina* в условиях достаточно увлажненных закустаренных ложбин в сообществах богато-разнотравных настоящих степей. Онторморфогенез изучен у особей *S. supina* (рисунок 4.1, таблица 4.1) онтоморфогенез *S. altaica*, судя по гербарию и немногочисленным сборам, протекает так же. В ходе развития особи проходят 4 фазы морфогенеза: первичный побег (p-j) – главная ось (im) – первичный куст (v) – рыхлый куст (g1–ss) (Гусева, 2014б; Cheryomushkina, Guseva, 2015).

В первый год жизни особи существуют в фазе первичного побега. **Проростки** – однопобеговые растения с первичным розеточным побегом и главным корнем. Розеточный побег несёт пару семядольных листьев и одну-две пары настоящих зеленных листьев. Семядольные листья округлые с хорошо выраженной срединной жилкой. Зеленые листья шириной 0,3 см, длиной 0,2 см со слегка городчатым краем. На корне развиваются мелкие боковые корни.

В этот же год особи переходят в **ювенильное состояние**. Формируется удлинённый побег 3–5 см высотой, состоящий из 2 коротких и 6–11 удлинённых

метамеров. Главный корень ветвится, образуя боковые корни II–III порядка. К концу вегетационного сезона главный побег полегает и частично отмирает, сохраняется участок, состоящий из 5–8 метамеров.

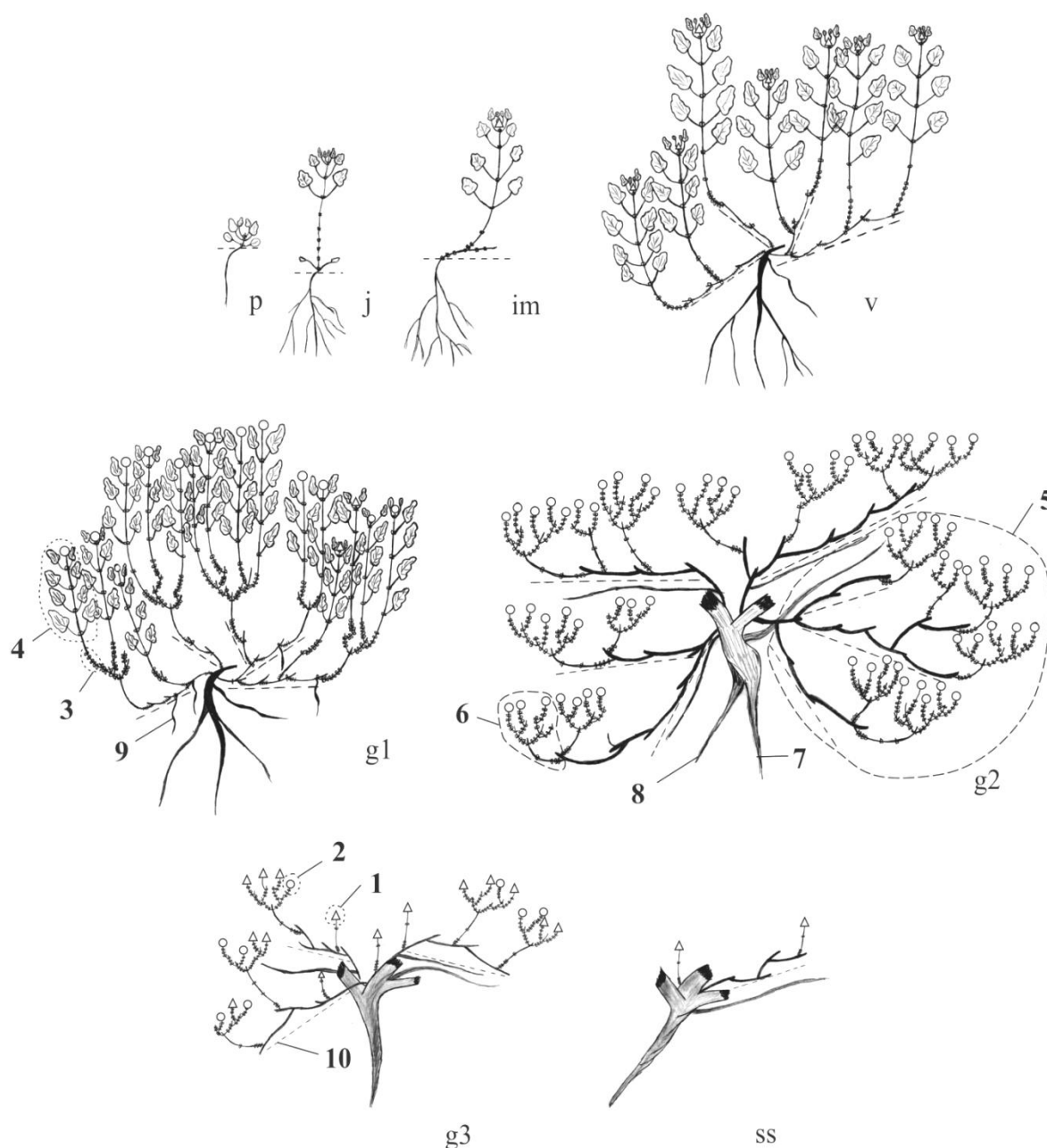


Рисунок 4.1 – Онтоморфогенез особей *Scutellaria supina* полукустарниковой жизненной формы

Условные обозначения – онтогенетические состояния – р – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное. 1 – вегетативный побег, 2 – генеративный побег, 3 – базальный участок побега, состоящий из укороченных метамеров с чешуевидными листьями, 4 – удлиненная часть побега со срединными листьями, 5 – разветвленная составная скелетная ось, 6 – система побега формирования, 7 – главный корень, 8 – боковой корень, 9 – придаточный корень, 10 – уровень почвы.

На второй год моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное, особи переходят в **имматурное состояние**. Одна из почек 4–5 метамера прошлогодного годичного прироста трогается в рост, развивается удлинённый моноциклический побег. Остальные почки остаются спящими. Побег состоит из двух укороченных метамеров с низовыми листьями (на первом метамере развиваются 2 чешуевидных листа, на втором – с недоразвитой листовой пластинкой) и 4–5 удлинённых метамеров с настоящими зелеными листьями. В конце года побег отмирает до первого удлинённого метамера. Главный корень увеличивается до 11 см. Таким образом, главная ось растения представлена 2 симподиально сочленёнными годичными приростами, несущими почки. В дальнейшем удлинение оси прекращается, происходит её утолщение.

На 3 год жизни с началом развития из спящей почки в пазухах семядольных листьев побега формирования особи переходят в **виргинильное состояние**. Моноциклический удлинённый побег состоит из 4–8 укороченных метамеров с низовыми листьями и 4–7 удлинённых метамеров со срединными листьями. В конце года большая часть побега отмирает, его базальная часть утолщается, состоит из укороченных и 1–2 нижних удлинённых метамеров и становится первым приростом скелетной оси. Зона возобновления побега формирования состоит из последнего укороченного или первого удлинённого метамеров. Почки в пазухах остальных метамеров становятся спящими. На следующий вегетационный сезон развёртывание нового удлинённого побега происходит из почки возобновления. При таком базисимподиальном нарастании начинает формироваться симподиально нарастающая составная скелетная ось (ССО), состоящая из базальных частей побегов формирования, которые могут ветвиться в зоне возобновления. Оси *n*-порядка также нарастают базисимподиально. В этом состоянии из спящих почек, располагающихся на остатках первичного побега, может развиваться ещё 2–3 побега формирования, дающие начало новым разветвлённым ССО. Первичный куст достигает 18 см высоты и 4–7 см диаметра. ССО принимают плагиотропное положение, одревесневают, на соприкасающихся с почвой местах развиваются редкие тонкие придаточные корни, которые имеют

горизонтальное направление роста. Почки возобновления находятся над поверхностью почвы. Главный и 3–4 боковых корня утолщаются, боковые корни ветвятся. В виргинильном состоянии особи могут находиться до 8 лет.

В **молодом генеративном состоянии** куст растения состоит из 2–3 разветвленных ССО и 5–6 систем побегов формирования (СПФ). СПФ развивается за счет базитонного ветвления генеративных побегов. Формирование СПФ происходит следующим образом: развиваются генеративные побеги формирования, у которых зоной возобновления являются первый удлиненный метамер (рисунок 4.2). Ветвление в этой зоне приводит к формированию побегов ветвления с зоной возобновления в базальной части (укороченные метамеры). У побегов ветвления следующих порядков зона возобновления также в базальной части. Формирование СПФ происходит в течение 4–5 (8) лет. В первые годы из силлептических и пролептических почек развиваются эфемерные побеги, которые отмирают полностью, и побеги ветвления, у которых сохраняется базальная часть. В дальнейшем базальные части всех побегов ветвления СПФ (3–5 порядков ветвления) утолщаются, срастаются и становятся участком составной скелетной оси. Через 4–5 лет один из побегов ветвления любого порядка становится побегом формирования, его зона возобновления смещается вверх по оси побега, и за счет мезосимподиального нарастания побегов формирования происходит удлинение составной скелетной оси. В случае если два побега ветвления становятся побегами формирования, то происходит ветвление ССО. Составные части принимают плагиотропное положение, происходит разрастание куста. Таким образом, в молодом генеративном состоянии ССО продолжают увеличиваться в длину за счет мезосимподиального нарастания, а образование СПФ происходит в результате базитонного ветвления генеративных побегов. На каждой системе развивается 2–5 вегетативных и генеративных побегов. Побеги состоят из 6–13 укороченных метамеров с низовыми листьями и 6–8 удлиненных метамеров со срединными листьями. На генеративном побеге формируется соцветие: открытая фрондозная кисть. Корневая система смешанная. Главный корень сохраняется, продолжают развиваться 1–2 боковых корня, придаточный корень, отходящий от

центральной части куста, принимает горизонтальное направление роста. На соприкасающихся с поверхностью почвы ССО также развиваются тонкие придаточные корни.

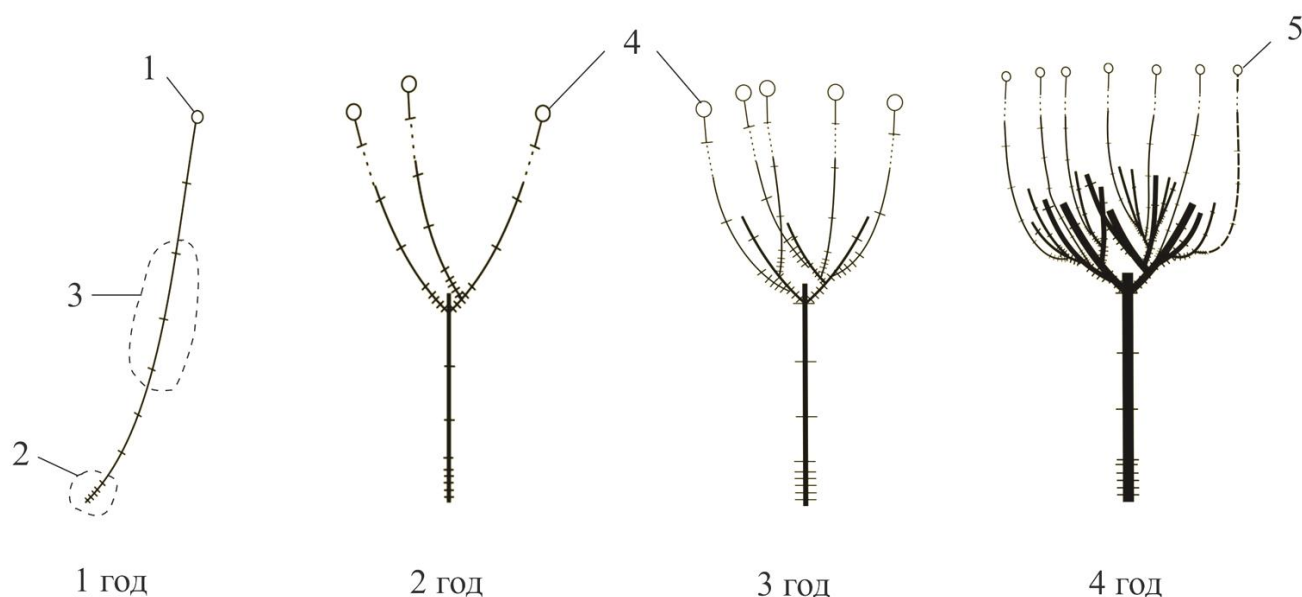


Рисунок 4.2 – Развитие системы побега формирования у особей средневозрастного генеративного состояния *Scutellaria supina* полукустарниковой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – побег формирования n -порядка, 2 – короткометамерный участок побега с почками, 3 – длиннометамерный участок с почками, 4 – побеги ветвления, 5 – побег формирования $n+1$ -го порядка.

Особи в **средневозрастном генеративном состоянии** представлены кустом высотой до 60–70 см и 90 см в диаметре, в кусте насчитывается до 257 побегов. Куст состоит из 4–5 отходящих от основания куста ССО, ветвящихся до V порядка, и 15–35 СПФ. Оси продолжают нарастать за счет мезосимподиального нарастания. В зависимости от пространственного расположения побегов формирования в кусте, зона возобновления меняется. В центре куста зоной возобновления на побегах является последний укороченный или первый удлиненный метамер. У побегов, развивающихся из спящих почек в центральной части особи, образующих периферию куста, зона возобновления смещается на 3–4 удлиненный метамер. Вся базальная часть до зоны возобновления сохраняется и входит в состав ССО. В целом, зона возобновления на побегах находится на высоте 8–10 см от поверхности субстрата. Возраст осей в средневозрастном

генеративном состоянии достигает от 16 до 20 лет. Отмирание старых осей происходит до места прикрепления более молодой скелетной оси, образовавшейся в течение жизни материнской оси. Постепенно скелетные оси могут отмирать до базальной части куста и сохраняться в виде стволика. СПФ, как правило, состоит из 5–8 генеративных побегов, на них из силлептических почек развиваются как генеративные, так и вегетативные удлинённые побеги обогащения, которые отмирают в конце года вместе с частью генеративного побега. Подземная сфера представлена смешанной корневой системой, состоящей из главного корня, одного или двух боковых и придаточных корней. Придаточные корни утолщаются, отходят от места развития горизонтально. Возраст средневозрастных генеративных особей достигает 36 лет.

В старом генеративном состоянии особи продолжают существовать в виде рыхлого куста, состоящего из скелетных осей и СПФ. В центре куста сохраняются базальные части ССО: 1–2 старых и 2–3 более молодых. СПФ развиваются в основном по периферии куста. В центре и на скелетных осях из спящих почек развиваются удлинённые побеги дополнения, которые в конце года полностью отмирают. В СПФ уменьшается число побегов до 3. Все оси сохраняют связь с главным корнем, партикуляции не происходит. На перекрученных ССО отслаиваются покровные ткани.

В субсенильное состояние, как правило, переходят не все особи, большинство отмирают в старом генеративном состоянии. Куст состоит из остатков базальных частей скелетных осей и развивающихся из спящих почек 1–2 удлинённых побегов дополнения. Связь с главным корнем сохраняется до конца жизни особей.

Продолжительность онтогенеза не менее 50–55 лет.

Таким образом, онтогенез особей простой, неполный. Изученные нами экземпляры достигали высоты до 60–70 см, диаметр кустов до 90 см. Это мощные растения, образующие куст, состоящий из составных скелетных осей и систем побегов формирования. Нарастание осей мезосимподиальное.

Таблица 4.1 – Биометрические показатели особей *Scutellaria supina* полукустарниковой жизненной формы

Параметр	Онтогенетическое состояние						
	j	im	v	g1	g2	g3	ss
Число вег. побегов, шт	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{7,04 \pm 0,17}{6 - 8}$	$\frac{11,88 \pm 1,69}{1 - 20}$	$\frac{15,68 \pm 1,05}{8 - 21}$	$\frac{4,48 \pm 0,30}{3 - 6}$	$\frac{1,52 \pm 0,10}{1 - 2}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{4,04 \pm 0,20}{3 - 5}$	$\frac{11,44 \pm 0,31}{10 - 13}$	$\frac{9,6 \pm 0,91}{5,5 - 8}$	$\frac{25,56 \pm 0,48}{22 - 29}$	$\frac{31,2 \pm 0,61}{23 - 35}$	$\frac{31,36 \pm 0,59}{27 - 35}$	$\frac{5,6 \pm 0,34}{3 - 8}$
Число ген. побегов, шт	–	–	–	$\frac{7,52 \pm 0,55}{4 - 10}$	$\frac{139,6 \pm 12,87}{61 - 236}$	$\frac{15,48 \pm 0,70}{12 - 19}$	–
Высота ген. побегов, см	–	–	–	$\frac{32,12 \pm 0,46}{29 - 36}$	$\frac{41,16 \pm 0,51}{36 - 45}$	$\frac{36,6 \pm 0,52}{33 - 40}$	–
Число СПФ, шт	–	–	–	$\frac{5,52 \pm 0,10}{5 - 6}$	$\frac{25,4 \pm 2,04}{15 - 35}$	$\frac{4,04 \pm 0,20}{3 - 5}$	–
Число ССО, шт	–	–	–	$\frac{2,52 \pm 0,10}{2 - 3}$	$\frac{4,52 \pm 0,10}{4 - 5}$	$\frac{3,96 \pm 0,20}{3 - 5}$	–
Длительность жизни ССО, лет	–	–	–	–	$\frac{17,92 \pm 0,41}{16 - 20}$	–	–
Диаметр куста, см	–	–	–	–	$\frac{64,12 \pm 2,87}{39 - 90}$	–	–

Примечание – онтогенетические состояния особи: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное. Над чертой – среднее значение $\pm$ ошибка среднего; под чертой – минимальное значение – максимальное значение. Прочерк означает отсутствие данных.

Построение системы побегов формирования, которая является основной структурной единицей особей во взрослом состоянии происходит за счет базитонного ветвления генеративных побегов. Отмирание всех побегов происходит на $\frac{3}{4}$ всей длины, при этом базальная часть с почками возобновления остается над поверхностью почвы, одревесневает и утолщается. В онтогенезе происходит смена скелетных осей, старые составные скелетные оси отмирают до места прикрепления более молодых и в итоге сохраняются в центре в виде стволика. Особи всю жизнь сохраняют связь с главным корнем, старческая партикуляция отсутствует. В основном особи отмирают в старом генеративном состоянии.

4.2 Моноцентрический полукустарничек с ортотропными побегами

Полукустарничковая жизненная форма формируется у особей *S. grandiflora* в условиях петрофитных вариантов мелкодерновинных степей и у особей *S. supina* в петрофитных вариантах настоящих богаторазнотравных степей. В ходе развития особи *S. supina* проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p–j) – главная ось (im) – первичный куст (v–ss), а особи *S. grandiflora*: первичный побег (p–j) – разветвленный первичный побег (im) – первичный куст (v–ss).

Онторморфогенез *S. supina*.

Проросток представлен первичным розеточным побегом с парой семядольных и 1–2 парами настоящих зеленных листьев. Главный корень в длину достигает 1,5–2 см (Cheryomushkina, Guseva, 2015) (рисунок 4.3, таблица 4.2).

В **ювенильное состояние** особи переходят в этот же год, формируется удлиненный побег. Осенью большая часть удлиненного побега отмирает. Сохраняется его базальная часть из 2 укороченных и 2 удлиненных метамеров, несущих пазушные почки выше субстрата. Реже первичный побег полегает, в этом случае возможно образование 1–2 тонких придаточных корней. На 2 год верхушечная почка трогается в рост, формируя новый годичный удлиненный

побег. Таким образом, длительность ювенильного состояния 1–2 года.

После отмирания большей части первичного побега, особи переходят в **имматурное состояние** и продолжают нарастать базисимподиально. Ежегодно образуется один удлинённый анизотропный побег. Первый замещающий побег развивается из почки семядольного узла или первого удлинённого метамера, последующие – из почки первого или второго удлинённого метамера, остальные нижележащие почки становятся спящими. Формируется главная составная скелетная ось (ССО), состоящая из базальных частей побегов разных порядков. Она одревесневает, занимает горизонтальное положение, но годичные приросты, как правило, не укореняются. Её длина не превышает 3 см. Главный корень утолщается в базальной части и ветвится по всей длине до боковых корней II порядка. В имматурном состоянии особи находятся 2–3 года.

В **виргинильное состояние** особи переходят на 4–5 год. Формируется куст. Из зимующих почек последнего годичного прироста разворачиваются моноциклические ортотропные побеги ветвления, что приводит к образованию сначала главной разветвленной составной скелетной оси, затем к формированию боковой составной скелетной оси. Боковые оси также нарастают базисимподиально. В этом состоянии трогаются в рост спящие почки, расположенные в семядольном узле и (или) на первом годичном приросте. Из них образуются побеги формирования, на основе которых формируются новые ССО $n+1$ порядка. В виргинильном состоянии особи представлены первичным кустом высотой до 18 см, формируется 3–4 разновозрастных ССО, состоящих из 2–4 составных частей. Главный корень и 3–4 боковых корня утолщаются. В виргинильном состоянии особи могут находиться до 8 лет.

В **молодое генеративное состояние** особи переходят с началом цветения побегов возобновления, развивающихся на главной оси. Длительность жизни симподиальной системы главной оси не превышает 7–9 лет. Ось отмирает до первого годичного прироста, несущего спящие почки и ССО $n+1$ порядка. Годичный прирост и базальная часть главного корня утолщаются до 0,5 см. Спящие почки ветвятся.

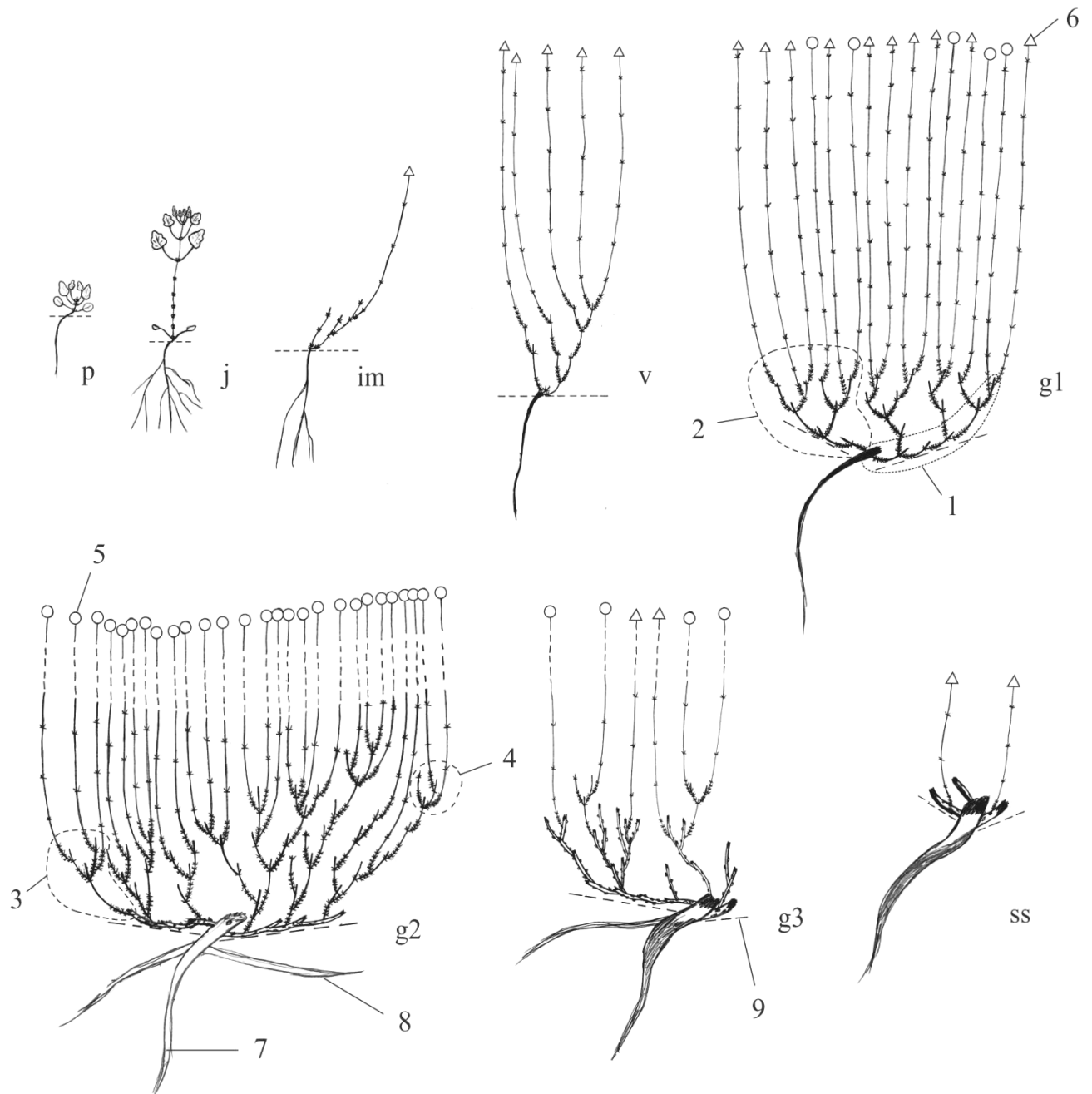


Рисунок 4.3 – Онтоморфогенез особей *Scutellaria supina* полукустарничковой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – система главной оси, 2 – разветвленная составная скелетная ось, 3 – система побега формирования, 4 – аэроксильный парциальный куст, 5 – генеративный побег, 6 – вегетативный побег, 7 – главный корень, 8 – боковой корень, 9 – уровень почвы.

В молодом генеративном состоянии особи находятся недолго, от 2 до 3 лет, довольно быстро все побеги в кусте зацветают, и особи переходят в **средневозрастное генеративное состояние**. В этом состоянии особи представлены кустом, состоящим из разновозрастных ССО, нарастающих

базисимподиально. Основной структурной единицей куста является система побега формирования (СПФ) (рисунок 4.4). В первый год развития побег состоит из 4–5 коротких и 7–9 длинных метамеров. В конце вегетационного периода он отмирает до 1–2 нижних длинных метамеров. Базальная часть побега становится многолетней и принимает участие в построении скелетной оси. Дальнейшее развитие побега формирования идет за счет почек, расположенных в пазухе нижнего удлинённого метамера. Возникающие моноциклические пролептические генеративные побеги имеют зону возобновления, включающую только укороченные метамеры и расположенную выше поверхности субстрата на высоте 3–4 см. Раскрытие пазушных почек приводит к образованию аэроксильного парциального куста, состоящего из 2–5 ортотропных монокарпических моноциклических побегов 3-го–4-го порядков ветвления (базитонное ветвление), ежегодно отмирающих до базальной части с сохранением нереализованных почек. На 3–4 год один из побегов ветвления функционально становится побегом формирования, на его основе будет развиваться новая СПФ. Одновременно с этим происходит образование нового ПФ из спящей почки верхнего укороченного метамера первого годичного прироста СПФ, который приводит к разветвлению ССО. Всего в первичном кусте развивается 8–20 близко расположенных аэроксильных парциальных кустов. Генеративные побеги высотой до 27–35 см заканчиваются соцветием – открытой фрондозно-фрондулезной кистью. Возможно образование паракладиев.

Скелетные оси состоят из 2–4 многолетних приростов побегов формирования разных порядков, их длительность жизни может достигать 11 лет. Оси разрастаются до 3–6 мм в диаметре, занимают восходящее положение, несут большое число ветвящихся спящих почек, из которых разворачиваются новые ортотропные побеги формирования. Корневая система состоит из утолщенного до 1 см главного корня и нескольких хорошо развитых боковых корней в его базальной части. Наблюдается растрескивание покровных тканей. Иногда в базальной части осей могут формироваться 1–2 придаточных корни. Продолжительность зрелого генеративного состояния до 10–12 лет.

Отмирание скелетных осей с апикального конца в **старом генеративном состоянии** приводит к постепенному сокращению резерва спящих почек и развитию слабо ветвящихся побегов формирования и побегов дополнения. Большая часть побегов вегетативная. Куст часто принимает неправильную форму вследствие однобокого отмирания осей. Ткани главного корня начинают разрушаться.

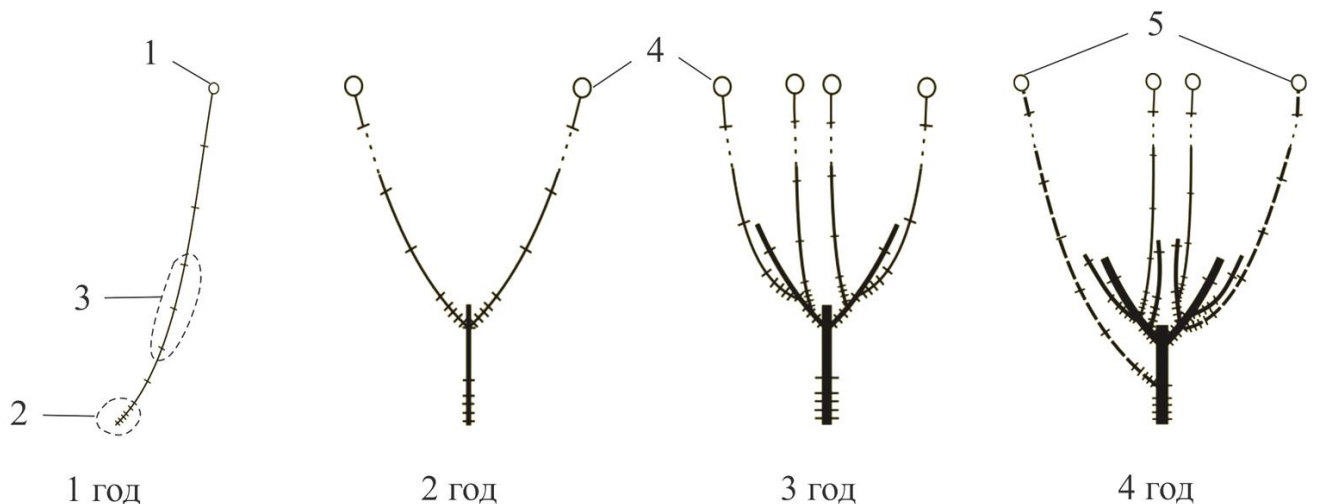


Рисунок 4.4 – Развитие системы побега формирования у особей *Scutellaria supina* полукустарничковой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – побег формирования n -порядка, 2 – короткометамерный участок побега с почками, 3 – длиннометамерный участок с почками, 4 – побеги ветвления, 5 – побег формирования $n+1$ -го порядка.

В **субсенильном состоянии** процесс отмирания усиливается, жизнеспособные почки сохраняются только на разросшемся первом или втором годичном приросте скелетных осей. Из них разворачиваются вегетативные побеги до 4–5 см высотой. Исчерпав резерв почек, особи быстро отмирают.

Общая продолжительность онтогенеза в петрофитных вариантах настоящих степей может достигать 30 лет.

Онторморфогенез особей полукустарничковой биоморфы в азиатской части ареала отличается от онтогенеза особей, описанного на меловых обнажениях Среднерусской возвышенности Т. В. Недосекиной и В. А. Агафоновым (2006).

Таблица 4.2 – Биометрические показатели особей *Scutellaria supina* полукустарничковой жизненной формы

Параметр	Онтогенетическое состояние				
	j	im	v	g1	g2
Число вег. побегов, шт	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{6,27 \pm 0,44}{4 - 12}$	$\frac{4,71 \pm 0,24}{3 - 7}$	$\frac{4,28 \pm 1,19}{2 - 6}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{4,55 \pm 0,23}{3 - 8}$	$\frac{3,69 \pm 0,26}{2 - 5,5}$	$\frac{13 \pm 0,36}{11 - 17}$	$\frac{19,29 \pm 0,31}{15 - 21}$	$\frac{13,58 \pm 0,36}{7,5 - 16}$
Число ген. побегов, шт	–	–	–	$\frac{9,18 \pm 0,36}{5 - 12}$	$\frac{30,32 \pm 1,63}{16 - 48}$
Высота ген. побегов, см	–	–	–	$\frac{21,71 \pm 0,24}{20 - 24}$	$\frac{25,76 \pm 1,19}{20 - 35}$
Число ССО, шт	–	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{3,45 \pm 0,10}{3 - 4}$	$\frac{3,71 \pm 0,09}{3 - 4}$	–
Возраст ССО, лет	–	–	–	$\frac{8,06 \pm 0,18}{7 - 9}$	$\frac{8,92 \pm 0,54}{5 - 19}$
Толщина ССО, см	–	–	–	$\frac{0,41 \pm 0,02}{0,3 - 0,5}$	–
Число парциальных кустов, шт	–	–	–	–	$\frac{12,96 \pm 0,63}{8 - 20}$
Диаметр куста, см	–	–	–	–	$\frac{64,12 \pm 2,87}{39 - 90}$

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

Так, у изученных нами особей длительность прегенеративного периода больше на 3–4 года. Ветвление особи наступает позже, вначале за счет ежегодного образования одного удлиненного побега формируется фаза главной оси. Фаза рыхлого куста, которая формируется на меловых обнажениях, отсутствует, так как ССО имеют восходящее направление роста. Кроме того, в изученных нами местообитаниях особи не партикулируют. Главный корень сохраняется до конца онтогенеза.

Онторморфогенез *S. grandiflora*.

Развитие особей *S. grandiflora* отличается от развития особей *S. supina* уже в ювенильном состоянии.

Проростки также представлены первичным побегом с парой овальных семядольных и парой настоящих зеленых листьев длиной 0,1 см, шириной 0,1 см, с зубчато надрезанной по верхнему краю пластинкой. Хорошо выражен гипокотиль от 0,6 до 1 см длиной. Главный корень светло-коричневого цвета длиной до 2–3 см (Черёмушкина, Гусева, 2017а).

В ювенильное состояние особи переходят в тот же год, побег ортотропный высотой 1–1,5 см, состоит из 3–5 метамеров длиной 0,1–0,2 см, в пазухе каждого листа закладываются почки. В конце вегетационного периода верхушечная почка открыта, побег перезимовывает среди камней. Корень удлиняется до 5–6 см, на нем развиваются эфемерные боковые корни (рисунок 4.5, таблица 4.3).

Фаза разветвленного первичного побега характерна только для особей **имматурного состояния**, которое наступает на второй год жизни. Первичный побег продолжает нарастать моноподиально. Второй годичный прирост имеет 5–8 метамеров: первый-второй длиной 0,5 см, остальные длиной от 0,1 до 0,2 см. Из пазушных почек второго годичного прироста развиваются 2–3 вегетативных удлиненных моноциклических побега обогащения. Они состоят из 7–12 метамеров длиной от 0,1 до 0,3 см. В конце вегетационного периода побеги обогащения отмирают вместе с частью первичного побега. Главный корень достигает 11 см, не ветвится.

На третий год моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Из спящих почек на первом годичном приросте первичного побега разворачиваются 2–4 побега формирования, образуется куст. Особи переходят в **виргинильное состояние**. Побеги формирования дициклические удлинённые, состоят из двух годичных приростов, отличающихся друг от друга длиной междоузлий. Их первый годичный прирост сформирован 7–10 метамерами, междоузлия которых короче, чем на втором годичном приросте, состоящем из 4–6 метамеров. Ветвление побега формирования происходит после замирания апикальной меристемы, образуется система побега формирования. На втором годичном приросте развиваются моноциклические удлинённые вегетативные эфемерные побеги, выполняющие функцию обогащения, в конце года они отмирают вместе с частью второго годичного прироста побега формирования. На следующий год на первом годичном приросте побегов формирования развиваются побеги формирования II порядка сходной структуры. Остаток первичного побега и базальные части системы побегов формирования I порядка со спящими почками становятся многолетней основой куста. Главный корень утолщается до 0,2–0,3 см, развиваются 2–3 боковых корня. Особи в виргинильном состоянии находятся от 3 до 4 лет.

На 6–7 год растения зацветают и переходят в **молодое генеративное состояние**. Первыми цветут побеги формирования II порядка. Соцветие – головчатая открытая фрондозно-брактеозная кисть. После отцветания соцветия они ветвятся, развиваются системы побега формирования. На первом годичном приросте побега формирования развиваются дициклические генеративные побеги формирования $n+1$ порядка и моноциклические вегетативные побеги ветвления, на втором годичном приросте – моноциклические удлинённые генеративные побеги обогащения. Система побега формирования, состоящая из побегов 3-х порядков, функционирует 3–4 года, постепенно отмирая до базальной части, состоящей из нескольких метамеров с нереализованными спящими почками. В составе кустов в молодом генеративном состоянии развиваются 2–4 системы побега формирования. Диаметр кустов 4–10 см. Главный корень длиной до 13 см,

изогнутый, на нем развиваются 1–2 боковых корня. Длительность этого онтогенетического состояния составляет 4–6 лет.

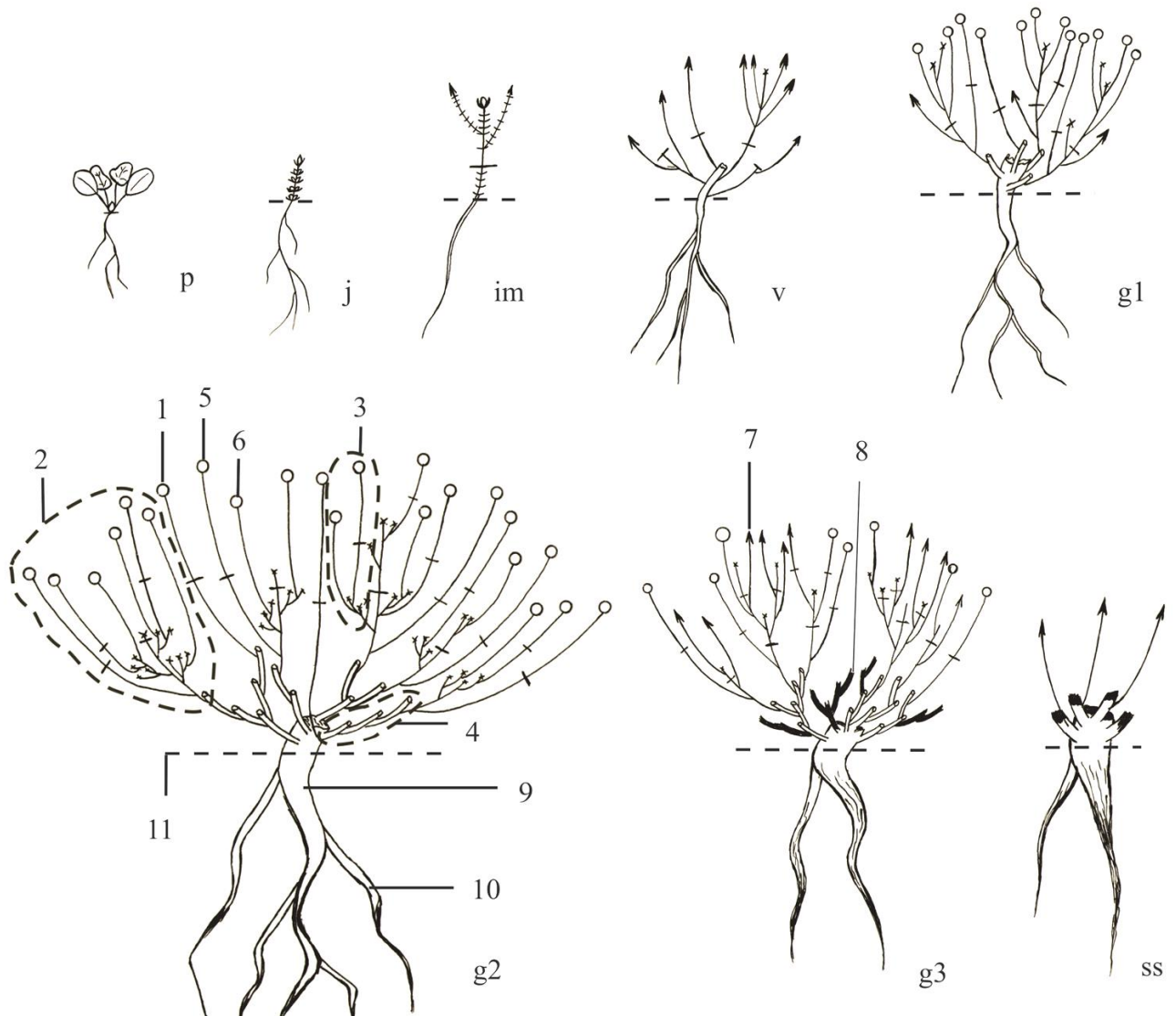


Рисунок 4.5 – Онтоморфогенез особей *Scutellaria grandiflora* полукустарничковой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – побег формирования, 2 – система побега формирования, 3 – система побега ветвления, 4 – составная скелетная ось, 5 – дициклический генеративный побег, 6 – моноциклический генеративный побег, 7 – моноциклический вегетативный побег, 8 – остатки старых осей, 9 – главный корень, 10 – боковой корень, 11 – уровень почвы.

В **средневозрастном генеративном состоянии** побеги формирования развиваются из почек возобновления на первом годичном приросте побега формирования предыдущего порядка и из накопленных ранее спящих почек. Система побега формирования в этом состоянии образуется за счет ветвящихся побегов ветвления (рисунок 4.6). Побеги ветвления ортотропные, удлиненные

генеративные, могут быть моноциклическими и дициклическими. Побег ветвления образуются по всей длине побегов формирования: чем ближе к базальной части побега формирования расположен побег ветвления, тем интенсивнее он ветвится. В результате ветвления побегов формируются *системы побега ветвления*. Они функционируют 2–4 года, потом полностью отмирают. Система побега формирования n -го порядка постепенно отмирает по мере реализации почек до места отхождения побега формирования $n+1$ порядка. Так, из сохраняющихся частей систем побегов формирования разного порядка формируется составная скелетная ось.

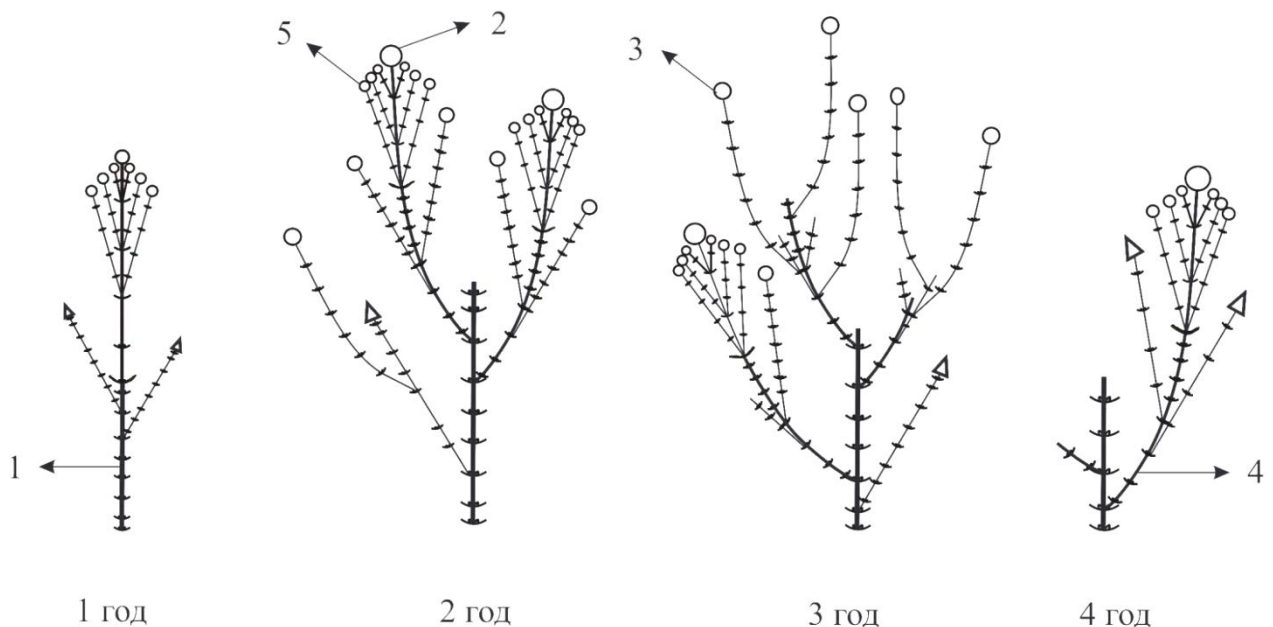


Рисунок 4.6 – Развитие системы побега формирования *Scutellaria grandiflora* полукустарничковой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – дициклический побег формирования n -го порядка, 2 – дициклический генеративный побег ветвления, 3 – моноциклический генеративный побег ветвления, 4 – дициклический побег формирования $n+1$ порядка, 5 – побег обогащения.

Разветвление осей происходит за счет одновременного развития не одного, а нескольких побегов формирования $n+1$. Новые дочерние скелетные оси формируются на основе систем побегов формирования, развивающихся из спящих почек в основании куста. В средневозрастном генеративном состоянии составные скелетные оси состоят из 3–4 частей. От центра куста отходят 4–8(10) разновозрастных разветвленных осей, их возраст колеблется от 6 до 14 лет, а

длина от 2 до 13 см. Диаметр кустов от 6 см и может достигать 26 см. Главный корень достигает 20 см в длину, на нем находятся до 5 боковых корней. Продолжительность этого онтогенетического состояния составляет 11–12 лет.

Таблица 4.3 – Биометрические показатели особей *Scutellaria grandiflora*

Параметр	Онтогенетическое состояние		
	g1	g2	g3
Число вег. побегов, шт	$\frac{4.96 \pm 0.62}{3 - 16}$	$\frac{13.40 \pm 1.35}{3 - 27}$	$\frac{10.36 \pm 1.77}{2 - 26}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{4.16 \pm 0.36}{1.5 - 9}$	$\frac{4.22 \pm 0.48}{1.5 - 12}$	$\frac{2.94 \pm 0.19}{1.5 - 4}$
Число ген. побегов, шт	$\frac{6.32 \pm 0.68}{1 - 13}$	$\frac{41.00 \pm 3.80}{6 - 83}$	$\frac{4.52 \pm 0.76}{1 - 12}$
Высота ген. побегов, см	$\frac{7.48 \pm 0.36}{3 - 11}$	$\frac{10.84 \pm 0.61}{6 - 18}$	$\frac{4.73 \pm 0.47}{2 - 8.5}$
Число осей, шт	$\frac{2.2 \pm 0.21}{1 - 4}$	$\frac{4.76 \pm 0.39}{2 - 10}$	$\frac{3.64 \pm 0.24}{2 - 5}$
Длина осей, см	$\frac{3.36 \pm 0.45}{1 - 10}$	$\frac{6.18 \pm 0.66}{1 - 13}$	$\frac{2.90 \pm 0.26}{1 - 5}$
Диаметр куста, см	$\frac{5.52 \pm 0.41}{3 - 10}$	$\frac{16.44 \pm 1.29}{6 - 28}$	$\frac{5.68 \pm 0.32}{3.5 - 8}$

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

У **старых генеративных особей** оси отмирают до места отхождения молодых дочерних составных скелетных осей. Базальные части сохранившихся 2–5 составных скелетных осей с запасом еще нереализованных спящих почек утолщаются. На них развиваются 2–6 систем побегов формирования. По всей их длине развертываются побеги ветвления I-го порядка – дициклические вегетативные и генеративные, они ветвятся на второй год. Побеги ветвления II–III порядков моноциклические, чаще всего вегетативные. Система побега формирования отмирает полностью после 2–3 лет жизни. Главный корень сохраняется до конца жизни, его основание разрастается до 3–6 см, покровные ткани растрескиваются, сохраняется 1 боковой корень, наиболее близко расположенный к базальной части главного корня. Длительность жизни особей в старом генеративном состоянии составляет 2–3 года.

В **субсенильном состоянии** оси отмирают, сохраняется система побега формирования I порядка со спящими почками, из которых развиваются

моноциклические вегетативные удлинённые побеги дополнения. В субсенильном состоянии особи находятся 1–2 года, потом полностью отмирают.

Длительность жизни особей составляет около 23–28 лет.

Таким образом, онтогенез особей простой, неполный. До виргинильного состояния особи развиваются как кустарнички, без отмирания части побегов в конце вегетационного сезона. Структура взрослых особей представлена симподиальной системой одревесневших разветвлённых составных скелетных осей, побеги формирования которых являются дициклическими. Основной структурной единицей особей является система побега формирования.

4.3 Моноцентрический полукустарничек с анизотропными побегами

Типичными представителями этой жизненной формы являются особи *S. tuvensis*. Онтоморфогенез описан на основе материала, собранного в опустыненных и сухих степях, а также на галечнике по берегу реки в Туве (Гусева, Черёмушкина, 2017а). В течение онтогенеза особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (р–j) – разветвлённый первичный побег (im) – первичный куст (v–ss).

Проростки имеют удлинённый побег с парой овальных семядольных листьев и парой настоящих ассимилирующих листьев длиной 0,2–0,4 см, шириной 0,2–0,3 см.

Переход в **ювенильное состояние** происходит с момента отмирания семядольных листьев. В этом состоянии особи продолжают нарастать моноподиально, побег состоит из 4–6 удлинённых метамеров с длиной междоузлий от 0,1 до 1,4 см (рисунок 4.7).

В **имматурное состояние** особи переходят в этот же год в июле. Длина первичного побега в разных местообитаниях колеблется: на крутых склонах с крупными камнями длина побега достигает 12 см, на галечнике – от 0,8 до 2 см. Она увеличивается за счёт размера междоузлия, число метамеров колеблется от 8 до 11. Из почек 4–6-го метамера разворачиваются один-два боковых удлинённых

побега, состоящих из 3–4 метамеров. Формируется разветвленный побег. Эти побеги в конце года полностью отмирают.

Имматурное состояние кратковременное, уже в конце вегетационного сезона из почек на срединной и базальной частях первичного побега разворачиваются боковые укороченные побеги, формируется первичный куст, особи переходят в **виргинильное состояние**. Боковые укороченные побеги состоят из 2–5 метамеров с листьями переходного типа, прикрывающими верхушечную почку. Листья переходного типа характеризуются небольшой сильно опушенной листовой пластинкой с очень коротким или длинным черешком, превышающим длину листовой пластинки в 3 раза. Такие побеги с уходящей в зиму короткометамерной частью мы, вслед за И.Г. Серебряковым (1959), будем называть озимыми. В пазухах каждого листа на укороченном побеге закладываются почки. В конце первого вегетационного сезона первичный побег на крутых склонах с крупными камнями может достигать 14 см, принимая плагиотропное положение. На галечнике побег значительно короче (до 1,5–3,5 см) и, располагаясь среди камней, остается ортотропным. Верхушечные почки первичного и укороченных боковых побегов сохраняются и перезимовывают. На главном корне длиной до 13 см развиваются мелкие боковые эфемерные корни, отмирающие в конце года. На второй год жизни первичный и боковые побеги продолжают нарастать моноподиально. Прошлогодние участки побегов одревесневают. Второй годичный прирост первичного побега состоит из удлиненных метамеров. Второй годичный прирост боковых побегов также удлиненный, часть укороченных метамеров прошлого года может вытягиваться, но в большинстве случаев они остаются сближенными. Таким образом, формируется боковой моноциклический озимый удлиненный побег. В структуре особей виргинильного состояния имеются 2–3 таких побега. На втором годичном приросте первичного и боковых побегов II порядка разворачиваются побеги следующих порядков. Из почек, тронувшихся в рост в начале вегетационного сезона, развиваются удлиненные побеги со сближенными метамерами в апикальной части. В конце вегетационного сезона из почек базальной части

второго годичного прироста и почек первого разворачиваются озимые укороченные побеги. Нереализованные почки становятся спящими. В конце второго года жизни годичный прирост первичного побега принимает плагиотропное положение, верхушечная почка сохраняется. На следующий год побег продолжает нарастать моноподиально. Второй годичный прирост боковых побегов II порядка частично отмирает, остальная часть побега полегает. Озимые боковые побеги III порядка сохраняются, удлиненные полегают и сохраняются, нарастание системы боковых побегов симподиальное. Таким образом, особь представлена моноподиально-симподиальной системой побегов.

В редких случаях моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное на второй год жизни особей. Первичный побег под действием механических факторов перестает нарастать моноподиально, весь плагиотропный первый годичный прирост сохраняется. Боковые побеги II порядка с сохранившимися верхушечными почками продолжают нарастать, формируются вторые годичные приросты озимых моноциклических удлиненных побегов, как и при выше описанном варианте. Такие особи чаще всего зацветают на 4-й год. Таким образом, в виргинильном состоянии особи находятся 1, реже 2 года. Главный корень удлиняется до 20 см, на нем развиваются мелкие эфемерные корни.

На третий год жизни растения переходят в **молодое генеративное состояние**. Первичный побег — трициклический, зацветает первым. Позже цветут 3–4 моноциклические генеративные побеги обогащения, развивающиеся из силлептических почек, располагающихся под соцветием на третьем годичном приросте первичного побега. Боковые побеги II и III порядков продолжают рост, формируется второй удлиненный годичный прирост. Побеги функционально могут быть вегетативными (1–6 (10)) и генеративными (1–3). Генеративные побеги анизотропные, мощные, после цветения отмирает только соцветие, остальная часть побега полегает и сохраняется. Эти побеги становятся побегами формирования n-порядка. На них развиваются удлиненные и озимые побеги следующих порядков. Ветвление побега формирования приводит к образованию системы побега формирования (СПФ).

Вегетативные побеги являются побегами ветвления (ПВ). На их втором годовичном приросте из пазушных пролептических почек развиваются озимые и удлиненные побеги следующих порядков, из зимующих почек на первом годовичном приросте развиваются 1–2 озимых побега, остальные почки становятся спящими. Побеги ветвления, ветвясь, формируют систему побега ветвления (СПВ). В конце вегетационного сезона большая часть второго годовичного прироста ПВ отмирает.

После первого цветения моноподиально-симподиальное нарастание особей меняется на симподиальное. Первичный побег отмирает, длина сохраняющейся части меняется в зависимости от местообитания. На галечнике длина достигает 0,3–7 см (среднее число метамеров 7). На крутых склонах с крупными камнями сохраняется от 2,5 до 14 см побега, состоящего из 6–16 метамеров. На конусе выноса побег отмирает почти полностью, сохраняется только узел с почками в пазухах семядольных листьев. Развивающиеся из них побеги становятся побегами формирования n -го порядка.

Новые ПФ $n+1$ -го порядка развиваются из спящих и зимующих почек, закладывающихся в узлах ПФ n -го порядка. Соотношение побегов ветвления и побегов формирования, а также их взаимное расположение на ПФ n -го порядка различны и зависят от условий произрастания каждой конкретной особи. У некоторых особей каждый боковой побег, разворачиваясь, становится побегом формирования, образуя свою собственную систему. Для других особей характерны 1–3 побега формирования на материнском побеге, развивающихся в одно и то же или разное время. За счет большого числа дочерних побегов формирования в кусте образуются сильно разветвленные составные скелетные оси (ССО), состоящие из базальных частей ПФ. Главный корень утолщается до 0,5 см, на нем формируются 1–2 боковых корня, в апикальной части образуются много эфемерных тонких корней. Продолжительность молодого генеративного состояния 2–6 лет. В **средневозрастном генеративном состоянии** куст состоит из разветвленных составных скелетных осей. Число и степень разветвленности

ССО зависит от местообитания, чаще даже от места произрастания конкретной особи. ССО образована четырьмя типами побегов.

1. Моноциклический генеративный удлинённый побег. Развивается из силлептических и пролептических почек. Может быть побегом ветвления и побегом обогащения.

2. Озимый моноциклический удлинённый генеративный побег. Развивается из пролептических и спящих почек. По структуре побег удлинённый, с укороченным основанием, состоящим из 2–5 сближенных метамеров. Первый годичный прирост укороченный, второй удлинённый, заканчивается соцветием. Функционально может быть побегом ветвления и формирования.

3. Озимый дициклический удлинённый генеративный побег. Развивается из спящих почек. Первый годичный прирост укороченный, формируется в конце лета – начале осени; второй годичный прирост – удлинённый с укороченной апикальной частью; третий – удлинённый с соцветием. Эти побеги формирования, формируют периферию кустов.

4. Дициклический удлинённый генеративный побег. Развивается из пролептических и спящих почек. Первый и второй годичные приросты удлинённые, отличаются по длине междоузлий, в первый год они короче, на второй год формируются более длинные междоузлия. Может быть побегом ветвления и формирования.

На *конусе выноса* в связи с почти полным отмиранием первичного побега от центра отходят чаще всего две ССО длиной по 4–7 см (12), продолжительность жизни таких осей достигает 10 лет. В состав осей входят первый годичный прирост и часть второго прироста ПФ (1,5 см) при высоте побега 6–8 см (таблица 4.4). СПФ образована 3–4 ПВ. Их ветвление приводит к формированию СПВ. Как правило, побеги ветвятся в базальной части до 2–3-го, реже 5-го порядка: формируются побеги ветвления $n+1$ -го порядка из пролептических почек и генеративные побеги обогащения из силлептических почек. После реализации почек СПВ постепенно полностью отмирает вместе с частью ПФ. От СПФ n -го порядка отходит один ПФ $n+1$ -го порядка, он развивается из пазушных

пролептических почек первого удлинённого метамера. Развитие побегов формирования из спящих почек в основании куста приводит к появлению новых молодых разветвленных ССО. Общее число разновозрастных осей в этих условиях 6–7 (10) шт. Диаметр куста 10–22 см.

Таблица 4.4 – Биометрические показатели особей *Scutellaria tuvensis* полукустарничковой жизненной формы на конусе выноса

Параметр	Онтогенетическое состояние		
	g1	g2	g3
Число вег. побегов, шт	$\frac{2,36 \pm 0,24}{1 - 4}$	–	$\frac{2,28 \pm 0,18}{1 - 4}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{3,80 \pm 0,16}{3 - 6}$	–	$\frac{4,20 \pm 0,16}{3 - 6}$
Число ген. побегов, шт	$\frac{5,28 \pm 0,56}{1 - 11}$	$\frac{25,64 \pm 2,16}{11 - 52}$	$\frac{6,04 \pm 0,76}{1 - 14}$
Высота ген. побегов, см	$\frac{5,66 \pm 0,32}{3 - 9}$	$\frac{6,92 \pm 0,27}{4,5 - 9,5}$	$\frac{6,96 \pm 0,38}{3 - 11}$
Число ССО, шт	–	$\frac{1,88 \pm 0,12}{1 - 3}$	$\frac{2,92 \pm 0,29}{1 - 6}$
Длина ССО, см	–	$\frac{5,32 \pm 0,51}{2 - 12}$	$\frac{4,52 \pm 0,49}{1 - 10}$
Диаметр куста, см	–	$\frac{13,92 \pm 1,08}{6 - 25}$	–

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

На *крутых склонах*, покрытых крупными камнями, сохраняется большая часть первичного побега, поэтому по его оси развиваются разные по мощности ССО, а СПФ, соответственно, структурно отличаются (таблица 4.5). Чем ближе к основанию по оси находится СПФ, тем она более мощная. На ней каждый побег следующего порядка является ПФ. За счет большого числа дочерних ПФ формируются ССО, длительность жизни которых достигает 7 лет, а длина 8–12 (18) см. Чем дальше от основания, тем больше в СПФ формируется ПВ и тем слабее их ветвление, длительность жизни таких осей составляет 2–3 года. Диаметр куста в этих условиях 15–30 (37) см.

На *галечнике* от центра куста могут одновременно отходить 3–5 разновозрастных СПФ (таблица 4.6). Ветвление чаще всего акротонное, образуются два побега из супротивных почек, один из них отмирает полностью, а второй становится ПФ. ССО состоят из 2–3 СПФ, длительность их жизни не более

2–3 лет. Они полностью отмирают до базальной части. За счет небольшой длины междоузлий длина осей составляет 2–4 см. Диаметр кустов 11–16 (20) см достигается за счет анизотропного роста побегов ветвления. Из-за большого числа укороченных метамеров в базальной части ПФ в основании куста сохраняется много спящих, часто ветвящихся почек. Из них развиваются новые СПФ. Из-за небольшой длительности жизни ССО в кусте часто происходит их смена.

Главный корень в средневозрастном состоянии утолщается до 1 см, имеет светло-коричневую окраску с продольными бороздами, перекручивается. В его срединной части горизонтально поверхности почвы развиваются 2–5 боковых корней по 0,2–0,3 см толщиной.

В старом генеративном состоянии старение проявляется в изменении структуры СПФ: уменьшается длительность жизни СПФ, соотношение ПФ и ПВ меняется в сторону увеличения числа ПВ, число порядков ветвления в СПВ также уменьшается.

На *конусе выноса* отходящие от центра куста основные скелетные оси, благодаря неподвижности субстрата, существуют до конца жизни растения, достигая возраста 14 лет. Они отмирают медленно с апикального конца до места отхождения более молодой оси. Когда запас почек на дочерней ССО заканчивается, она полностью отмирает вместе с частью материнской оси. В этом местообитании интенсивное ветвление ПВ приводит к тому, что в центре куста накапливается много базальных частей побегов, несущих спящие почки, из которых образуются новые СПФ. Развившиеся на них ПВ моноциклические удлиненные вегетативные и озимые моноциклические генеративные, ветвящиеся до III порядка. После реализации почек СПВ отмирает вместе с частью ПФ. В центре куста сохраняется много ветоши.

На *крутых склонах* после реализации почек ССО отмирают до первого годичного прироста СПФ n-порядка и замещаются более молодыми, но слабо развитыми ССО, развивающимися из спящих почек. В СПФ, входящей в состав оси, разворачиваются 2–3 ПВ и 1, реже 2 ПФ. Длительность жизни таких осей 3–5 лет. В результате подвижности субстрата сухих остатков в кусте не остается.

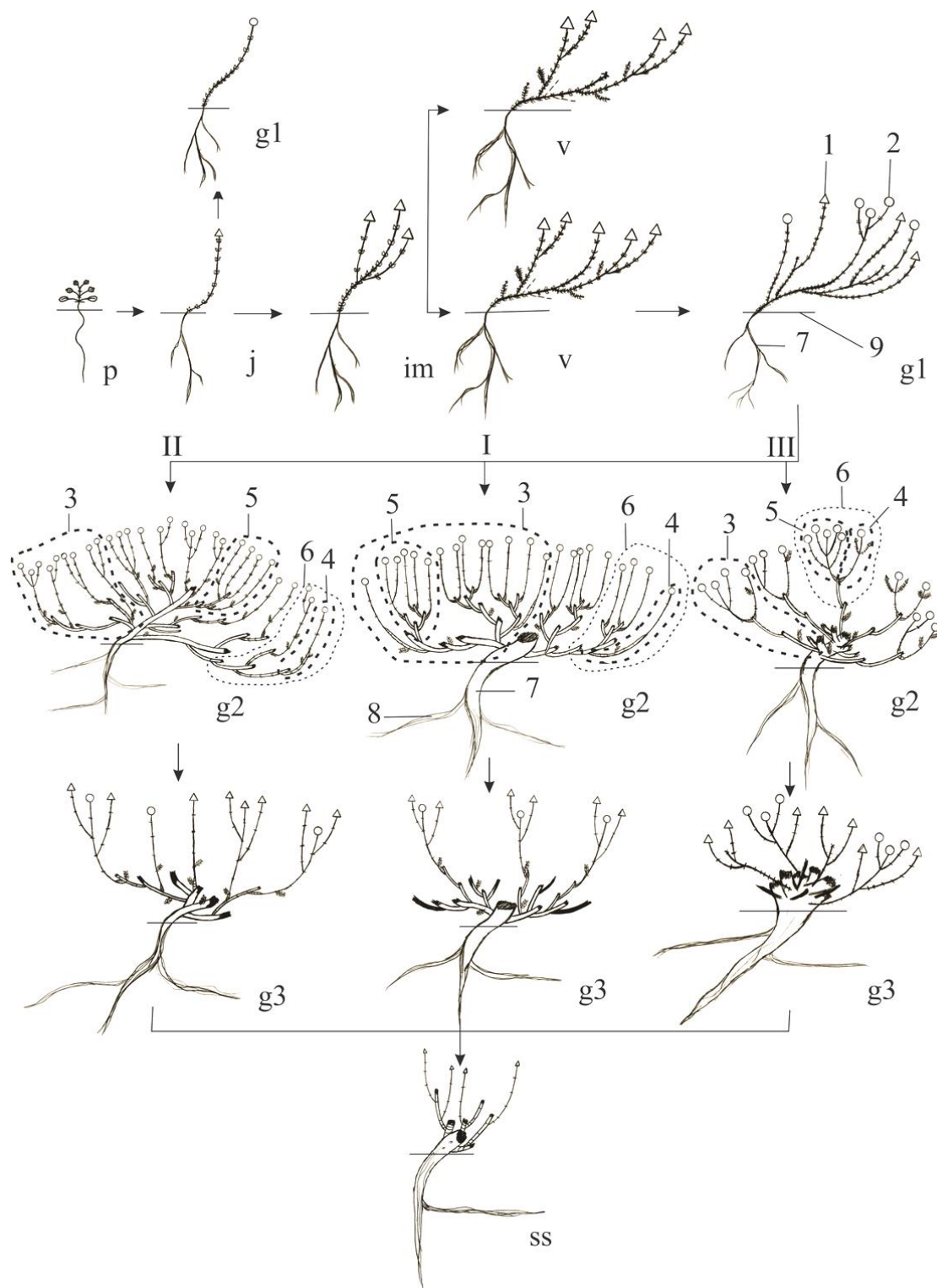


Рисунок 4.7 – Онтоморфогенез *Scutellaria tuvensis* полукустарничковой жизненной формы

Условные обозначения – Развитие особей: I – конус выноса, II – крутые склоны, III – галечник. 1 – вегетативный побег, 2 – генеративный побег, 3 – архитектурная единица (разветвленная составная скелетная ось ССО), 4 – побег формирования, 5 – система побега ветвления (СПВ), 6 – система побега формирования (СПФ), 7 – главный корень, 8 – боковой корень, 9 – уровень почвы, → – переходы между состояниями.

Таблица 4.5 – Биометрические показатели особей *Scutellaria tuvensis* полукустарничковой жизненной формы на крупных камнях

Параметр	Онтогенетическое состояние		
	g1	g2	g3
Число вег. побегов, шт	$\frac{3,60 \pm 0,50}{1 - 10}$	–	$\frac{11,08 \pm 1,46}{2 - 30}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{5,38 \pm 1,35}{2,5 - 10}$	–	$\frac{3,40 \pm 0,27}{1,5 - 7}$
Число ген. побегов, шт	$\frac{3,56 \pm 0,49}{1 - 9}$	$\frac{38,96 \pm 5,98}{5 - 99}$	$\frac{12,32 \pm 2,53}{1 - 52}$
Высота ген. побегов, см	$\frac{7,32 \pm 0,77}{1 - 14}$	$\frac{8,3 \pm 0,71}{2 - 15}$	$\frac{8,44 \pm 0,80}{2 - 17}$
Длина остатка первичного побега, см	$\frac{5,22 \pm 0,61}{1,2 - 14}$	–	–
Число метамеров остатка первичного побега, шт	$\frac{7,92 \pm 0,76}{1 - 16}$	–	–
Число ССО, шт	–	$\frac{5,48 \pm 0,72}{1 - 12}$	$\frac{4,08 \pm 0,44}{1 - 9}$
Длина ССО, см	–	$\frac{6,10 \pm 0,73}{1,5 - 15}$	$\frac{6,66 \pm 0,81}{1 - 15}$
Диаметр куста, см	–	$\frac{20,28 \pm 1,43}{8 - 37}$	–

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

Таблица 4.6 – Биометрические показатели особей *Scutellaria tuvensis* полукустарничковой жизненной формы (галечник)

Параметр	Онтогенетическое состояние		
	g1	g2	g3
Число вег. побегов, шт	$\frac{2,48 \pm 0,31}{1 - 6}$	0	–
Высота вег. побегов, см	$\frac{3,28 \pm 0,13}{2 - 4}$	0	–
Число ген. побегов, шт	$\frac{3,96 \pm 0,44}{1 - 11}$	$\frac{13,00 \pm 0,56}{8 - 18}$	–
Высота ген. побегов, см	$\frac{7,07 \pm 1,59}{3 - 45}$	$\frac{6,36 \pm 0,35}{4 - 7}$	–
Длина остатка первичного побега, см	$\frac{1,63 \pm 0,31}{0,3 - 7,5}$	–	–
Число метамеров остатка первичного побега, шт	$\frac{6,28 \pm 0,69}{1 - 20}$	–	–
Число осей, шт	–	$\frac{3,28 \pm 0,46}{1 - 10}$	–
Длина осей, см	–	$\frac{2,04 \pm 0,16}{1 - 4}$	–
Диаметр куста, см	–	$\frac{17,36 \pm 0,91}{11 - 27}$	–

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

На *галечнике* в старом генеративном состоянии особи имеют сильно разросшиеся базальные части первичного и боковых побегов разных порядков. Из сохранившихся спящих почек разворачиваются ПФ, на которых развиваются моноциклические вегетативные и озимые генеративные побеги ветвления. Длительность жизни СПФ 2–3 года, она отмирает полностью. ССО в этом состоянии не образуются.

В подземной части главный корень достигает 30 см, на нем развиваются 3–6 боковых корня, ориентированных горизонтально относительно поверхности почвы.

В **субсенильном состоянии** оси отмирают до первого прироста СПФ n -го порядка. На остатках осей из сохранившихся спящих почек развиваются 1–2 вегетативных моноциклических удлинённых побега, состоящих из 4–6 метамеров. После реализации почек особи быстро отмирают.

Также в популяциях встречаются особи с ускоренными темпами развития. Первичный побег не ветвится, и такие особи зацветают на 1–2-й год жизни. Побеги формирования начинают развиваться после отцветания первичного побега. Дальнейшее развитие не отличается от описанного выше.

Абсолютный возраст особей колеблется от 7 до 24 лет.

Таким образом, онтогенез особей простой, неполный, отсутствуют сенильные особи. До генеративного состояния особи развиваются как кустарнички без отмирания части надземных побегов. Этому способствуют быстрые темпы развития растений в прегенеративном периоде и анизотропность побегов. В молодом генеративном состоянии после смены нарастания системы побегов начинает формироваться структура полукустарничка. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии является разветвленная составная скелетная ось. У особей наблюдается поливариантность онтогенеза и темпов развития в разных местообитаниях.

4.4 Неявнополицентрические полукустарнички с ксилоризомами с ортотропными и анизотропными побегами

Такая жизненная форма формируется только у особей *S. mongolica* в условиях закустаренных луговых степей и остепненных лугов Кемеровской области. В онтогенезе особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p–j) – разветвленный первичный побег [«главная ось»] (im) – первичный куст (v–g1) – куртина (g2) – клон (g3–ss).

Проростки появляются в конце весны – начале лета, представлены первичным побегом с парой округлых семядолей и двумя парами настоящих зеленых листьев со слегка городчатым краем. Главный корень 3–4 см в длину с мелкими эфемерными боковыми корнями (рисунок 4.8, таблица 4.7).

В **ювенильное состояние** особи переходят в этот же год. Побег состоит из 4–6 удлиненных метамеров с длиной междоузлия от 0,2 до 0,7 см. В пазухе каждого листа закладываются почки. В конце вегетационного сезона побег полегает, верхушечная открытая почка при этом остается на поверхности почвы. Главный корень незначительно удлиняется.

На 2 год особи переходят в **имматурное состояние** и представлены разветвленным первичным побегом. В начале вегетационного сезона первичный побег продолжает нарастать моноподиально, второй годичный прирост удлиненный, состоит из 6–7 метамеров. Первый и второй годичные приросты отделены участком сближенных метамеров. Одна из почек в пазухах семядольных листьев трогается в рост, формируется моноциклический удлиненный побег с укороченным основанием, которое состоит из 3х метамеров, два с чешуевидными и один с переходными листьями с недоразвитой листовой пластинкой. В конце вегетационного сезона второй годичный прирост первичного побега отмирает до сближенных метамеров, боковой побег отмирает до базальной укороченной части. Главный корень удлиняется до 6–7 см, на нем развивается много эфемерных тонких боковых корней. В имматурном состоянии особи находятся 1 год.

В редких случаях в конце первого вегетационного сезона первичный побег почти полностью отмирает, сохраняется участок из 1–3 метамеров. На второй год жизни особей из пазушной почки семядольных листьев развивается дициклический удлиненный побег замещения. Растения находятся в фазе «главной оси». Имматурное состояние таких особей продолжается 2 года.

В **виргинильное состояние** растения переходят на 3–4 год жизни, формируется куст, образованный боковыми побегами ветвления I порядка, которые развиваются на остатках первичного побега. Ежегодно в акропетальной последовательности развиваются по 2 побега ветвления. Они – дициклические удлиненные, первый годичный прирост удлиненный с укороченной базальной частью (3–8 метамеров), второй годичный прирост также удлиненный, отделяется от первого 2–3 сближенными метамерами. Два побега, верхние по положению, функционально становятся побегами формирования n-го порядка. Зоной возобновления на них является надземный верхний метамер укороченной базальной части первого годичного прироста. Все побеги отмирают до первого годичного прироста. За счет контрактильной деятельности корня первичный побег постепенно втягивается в почву. В конце виргинильного состояния под землей оказываются базальные части первичного побега и нижних по положению побегов ветвления. На подземных участках формируются мелкие придаточные корни. Главный корень удлиняется, на нем развивается много тонких боковых корней. В виргинильном состоянии особи находятся 4 года.

В **молодом генеративном состоянии** в кусте развивается два типа побегов формирования (ПФ).

1. ПФ I типа – генеративный моноциклический удлиненный ортотропный побег с укороченной базальной частью (3–7 укороченных метамеров).

2. ПФ II типа – генеративный моноциклический удлиненный побег с плагиотропной базальной частью. Плагиотропный участок состоит из 5–8 укороченных метамеров с чешуевидными листьями и 3–5 удлиненных метамеров

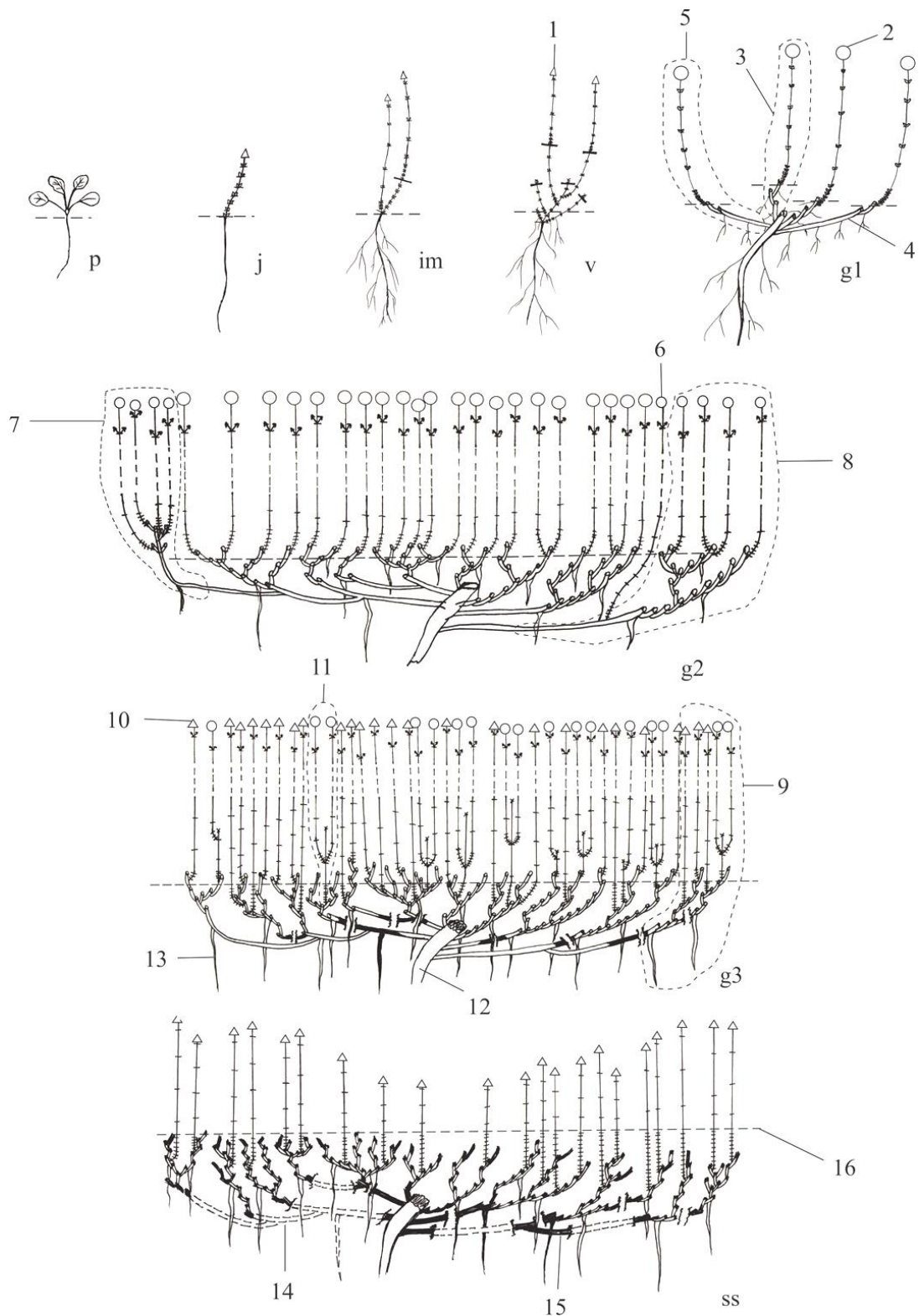


Рисунок 4.8 – Онтоморфогенез *Scutellaria mongolica* полукустарничковой жизненной формы с ксилоризомами

Условные обозначения – 1 – дициклический вегетативный ПФ n-го порядка, 2 – моноциклический генеративный ПФ I типа, 3 – ксилоризом первого вида, 4 – плагиотропный участок ПФ II типа, 5 – ксилоризом второго вида, 6 – ПФ III типа, 7 – СПФ III типа, 8 – разветвленный ксилоризом третьего вида, 9 – парциальный куст, 10 – ПВ, 11 – СПВ, 12 – главный корень, 13 – придаточный корень, 14 – отмершие участки ксилоризом, 15 – остатки старых ксилоризом, 16 – уровень почвы, → – переходы между состояниями.

с настоящими зелеными листьями. В зоне перехода побега в ортотропное положение (апогеотропный участок) формируется 2–3 сближенных метамера. Ортотропная часть удлиненная.

На всех побегах, начиная со второго удлиненного метамера ортотропной части, закладываются силлептические почки, из них развиваются укороченные вегетативные побеги обогащения.

На основе побегов формирования разного типа в кусте развиваются два вида эпигеогенных ксилоризомов (рисунок 4.9).

1. Ксилоризомы первого вида развиваются на базе базальных частей побегов формирования I типа. Первым звеном ксилоризома первого вида является побег формирования n -го порядка, сформировавшийся в виргинильном состоянии, на нем в зоне возобновления (базальная часть) образуется один побег формирования следующего $(n+1)$ порядка. Зоной возобновления побега формирования $n+1$ порядка является верхний укороченный метамер, остальная часть побега в конце вегетационного сезона отмирает. Ежегодно в зоне возобновления развивается по одному побегу формирования, таким образом, из базальных частей побегов формирования I типа разных порядков образуется эпигеогенный базисимподиально нарастающий неветвящийся ксилоризом первого вида, постепенно втягивающийся в почву.

2. Первым звеном ксилоризома второго вида является побег формирования II типа, развивающийся из спящей почки надземной части первичного побега. На второй год жизни такой побег ветвится за счет раскрытия почек 4-х нижних удлиненных метамеров ортотропного участка. Побеги ветвления моноциклические удлиненные с укороченной базальной частью. К третьему году жизни побег отмирает до апогеотропной зоны. Одна из спящих почек, расположенных здесь, трогается в рост, и развивается побег формирования I типа. Плагитропный участок побега формирования II типа и базальные части симподально нарастающих побегов формирования I типа постепенно втягиваются в почву, одревесневают, утолщаются и становятся эпигеогенным базисимподиально нарастающим ксилоризомом второго вида.

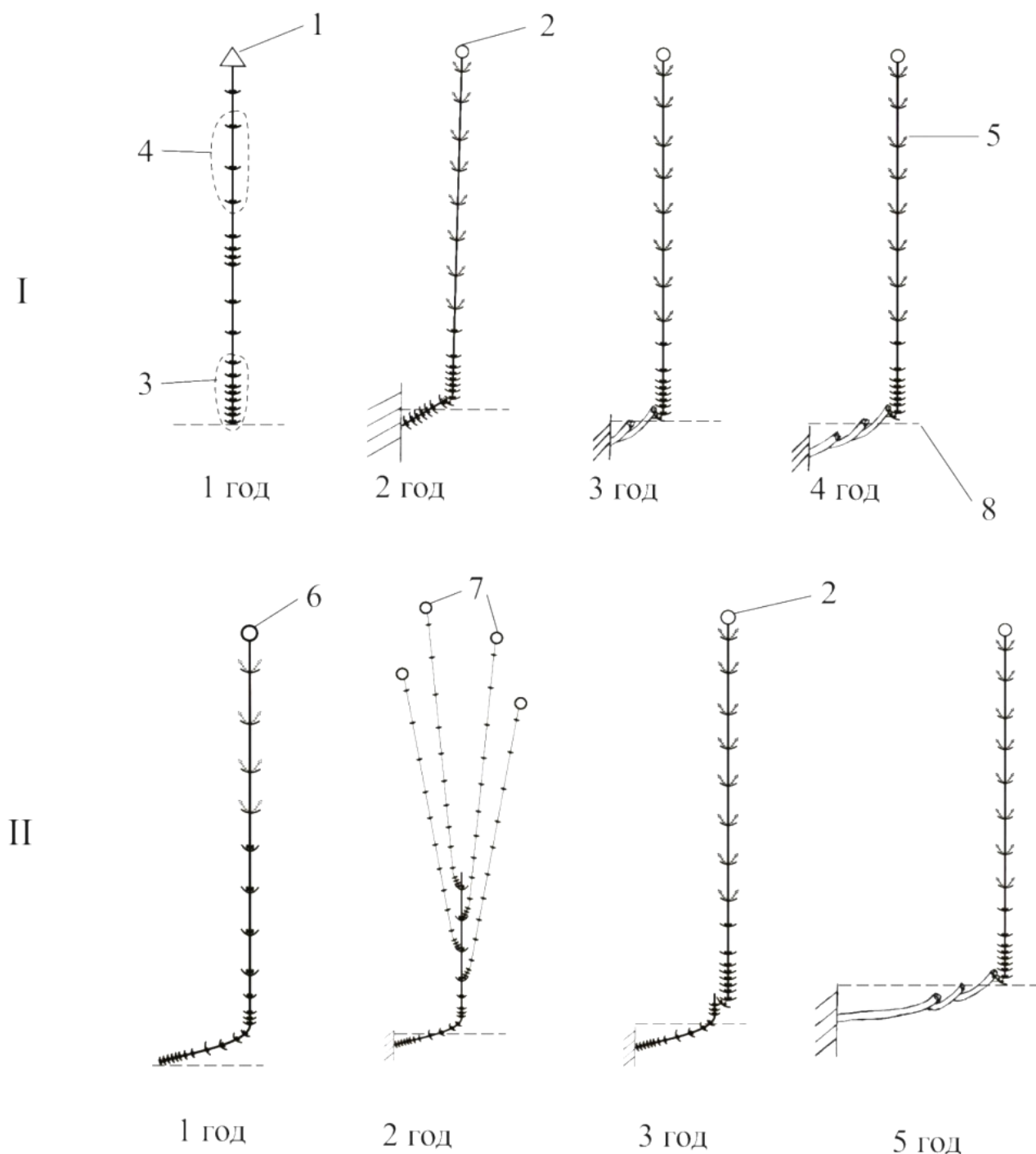


Рисунок 4.9 – Развитие ксилоризомов *Scutellaria mongolica*

Условные обозначения – I – эпигеогенный ксилоризом первого вида, II – эпигеогенный ксилоризом второго вида. 1 – дициклический вегетативный ПФ n-го порядка, 2 – ПФ I типа, 3 – укороченный базальный участок, 4 – удлиненный участок, 5 – укороченный вегетативный ПО, 6 – ПФ II типа, 7 – ПВ, 8 – уровень почвы. Придаточные корни не указаны.

В молодом генеративном состоянии в составе куста развивается 2 эпигеогенных ксилоризома первого вида и 1–3 эпигеогенных ксилоризома второго вида. Втягивание побегов в почву происходит за счет контрактильной

деятельности корня, также на подземных участках развивается много тонких придаточных корней. В молодом генеративном состоянии особи находятся 2–3 года.

В средневозрастном генеративном состоянии эпигеогенные ксилоризомы первого и второго видов продолжают нарастать базисимподиально за счет ежегодного развития побегов формирования I типа. В результате раскрытия двух супротивных почек происходит ветвление ксилоризомов.

В этом онтогенетическом состоянии формируется куртина. Из подземных спящих почек на эпигеогенных ксилоризомах первого и второго вида начинают развиваться побеги формирования III типа – моноциклические генеративные с длинным гипогеогенным участком, который состоит из удлинённых метамеров с чешуевидными листьями. В первый же год побег выходит на поверхность почвы, формируется удлинённая ортотропная часть с настоящими зелеными листьями. Зона возобновления побега формирования состоит из 4 нижних удлинённых метамеров надземной части. В надземной части побег может ветвиться до II–III порядка, формируется система побега формирования (СПФ). Побеги ветвления удлинённые с укороченной базальной частью, которая состоит из 3–9 (16) сближенных метамеров. Иногда из силлептических почек первого метамера под соцветием развиваются паракладии, состоящие из 2–3 удлинённых метамеров. Ниже по оси побега разворачиваются вегетативные укороченные побеги обогащения, выполняющие функцию фотосинтеза. Зоной возобновления на побегах ветвления является укороченная базальная часть.

На второй-третий год жизни СПФ один из побегов ветвления функционально становится побегом формирования I типа с зоной возобновления на первом удлинённом метамере. На следующий год на нем развивается один побег формирования I типа следующего порядка. Таким образом, на базе гипогеогенного участка побега формирования III типа и базальных частей побегов формирования I типа формируется гипогеогенно-эпигеогенный ксилоризом третьего вида (рисунок 4.10).

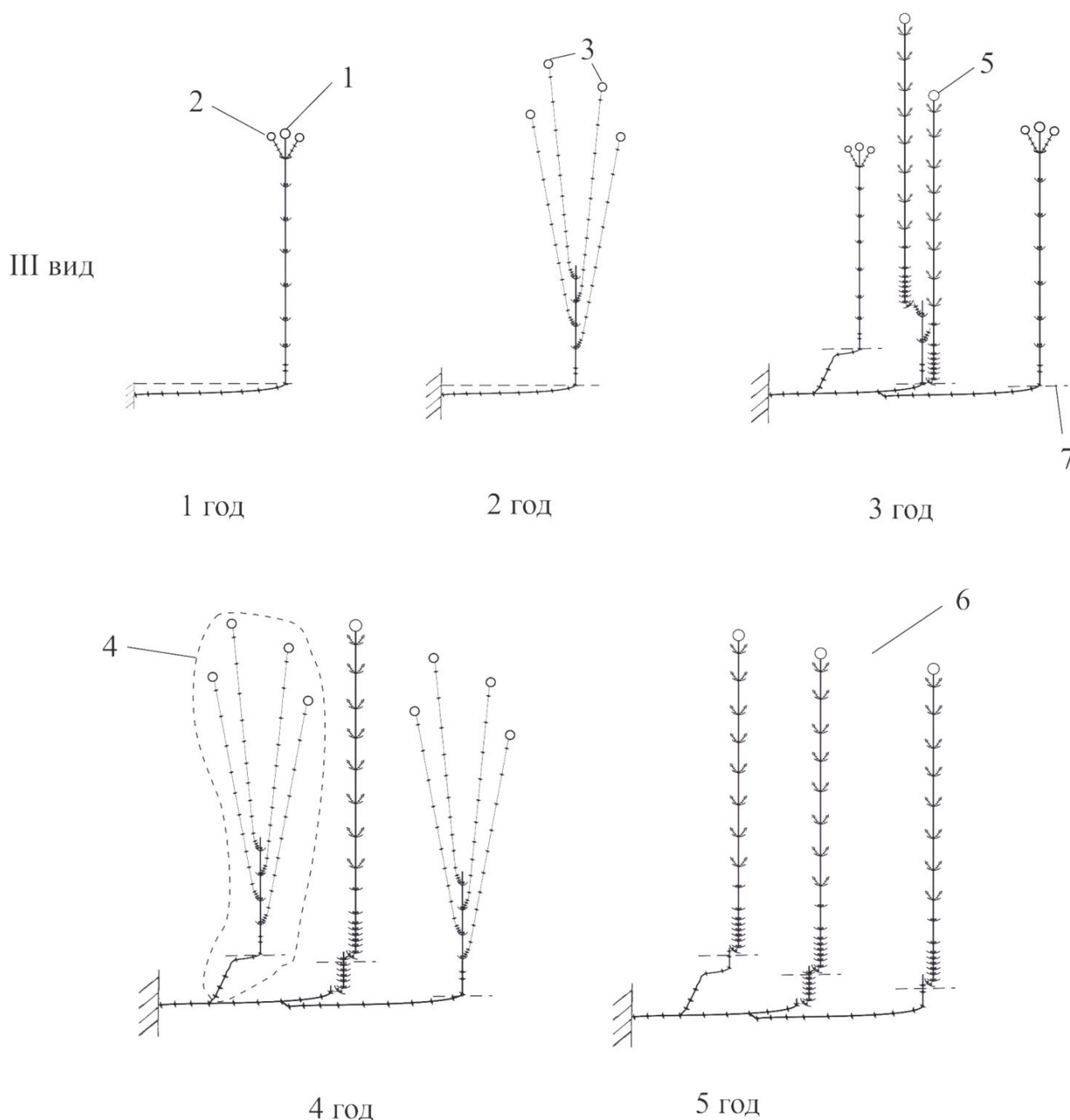


Рисунок 4.10 – Развитие ксилоризомов третьего вида *Scutellaria mongolica*

Условные обозначения – 1 – ПФ III типа, 2 – паракладии, 3 – ПВ, 4 – СПФ III типа, 5 – ПФ I типа, 6 – разветвленный ксилоризом третьего вида, 7 – уровень почвы. Придаточные корни не указаны.

Гипогеогенный участок побегов формирования III типа ветвится. Из спящих почек развиваются новые побеги формирования III типа, за счет этого происходит значительное разрастание куртины. В зависимости от местообитания интенсивность ветвления и длина гипогеогенной части побега сильно меняется (Гусева, 2018).

На *плакоре* ветвление гипогеогенной части побегов формирования III типа происходит на третий год. Новые побеги развиваются из спящих почек, одновременно может трогаться в рост от 1 до 4 почек. Длина гипогеогенной части достигает 4–5 см. Всего в средневозрастном состоянии на плакоре формируется от 4 до 6 (8) разветвленных ксилоризомов разных видов длиной 5–18 см, толщиной до 0,4–0,6 см. Их возраст может достигать 16 лет, а диаметр куртины на плакорных участках – 30 см.

На *крутых склонах* ветвление гипогеогенного участка побегов формирования начинается в первый год, одновременно формируется до 8–10 новых побегов. Число ксилоризомов, отходящих от центра куртины, также как и на плакоре, колеблется от 4 до 8. За счет увеличения длины (до 8 см) и сильного разветвления гипогеогенных участков побегов формирования III типа диаметр куртины может достигать 70 см. В отличие от плакорных местообитаний, на склонах ксилоризомы слабо утолщаются, диаметр их не превышает 0,2 см. Длительность жизни их также меньше — от 4 до 8 (13) лет.

Развивающиеся на ксилоризомах придаточные корни постепенно утолщаются, формируются укореняющиеся парциальные кусты. Втягивание основания куста и парциальных кустов в почву продолжается за счет скручивания главного корня и контрактильной деятельности придаточных корней.

В средневозрастном генеративном состоянии особи представлены куртиной, состоящей из первичного куста, образованного ксилоризомами первого вида, и укореняющихся парциальных кустов. Корневая система смешанная. Главный корень сохраняется до конца жизни особей. Особи могут находиться в средневозрастном генеративном состоянии до 15–16 лет.

В старом генеративном состоянии в результате перегнивания ксилоризомов и травматических повреждений происходит партикуляция, формируется клон, состоящий из первичного и парциальных кустов. Ксилоризомы перестают нарастать, в парциальных кустах формируются системы побегов ветвления, существующие 2–3 года, где побег ветвления I порядка всегда вегетативный, побеги ветвления II порядка, развивающиеся из почек

возобновления – генеративные, а развивающиеся из почек с периодом покоя больше года – вегетативные.

Возобновление в первичном кусте происходит за счет спящих почек, сохранившихся на осях. Формируются моноциклические побеги ветвления I порядка с ортотропной геофильной укороченной частью. Зоной возобновления является первый надземный удлинённый метамер. Как правило, реализуются обе почки, формирующиеся побеги ветвления II порядка удлинённые с укороченной базальной частью.

Таблица 4.7 – Биометрические показатели особей *Scutellaria mongolica* полукустарничковой жизненной формы с ксилоризомами

Параметр	Онтогенетическое состояние		
	g1	g2	g3
Число вег. побегов, шт	$\frac{3,64 \pm 0,27}{1 - 6}$	$\frac{6,32 \pm 0,80}{1 - 18}$	$\frac{8,16 \pm 0,68}{4 - 12}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{20,08 \pm 0,82}{15 - 27}$	$\frac{17,04 \pm 0,64}{12 - 24}$	$\frac{16,00 \pm 0,33}{14 - 18}$
Число ген. побегов, шт	$\frac{3,64 \pm 0,44}{1 - 7}$	$\frac{6,28 \pm 0,92}{1 - 18}$	$\frac{2,04 \pm 0,17}{1 - 3}$
Высота ген. побегов, см	$\frac{27,48 \pm 1,11}{21 - 40}$	$\frac{24,02 \pm 0,82}{17 - 31}$	$\frac{18,72 \pm 0,38}{16 - 20}$
Число осей, шт	$\frac{1,8 \pm 0,37}{1 - 6}$	$\frac{2,48 \pm 0,35}{1 - 8}$	$\frac{2,32 \pm 0,09}{2 - 3}$
Длина осей, см	$\frac{6,32 \pm 0,43}{3 - 10}$	$\frac{8,36 \pm 0,44}{3 - 12}$	$\frac{7,12 \pm 0,77}{3 - 13}$
Число систем побегов ветвления (СПВ), шт	$\frac{4,08 \pm 0,34}{2 - 7}$	$\frac{5,72 \pm 0,56}{1 - 13}$	$\frac{5,96 \pm 0,29}{5 - 8}$
Число порядков ветвления	$\frac{2,68 \pm 0,18}{2 - 5}$	$\frac{2,92 \pm 0,11}{2 - 4}$	$\frac{3,24 \pm 0,09}{3 - 4}$

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

В парциальных кустах, располагающихся по периферии, возобновление происходит за счет почек зоны возобновления и спящих почек, сохранившихся на осях. Из супротивных почек возобновления развиваются побеги ветвления I порядка. Число метамеров, входящих в укороченную базальную часть побегов, сокращается до 3–5. Один из метамеров базальной части или первый удлинённый метамер являются зоной возобновления. Обе супротивные почки реализуются, разворачиваются побеги ветвления II порядка. В дальнейшем реализуются

оставшиеся почки на побегах ветвления, из них развиваются вегетативные удлинённые побеги ветвления. Из спящих почек на ксилоризомах формируются вегетативные удлинённые побеги ветвления с геофильной укороченной частью, они ветвятся, как и побеги ветвления в центре куста.

Возраст кустов в старом генеративном состоянии достигает 22 лет. Длительность нахождения особей в старом генеративном состоянии от 4 до 6 лет.

В **субсенильном состоянии** из сохранившихся спящих почек в центре куста и в парциальных кустах развиваются невысокие (до 8 см) вегетативные ортотропные побеги ветвления с укороченной геофильной частью. Запас спящих почек сокращается за счёт постепенного разрушения ксилоризом. После реализации почек особи отмирают.

Общая длительность жизни особей составляет до 30–35 лет.

Таким образом, онтогенез сложный, неполный, отсутствуют сенильные особи. В структуре особей развивается три вида ксилоризомов, которые начинают формироваться в молодом генеративном состоянии. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии является система побега формирования. Партикуляция происходит в старом генеративном состоянии, раметы находятся в том же состоянии, что и материнская особь. В разных местообитаниях у особей проявляется поливариантность развития.

4.5 Моноцентрические поликарпические стержнекорневые травы с ортотропными и анизотропными побегами

Типичными представителями этой жизненной формы являются особи видов *S. grandiflora* и *S. supina*. Стержнекорневая жизненная форма у особей *S. grandiflora* формируется на эрозионных склонах рыхлых катафлювиальных отложений в северо-западной части ареала в Горном Алтае (Черёмушкина, Гусева, 2017а). В онтогенезе особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p–j) – разветвленный первичный побег (im) – первичный куст (v–ss). У особей *S. supina* сходная жизненная форма формируется в условиях

луговых степей, особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p–j) – главная ось (im) – первичный куст (v–ss) (Гусева, 2013в).

Онторморфогенез *S. grandiflora*

Проростки представлены первичным побегом с парой овальных семядольных и парой настоящих зеленых листьев с зубчато-надрезанной по верхнему краю пластинкой. Главный корень светло-коричневого цвета до 2–3 см.

В первый же год жизни особи переходят в **ювенильное состояние**. Побег состоит из 6–13 сближенных метамеров, в конце вегетационного сезона он втягивается в почву. Верхушечная почка располагается на поверхности субстрата среди камней, либо в результате засыпания может находиться под землей (рисунок 4.11, таблица 4.8).

На второй год особи переходят в **имматурное состояние**. Первичный побег продолжает нарастать моноподиально, формируется второй годичный прирост. Если почка находится под землей, то второй годичный прирост состоит из одного удлиненного метамера, выносящего верхушечную почку на поверхность субстрата, и 5–6 сближенных метамеров с настоящими зелеными листьями. Если почка перезимовала на поверхности субстрата, то второй годичный прирост состоит только из сближенных метамеров. На втором годичном приросте первичного побега развиваются боковые слабо развитые моноциклические побеги, состоящие из 3–5 метамеров с зелеными мелкими листьями, формируется разветвленный первичный побег. В конце сезона второй годичный прирост первичного побега с боковыми побегами отмирает.

На третий год моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное, из почек первого годичного прироста первичного побега развиваются 3–5 удлиненных дициклических побегов II порядка. Особи переходят в **виргинильное состояние**. Если почка находится глубоко под землей, то первый годичный прирост побега укороченный с чешуевидными листьями, полностью находится под землей. В случае расположения почки на поверхности субстрата, первый годичный прирост – удлиненный с укороченной базальной частью.

Базальная часть состоит из 3–5 метамеров с чешуевидными листьями. В обоих случаях верхушечная почка открытая, прикрыта парой листьев переходного типа. В конце вегетационного сезона боковой побег частично втягивается в почву, частично засыпается, почка перезимовывает на поверхности субстрата. Второй годичный прирост удлинённый, состоящий из 6–11 метамеров с мелкими настоящими зелеными листьями. Один-два нижних метамера второго годичного прироста представляют собой зону возобновления. Из остальных почек второго годичного прироста развиваются силлептические побеги обогащения: в апикальной части они вегетативные, состоящие из 2–3 метамеров с зелеными мелкими листьями, ниже по оси — они удлинённые. В конце вегетационного сезона второй годичный прирост отмирает до зоны возобновления. На следующий год в зоне возобновления реализуется пара супротивных почек, формируется первый годичный прирост дициклических побегов III порядка. В виргинильном состоянии особи находятся 3 года.

В популяции *S. grandiflora* также встречаются особи, у которых верхушечная почка первичного побега сохраняется и продолжает нарастать на третий и четвертый годы. Третий и четвертый годичные приросты состоят из 2–3 метамеров, несущих зеленые листья. Ежегодно из пазушных почек 2–4 годичных приростов разворачиваются моноциклические вегетативные побеги обогащения, состоящие из 3–5 сближенных метамеров с зелеными переходными листьями, формируется разветвленный первичный побег. В конце каждого вегетационного сезона годичный прирост первичного побега частично втягивается в почву, частично засыпается, верхушечная почка перезимовывает на поверхности или в субстрате, боковые побеги отмирают полностью. Отмирание первичного побега происходит в конце 3–4-го года до первого годичного прироста. У таких особей длительность имматурного состояния составляет 2–3 года. В виргинильное состояние особи переходят на 5 год с началом развития боковых дициклических побегов.

Переход в **молодое генеративное состояние** происходит на 6–8 год жизни особей. Формируется второй годичный прирост дициклических побегов III

порядка, он генеративный. Побег ветвится, в верхушечной части второго годичного прироста боковые почки трогаются в рост, образуются вегетативные побеги обогащения, выполняющие функцию фотосинтеза. Из спящих почек на первом годичном приросте боковых побегов II порядка развиваются новые дициклические генеративные побеги. В молодом генеративном состоянии генеративные побеги ортотропные. Куст состоит из 2–4(8) генеративных и 3–4 вегетативных побегов. Первыми зацветают побеги III порядка. В молодом генеративном состоянии особи находятся 2–4 года. К концу состояния в кусте сохраняется участок первичного побега от 0,3 до 1,5 см длиной и первые годичные приросты боковых побегов II–III порядков.

В средневозрастном генеративном состоянии из почек возобновления развиваются дициклические анизотропные побеги. Часть второго годичного прироста, выше зоны возобновления, представляет собой синфлоресценцию. Она образована паракладиями, цветущими в акропетальном направлении. Паракладии состоят из 3–4 метамеров длиной 0,3–0,4 см, из их пазушных почек развиваются вегетативные побеги обогащения. Дициклические побеги отмирают в конце вегетационного сезона до зоны возобновления, сохраняется участок длиной от 0,7 до 2 см. Часто в результате повреждения апикальной меристемы второй годичный прирост не образуется, зона возобновления смещается на верхний метамер первого годичного прироста. Также на растении раскрываются спящие почки, накопившиеся в предыдущих онтогенетических состояниях. Чем старше почка, тем больше в основании побега формируется укороченных метамеров с чешуевидными листьями. В результате постоянного движения субстрата степень погруженности особей меняется. Удлиненные части побегов прошлых лет удаляются из центра куста. Спящие почки сохраняются на сильно сближенных 2–3 метамерах с чешуевидными листьями в базальной части побегов. Основание главного корня разрастается до 2–3 см в диаметре. Диаметр куста составляет 9–16(20) см. Длительность этого онтогенетического состояния составляет 8–10 лет.



Рисунок 4.11 – Онторморфогенез *Scutellaria grandiflora* стержнекорневой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – дициклический вегетативный побег, 2 – вегетативные побеги обогащения, 3 – дициклический генеративный ортотропный побег, 4 – первый годичный прирост дициклических побегов, 5 – дициклический генеративный анизотропный побег, 6 – паракладии, 7 – вегетативные побеги обогащения, 8 – моноциклический вегетативный побег, 9 – спящие почки, 10 – главный корень, 11 – боковой корень, 12 – уровень почвы.

В старом генеративном состоянии возобновление в основном происходит за счет спящих почек на многолетней части куста, из которых разворачиваются дициклические генеративные побеги. Одновременно с развитием второго годичного прироста из его нижних почек разворачиваются паракладии. На них из всех почек образуются укороченные вегетативные побеги обогащения. Таким образом, куст состоит из 3–5 дициклических ветвящихся побегов. В старом генеративном состоянии особи могут находиться до 5 лет. Главный корень сохраняется до конца жизни, может достигать 20 см в длину. На нем, как правило, присутствуют многочисленные боковые корни.

Таблица 4.8 – Биометрические показатели особей *Scutellaria grandiflora* стержнекорневой жизненной формы

Параметр	Онтогенетическое состояние		
	g1	g2	g3
Число вег. побегов, шт	$\frac{2,56 \pm 0,27}{1 - 5}$	$\frac{3,72 \pm 0,39}{1 - 7}$	$\frac{7,32 \pm 0,91}{3 - 17}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{3,42 \pm 0,19}{1,5 - 5}$	$\frac{3,04 \pm 0,18}{2 - 4}$	$\frac{4,00 \pm 0,17}{3 - 6}$
Число ген. побегов, шт	$\frac{3,28 \pm 0,40}{1 - 8}$	$\frac{10,68 \pm 0,87}{5 - 21}$	$\frac{7,2 \pm 0,54}{3 - 11}$
Высота ген. побегов, см	$\frac{6,76 \pm 0,54}{3 - 11}$	$\frac{10,24 \pm 0,71}{6 - 18}$	$\frac{10,52 \pm 0,38}{7 - 13}$
Длина остатка первичного побега, см	$\frac{3,28 \pm 0,61}{0,3 - 8}$	–	–
Диаметр куста, см	$\frac{4,94 \pm 0,59}{1,5 - 13}$	$\frac{12,16 \pm 0,93}{4 - 20}$	$\frac{5,24 \pm 0,58}{2 - 12}$

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

В **субсенильном состоянии** из оставшихся спящих почек на многолетней части куста развиваются 2–3 моноциклических вегетативных побега. После реализации всех почек особи отмирают. Длительность жизни особей составляет 22–28 лет.

Таким образом, онтогенез особей *S. grandiflora* простой, неполный. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает одноосный побег (удлиненный дициклический анизотропный).

Онторморфогенез *S. supina*

Формирование первичного куста в отличие от особей *S. grandiflora* происходит через фазу «главной оси». У **проростка** формируется первичный побег с парой семядольных листьев и 1–2 пары настоящих зеленых длинночерешковых овальных листьев с городчатым краем. Главный корень длиной от 2 до 3 см. В **ювенильное состояние** особи переходят в этот же год. Продолжают нарастать моноподиально. Большая часть удлиненного побега в конце вегетационного сезона отмирает, а базальная, состоящая из 4–5 укороченных и 2 удлиненных метамеров, втягивается в почву: образуется зона возобновления (рисунок 4.12, таблица 4.9).

В **имматурном состоянии** моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное, ежегодно образуется один побег. Главная ось и базальная часть корня незначительно утолщаются, одревесневают, зона возобновления находится в почве.

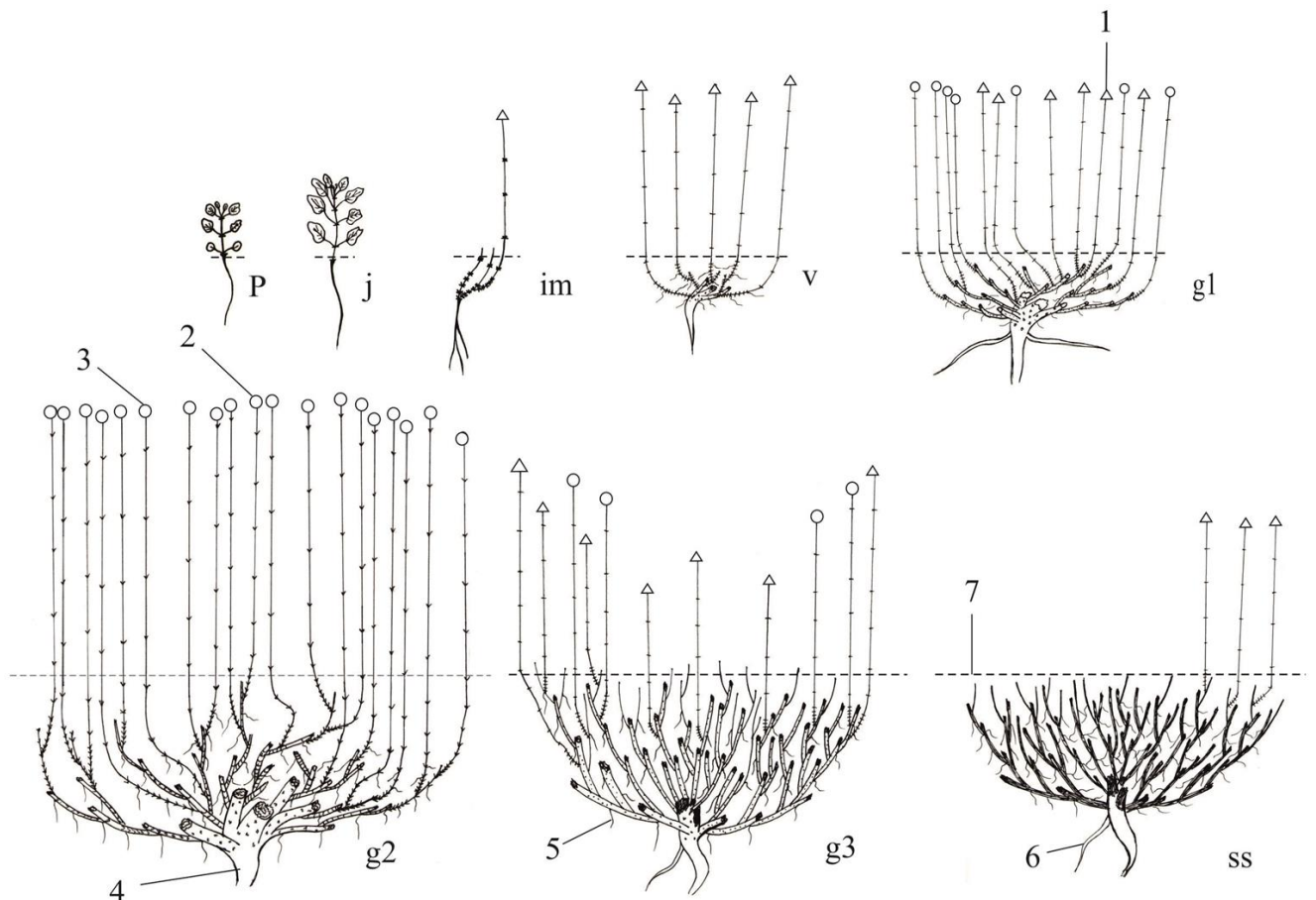


Рисунок 4.12 – Онтоморфогенез *Scutellaria supina* стержнекорневой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – моноциклический удлиненный ортотропный вегетативный побег, 2 – моноциклический удлиненный ортотропный генеративный побег, 3 – моноциклический удлиненный побег с хорошо выраженной геофильной косо-ортотропной частью, 4 – главный корень, 5 – придаточные корни, 6 – боковые корни, 7 – уровень почвы.

Начиная с **виргинильного состояния** и до конца онтогенеза особи находятся в фазе первичного куста. Куст образован 2 типами моноциклических побегов. Из почек возобновления образуется удлиненный побег, состоящий из 4–6 укороченных метамеров, несущих чешуевидные листья с почками, и 4–5 удлиненных метамеров с зелеными листьями, в конце вегетационного сезона побег отмирает до базальной укороченной части. Из спящих почек

развертывается удлинённый побег с хорошо выраженной геофильной косо-ортотропной частью, сохраняющейся в конце года и имеющей 4–9 укороченных метамеров с чешуевидными листьями и 2–4 удлинённых с недоразвитой листовой пластинкой. После отмирания надземной части побегов, сохранившиеся части побегов втягиваются в почву и формируют зону возобновления.

В молодое генеративное состояние особи переходят на 6–8 год. Возобновление происходит за счёт почек возобновления и спящих почек. Куст в молодом генеративном состоянии в диаметре достигает от 10 до 15 см.

В средневозрастном генеративном состоянии все побеги цветут. Куст увеличивается в диаметре до 26 см за счёт удлинения геофильной части побегов, развивающихся из спящих почек в базальной части куста. Корневая система в течение жизни особей смешанная: главный корень, сохраняющийся всю жизнь и многочисленные мелкие придаточные корни, образующиеся на многолетней подземной части.

В старом генеративном состоянии старение особей проявляется в разрушении центра многолетней подземной части корня и развитии побегов из спящих почек по периферии куста. Главный корень сильно перекрученный, с глубокими продольными складками. Число придаточных корней уменьшается.

В субсенильном состоянии из спящих почек, сохранившихся на периферии куста, развиваются 1–2 невысоких вегетативных побега с 5–7 парами листьев. Главный корень сохраняется.

Таким образом, онтогенез особей *S. supina*, как *S. grandiflora* простой неполный. Побеговая система особей образована двумя типами побегов: моноциклическим удлинённым ортотропным побегом и моноциклическим удлинённым побегом с хорошо выраженной геофильной косо-ортотропной частью. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает одноосный побег (удлинённый моноциклический ортотропный).

Таблица 4.9 – Биометрические показатели особей *Scutellaria supina* стержнекорневой жизненной формы

Параметр	Онтогенетическое состояние						
	j	im	v	g1	g2	g3	ss
Число вег. побегов, шт	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{5,48 \pm 0,18}{4 - 7}$	$\frac{3,08 \pm 0,22}{2 - 6}$	$\frac{0 \pm 0}{0 - 0}$	$\frac{5,92 \pm 0,36}{2 - 9}$	$\frac{1,43 \pm 0,10}{1 - 2}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{2,67 \pm 0,78}{2 - 3}$	$\frac{5 \pm 0,14}{4 - 6}$	$\frac{14,84 \pm 0,37}{12 - 19}$	$\frac{15,92 \pm 0,29}{12 - 18}$	$\frac{0 \pm 0}{0 - 0}$	$\frac{15,72 \pm 0,27}{14 - 19}$	$\frac{6,36 \pm 0,26}{5 - 8}$
Число ген. побегов, шт	–	–	–	$\frac{2,4 \pm 0,13}{2 - 4}$	$\frac{12,04 \pm 0,92}{7 - 22}$	$\frac{2,88 \pm 0,16}{2 - 4}$	–
Высота ген. побегов, см	–	–	–	$\frac{17,72 \pm 0,37}{15 - 21}$	$\frac{27,24 \pm 0,44}{21 - 31}$	$\frac{18,36 \pm 0,22}{15 - 20}$	–
Диаметр куста, см	–	–	–	–	$\frac{18,72 \pm 0,83}{12 - 26}$	–	–

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

4.6 Моноцентрические поликарпические стержнекорневые травы с ортотропными побегами

Единственным представителем этой жизненной формы является *S. baicalensis*. Онтогенез особей ранее был описан Ю. А. Банаевой (1994), для целей настоящей работы он переработан и дополнен необходимыми данными. Особи в ходе развития проходят следующие стадии морфогенеза: первичный побег (p-j) – главная ось (im) – первичный куст (v-ss).

Проросток представляет собой однопобеговое растение с двумя круглыми зелеными опушенными семядолями, на длинных черешках, и 3–4 парами настоящих зеленых продолговатых, опушенных листьев. Гипокотиль выражен хорошо, достигает 0,5 см. Эпикотиль 0,7–1 см. Корень ветвится, образуя по всей длине тонкие боковые корни первого порядка (рисунок 4.13, таблица 4.10).

После засыхания семядолей особи переходят в **ювенильное состояние**. Моноподиальное нарастание оси продолжается, формируется 1–2 пары удлинённых метамеров с листьями продолговатой формы, цельнокрайные, длиной 0,5–0,7 см, шириной 0,2–0,3 см, на коротком черешке. В конце года большая часть первичного побега отмирает, сохраняются 1–2 метамера. Гипокотиль утолщается. За счет контрактильной деятельности главного корня остатки побега втягиваются в почву.

На второй год жизни особи переходят в **имматурное состояние** и находятся в фазе главной оси. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Побег замещения развивается чаще всего из почки семядольного листа, реже из почки первого зеленого листа. Побег удлинённый с 6–7 парами листьев. Нижние 2–3 метамера укороченные с чешуевидными листьями, являются зоной возобновления. Длина листьев 1–1,4 см, ширина 0,2–0,3 см. В середине вегетационного периода из пазушных почек 3–4 нижнего удлинённого метамера разворачиваются боковые удлинённые побеги с 8 парами листьев. В дальнейшем каждый год из почек зоны возобновления развивается один побег замещения. Все

остальные почки становятся спящими. Каждый год годичный побег отмирает до базальной укороченной части, за счет контрактильной деятельности корня втягивается в почву, формируется каудекс. В этом онтогенетическом состоянии растение находится 1–3 года.

В **виргинильном состоянии** побеги развиваются как из почек возобновления, так и из спящих почек. Формируется первичный куст, состоящий из 1–2, реже 5 удлинённых побегов длиной до 26 см. Размер листьев увеличивается: длина 2,3–3 см, ширина 0,5–0,7 см. Побег может ветвиться, из пазушных почек 4–6 удлинённого метамера, развиваются боковые побеги, они удлинённые, без укороченной части, с 9–13 парами листьев. Главный корень желтого цвета, глубоко уходит в почву, на нем хорошо различимы продольные и поперечные складки, образовавшиеся в результате контрактильной деятельности. Каудекс утолщается и удлиняется за счет входящих в его состав остатков годичных побегов. Длина каудекса 0,8–2,2 см, ширина 0,6–1,8 см. В виргинильном состоянии особи находятся от 3 до 7 лет.

Растения зацветают на 6–11 год жизни. В **молодом генеративном состоянии** особи представлены кустом, высота которого достигает 40 см. Из почек возобновления и спящих почек развиваются генеративные (1–3) и вегетативные (1–3) монокарпические удлинённые побеги. Генеративные побеги заканчиваются соцветием – закрытой фрондозной кистью, цветки располагаются по одному в пазухе каждого верхушечного листа. Цветки крупные, темно-фиолетового цвета. Все побеги ветвятся, из пазушных почек 5–6 метамер развиваются вегетативные побеги обогащения. Каудекс, как правило, одноглавый, реже ветвистый, может сформироваться до трех глав. В центре каудекса происходят некротические процессы, разрушается также центральная часть главного корня. На главном корне развиваются боковые корни, они могут достигать значительной толщины. По данным Ю. А. Банаевой, в молодом генеративном состоянии особи находятся 20–25 лет.

В средневозрастном генеративном состоянии все развивающиеся в кусте побеги генеративные. Из почек возобновления и спящих почек на каудексе разворачивается от 10 до 19 побегов с паракладиями. Каудекс ветвистый, формируется до 5 глав, длина каудекса до 7 см, ширина до 6 см, в центре продолжаются процессы отмирания, образуются полости. У главного корня центральная часть также разрушается, боковые корни мощные, до 0,7 см в диаметре.

В старом генеративном состоянии в кусте развивается от 3 до 4 вегетативных побегов, число генеративных побегов уменьшается до 3–4. Все побеги в кусте ветвятся, формируются вегетативные побеги обогащения. Высота куста достигает 40 см. Каудекс распадается, но главы всегда сохраняют связь с главным корнем, полной партикуляции не происходит. По данным Ю. А. Банаевой, при отмирании глав каудекса может образовываться однобокий каудекс, за счет чего уменьшаются его размеры. Особи в старом генеративном состоянии могут находиться до 10 лет.

В сенильном состоянии особи, как правило, представлены однопобеговыми растениями высотой до 22 см. Возобновление происходит за счет спящих почек, сохранившихся на периферических главах каудекса. Центральная часть распадается, возможна полная старческая партикуляция.

Таким образом, онтогенез особей *S. baicalensis* простой, неполный. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает одноосный побег (удлиненный моноциклический ортотропный). Связь каудекса с главным корнем сохраняется на протяжении всей жизни особи, иногда в сенильном состоянии возможна старческая партикуляция.

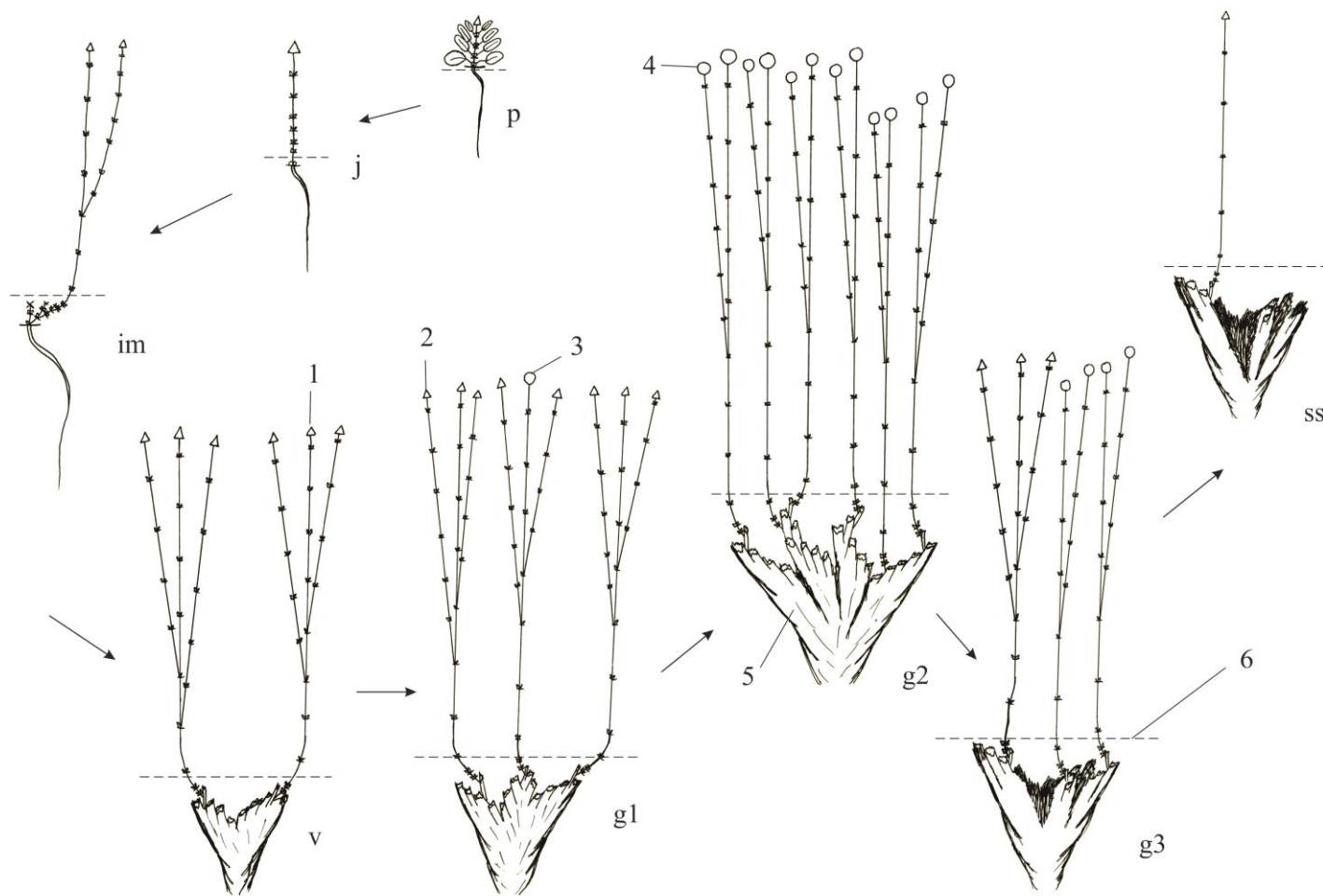


Рисунок 4.13 – Онтоморфогенез *Scutellaria baicalensis* стержнекорневой каудексовой жизненной формы

Условные обозначения – 1 – моноциклический вегетативный побег замещения, 2 – боковой удлинённый вегетативный побег, 3 – моноциклический генеративный побег замещения, 4 – боковой удлинённый генеративный побег, 5 – каудекс, 6 – уровень почвы.

Таблица 4.10 – Биометрические показатели особей *Scutellaria baicalensis* стержнекорневой каудексовой жизненной формы (по данным Ю. А. Банаевой (1994))

Параметр	Онтогенетическое состояние					
	j	im	v	g1	g2	g3
Высота особей, см	$6,10 \pm 0,10$	$16,30 \pm 0,50$	$21,10 \pm 1,00$	$26,30 \pm 0,80$	$38,10 \pm 0,20$	$28,10 \pm 1,20$
Число побегов, шт	$1,10 \pm 0,10$	$2,00 \pm 0,10$	$6,40 \pm 0,30$	$10,10 \pm 0,60$	$15,50 \pm 1,30$	$9,30 \pm 1,70$
Число пар листьев на побеге, шт	$3,90 \pm 0,10$	$5,00 \pm 0,10$	$6,90 \pm 0,20$	$7,30 \pm 0,10$	$12,50 \pm 0,30$	$8,20 \pm 0,60$
Длина листа, см	$0,70 \pm 0,01$	$1,30 \pm 0,02$	$2,30 \pm 0,08$	$2,70 \pm 0,07$	$3,00 \pm 0,07$	$2,80 \pm 0,10$
Ширина листа, см	$0,20 \pm 0,01$	$0,30 \pm 0,02$	$0,40 \pm 0,01$	$0,50 \pm 0,03$	$0,60 \pm 0,01$	$0,60 \pm 0,01$
Диаметр каудекса, см	$0,10 \pm 0,01$	$0,60 \pm 0,03$	$1,00 \pm 0,01$	$1,60 \pm 0,12$	$2,80 \pm 0,15$	$2,80 \pm 0,30$

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

4.7 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищно-стержнекорневые травы с ортотропными и анизотропными побегами

Такую жизненную форму формируют только особи *S. supina*, растущие на остепненных лугах. Онтогенез особей сложный и состоит из онтогенеза семенной особи и рамет (Черёмушкина, Гусева, 2013; Cheryomushkina, Guseva, 2015). Возникшие раметы находятся в разных онтогенетических состояниях (от имматурного до средневозрастного генеративного). В течение онтогенеза семенная особь проходит следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p-j) – главная ось (im) – первичный куст (v) – куртина (v-ss); рамета: парциальный побег (im-g1) – система парциальных побегов (v-g1) – парциальный куст (v-g1) – система парциальных кустов и побегов (g2-g3) – парциальный куст (побег) (ss). Прорастание семян весенне-летнее, надземное.

У проростков формируется первичный розеточный побег с парой семядольных листьев 0,3–0,5 см и парой настоящих зеленых длинночерешковых овальных цельных с городчатым краем листьев длиной 0,3–0,7 см. Главный корень длиной от 2 до 3 см, на нем развивается большое число мелких боковых корней (рисунок 4.14, таблица 4.11).

В ювенильное состояние особи переходят в этот же год. Формируется удлинённый побег с укороченной базальной частью. В пазухах всех листьев закладываются почки. Главный корень достигает 3–4 см, на нем развиваются многочисленные мелкие боковые корни. Большая часть удлинённого побега в конце вегетационного сезона отмирает, а базальная, состоящая из 4–5 укороченных и 2 удлинённых метамеров, втягивается в почву: образуется зона возобновления.

В имматурное состояние переходят на второй год жизни, моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное, ежегодно в зоне возобновления образуется один моноциклический удлинённый побег с укороченной базальной частью, состоящей из 4–6 метамеров с чешуевидными листьями. После отмирания большей части годичного побега, оставшаяся часть полегает и

втягивается с почву. В имматурном состоянии перевершинивание происходит 3–4 раза. Формируется система главной оси, которая вместе с базальной частью корня незначительно утолщаются, одревесневают и втягиваются в почву. Главный корень удлиняется, несколько боковых утолщаются, сохраняется большое число мелких корней. В имматурном состоянии особи находятся 3–4 года.

В виргинильном состоянии, кроме моноциклических удлиненных побегов, развертывающихся из расположенных в почве почек возобновления, в базальной части побегов второго порядка из спящих почек образуются дициклические длиннокорневищноудлиненные побеги. В первый год развивается плагиотропная часть побега с чешуевидными листьями (гипогеогенное корневище), состоящая от 9 до 22 метамеров, длина междоузлий от 0,2 до 2 см, на второй год — ортотропная удлиненная часть. В зоне перехода побега в ортотропное положение (апогеотропная часть) находятся укороченные метамеры с почками возобновления. Раскрытие этих почек после отмирания надземной части побега приводит к ветвлению и образованию парциального куста, от которого отходит придаточный корень. Плагиотропная часть становится гипогеогенным корневищем, на нем развиваются придаточные корни. Образуется куртина, состоящая из первичного и парциального кустов и 1–2 парциальных побегов. Всего в куртине образуется 7–9 вегетативных побегов. Раметы находятся от первичного куста на расстоянии 4–10 см.

На 9–10 год особи переходят в **молодое генеративное состояние**. Первыми зацветают генеративные побеги первичного куста. Вегетативные побеги ветвятся с образованием силлептических побегов обогащения с 3–4 парами листьев. На генеративных побегах формируются паракладии. Разрастание куртины происходит за счет образования новых дициклических длиннокорневищноудлиненных побегов из спящих почек в базальной части куста и почек, расположенных на гипогеогенном корневище, что приводит к разветвлению корневища. На нем развиваются тонкие придаточные корни, часть из них утолщается, принимает вертикальное положение и становится вторично-стержневыми.

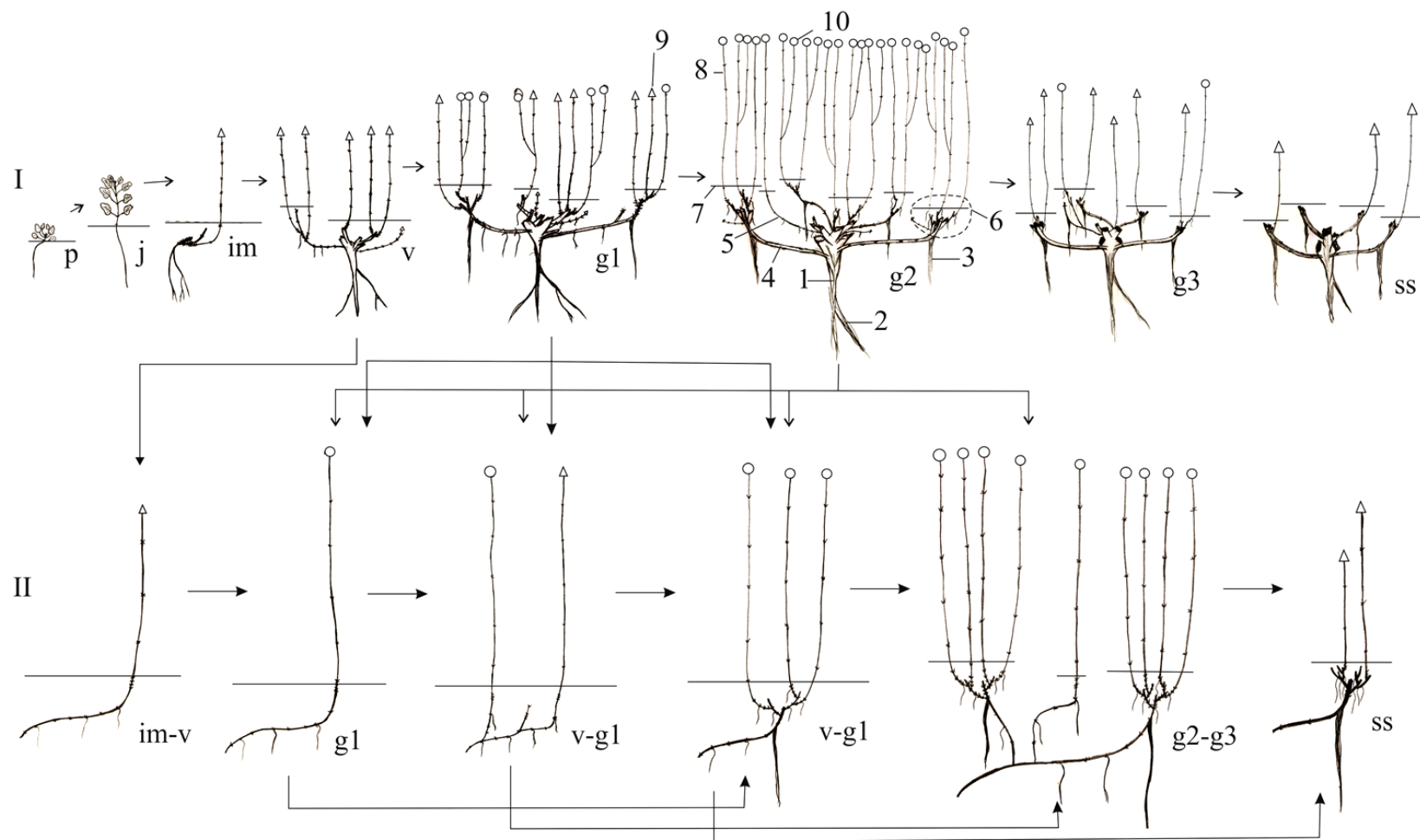


Рисунок 4.14 – Онтоморфогенез особей *Scutellaria supina* длиннокорневищно-стержнекорневой жизненной формы

Условные обозначения – I – семенной ряд, II – вегетативный ряд, 1 – главный корень, 2 – боковой корень, 3 – придаточный вторично стержнекорневой корень, 4 – гипогеогенное корневище, 5 – парциальный побег, 6 – парциальный куст, 7 – уровень почвы, 8 – генеративный побег, 9 – вегетативный побег, 10 – параклади, $\longrightarrow$ – пути перехода из одного онтогенетического состояния в другое.

Таблица 4.11 – Биометрические показатели особей *Scutellaria supina* длиннокорневищно-стержнекорневой жизненной формы

Параметр	Онтогенетическое состояние						
	j	im	v	g1	g2	g3	ss
Число вег. побегов, шт	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{1,08 \pm 0,05}{1 - 2}$	$\frac{1,68 \pm 0,14}{1 - 3}$	$\frac{1,96 \pm 0,28}{1 - 7}$	$\frac{4,20 \pm 0,62}{1 - 16}$	$\frac{3,40 \pm 0,58}{1 - 8}$	$\frac{1,32 \pm 0,95}{1 - 2}$
Высота вег. побегов, см	$\frac{14,68 \pm 0,92}{10 - 19}$	$\frac{12,16 \pm 0,60}{8 - 18}$	$\frac{19,12 \pm 0,92}{12 - 28}$	$\frac{17,24 \pm 1,25}{7 - 27}$	$\frac{16,76 \pm 1,31}{7 - 32}$	$\frac{14,32 \pm 1,06}{9 - 24}$	$\frac{13,14 \pm 1,08}{4,2 - 24}$
Число ген. побегов, шт	–	–	–	$\frac{1,40 \pm 0,11}{1 - 3}$	$\frac{7,04 \pm 0,99}{2 - 22}$	$\frac{2,20 \pm 0,36}{1 - 7}$	–
Высота ген. побегов, см	–	–	–	$\frac{30,37 \pm 1,11}{20 - 42}$	$\frac{18,92 \pm 1,21}{10 - 39}$	$\frac{22,48 \pm 1,54}{16 - 41}$	–
Длина листа, см	$\frac{1,27 \pm 0,09}{0,8 - 1,7}$	$\frac{1,48 \pm 0,07}{0,7 - 2,1}$	$\frac{2,37 \pm 0,10}{1,5 - 4}$	$\frac{2,95 \pm 0,09}{2 - 3,8}$	$\frac{2,03 \pm 0,10}{1,5 - 3,4}$	$\frac{2,56 \pm 0,17}{1,5 - 4,4}$	$\frac{1,89 \pm 0,08}{1,3 - 2,7}$
Ширина листа, см	$\frac{0,61 \pm 0,04}{0,4 - 0,8}$	$\frac{0,66 \pm 0,04}{0,4 - 1,1}$	$\frac{0,99 \pm 0,06}{0,4 - 2}$	$\frac{1,51 \pm 0,11}{1 - 4}$	$\frac{1,09 \pm 0,06}{0,6 - 1,9}$	$\frac{1,34 \pm 0,09}{0,6 - 2,2}$	$\frac{0,94 \pm 0,04}{0,6 - 1,4}$
Число гипогенных корневищ, шт	–	–	$\frac{1,52 \pm 0,17}{1 - 4}$	$\frac{1,72 \pm 0,19}{1 - 5}$	$\frac{3,56 \pm 0,46}{1 - 8}$	–	–
Длина гипогенных корневищ, шт	–	–	$\frac{5,44 \pm 0,70}{1,5 - 15}$	$\frac{5,92 \pm 0,73}{0,9 - 18}$	$\frac{5,32 \pm 0,51}{1,5 - 9}$	–	–
Число парциальных кустов, шт	–	–	$\frac{2 \pm 0}{2 - 2}$	$\frac{2,24 \pm 0,08}{2 - 3}$	$\frac{2,76 \pm 0,20}{2 - 5}$	–	–
Расстояние м/у парциальными кустами, см	–	–	$\frac{8,14 \pm 0,78}{4 - 17}$	$\frac{7,14 \pm 0,53}{3,5 - 12}$	$\frac{6,43 \pm 0,67}{2 - 18}$	–	–
Число вторично стержнекорневых придаточных корней, шт	–	–	–	$\frac{1,44 \pm 0,10}{1 - 2}$	$\frac{2,40 \pm 0,38}{1 - 11}$	–	–

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

В **средневозрастном генеративном состоянии** все побеги (от 12 до 22) цветут. Куртина состоит из первичного, 4–6 парциальных кустов и 1–4 растущих корневищ. Развертываются 1–2 генеративных побега и 4–5 вегетативных. Общая длительность генеративного периода 12–16 лет. Вегетативное размножение в результате естественного перегнивания корневищ или травматического повреждения происходит с виргинильного до средневозрастного генеративного состояния. Отделившиеся раметы могут быть представлены парциальным побегом, системой парциальных побегов, парциальным кустом или системой парциальных кустов и побегов. Морфогенез рамет зависит от степени их омоложения и онтогенетического состояния материнской особи. В **старом генеративном состоянии** многолетняя подземная часть начинает разрушаться, в центре куста остается большое число следов от отмерших побегов. Длиннокорневищно-удлиненные побеги не формируются. Возобновление происходит за счет почек, расположенных на сохранившихся многолетних базальных участках моноциклических побегов в первичном и парциальных кустах. В **субсенильном состоянии** в центре первичного и парциальных кустов большое число отмерших побегов. Возобновление происходит в основном за счет спящих почек на парциальных кустах, уменьшается число побегов возобновления. На первичном кусте сохраняется небольшое число спящих почек, которые не реализуются. Главный корень сильно перекрученный, с глубокими продольными складками.

Таким образом, онтогенез сложный, неполный, состоит из онтогенеза семенной особи и рамет. В виргинильном состоянии за счет развития дициклических длинокорневищноудлиненных побегов формируется куртина. Куртина состоит из первичного и парциальных кустов. Парциальные кусты образуются в результате ветвления длинокорневищноудлиненных побегов. Раметы, образованные в результате вегетативного размножения, находятся в разных онтогенетических состояниях. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает побеговый комплекс, закрепляющий территорию на основе удлиненного дициклического анизотропного побега.

4.8 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищные травы с анизотропными побегами

Такая жизненная форма формируется у особей *S. galericulata* и *S. hastifolia* в луговых местообитаниях. Побеговая система особей *S. galericulata* образована двумя типами побегов: моно- и дициклическими удлинёнными. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает комплекс одноосного побега на основе дициклического удлинённого анизотропного побега. В ходе развития особи проходят следующие стадии морфогенеза: первичный побег (p–j) – разветвлённый первичный побег (im) – парциальный побег (v) – разветвлённый парциальный побег (v) – система парциальных побегов (g1–g2) – разветвлённая партикула (g1–g2).

Проростки представлены первичным побегом с парой округлых семядольных листьев и главным корнем (рисунок 4.15). После отмирания семядольных листьев и формирования пары настоящих зелёных листьев особи переходят в **ювенильное состояние**. В этот же год особи переходят в **имматурное состояние**. Первичный побег удлинённый, высотой 3–4 см с листьями округлой формы, длиной 1–1,1 см, шириной 0,7 см. В узлах семядольных листьев развиваются придаточные корни, и базальная часть побега постепенно погружается в почву. Одна из пазушных почек первого или второго метамера трогается в рост, формируется удлинённое гипогеегенное корневище, и особи переходят в следующую фазу морфогенеза «разветвлённый первичный побег». По всей длине корневища в узлах развиваются придаточные корни. В конце вегетационного сезона первичный побег и главный корень отмирают, а укоренившееся корневище с верхушечной почкой возобновления перезимовывает. На следующий год верхушечная почка трогается в рост, формируется надземный ортотропный второй годичный прирост дициклического побега. Особь находится в **виргинильном состоянии** и представлена парциальным побегом. Высота побега достигает 20–31 см, первый надземный лист с округлой листовой пластинкой с сердцевидным основанием, дальше по оси

листья удлинённо-треугольные с городчатым краем. Корневище, представленное первым годичным приростом дициклического побега, длиной 4–9 см, на нем из боковых почек на апогеотропной части в июле-августе начинают развиваться 3–4 удлинённых гипогеогенных корневища $n+1$ порядка с придаточными корнями в каждом узле, формируется следующая фаза морфогенеза «разветвленный парциальный побег». С дистального конца корневища окрашены в фиолетовый цвет, в длину могут достигать 6–12 (19) см. В конце вегетационного сезона надземная часть побега отмирает. Некоторые дочерние корневища перегнивают у основания, отделяются и существуют отдельно от материнской особи. Чаще всего, одно корневище остается связанным с материнским, формируется симподиально нарастающее корневище, состоящее из двух составных частей. На следующий год раметы могут находиться в виргинильном и молодом генеративном состояниях.

Особь в **молодом генеративном состоянии** представлена системой парциальных побегов. Второй годичный прирост дициклического побега может быть как вегетативным, так и генеративным. На корневище из почек возобновления развиваются 1–2 моноциклических генеративных побега и 1–2 корневища следующего порядка. Побег развивается в разных узлах, их высота от 35 до 72 см. В верхушечной части побега формируется соцветие — открытая фрондозная кисть длиной 12–30 см. Иногда побег ветвится, из почек в базипетальном направлении развиваются паракладии длиной 8–10 см с листьями вытянутой треугольной формы с хорошо выраженным городчатым краем. Дочерние корневища в длину могут достигать 20 см. Если корневище не ветвится, то на следующий год рамета будет продолжать находиться в молодом генеративном состоянии, если дочерние корневища ветвятся (1–3(5) боковых корневища), то рамета переходит в средневозрастное генеративное состояние. В конце вегетационного сезона надземная часть ортотропных побегов отмирает, а корневище постепенно подгнивает с проксимального конца.

В **средневозрастном генеративном состоянии** особи представлены системой парциальных моно- и дициклических генеративных побегов. Основной

структурной единицей особей выступает комплекс одноосного побега на основе дициклического удлинённого анизотропного побега. Верхушечные почки корневищ продолжают нарастать моноподиально, формируется ортотропный генеративный второй годичный прирост дициклических побегов. Кроме этого, на корневище из боковых почек развиваются моноциклические генеративные побеги. Надземная генеративная часть моно- и дициклических побегов ветвится, под соцветием развиваются паракладии. Соцветие — двойная открытая фрондозная кисть. На корневище развиваются неветвящиеся и ветвящиеся дочерние корневища. Корневище может перегнивать в междоузлиях и распадаться на отдельные разветвленные партикулы. В конце вегетационного сезона надземная часть побегов отмирает. Раметы в следующем вегетационном сезоне могут находиться в виргинильном, молодом генеративном и средневозрастном генеративном состояниях. Так как симподиально нарастающие корневища постоянно отмирают с проксимально конца, многолетние участки представлены корневищем, состоящим не более чем из двух порядков ветвления. Старые особи в популяции не встречаются.

Подобно развиваются особи *Scutellaria hastifolia*.

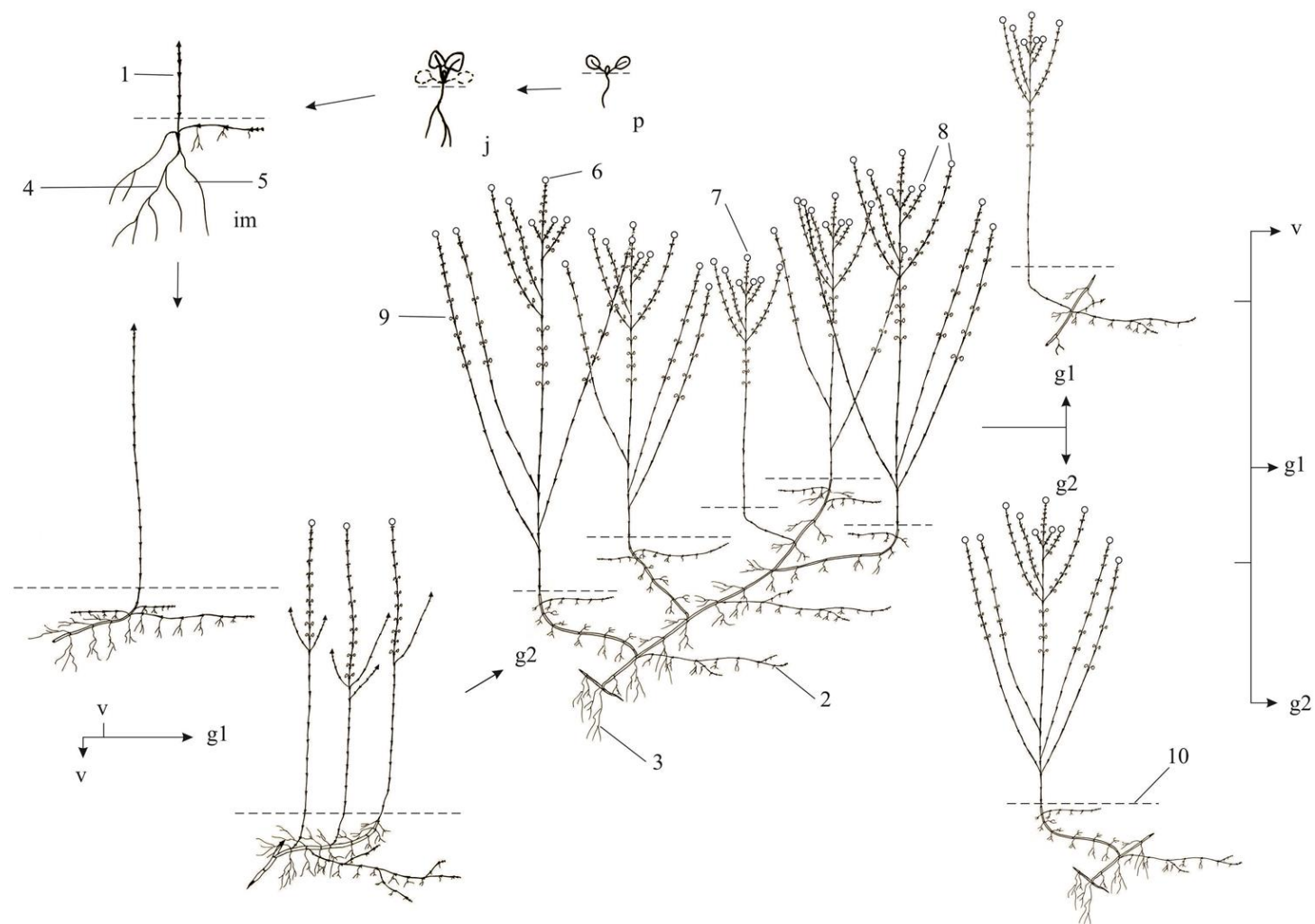


Рисунок 4.15 – Онторморфогенез *Scutellaria galericulata* длиннокорневищной жизненной формы

Условные обозначения – 1 – первичный побег, 2 – моноциклическое удлиненное гипогеегенное корневище, 3 – придаточные корни, 4 – главный корень, 5 – боковые корни, 6 – дициклический генеративный анизотропный побег, 7 – моноциклический генеративный побег, 8 – параклады, 9 – супротивная пара цветков, 10 – уровень почвы.

4.9 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищные травы с анизотропными и плагиотропными побегами

Типичным представителем этой жизненной формы является *S. ikonnikovii*, она формируется в условиях пойменных и закустаренных камышовых лугов. В онтогенезе особи этого вида проходят следующие стадии морфогенеза: первичный побег (p–im) – разветвленный первичный побег (v–g1) – многопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением (g2) – однопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением (v–g1) (рисунок 4.16). Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает комплекс одноосного побега на основе моноциклического удлиненного плагиотропного побега.

За один вегетационный сезон в год прорастания семян особи проходят прегенеративный период и молодое генеративное состояние. **Проростки** представлены первичным побегом с парой округлых очень мелких семядольных листьев с пазушными почками и системой главного корня. В **ювенильное состояние** особи переходят после отмирания семядольных и разворачивания пары настоящих зеленых листьев сердцевидной формы. В **имматурном состоянии** особи представлены удлиненным ортотропным первичным побегом высотой 3–5 см, состоящим из 3–4 метамеров. Третья и четвертая пара листьев на побеге продолговатой формы. Главный корень длиной 1,5 см с боковыми корнями, ветвящимися до II порядка, за счет них базальная часть побега постепенно втягивается в почву.

В конце июня из одной, реже обеих почек в пазухах семядольных листьев разворачивается удлиненное гипогеегенное корневище, растение переходит в **виргинильное состояние** и в стадию морфогенеза – разветвленный первичный побег. Вытягивание междоузлий уже образовавшихся метамеров и формирование новых приводит к удлинению побега до 16 см. Листья также увеличиваются в размерах (ширина 0,3–0,4 см, длина 0,7–1 см), их пластинка имеет продолговатую

форму со слабосердцевидным основанием. Система главного корня длиной до 7 см, боковые корни ветвятся до IV–V порядка.

В середине июля наступает **молодое генеративное состояние**. Высота побега увеличивается до 20–25 см. Начиная с третьего метамера, в пазухах листьев закладываются цветочные почки, формируется соцветие – фрондозная однобокая кисть с фиолетовыми цветками. Растущее корневище удлиняется, за счет развития в узлах тонких придаточных корней оно укореняется и начинает ветвиться. В базальной части в первых одном-двух метамерах разворачивается по одной почке, формируются геофильные удлиненные корневища $n+2$ порядка, состоящие из 3–5 метамеров (длина 2–5 см), которые являются первым годичным приростом дициклических побегов. В конце вегетационного сезона корневище состоит из 5–8 метамеров, в длину может достигать 15–20 см. За счет перегнивания первого междоузлия происходит морфологическая дезинтеграция, разветвленное корневище отделяется от семенной материнской особи и существует на второй год жизни самостоятельно. Семенная особь в конце первого года жизни полностью отмирает. На следующий год раметы представлены многопобеговой партикулой с диффузным подземным ветвлением и находятся в **средневозрастном генеративном состоянии**. В базальной части перезимовавшего корневища формируется второй годичный прирост дициклических побегов (1–2), ближе к верхушечной части корневища разворачиваются 2–3 моноциклических вегетативных побега. Второй годичный прирост дициклических побегов генеративный удлиненный ортотропный высотой до 65–70 см. Вегетативные побеги анизотропные удлиненные высотой до 45 см, их геофильные участки состоят из 3–5 метамеров и в длину достигают 3–5 см. Первая пара ассимилирующих листьев на побегах имеет овальную форму листовой пластинки (длина 0,9–1 см, ширина 0,7–0,8 см), далее по оси формируются продолговатые листья со слабосердцевидным основанием и хорошо выраженной нижней лопастью (длина 4–5 см, ширина 1,1–1,5 см). В середине июля почти все подземные перезимовавшие боковые почки трогаются в рост.

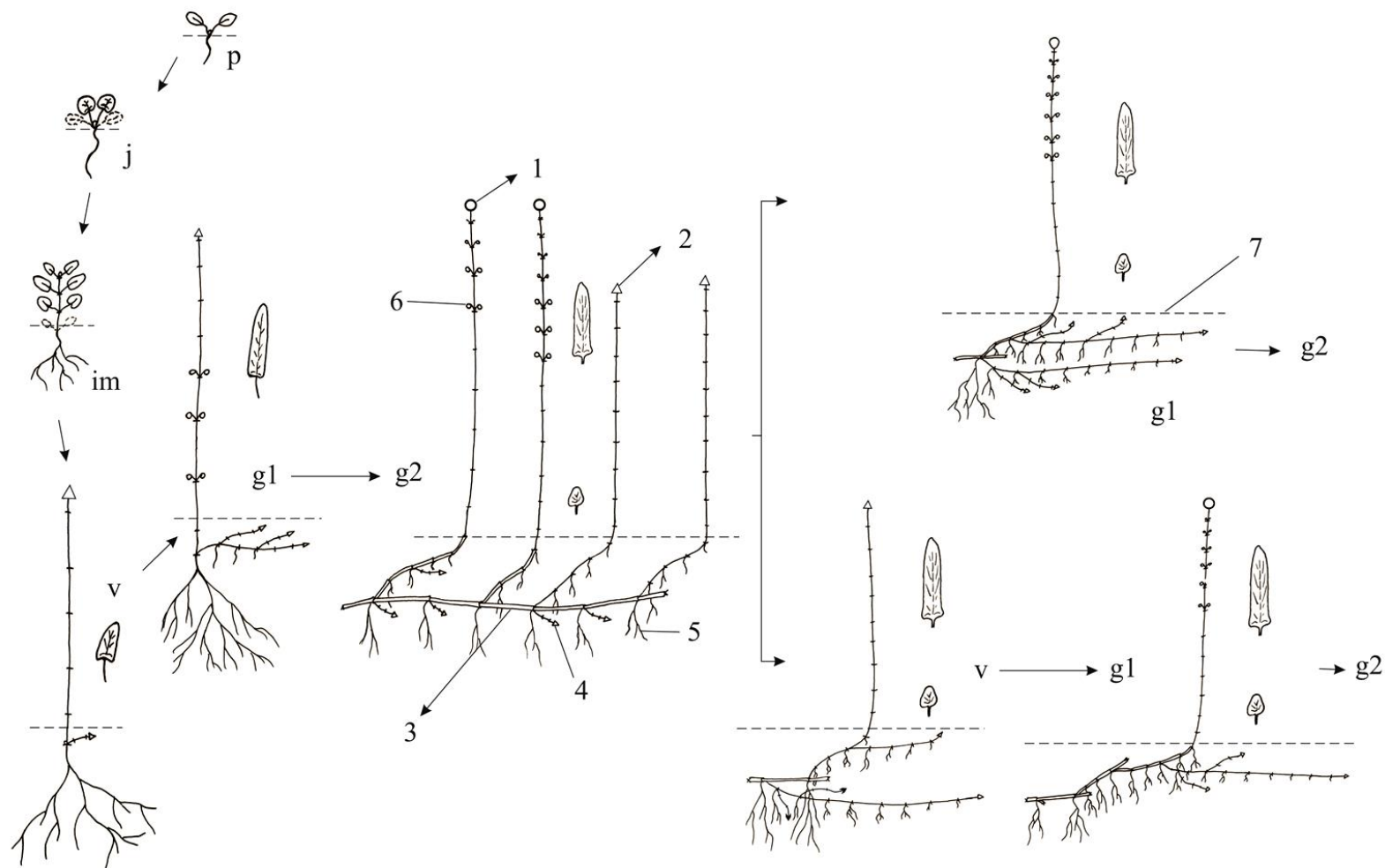


Рисунок 4.16 – Онтоморфогенез *Scutellaria ikonnikovii* длиннокорневищной жизненной формы

Условные обозначения – 1 – дициклический анизотропный удлиненный побег, 2 – моноциклический анизотропный удлиненный побег, 3 – моноциклическое удлиненное гипогеегенное корневище, 4 – новое гипогеегенное корневище, 5 – придаточные корни, 6 – пара супротивный цветков, 7 – уровень почвы.

На первом годичном приросте дициклических побегов и на корневище разворачиваются новые гипогеогенные удлиненные корневища $n+1$ порядка.

В конце июля – в августе участки корневища n -го порядка перегнивают, кратковременное средневозрастное генеративное состояние заканчивается, система распадается на отдельные самостоятельно существующие однопобеговые партикулы с диффузным подземным ветвлением. В зависимости от типа побега партикулы находятся в разных онтогенетических состояниях: виргинильном или молодом генеративном. Также они отличаются по длительности жизни.

1) Партикула в *виргинильном состоянии* представлена укорененным участком корневища, состоящим из 1–3 метамеров, с одним парциальным моноциклическим вегетативным побегом и корневищем $n+1$ порядка. После обособления партикулы в этот же год на геофильной части вегетативного побега развивается один геофильный первый годичный прирост дициклического побега. Корневище $n+1$ порядка удлиняется до 10–15 см и ветвится, в конце вегетационного сезона перегнивает в базальной части и отделяется от материнской парциали. На следующий год разветвленное корневище $n+1$ порядка и партикула существуют отдельно, на корневище развиваются вегетативные и генеративные побеги, особь находится в средневозрастном генеративном состоянии, а партикула переходит в молодое генеративное состояние. В молодом генеративном состоянии разворачивается надземный ортотропный второй годичный прирост дициклического генеративного побега. На первом годичном приросте из перезимовавших боковых почек развивается новое гипогеогенное разветвленное корневище. Корневище в конце года отделяется, перезимовывает, на следующий год формируется партикула в средневозрастном генеративном состоянии, а материнская однопобеговая партикула полностью отмирает. Длительность жизни отдельной однопобеговой партикулы 3 года, редко встречаются 4-летние особи.

2) Партикула в *молодом генеративном состоянии*, образовавшаяся в результате распада средневозрастной генеративной особи, представлена участком корневища с дициклическим генеративным побегом и корневищем $n+1$ порядка.

Кроме корневище $n+1$ порядка, продолжающего свой рост, из боковых почек на первом годичном приросте дициклического побега развиваются новые разветвленные гипогенные корневища. В конце вегетационного сезона оба корневища отделяются от материнской особи и на следующий год на их основе формируются многопобеговые партикулы средневозрастного генеративного состояния, а материнская однопобеговая партикула в конце сезона отмирает, таким образом, длительность её жизни составляет один год.

Старых особей в популяциях не обнаружено, это связано с биологическими особенностями вида: распадом особей в средневозрастном генеративном состоянии на однопобеговые партикулы с неглубоким омоложением до виргинильного и молодого генеративного состояния, а также с малой длительностью жизни отдельных партикул (2-3(4)года).

4.10 Явнополицентрические поликарпические длиннокорневищные травы с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами

В условиях низинного луга, на кочках покрытых мхом у особей *S. dependens* формируется длиннокорневищная жизненная форма. Побеговая система образована 3 типами побегов: моноциклический удлиненный, моноциклический гипогенный удлиненный и дициклический удлиненный. Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает комплекс одноосного побега на основе моноциклического удлиненного плагиотропного побега. Особи проходят следующие стадии морфогенеза: первичный побег ($p-j$) – разветвленный первичный побег (im) – многопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением ($v-g2$) – однопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением ($v-g2$).

Проростки появляются с мая по июль, они представлены первичным розеточным побегом и системой главного корня (рисунок 4.17, таблица 4.12). Главный корень ветвится. На побеге развиваются округлые семядольные и настоящие зеленые листья округлой формы с небольшой выемкой на верхушке

(длина 0,2 см, ширина 0,25). После отмирания семядолей особи переходят в **ювенильное состояние**. Эпикотиль вытягивается, первичный побег становится удлинённым высотой 1–2 см с 2–3 парами настоящих зеленых листьев округлой формы (ширина 0,1–0,15 см, длина 0,1–0,2 см). Корневая система смешанная: главный корень в длину достигает 1,5–2 см, в семядольном узле развиваются придаточные корни. Базальная часть побега, чаще всего только семядольный узел, постепенно втягивается в почву.

В июле-августе из пазушных почек семядольных листьев начинают расти удлинённые гипогейные корневища, растение переходит в **имматурное состояние** и фазу морфогенеза – разветвлённый первичный побег. Корневище залегает в почве на глубине 2–3 см, к концу вегетационного сезона достигает в длину 3–5 см и состоит из 2–4 метамеров, в узлах развиваются тонкие придаточные корни длиной 0,5–1 см. Побег в имматурном состоянии высотой 2–4 см, на нем развиваются 5–7 пар листьев треугольно-сердцевидной формы (длина 0,3–0,8 см, ширина 0,3–0,4 см). В конце вегетационного сезона семенная особь (первичный побег и главный корень) отмирает, а гипогейное корневище с почками возобновления и придаточными корнями сохраняется и перезимовывает.

Первое вегетативное поколение находится в **виргинильном состоянии**. Верхушечная почка перезимовавшего корневища отмирает, а из боковых почек в разных узлах развиваются два вегетативных моноциклических ортотропных удлинённых побега высотой 3,5–8 см. Геофильный участок побега длиной 2–3 см состоит из 2–3 метамеров с чешуевидными листьями и придаточными корнями в узлах. Первые ассимилирующие листья на побеге округлые, далее по оси разворачиваются треугольно-сердцевидные листья с вытянутой тупой верхушкой (длина 0,8 см, ширина 0,7 см). В конце июня–в июле из боковых почек на корневище и на геофильной части побегов начинают расти новые гипогейные корневища, формируется многопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением.

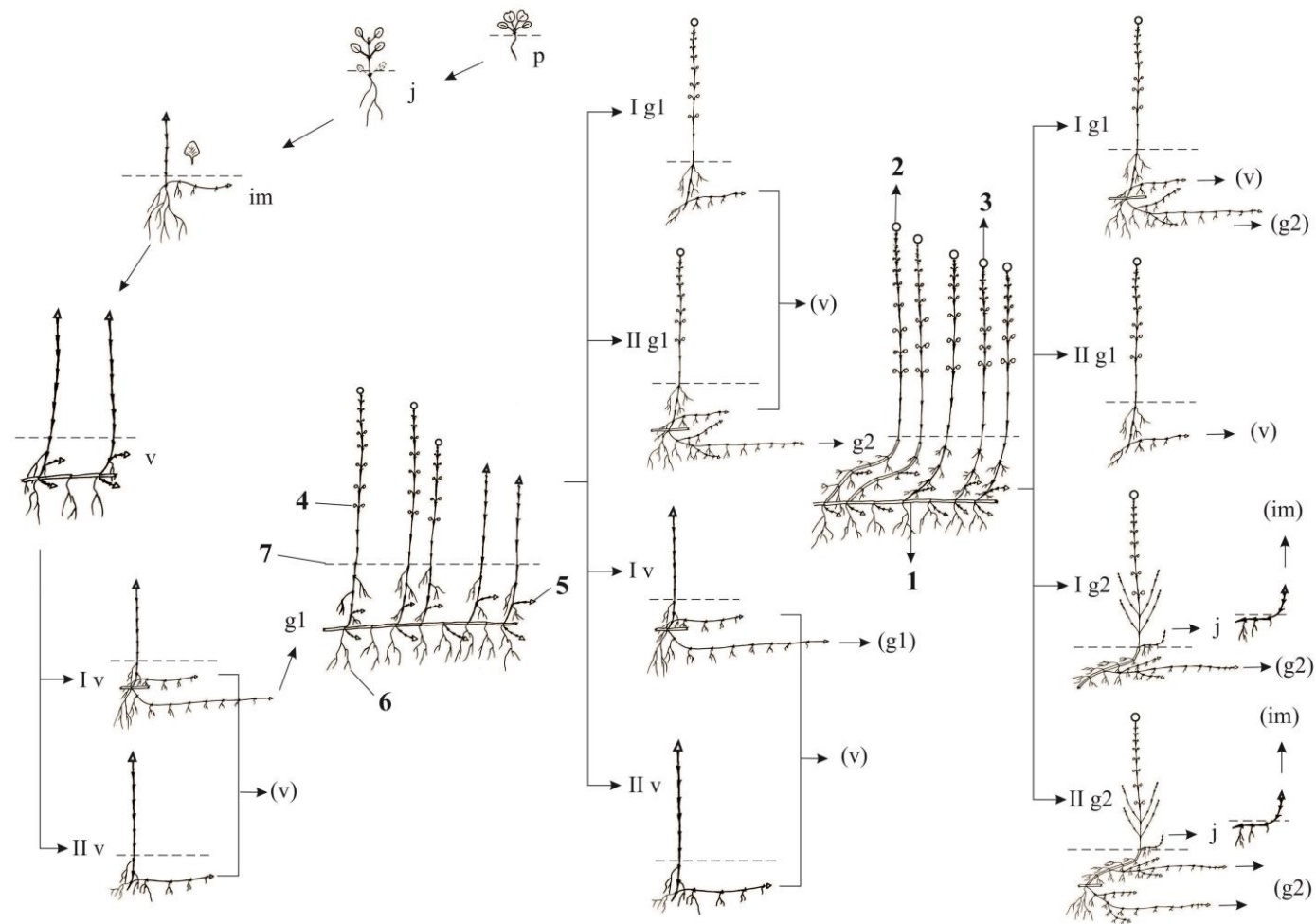


Рисунок 4.17 – Онторморфогенез *Scutellaria dependens* длиннокорневищной жизненной формы

Условные обозначения – 1 – моноциклическое удлиненное гипогеегенное корневище; 2 – дициклический анизотропный удлиненный побег; 3 – моноциклический ортотропный удлиненный побег 4 – пара супротивный цветков, 5 – новое гипогеегенное корневище, 6 – придаточные корни, 7 – уровень почвы; I, II – варианты строения партикул; (онтогенетическое состояние) – онтогенетическое состояние рамет следующего поколения.

Эта стадия морфогенеза непродолжительная, уже в конце июля в результате перегнивания междоузлий корневища и первого метамера побегов особь распадается на отдельные однопобеговые партикулы с диффузным подземным ветвлением, которые находятся в виргинильном состоянии. Партикулы имеют разное строение:

- 1) вегетативный побег с собственной придаточной корневой системой и растущим корневищем на геофильной части побега;
- 2) вегетативный побег, связанный с участком корневища, состоящим из 1-3 метамеров длиной 1,5-3 см, и двумя новыми корневищами: корневище $n+1$ порядка и корневище на геофильной части побега.

На следующий год боковые почки на корневищах раскрываются, формируются многопобеговые партикулы с диффузным подземным ветвлением, находящиеся в виргинильном или молодом генеративном состояниях.

В *молодом генеративном состоянии* из почек развиваются как вегетативные, так и генеративные моноциклические удлинённые побеги. Вегетативные побеги – ортотропные высотой 5-10 см, с геофильным участком длиной 2-3 см, состоящим из 2-3 удлинённых метамеров. Генеративные побеги также ортотропные высотой 7-12 см, их геофильные участки состоят из 2-5 удлинённых метамеров. На побегах листья разной формы: первая и вторая пары треугольно-сердцевидные, третья и четвертая пары треугольно-сердцевидные с вытянутой тупой верхушкой и хорошо выраженной нижней лопастью, выше по оси – прицветные листья продолговато-треугольные с цельнокрайной пластинкой. Соцветие – простая открытая фрондозная кисть, с мелкими цветками белого цвета и фиолетовыми жилками. В конце июня – в июле из нереализованных боковых почек на корневище и на геофильной ортотропной части побегов начинают развиваться новые гипогенные корневища, особь представлена многопобеговой партикулой с диффузным подземным ветвлением. Эта стадия морфогенеза, как и в виргинильном состоянии, непродолжительная. Уже в конце июля особь распадается на отдельные однопобеговые партикулы с диффузным подземным ветвлением, которые в зависимости от типа побега (генеративный или

вегетативный), находятся в разных онтогенетических состояниях: виргинильном и молодом генеративном.

Виргинильные однопобеговые партикулы развиваются по описанной выше схеме.

Однопобеговые партикулы, находящиеся в молодом генеративном состоянии, имеют разное строение:

1) генеративный побег с собственной придаточной корневой системой и растущим корневищем на ортотропной геофильной части побега;

2) генеративный побег, связанный с участком корневища и двумя растущими корневищами: корневище $n+1$ порядка и корневище на геофильной ортотропной части побега. Корневище $n+1$ порядка, развивающееся из боковых почек корневища n -го порядка, после дезинтеграции особи начинает ветвиться, почки раскрываются акропетально, как правило, по одной, реже по две в первых одном-двух узлах, формируются корневища $n+2$ порядка, которые являются первыми геофильными годичными приростами будущих дициклических побегов. Они плагиотропные, состоят из 3–5 метамеров и в длину достигают 3–5 см. В конце вегетационного сезона партикулы отмирают, а корневища сохраняются и перезимовывают.

На основе неразветвленных корневищ на следующий год формируются партикулы, находящиеся в виргинильном состоянии. А на основе разветвленных корневищ формируются партикулы, находящиеся в *средневозрастном генеративном состоянии*. Второй годичный прирост дициклических побегов – надземный генеративный ортотропный высотой 16–23 см. Кроме дициклических побегов разворачиваются еще 1–3 моноциклических генеративных ортотропных побега. В июне-июле, как и в предыдущих онтогенетических состояниях, начинают развиваться новые гипогенные корневища. В середине лета происходит дезинтеграция особи, формируются однопобеговые партикулы с диффузным подземным ветвлением, находящиеся в молодом генеративном и средневозрастном генеративном состояниях. Особи в молодом генеративном состоянии представлены партикулами с моноциклическим генеративным

побегом, а особи в средневозрастном генеративном состоянии с дициклическим генеративным побегом.

Однопобеговые партикулы, находящиеся в молодом генеративном состоянии, развиваются по описанной выше схеме.

Таблица 4.12 – Биометрические показатели особей *Scutellaria dependens* длиннокорневищной жизненной формы

Параметр	Онтогенетическое состояние		
	v	g1	g2
Длина корневища n-го порядка, см	$\frac{1,17 \pm 0,15}{0,2 - 2,8}$	$\frac{2,59 \pm 0,27}{0,5 - 6}$	$\frac{2,75 \pm 0,21}{1 - 5}$
Число метамеров корневища n-го порядка, шт	$\frac{1,84 \pm 0,21}{1 - 5}$	$\frac{3,04 \pm 0,29}{1 - 6}$	$\frac{2,44 \pm 0,26}{1 - 6}$
Число побегов, шт	$\frac{1 \pm 0}{1 - 1}$	$\frac{1,04 \pm 0,04}{1 - 2}$	$\frac{1,08 \pm 0,06}{1 - 2}$
Высота побегов, см	$\frac{4,99 \pm 0,48}{1 - 13}$	$\frac{10,85 \pm 0,65}{2 - 18}$	$\frac{19,80 \pm 0,52}{14 - 23}$
Число корневищ n+1 порядка, шт	$\frac{1,40 \pm 0,13}{1 - 3}$	$\frac{2,04 \pm 0,16}{1 - 3}$	$\frac{2,16 \pm 0,21}{1 - 5}$
Длина корневищ n+1 порядка, см	$\frac{0,41 \pm 0,09}{0,1 - 2}$	$\frac{0,45 \pm 0,13}{0,1 - 3,3}$	$\frac{1,33 \pm 0,29}{0,2 - 6}$
Число корневищ n+2 порядка, шт	$\frac{1,92 \pm 0,29}{1 - 5}$	$\frac{1,72 \pm 0,22}{1 - 4}$	$\frac{2,56 \pm 0,37}{1 - 8}$
Длина корневищ n+2 порядка, см	$\frac{0,64 \pm 0,07}{0,1 - 1,4}$	$\frac{0,46 \pm 0,08}{0,1 - 1,4}$	$\frac{1,05 \pm 0,27}{0,1 - 6}$

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

Однопобеговые партикулы в средневозрастном генеративном состоянии развиваются следующим образом: на втором годичном приросте дициклических побегов в надземной сфере формируются удлиненные ортотропные вегетативные побеги обогащения, состоящие из 3–5 удлиненных метамеров. В приземной сфере в зоне перехода первого прироста во второй, формируются анизотропные удлиненные вегетативные побеги. Ортотропная часть таких побегов 1–1,5 см длиной с 2–3 парами зеленых листьев овально-треугольной формы. На плагиотропном участке, длиной 1–3 см, в узлах формируются придаточные корни, которые прижимают плагиотропный участок побега к моховому покрову. Дочерняя партикула, образовавшаяся в результате перегнивания основания побега, находится в *ювенильном состоянии*. Дальнейшее развитие ювенильных

особей не отличается от развития описанных выше особей семенного происхождения. На первом годичном приросте дициклических побегов и на корневище n -го порядка развиваются разветвленные гипогеогенные корневища, на их основе в следующий вегетационный сезон формируются партикулы, находящиеся в средневозрастном генеративном состоянии.

Старое генеративное состояние и постгенеративный период отсутствуют, это является биологической особенностью вида и связано с интенсивным вегетативным размножением и ранней дезинтеграцией особей. Ежегодно в конце вегетационного сезона партикулы полностью отмирают, перезимовывают только отделившиеся в конце года новые корневища с почками возобновления. Длительность жизни партикул один год, если особь представлена одиночным парциальным побегом с придаточной корневой системой, и два года, если особь представлена одиночным парциальным побегом, связанным с участком корневища.

4.11 Явнополицентрические поликарпические столонообразующие травы с анизотропными побегами

Такая жизненная форма формируется у *S. scordiifolia* в условиях луговых и настоящих степей, а также на остепненных лугах. Также она описана у особей *S. galericulata*, произрастающих в луговых группировках на глинистых обрывистых берегах рек. Оба вида можно отнести к вегетативным однолетникам (Высоцкий, 1915). Развитие особей происходит по-разному.

Онторморфогенез *S. galericulata*.

Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает комплекс одноосного побега на основе дициклического удлиненного анизотропного побега. Особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p-j) – разветвленный первичный побег (im) – [система парциальных побегов – разветвленная партикула] (v-g).

Проростки представлены первичным побегом с парой округлых семядольных листьев и главным корнем (рисунок 4.18). После отмирания семядольных листьев и формирования пары настоящих зеленых округло-треугольных листьев на коротком черешке особи переходят в **ювенильное состояние**.

В **имматурном состоянии** первичный побег удлинённый высотой 1,5–4 см с листьями длиной 0,6–0,7 см, шириной 0,5 см. За счёт подвижности субстрата и контрактальной деятельности главного и боковых корней базальная часть побега погружается в почву. Из пазушных почек семядольных листьев начинают развиваться удлинённые, утолщённые по всей длине столоны I-го порядка, напоминающие клубень. Особи переходят в следующую стадию морфогенеза «разветвлённый первичный побег». По мере роста столона в базальной части раскрываются боковые почки и формируются столоны II-го порядка, они также утолщённые и удлинённые. Столоны I-го порядка в длину достигают 5–8 см, столоны II-го порядка 3–6 см. По всей их длине в узлах развиваются ветвящиеся придаточные корни. В августе столоны всех порядков перегнивают у основания, и система распадается на столоны с придаточной корневой системой. Семенная особь в конце вегетационного сезона полностью отмирает.

На следующий год вегетативное поколение находится в **виргинильном состоянии**. Верхушечная почка столона меняет направление роста, формируется вегетативный второй годичный прирост дициклического побега, высотой от 6 до 12 см. С началом раскрытия почек на материнском столоне формируется система парциальных побегов. Материнский клубневидный стolon, состоящий из 4–6 метамеров, ветвится, раскрываются все боковые почки, из супротивных почек в узле из одной развивается моноциклический вегетативный побег, а из второй дочерний клубневидный стolon. Дочерние столоны $n+1$ порядка в виргинильном состоянии утолщены не полностью, их базальная часть (4–6 метамеров) остается не утолщенной. Столоны следующих порядков развиваются только на утолщенной части столоны $n+1$ порядка, они полностью утолщены.

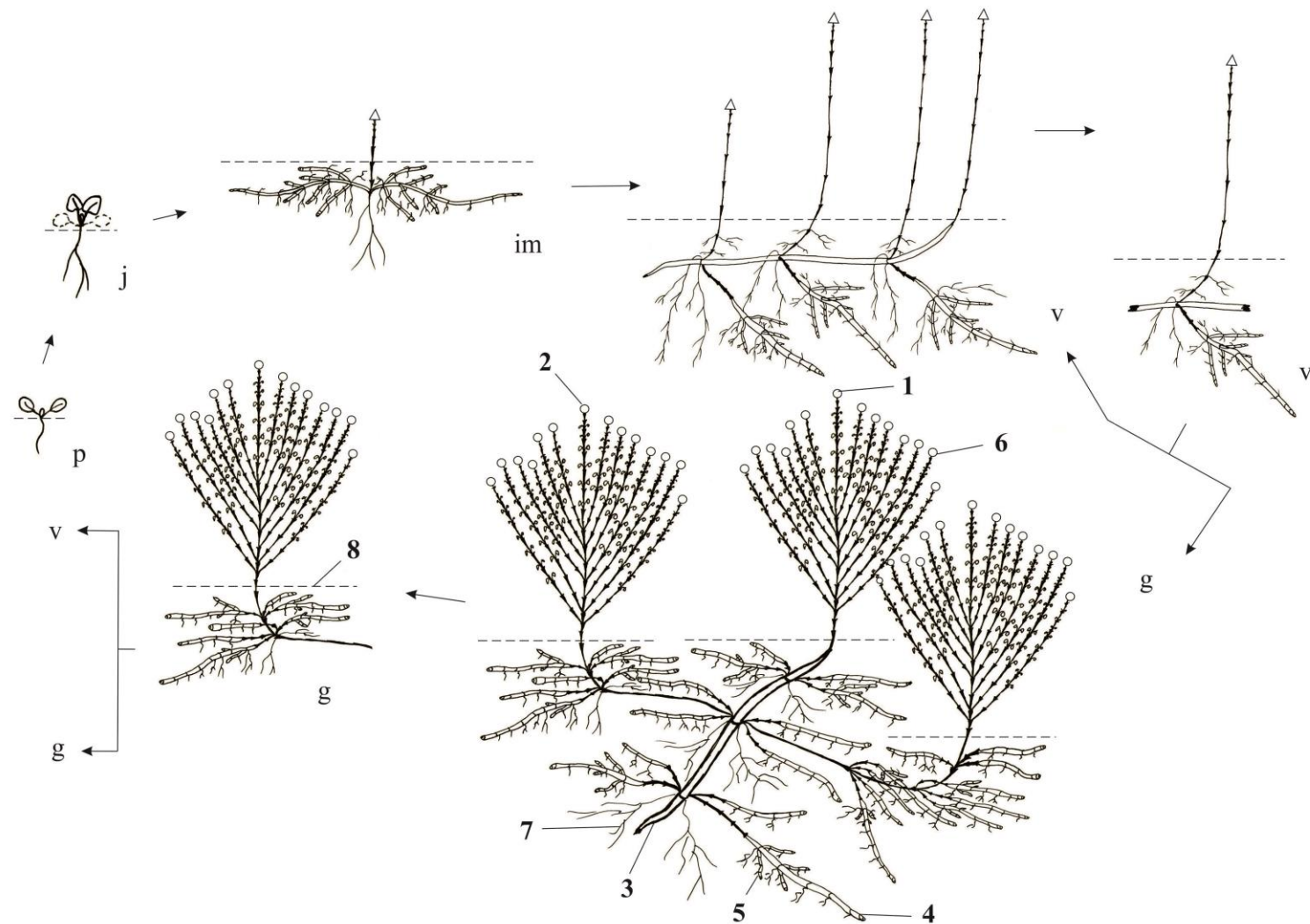


Рисунок 4.18 – Онтоморфогенез *Scutellaria galericulata* столонообразующей жизненной формы

Условные обозначения – 1 – дициклический анизотропный генеративный побег, 2 – моноциклический анизотропный генеративный побег, 3 – стolon n-го порядка, 4 – стolon n+1 порядка, 5 – стolon n+2 порядка, 6 – паракладий, 7 – придаточные корни, 8 – уровень почвы.

В большинстве случаев система сохраняется, не распадаясь до конца вегетационного сезона, но в некоторых случаях столон n -го порядка может перегнивать в междоузлиях и система распадается на отдельные разветвленные партикулы. В конце августа столоны всех порядков постепенно перегнивают у основания, и система столонов распадается на отдельные столоны с придаточной корневой системой.

На основе этих столонов на следующий вегетационный сезон развиваются раметы, находящиеся в виргинильном или генеративном состояниях. Раметы этого года после отделения дочерних столонов полностью отмирают. Генеративные особи однородны и выделение отдельных состояний не целесообразно. У особей в *генеративном состоянии* второй годичный прирост дициклического побега генеративный, высотой 20–25 см. Верхушечная часть побега представлена соцветием — открытой фрондозной кистью. Фиолетовые цветки в соцветии располагаются по одному в пазухе каждого листа. На побеге акропетально разворачиваются удлинённые паракладии. Материнский стolon (n -го порядка) в генеративном состоянии длиной от 4 до 9 см с сериальными почками, чаще всего их по две (верхняя и нижняя), иногда по три (верхняя, средняя и нижняя) в пазухе. В рост трогаются все почки, развиваются моноциклические генеративные побеги и дочерние разветвленные столоны.

Моноциклические генеративные побеги – анизотропные, они развиваются из супротивных верхних или средних сериальных почек. Надземная часть побега высотой до 40 см, из боковых почек под соцветием развиваются 12–20(28) паракладий. Подземный геофильный участок побега состоит из 1–3 метамеров с чешуевидными листьями, в пазухах которых закладываются по две сериальных почки. Из них развиваются полностью утолщенные клубневидные неветвящиеся столоны. Нижние почки более крупные, и столоны из них развиваются мощнее и более утолщенные. По всей длине столонов в узлах развиваются придаточные корни.

Из всех остальных почек на материнском столоне развиваются клубневидные столоны $n+1$ порядка с неутолщенной базальной частью длиной

10–12 см. Более мощные столоны разворачиваются из нижних сериальных почек, они ветвятся, формируется 1–2 полностью утолщенных столона $n+2$ порядка. В узлах столонов всех порядков развиваются тонкие придаточные корни.

В конце вегетационного сезона столоны на побегах и материнском столоне перегнивают у основания, отделяются, и столоны с придаточной корневой системой в дальнейшем существуют самостоятельно. Материнская рамета в конце года полностью отмирает. В результате вегетативного размножения на следующий год формируется новое вегетативное поколение, особи которого могут находиться как в виргинильном, так и в генеративном состоянии.

Старых особей в популяции не найдено. В связи с тем, что материнская рамета каждый год отмирает, многолетние части не сохраняются.

Онторморфогенез *S. scordiifolia*.

Семенные особи в природе не обнаружены, поэтому изучен морфогенез только вегетативных особей (рамет), в онтогенезе они проходят следующие фазы морфогенеза: [парциальный побег – разветвленный парциальный побег] ($v-g3$) – система парциальных побегов ($g2-g3$) – парциальный побег ($g2-ss$). Основной структурной единицей особей во взрослом состоянии выступает комплекс одноосного побега на основе дициклического удлиненного анизотропного побега.

Развитие особей разных онтогенетических состояний происходит по одной схеме (Guseva, 2018). На столоне материнской раметы из боковых почек развиваются удлинённые гипогеогенные столоны $n+1$ порядка. За счет накопления в междоузлиях питательных веществ они почти полностью утолщаются (не утолщенными остаются лишь один-два метамера в базальной части) и напоминают клубень. В пазухах чешуевидных листьев на клубневидных столонах закладываются боковые почки, которые, как и верхушечная, являются почками возобновления. Столоны могут ветвиться за счет раскрытия почек в базальной части клубневидного участка. Столоны $n+2$ порядка удлиненные, полностью утолщенные. По всей длине столонов разного порядка в узлах развиваются придаточные корни. В конце вегетационного сезона неутолщенные

метамеры столонов $n+1$ порядка и междоузлия в базальной части столонов $n+2$ порядка перегнивают, каждый стolon с придаточной корневой системой продолжает существовать самостоятельно. На следующий год за счет вытягивания сближенных метамеров в апикальной части stolона формируется апогеотропный участок, а из верхушечной почки развивается надземный ортотропный удлинённый годичный побег с укороченной базальной частью, состоящий из 2–5 сближенных метамеров с чешуевидными листьями. Побег ветвится: в надземной сфере из боковых почек развиваются вегетативные побеги обогащения и параклади, в подземной сфере на stolоне формируются дочерние stolоны, дающие начало новому поколению рамет. Материнский стolon в течение года постепенно отмирает с базального конца. Таким образом, *S. scordiifolia* существует в виде парциальных дициклических побегов.

Онтогенез рамет начинается с *виргинильного состояния*. Клубневидный стolon в длину достигает 4–6 см, он состоит из 5–7 удлинённых метамеров (рисунок 4.19, таблица 4.13). За счет развития в узлах тонких придаточных корней стolon укореняется. Надземный ортотропный удлинённый годичный побег – вегетативный высотой до 15 см, на нем разворачиваются листья длиной до 3 см, шириной до 1,2 см. В конце июня после замирания верхушечной почки побег начинает ветвиться, в приземной части годичного побега развивается от 1 до 4 удлинённых ортотропных вегетативных побега. Ветвление stolона начинается в конце июня, трогаются в рост 2–4(6) stolона $n+1$ порядка, первыми разворачиваются почки на апогеотропной части, позже на плагиотропном участке. В длину новые stolоны достигают от 9 до 15 см. На следующий год новые раметы будут находиться в виргинильном и молодом генеративном состояниях.

Также в популяциях могут формироваться виргинильные особи со сниженной жизненностью. Такие особи представлены моноциклическими анизотропными побегами с придаточной корневой системой, они формируются из боковых почек на плагиотропном участке stolона особей средневозрастного генеративного состояния. Подземный апогеотропный участок побега состоит из

4–6 метамеров и в длину достигает 4–6 см. Ортотропная надземная часть побега 4–10 см в высоту, с настоящими зелеными листьями овальной формы, длиной 0,6–0,8 см, шириной 0,2–0,4 см, на коротком черешке длиной 0,2 см. Почки на апогеотропной части столона могут трогаться в рост, но чаще всего отмирают на ранних этапах развития. В конце вегетационного сезона рамета полностью отмирает.

В *молодом генеративном состоянии* годичный побег – генеративный, высотой до 23–30 см. В пазухах листьев, начиная с 7–10 метамера, развиваются цветки фиолетовой окраски, формируется соцветие – простая фрондозная кисть. На побеге из почек в пазухах 5–7-го надземных метамеров развиваются удлиненные вегетативные побеги обогащения, состоящие из 3–6 метамеров. Клубневидный стolon 5–8 см в длину и 0,2–0,25 см в диаметре. В результате его ветвления появляются новые утолщенные столоны (4–8(12) шт) диаметром 0,2–0,4 см, с дистального конца часто окрашенные в фиолетовый цвет. В конце вегетационного сезона материнская особь отмирает, а столоны перезимовывают. Раметы переходят в средневозрастное генеративное состояние.

Годичный надземный побег в *средневозрастном генеративном состоянии* генеративный, ортотропный высотой от 10 до 17 см, из надземных боковых почек под соцветием разворачиваются от 2 до 13 боковых силлептических удлиненных паракладий, которые перерастают главный побег и достигают в высоту 30 см.

Клубневидный стolon в длину 9–16 см, на нем развиваются ветвящиеся до II–III порядка придаточные корни. На апогеотропной части столона в пазухах 1–2-х метамеров закладываются сериальные почки, всего их две: нижняя и верхняя. Нижняя почка закладывается позже, но в процессе роста перерастает верхнюю. Развивающийся из нее стolon $n+1$ порядка мощнее, в длину может достигать до 30 см, в диаметре 0,3–0,5 см, чаще всего ветвится: в 2–3-х узлах на базальной части клубневидного участка раскрывается по одной почке, формируются столоны $n+2$ порядка. Эти столоны полностью утолщенные, диаметром 0,1–0,2 см, длиной 2–4 см. На основе столонов $n+1$ порядка развиваются особи, находящиеся в средневозрастном генеративном состоянии, а со временем и

старые генеративные особи, а на основе столонов $n+2$ порядка виргинильные и молодые генеративные особи. Столоны $n+1$ порядка, развивающиеся из верхних сериальных почек и из не сериальных боковых почек не ветвятся, в длину достигают до 23 см, в диаметре 0,2–0,4 см. Раметы в следующем вегетационном сезоне находятся в средневозрастном генеративном состоянии. Всего на материнском столоне разворачивается от 5 до 10 (20) новых столонов.

Клубневидный столон особей, находящихся в *старом генеративном состоянии*, покрыт поперечными и продольными перетяжками и имеет желтый оттенок. В длину достигает 12–14 см, придаточные корни, развивающиеся в узлах, не ветвятся. Надземный годичный побег генеративный, высотой от 8 до 26 см. За счет раскрытия боковых почек в приземной части побега развиваются 1–2 вегетативных побега обогащения и 1–2 паракладия.

Чаще всего в старом генеративном состоянии новые столоны $n+1$ порядка не развиваются или отмирают на ранних этапах развития, и онтогенез особи заканчивается. В некоторых случаях боковые почки на плагиотропной части столона трогаются в рост, развивается 1–2 удлинённых анизотропных вегетативных побега высотой 3–5 см с мелкими листьями, шириной 0,4, длиной 0,5–0,8 см, формируется система парциальных побегов. В этот же год система распадается, побег перегнивает у основания и отделяется от материнского столона, возникает рамета, находящаяся в субсенильном состоянии. Такая особь полностью отмирает в конце вегетационного сезона вместе со старой генеративной особью.

Иногда верхушечная почка столона в старом генеративном состоянии отмирает после перезимовки, и тогда в рост трогаются боковые почки на плагиотропной части столона. На расстоянии 5–6 метамеров друг от друга развиваются 1–2 разветвленных ортотропных моноциклических генеративных удлинённых побега, формируется система парциальных побегов. Ее распад, как правило, не происходит. Подобные структуры могут формироваться и в средневозрастном генеративном состоянии, из боковых почек развиваются моноциклические анизотропные вегетативные побеги. В таких случаях распад

системы происходит за счет перегнивания базальной части побега, образуются новые раметы, находящиеся в виргинильном состоянии. Такие моноциклические раметы мы относим к особям виргинильного состояния с пониженной жизненностью.

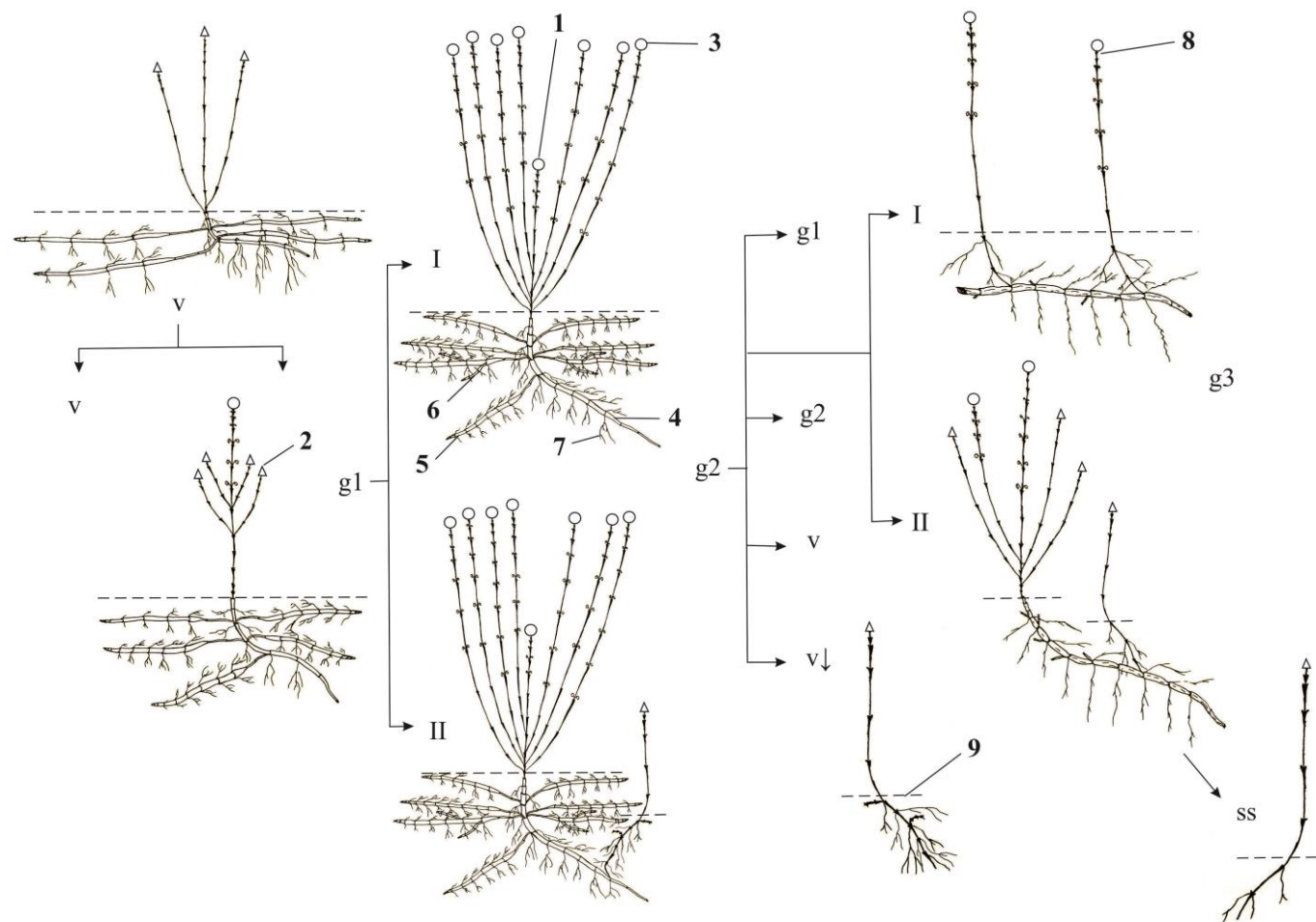


Рисунок 4.19 – Онтоморфогенез *Scutellaria scordiifolia* столонообразующей жизненной формы

Условные обозначения – I, II – варианты строения особей в онтогенетическом состоянии; v↓ – особь виргинильного состояния со сниженной жизненностью. 1 – двухциклический анизотропный генеративный побег, 2 – моноциклический вегетативный побег обогащения, 3 – паракладий, 4 – клубневидный стolon n-го порядка, 5 – клубневидный стolon n+1 порядка, 6 – стolon n+2 порядка, 7 – придаточные корни, 8 – моноциклический ортотропный вегетативный побег, 9 – уровень почвы.

Таблица 4.13 – Биометрические показатели особей *Scutellaria scordiifolia* столонообразующей жизненной формы

Параметр	Онтогенетическое состояние					
	im	v	g1	g2	g3	ss
Высота вег. побегов, см	$\frac{6,92 \pm 0,49}{4 - 12}$	$\frac{16,04 \pm 0,91}{9 - 29}$	–	–	–	–
Число метамеров побега, шт	$\frac{7,28 \pm 0,27}{6 - 11}$	$\frac{11,76 \pm 0,54}{7 - 17}$	–	–	–	–
Высота ген. побегов, см	–	–	$\frac{22,08 \pm 0,47}{15 - 26}$	$\frac{26,8 \pm 0,54}{22 - 32}$	$\frac{13,47 \pm 1,87}{6 - 40}$	–
Число метамеров побега, шт			$\frac{16,84 \pm 0,32}{14 - 20}$	$\frac{18,08 \pm 0,40}{13 - 22}$	$\frac{10,64 \pm 1,35}{5 - 30}$	–
Длина листа, см	$\frac{0,80 \pm 0,05}{0,4 - 1,2}$	$\frac{2,37 \pm 0,11}{0,9 - 3,4}$	$\frac{2,78 \pm 0,12}{0,8 - 3,5}$	$\frac{3,63 \pm 0,11}{2 - 4,5}$	$\frac{2,53 \pm 0,33}{1,1 - 8,7}$	$\frac{0,8 \pm 0,04}{0,6 - 1,1}$
Ширина листа, см	$\frac{0,27 \pm 0,02}{0,2 - 0,5}$	$\frac{0,49 \pm 0,02}{0,3 - 0,7}$	$\frac{0,51 \pm 0,02}{0,2 - 0,7}$	$\frac{0,81 \pm 0,04}{0,6 - 1,3}$	$\frac{0,56 \pm 0,07}{0,3 - 2,1}$	$\frac{0,38 \pm 0,03}{0,2 - 0,6}$
Длина stolona n-го порядка, см	$\frac{3,42 \pm 0,25}{1,5 - 6}$	$\frac{6,08 \pm 0,52}{1 - 11}$	$\frac{8,52 \pm 0,61}{4 - 18}$	$\frac{11,52 \pm 0,58}{5 - 17}$	$\frac{7,36 \pm 1,18}{1,5 - 29}$	$\frac{4,1 \pm 0,35}{2,5 - 7}$
Число stolonov n+1 порядка, шт	$\frac{2,84 \pm 0,31}{1 - 6}$	$\frac{2,00 \pm 0,25}{1 - 6}$	$\frac{2,08 \pm 0,32}{1 - 8}$	$\frac{3,36 \pm 0,24}{1 - 6}$	$\frac{3,12 \pm 0,29}{1 - 6}$	$\frac{2,4 \pm 0,45}{1 - 6}$
Длина stolonov n+1 порядка, см	$\frac{0,85 \pm 0,26}{0,1 - 6}$	$\frac{3,01 \pm 0,57}{0,4 - 13}$	$\frac{3,79 \pm 0,54}{0,3 - 11}$	$\frac{6,59 \pm 0,73}{0,7 - 16}$	$\frac{5,04 \pm 0,69}{2 - 14}$	$\frac{0,57 \pm 0,07}{0,2 - 1,1}$
Число боковых побегов, шт	$\frac{1,40 \pm 0,10}{1 - 2}$	$\frac{2,44 \pm 0,37}{1 - 8}$	$\frac{1,96 \pm 0,20}{1 - 3}$	$\frac{6,44 \pm 0,57}{1 - 12}$	$\frac{2,4 \pm 0,40}{1 - 7}$	–
Высота боковых побегов, см	$\frac{6,8 \pm 0,97}{1 - 12}$	$\frac{8,28 \pm 1,02}{0,5 - 20}$	$\frac{10,56 \pm 1,58}{2,5 - 18}$	$\frac{13,86 \pm 1,38}{2 - 30}$	$\frac{16,44 \pm 2,65}{3,5 - 48,5}$	–

Примечание – те же что и для таблицы 4.1.

Изучение онтоморфогенеза видов рода *Scutellaria* в Сибири позволило описать 11 жизненных форм и 8 путей морфогенеза, отличающиеся этапами становления и развития жизненных форм. Анализ показал, что один тип морфогенеза характерен для разных вариантов жизненных форм и наоборот становление одной жизненной формы может происходить по-разному:

1. Первичный побег – главная ось [разветвленный первичный побег] – первичный куст (полукустарнички с ортотропными побегами (*S. grandiflora*, *S. supina*), полукустарнички с анизотропными побегами (*S. tuvensis*), стержнекорневые травы с ортотропными и анизотропными побегами (*S. supina* и *S. grandiflora*) и стержнекорневые травы с ортотропными побегами (*S. baicalensis*)).

2. Первичный побег – главная ось – первичный куст – рыхлый куст (полукустарнички с ортотропными побегами: *S. supina* и *S. altaica*).

3. Первичный побег – разветвленный первичный побег – первичный куст – куртина – парциальный куст (полукустарничек с ксилоризомами: *S. mongolica*).

4. Первичный побег – главная ось – первичный куст – куртина – парциальный побег – система парциальных кустов и побегов – парциальный куст – парциальный побег (длиннокорневищно-стержнекорневые травы: *S. supina*).

5. Первичный побег – разветвленный первичный побег – парциальный побег – разветвленный парциальный побег – система парциальных побегов – разветвленная партикула (длиннокорневищные травы с анизотропными побегами: *S. galericulata*).

6. Первичный побег – разветвленный первичный побег – многопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением – однопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением (длиннокорневищные травы с анизотропными и плагиотропными побегами (*S. ikonnikovii*) и длинокорневищные травы с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами (*S. dependens*)).

7. Первичный побег – разветвленный первичный побег – система

парциальных побегов – разветвленная партикула (столонообразующие травы: *S. galericulata*).

8. Парциальный побег – разветвленный парциальный побег – система парциальных побегов – парциальный побег (столонообразующие травы: *S. scordiifolia*).

Описание онтогенеза 11 видов рода *Scutellaria* позволил выделить 6 типов онтогенеза, которые в большей степени соответствуют типам онтогенеза, выделенным Л.А. Жуковой (1995) для многолетних растений. Тип онтогенеза определяется следующими критериями: способность завершить полный онтогенез в жизни одной особи или в последовательности особей вегетативного происхождения, преобладающим способом размножения, временем его возникновения и степенью омоложения партикул, длительностью жизни особей вегетативного происхождения.

1 тип. Полный онтогенез завершается в жизни одной особи, вегетативное размножение отсутствует. Есть постгенеративный период. Такой тип онтогенеза характерен для полукустарников *S. supina* и *S. altaica*, моноцентрических полукустарничков *S. supina*, *S. tuvensis*, *S. grandiflora* и моноцентрических стержнекорневых поликарпических травянистых растений с ортотропными и анизотропными побегами *S. supina* и *S. grandiflora*.

2 тип. Полный онтогенез, как правило, реализуется в одном поколении, возможна старческая партикуляция в постгенеративном периоде. Описан у стержнекорневого многолетника с ортотропными побегами *S. baicalensis*.

3 тип. Онтогенез семенной особи неполный, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном состоянии. Партикулы не омолаживаются, но в отличие от предыдущего типа живут дольше и могут неоднократно партикулировать. Такой тип онтогенеза выделен для полукустарничка с ксилоризомами *S. mongolica*.

4 тип. Онтогенез сложный, состоит из онтогенеза семенной и вегетативных особей. Онтогенез семенной особи неполный, заканчивается, как правило, в субсенильном состоянии. Вегетативное размножение начинается в виргинильном

состоянии и заканчивается в средневозрастном генеративном состоянии. Партикулы испытывают слабое омоложение на 1–2 онтогенетических состояния. Такой тип онтогенеза выявлен у длиннокорневищно-стержнекорневого многолетнего поликарпика *S. supina*.

5 тип. Онтогенез семенной особи неполный и заканчивается в имматурном состоянии. В дальнейшем онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения, в результате многократной партикуляция, образуются партикулы разного возраста. Такой тип онтогенеза описан у явнополицентрических длиннокорневищников с анизотропными побегами *S. galericulata* и *S. hastifolia*.

6 тип. Полный онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения. Онтогенез семенной особи короткий – до виргинильного и молодого генеративного состояния. Генеты образуют специализированные диаспоры и прекращают свое существование. Возникшие диаспоры глубоко омоложены. Такой тип онтогенеза характерен для явнополицентрических длиннокорневищных травянистых поликарпиков *S. ikonnikovii* и *S. dependens* и столонообразующих травянистых поликарпиков *S. scordiifolia* и *S. galericulata*.

Таким образом, в результате изучения развития видов описано 6 типов онтогенеза, 8 типов морфогенеза и морфологическая поливариантность особей, высокая пластичность видов рода позволяет им произрастать в широком спектре местообитаний.

Глава 5 Онтогенетическая структура ценопопуляций видов рода *Scutellaria* в Сибири

Онтогенетическая структура отражает возрастную неоднородность ценопопуляций. В целом этот показатель достаточно динамичен как для сукцессионных, так и для дефинитивных ценопопуляций, но изучение изменений онтогенетической структуры в ценопопуляциях позволяет выявлять особенности приспособления видов к условиям существования. Изучение онтогенетической структуры видов рода *Scutellaria* в Сибири практически не проводились. В литературе есть данные только о состоянии ценопопуляций *S. baicalensis* (Банаева, 1994; Шишмарев, 2012; Бухашеева и др, 2007; Санданов и др., 2017). Онтогенетическая структура *S. supina* изучена только в Республике Мордовия (Пузырькина и др., 2011). В ходе исследования 8 сибирских видов рода *Scutellaria* изучена онтогенетическая структура 35 ценопопуляций (ЦП).

5.1 Характеристика местообитаний изученных ценопопуляций

S. tuvensis

ЦП 1 – Республика Тува, Кызыльский район, река Большой Теректиг-Хем, южный склон с выходами скальных пород и крупно-обломочными камнями, крутизна склона 10°. Координаты: N 51°50'12.5'', E 094°36'32.9'', h = 920 м над ур. м. Закустаренная полынная степь (*Caragana pygmaea* (L.) DC., *Spiraea hypericifolia* L., *Artemisia frigida* Willd., *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach, *Stipa orientalis* Trin., *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski.). ОПП 40%.

ЦП 2 – Республика Тува, Кызыльский район, в 19 км от с. Ээрбека, у подножья юго-западного склона, обращенного в долину реки Улуг-Хем, крутизна склона 30°. Координаты: N 51°34'34.8'', E 094°03'31.5'', h = 607 м над ур. м. Опустыненная полынная степь (*Caragana pygmaea*, *C. bungei* Ledeb., *Atraphaxis laetevirens* (Ledeb.) Jaub. et Spach, *Ephedra monosperma* C.A. Mey, *Artemisia frigida*, *Vicia costata* Ledeb., *Allium tuvinicum* (N.V. Friesen) N.V. Friesen и др.). ОПП 25%.

ЦП 3 – Республика Тува, Тес-Хемский район, в 35 км от п. Эрзина, горные гряды по правобережью реки Тес-Хем, конус выноса. Координаты: N 50°28'33.7'', E 094°55'26.7'', h = 1134 м над ур. м. Полынно-ковыльная степь (*Stipa orientalis*, *Artemisia frigida*, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Cymbaria daurica* L., *Vicia costata*, *Youngia tenuifolia* Willd., *Allium austrosibiricum* N.V. Friesen и др.). ОПП 10%.

ЦП 4 – Республика Тува, Тес-Хемский район, Убсунурская котловина галечник в долине реки Хоолу. Координаты: N 50°70'50.6'', E 093°36'26.4'', h = 878 м над ур. м. В несформированном сообществе присутствует 13 видов (*Caragana bungei*, *Asterothamnus polifolius* Novopokr., *Youngia tenuicaulis* (Babc. et Stebb.) Czer., *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne., *Scutellaria tuvensis*, *Panzerina lanata* (L.) Sojak и др.). ОПП 15%.

ЦП 5 – Республика Тува, Тес-Хемский район, Убсунурская котловина, в долине реки Хоолу по галечнику. Координаты: N 50°70'25.5'', E 093°34'80.3'', h = 805 м над ур. м. В несформированном сообществе присутствуют 10 видов (*Scutellaria tuvensis*, *Youngia tenuicaulis*, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Vincetoxicum sibiricum*, единично встречаются *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Ephedra regeliana* Florin. и др.). ОПП 10%.

S. grandiflora

ЦП 6 – Республика Тува, Барун-Хемчинский район, в ущелье хребта Тылан-Кара по правому берегу реки Алаш, в ущелье на крутом склоне (30°) северо-западной экспозиции с выходами скальных пород, мелкоземистом, покрытом крупнообломочным щебнем. Координаты: N 51°19'0.5'', E 090°34'46.9'', h = 1110 м над ур. м. Разнотравно-пырейно-холоднополынное степь (*Artemisia frigida*, *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Gypsophila patrinii* Ser., *Aster alpinus* L., *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom.). ОПП 25 %.

ЦП 7 – Республика Тува, Барун-Хемчинский район, в ущелье хребта Тылан-Кара по правому берегу реки Алаш, на крупнощебнисто-мелкоземном осыпном западном склоне, крутизной 40°. Координаты: N 51°19'01.8'', E 090°34'47.3'', h =

1113 м над ур. м. Закустаренная полынная степь (*Caragana pygmaea* и *Ephedra equisetina* Bunge, *Artemisia frigida*, *Artemisia santalinifolia* Turcz. ex Bess., *Stipa glareosa* P. Smirn.) ОПП 15 %.

ЦП 8 – Республика Тува, Барун-Хемчинский район, располагалась по днищу извилистого ущелья, шириной от 3 до 10 м, покрытого мелкой галькой и крупными глыбами. Координаты: N 51°19'00.2'', E 090°34'48.0'', h = 1149 м над ур. м. Закустаренная мелкодерновинно-полынное степь (*Atraphaxis pungens*, *Caragana pygmaea*, *Artemisia frigida*, *Artemisia santalinifolia*, *Poa botryoides*, *Gypsophila patrinii*, *Galium verum* L.). По краю ущелья встречалась *Lonicera microphylla* Willd. ex Schult. ОПП 15 %.

ЦП 9 – Республика Алтай, Онгудайский район, в устье реки Чуя на крутом (30–35°) осыпном берегу южной экспозиции, покрытом средней галькой. Координаты: N 50°23'42.6'', E 096°40'57.0'', h = 706 м над ур. м. Разнотравно-мелкодерновинное степь (*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Artemisia frigida*, *Caragana pygmaea*, *Bupleurum bicaule* Helm., *Scutellaria grandiflora* Sims.). ОПП 15 %.

S. supina

ЦП 10 – Алтайский край, Третьяковский район, окр. пос. Плоское, западные предгорья Тигирецкого хребта, левый берег р. Плоская, на северо-восточном склоне гряды крутизной 5°. Координаты: N 50°49'26,5'', E 082°10'30,4'', h = 486 м над ур. м. Петрофитный вариант богаторазнотравной степи (*Peucedanum morisonii* Bess. ex Spreng., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) Karst, *Stipa zalesskii* Wilensky, *Pulsatilla patens* (L.) Mill.). ОПП 70%.

ЦП 11 – Хакасия, Таштыпский район, окр.п. Большая Сея, на левом берегу р.Сея, южный склон крутизной 25°. Координаты: N 52°44'053'', E 082°46'239'', h = 501 м над ур. м. Петрофитный вариант настоящей степи (*Carex pediformis* С.А. Mey, *Stipa capillata* L., *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Dracocephalum peregrinum* L., *Chrysanthemum zawadskii* Herbich., *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Poa annual* L.). ОПП 60%.

ЦП 12 – Хакасия, Аскизский район, окр. д. Кызлас, южный склон. Координаты: N 53°08'19.5'', E 090°00'02.6'', h = 649 м над ур. м. Закустаренная луговая степь (*Caragana pygmaea*, *Carex pediformis*, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. str., *Thymus petraeus* Serg.). ОПП 70%.

ЦП 13 – Хакасия, Усть-Абаканский район, окр. п. Бейка, южный склон. Координаты: N 53°15'08.7'', E 090°14'31.8'', h = 610 м над ур. м. Мелкодерновинная петрофитная настоящая степь (*Festuca valesiaca*, *Thymus petraeus*, *Koeleria cristata*, *Carex duriuscula* C.A. Mey, *Clestogenes scuarosa* (Trin.) Keng, *Potentilla acaulis* L.). ОПП 60%.

ЦП 14 – Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., окр. с. Алгабас, Калбинский хребет, в ложбине. Координаты: N 49°34'31.2'', E 082°29'49.3'', h = 721 м над ур. м. Закустаренная луговая степь (*Spiraea hypericifolia*, *Lonicera tatarica* L., *Caragana arborescens* Lam., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Stipa zalesskii*, *Phleum phleoides*, *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Poa angustifolia* L.). ОПП 100%.

ЦП 15 – Казахстан, Восточно-Казахстанская область, окр. с. Бобровка, южный макросклон хр. Южный Алтай, горы Кызылкизень, на восточном склоне крутизной 20°. Координаты: N 48°52'32.6'', E 086°12'07.5'', h = 1388 м над ур. м. Закустаренная луговая степь (*Spiraea hypericifolia*, *Rosa laxa* Retz., *Carex pediformis*, *Phleum phleoides*, *Vicia tenuifolia* Roth., *Hypericum scabrum* L., *Peucedanum morisonii*, *Aconogonon alpinum* (All.) Schur.). ОПП 100%.

ЦП 16 – Республика Алтай, Усть-Канский район, окр. село Черный Ануй, на южном склоне Ануйского хребта к реке Черга. Координаты: N 51°22'44.3'', E 084°46'20.9'', h = 810 м над ур. м. Разнотравный остепненный луг (*Stipa pennata* L., *Carex pediformis*, *Agropyron cristatum*, *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Vupleurum multinerve* DC.). ОПП 100%.

ЦП 17 – Алтайский край, Чарышский район, окр. с. Майорка, южный склон. Координаты: N 51°22'44.3'', E 084°46'20.9'', h = 791 м над ур. м. Разнотравный остепненный луг, образованный на месте редкостойного березово-соснового леса

(*Caragana arborescens*, *Carex humilis* Leysser, *Calamagrostis obtusata* Trin.). ОПП 90%.

ЦП 18 – Алтайский край, Чарышский район, окр. с. Усть-Белая, предгорья Башчелакского хребта, правый берег р. Чарыш, юго-восточный склон крутизной 20°. Координаты: N 51°27'28.7'', E 083°00'39.5'', h = 453 м над ур. м. Разнотравно-вейниковый остепненный луг (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Phleum phleoides*, *Helictotrichon schellianum*, *Galium verum*, *Galatella biflora* (L.) Nees.). ОПП 100%.

S. mongolica

ЦП 19 – Кемеровская область, Кемеровский район, окр. д. Журавли, по правому берегу р. Томь, на южном склоне крутизной 30–35°. Координаты: N 55°21'40.5'', E 086°13'35.3'', h = 143 м над ур. м. Закустаренная луговая степь (*Lonicera tatarica*, *Caragana arborescens*, *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Dactylis glomerata* L., *Aconogonon alpinum*). ОПП 70%.

ЦП 20 – Кемеровская область, Кемеровский район, окр. д. Подъяково, по правому берегу р. Томь. Координаты: N 55°35'15.2'', E 085°47'36.0'', h = 110 м над ур. м. Ковыльно-ежовый остепненный луг, сформированный на галечнике (*Dactylis glomerata*, *Stipa pennata*, *Festuca pratensis* (Huds.) Beauv., *Scutellaria mongolica*, *Plantago lanceolata* L.). ОПП 60%.

S. galericulata

ЦП 21 – Красноярский край, Идринский район, окр. п. Малый Хабык, по берегу р. Хабык. Координаты: N 54°26'30.0'', E 092°04'32.7'', h = 273 м над ур. м. Луговая камышовая группировка (*Scirpus orientalis* Ohwi, *Sanguisorba officinalis* L.). ОПП 100%.

ЦП 22 – Хакасия, Бейский район, окр. п. Большой Монок, по крутому обрывистому песчаному берегу р. Большой Монок. Координаты: N 52°51'31.3'', E 090°17'12.1'', h = 412 м над ур. м. Луговая группировка (*Geranium pratense* L., *Plantago major* L., *Mentha arvensis* L., *Thalictrum minus* L., *Trifolium pratense* L., *Ranunculus propinquus* C.A. Mey.). ОПП 70%.

ЦП 23 – Хакасия, Ширинский район, окр. п. Соленоозерск. По глинистому обрывистому берегу р. Белый Июс. Координаты: N 54°44'27.7'', E 089°52'38.2'', h = 397 м над ур. м. Луговая группировка (*Potentilla anserine* L., *Taraxacum officinale* W.W. Web. ex F.H. Wigg., *Bistorta major* S.F. Gray, *Mentha aquatic* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Beckmannia eruciformis* (L.) Host s. str.). ОПП 15%.

S. ikonnikovii

ЦП 24 – Забайкальский край, Нерчинско-Заводский район, окр. с. Нерчинский Завод. Координаты: N 51°16'57.7'', E 119°38'17.2'', h = 587 м над ур. м. Камышовый пойменный луг (*Scirpus orientalis*, *Elytrigia repens*, *Poa pretense* L., *Thalictrum minus*, *Sanguisorba officinalis*, *Achillea millefolium* L., *Alopecurus aequalis* Sobol. *Cirsium pendulum* Fisch., *Equisetum arvense* L.). ОПП 100%.

ЦП 25 – Забайкальский край, Нерчинско-Заводский район, окр. с. Нерчинский Завод. Координаты: N 51°19'17.8'', E 119°39'09.2'', h = 590 м над ур. м. Камышовый луг закустаренный ивой (*Salix pseudopentandra* (Flod.) Flod., *Scirpus orientalis*, *Sanguisorba officinalis* L. *Equisetum arvense* L.). ОПП 100%.

ЦП 26 – Забайкальский край, Калганский район, окр. с. Калга, по берегу реки. Координаты: N 50°56'20.7'', E 118°54'19.6'', h = 624 м над ур. м. Камышовый луг закустаренный ивой (*Salix pseudopentandra*, *Scirpus orientalis*, *Galium verum*, *Erigeron acris* L.). ОПП 100%.

S. scordiifolia

ЦП 27 – Забайкальский край, Чернышевский район, окр. с. Улей. Координаты: N 52°38'40.7'', E 117°08'03.0'', h = 594 м над ур. м. Типчаковый остепненный луг (*Festuca pseudosulcata* Drob., *Galium verum*, *Elytrigia repens*, *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank, *Phlomoideis tuberosa*). ОПП 100%.

ЦП 28 – Хакасия, Усть-Абаканский район, окр. п. Красный Абакан. Координаты: N 53°40'34.3'', E 091°24'32.1'', h = 245 м над ур. м. Остепненный луг (*Carex pediformis*, *Artemisia commutate* Bess., *Agropyron cristatum*, *Achillea millefolium*). ОПП 90%.

ЦП 29 – Хакасия, Ширинский район, окр. д. Катюшкино, на реке Сон, подгорная равнина. Координаты: N 54°16'36.2'', E 090°14'35.9'', h = 589 м над ур. м. Злаковый остепненный луг (*Poa pretense*, *Phleum phleoides*, *Festuca valesiaca*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla nuttalliana* (DC.) Bercht. et Presl.). ОПП 100%.

ЦП 30 – Республика Бурятия, Селенгинский район, надпойменная терраса р. Темник, окр. п. Удунга. Координаты: N 51°08'65.9'', E 105°56'76.6'', h = 655 м над ур. м. Разнотравно-житняковая настоящая степь (*Agropiron cristatum* (L.) Baeuv., *Artemisia glauca* Pall. Ex Willd., *Silena repens* L., *Allium ramosum* L., *Allium glaucum* Schrad.). ОПП 70%.

ЦП 31 – Хакасия, Ширинский район, окр. п. Джирим. Координаты: N 54°46'64.9'', E 090°26'90.7'', h = 453 м над ур. м. Разнотравно-злаковая луговая степь (*Helictotrichon schellianum*, *Achnaterum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvel., *Carex pediformis*, *Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz.) ОПП 95%.

ЦП 32 – Хакасия, Богградский район, окр. с. Бородино, восточный макросклон Косинского хребта крутизной 10°. Координаты: N 54°04'43.5'', E 091°09'54.1'', h = 392 м над ур. м. Овсцово-ковыльная степь (*Stipa capillata*, *Helictotrichon desertotum* (Less.) Nevski, *Festuca pseudovina* Hackel ex Wiesb., *Achnaterum sibiricum*, *Koeleria cristata*). ОПП 85%.

ЦП 33 – Хакасия, Аскизский район, окр. д. Кызлас. Координаты: N 53°00'54.0'', E 089°52'17.5'', h = 569 м над ур. м. Овсцово-ковыльная петрофитная луговая степь (*Stipa capillata*, *Helictotrichon desertotum*, *Achnaterum sibiricum*, *Carex pediformis*, *Iris ruthenica* Ker-Gawler, *Bupleurum scorzoniferifolium* Willd.). ОПП 90%.

ЦП 34 – Республика Алтай, Усть-Канский район, окр. п. Белый Ануй, долина р. Большая Шиверта. Координаты: N 50°55'57.6'', E 084°52'47.8'', h = 1050 м над ур. м. Разнотравная луговая степь (*Stipa capillata*, *Helictotrichon desertotum*, *Iris ruthenica*, *Phlomis tuberosa*, *Achnaterum sibiricum*). ОПП 50%.

S. dependens

ЦП 35 – Иркутская область, Слюдянский район, между поселком г. т. Култук и южным берегом оз. Байкал. Координаты: N 51°42'48.2'', E 103°42'13.9'',

h = 696 м над ур. м. Пушицово-осоково-хвощевый низинный луг с кочками покрытыми мхом (*Equisetum fluviatile* L., *Carex appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey.), *Carex schmidtii* Meinsh., *Eriophorum angustifolium* Honck. s. str., *Ranunculus propinquus*). ОПП 100%.

5.2 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria tuvensis*

Онтогенетическая структура 5 ценопопуляций *Scutellaria tuvensis* отличается разнообразием, формируются три типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний (рисунок 5.1) (Гусева, 2013а; Гусева, Черемушкина, 2017а). Самоподдержание во всех ценопопуляциях происходит только семенным путем. Показатели лабораторной всхожести эремов, собранных в ценопопуляциях, сильно различаются и колеблются от 0 до 90% прорастания. Самые низкие показатели всхожести в ценопопуляции 3 (0–15%), самые высокие в ценопопуляции 4 (55–90%) (таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Всхожесть эремов *Scutellaria tuvensis*

№ ЦП	I проба (%)	II проба (%)	III проба (%)	IV проба (%)
1	25	35	15	30
2	15	15	20	30
3	10	15	0	5
4	90	60	55	65
5	30	20	45	20

В ценопопуляциях 1 и 2 формируется левосторонний тип спектра, при этом в разных условиях он сильно отличается по соотношению возрастных групп. В ценопопуляции 1, расположенной на склоне с выходами скальных пород и крупными глыбами, средняя экологическая плотность составляла 9,6 особей/м². Онтогенетический спектр двухвершинный левосторонний с абсолютным максимумом на молодой генеративной фракции и локальным на ювенильной. Присутствие в ценопопуляции до 17,9 % ювенильных особей связано с

произрастанием *S. tuvensis* между крупными камнями, что обеспечивало молодым особям защиту от иссушения, повреждения при выпасе и уменьшало естественный процесс элиминации вследствие слабой корневой и побеговой систем. Поливариантность в темпах развития молодых генеративных особей (от 2 до 6 лет) способствовала их накоплению в ценопопуляции и формированию максимального пика в онтогенетическом спектре. Средневозрастные и старые генеративные особи представлены в ценопопуляции в равных долях (12%). Постгенеративные особи отсутствовали из-за гибели в результате интенсивного выпаса. По классификации «дельта-омега» ценопопуляция молодая ($\Delta = 0,26$, $\omega = 0,56$) (таблица 5.2).

В ценопопуляции 2 также формируется левосторонний спектр, но с максимумом на виргинильных особях (39,6%). При произрастании на полужакрепленной осыпи (склон 30°), субстрат которой на 70-80% составляет мелкий и крупный щебень, часть особей уже в первый год переходит в виргинильное состояние, образование куста происходит в середине лета: первичный побег полегает и на его плагиотропной части в рост трогаются боковые почки. Наличие достаточно хорошо развитой корневой системы и увеличение длительности виргинильного состояния до 2 – 3 лет обеспечило их накопление в ценопопуляции. Однако в результате засыпания субстратом и естественного отмирания виргинильных особей доля молодых генеративных растений сокращается в половину (21,1%). Экологическая плотность достаточно высокая и составляет 20,5 особей/м². По классификации «дельта-омега» ценопопуляция зреющая ($\Delta = 0,31$, $\omega = 0,65$).

Онтогенетический спектр ценопопуляции 3 правосторонний с максимумом на старых генеративных особях (38,8%). Ценопопуляция изучена в степи на конусе выноса между двумя горными склонами. Плотность *S. tuvensis* также высокая – 20,2 особей/м². Особи располагались неравномерно, группами на пологих участках водотока. Отсутствие особей ювенильного и имматурного состояний и низкая доля виргинильных особей (1,8%) связаны со смыванием особей этих фракций в период весенних потоков воды вследствие слабой

корневой системы. Как только у растений формируется мощная корневая система, они закрепляются в субстрате и не подвержены механической гибели. В этом местообитании самая большая длительность жизни особей, до 24 лет. В молодом генеративном состоянии особи находятся 3–4 года, в средневозрастном и старом генеративном состояниях 5–8 и 3–6 лет соответственно. Увеличение длительности жизни связано с формированием мощных медленно отмирающих многолетних осей на неподвижном субстрате, что приводит к накоплению старых генеративных особей в ценопопуляции. Несмотря на то, что длительность жизни особей в субсенильном состоянии также увеличивается до 3 лет, численность их заметно падает (8,5%) из-за слабой побеговой и корневой систем. Ценопопуляция стареющая, $\Delta = 0,57$, $\omega = 0,81$.

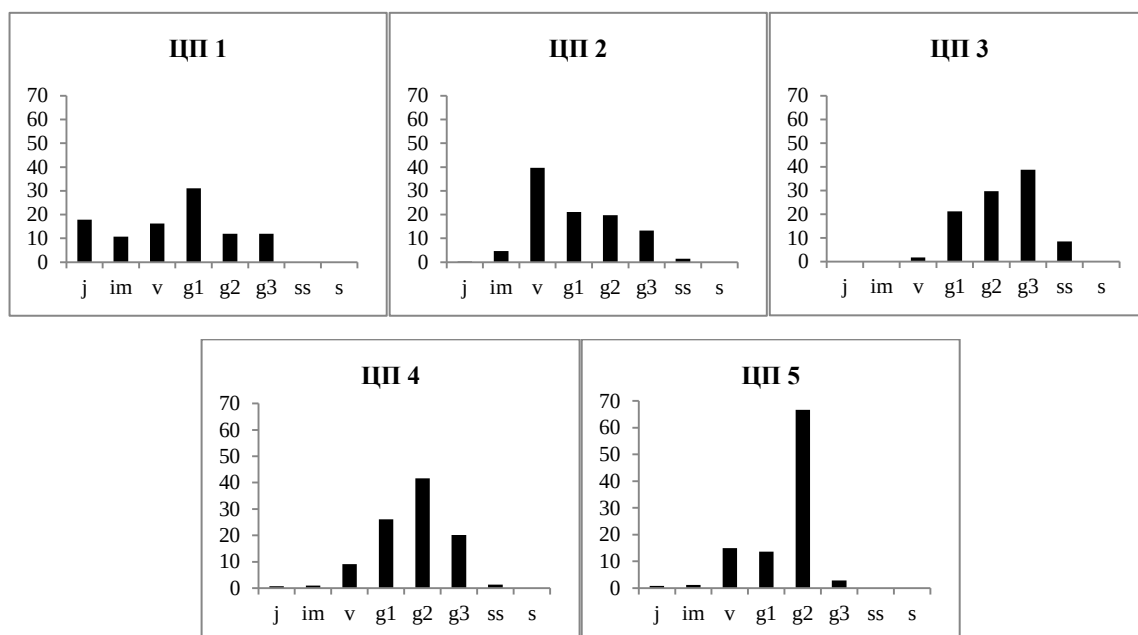


Рисунок 5.1 – Онтогенетические спектры *S. tuvensis*

Примечание – по оси X – онтогенетические состояния, по оси Y – число особей, %.

Ценопопуляции 4 и 5 располагались на галечнике первой террасы в долине реки Хоолу. Ценопопуляция 4 находилась ниже по течению реки. Плотность особей очень низкая (ЦП 4 – 3,0 особи/м², ЦП 5 – 6,2 особи/м²). В обеих ценопопуляциях формируется центрированный спектр с максимумом на средневозрастных генеративных особях (ЦП 4 – 41,7%, ЦП 5 – 66,5%). Низкая

доля ювенильных (0,7–0,8%) и имматурных (1–1,2%) особей в ценопопуляциях определяется как быстрым переходом особей в виргинильное (9,1–14,9%) и молодое генеративное состояние (13,6–26,1%), так и засыпанием и смыванием особей в результате смещения субстрата при разливе реки. Обе ценопопуляции по классификации «дельта-омега» являются зрелыми: ЦП 4 ($\Delta = 0,45$, $\omega = 0,83$), ЦП 5 ($\Delta = 0,41$, $\omega = 0,86$).

Таблица 5.2 – Демографические показатели ценопопуляций *S. tuvensis*

№ ЦП	ОПП, %	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
1	40	0,56	0,26	молодая
2	25	0,65	0,31	зреющая
3	10	0,81	0,57	стареющая
4	15	0,83	0,45	зрелая
5	10	0,86	0,41	зрелая

Таким образом, изученные ценопопуляции *S. tuvensis* нормальные, большинство неполночленные. Самоподдержание ценопопуляций происходит только семенным путем. В изученных ценопопуляциях формируется 3 типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний. Формирование нескольких типов онтогенетических спектров связано с изменением темпов развития особей в разных эколого-ценотических условиях. Для района исследования характерна нестабильность выпадения осадков в летний период, что отражается на численности ювенильных и имматурных особей в ценопопуляциях. В ценопопуляциях 4 и 5 в местообитаниях с подвижным полужакрепленным субстратом онтогенетический спектр центрированный с максимумом на средневозрастных генеративных особях. Ценопопуляции являются зрелыми. В условиях выпаса (ЦП 1) и на крутых крупнощебнистых склонах (ЦП 2) формируется левосторонний спектр. ЦП 1 молодая, ЦП 2 зреющая. В выположенных местообитаниях (ЦП 3) формируется правосторонний спектр, ценопопуляция стареющая.

5.3 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria grandiflora*

Изучена онтогенетическая структура 4 ценопопуляций *S. grandiflora* (Гусева, 2015а; Черемушкина, Гусева 2017а). Самоподдержание в них осуществляется только семенным путем. В ценопопуляциях формируется два типа спектра: левосторонний и центрированный (рисунок 5.2). Изученные ценопопуляции нормальные, неполночленные (ювенильные особи отсутствуют в ЦП 7, сенильные особи отсутствуют во всех ЦП). Отсутствие сенильных особей связано с тем, что онтогенез особей заканчивается после субсенильного состояния.

Таблица 5.3 – Демографические показатели ценопопуляций *S. grandiflora*

№ ЦП	ОПП, %	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
6	25	0,44	0,26	молодая
7	15	0,81	0,42	зрелая
8	20	0,73	0,37	зрелая
9	15	0,58	0,38	переходная

Для ценопопуляции 6 характерен многовершинный левосторонний тип спектра с максимумом на ювенильных особях (33,0%). Ценопопуляция расположена на крутом склоне с выходами крупных камней и преобладанием в сообществе крупных полыней, под прикрытием которых и происходит прорастание семян. Однако элиминация проростков и ювенильных особей на таких склонах значительная, что выражается в резком спаде кривой и снижении доли молодой фракции и средневозрастных генеративных особей. Пик на старых генеративных, скорее всего, отражает волнообразный характер развития ценопопуляции и перерывы в инспермации. Тип спектра левосторонний, но приближающийся к бимодальному. По классификации «дельта-омега» ценопопуляция 6 является молодой ($\Delta=0,26$; $\omega=0,44$) (таблица 5.3).

Нерегулярность семенного возобновления определяет отсутствие ювенильных и низкое содержание имматурных особей (0,9%) в ценопопуляции 7. Кроме того, произрастание на крутом осыпном склоне ведет к повреждению и

засыпанию подроста и препятствует закреплению особей из-за слабой корневой системы. Его сохранение, как и в ценопопуляции 6, возможно только при прорастании семян на слабо подвижном субстрате недалеко от других многолетних растений. Большая длительность жизни особей в молодом и средневозрастном генеративном состояниях (6 и 11–12 лет соответственно) приводит к их постепенному накоплению и преобладанию средневозрастной фракции в ценопопуляции. Тип онтогенетического спектра центрированный, ценопопуляция является зрелой ($\Delta=0,42$; $\omega=0,81$).

Ценопопуляция 8 представлена полночленными или неполночленными скоплениями (локусами) площадью от 2 до 3 м². В полночленных скоплениях присутствуют особи всех онтогенетических состояний и осуществляется оборот поколений. Такие скопления представляют собой элементарную демографическую единицу – ЭДЕ или элементарную популяцию (Заугольнова и др., 1993; Смирнова и др., 1993). В неполночленных скоплениях отсутствует либо подрост, либо старые особи. Первый случай отражает нерегулярность семенного возобновления, а второй – сукцессионное состояние скопления в связи с относительно недавней инвазией на эту территорию. В целом, онтогенетический спектр ценопопуляции 8 левосторонний с максимумом на молодых генеративных растениях (34,8%). Однако наличие в ценопопуляции значительной доли средневозрастных и старых генеративных особей (28,4% и 10, 3%) характеризует её как зрелую ($\Delta=0,37$; $\omega=0,73$).

В ценопопуляции 9 формируется левосторонний спектр с абсолютным максимумом на виргинильных (27,5%) и локальным на старых генеративных особях (18,8%). Двувершинность спектра является следствием нерегулярности семенного возобновления и существенной элиминации подроста на крутых эрозионных склонах мощных рыхлых катафлювиальных отложений на террасах рек. Это подтверждается соотношением численности проростков и ювенильных и имматурных особей на 1 м² ($p = 64$; $j\text{-im} = 3$). Также такой спектр отражает две волны развития популяции. Первая волна формирует пик на старых генеративных

особях, вторая – на виргинильных особях. По классификации «дельта-омега» ценопопуляция 9 переходная ($\Delta=0,38$, $\omega=0,58$).

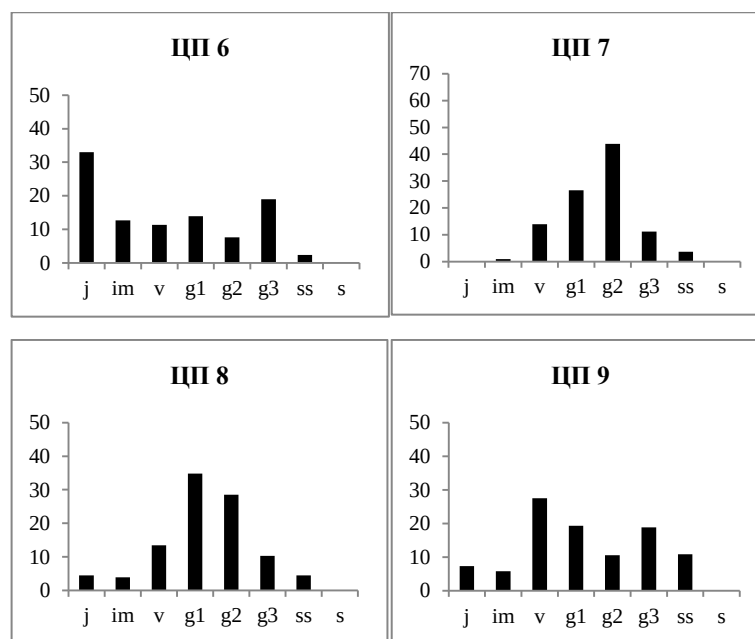


Рисунок 5.2 – Онтогенетические спектры *S. grandiflora*

Примечание – обозначение те же, что на рисунке 5.1.

Таким образом, в изученных ценопопуляциях *S. grandiflora* формируется два типа спектров: левосторонний и центрированный. Онтогенетические спектры многовершинные, что связано с нерегулярностью семенного возобновления и элиминацией особей на крутых склонах при движении субстрата.

5.4 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria supina*

Онтогенетическая структура *S. supina* изучена в 9 ценопопуляциях, формируется два типа спектра: центрированный и левосторонний (рисунок 5.3) (Гусева, 2014а). Все изученные ценопопуляции по соотношению особей разных онтогенетических групп являются нормальными, неполночленными. В ценопопуляциях 10–15, в условиях закустаренных богаторазнотравных степей, петрофитных вариантах богаторазнотравных степей и луговых степях, где особи развиваются как полукустарники, полукустарнички и стержнекорневые поликарпики формируется центрированный тип спектра с максимумом на

средневозрастных генеративных особях (от 38,3 до 64,1%). Такой тип спектра определяется следующими биологическими особенностями развития особей: возобновление происходит только семенным путем, быстрое прохождения особями прегенеративного периода и длительное средневозрастное генеративное состояние.

Центрированные спектры изученных ценопопуляций отличаются по соотношению возрастных групп в левой части. Изучение семенной всхожести эремов показало, что у особей *S. supina* она высокая (от 84 до 96%) (таблица 5.5). В природных условиях отсутствие ювенильных (ЦП 14) и имматурных особей (ЦП 11, 12 и 13) связано с нерегулярностью семенного возобновления и гибелью особей из-за засыпания на крутых склонах с подвижным каменистым субстратом. В ценопопуляциях 10 и 15 сохраняется большое количество ветоши, что создает хорошие условия для прорастания семян и присутствия в ценопопуляции ювенильных особей (до 17,2%). Однако высокое проективное покрытие в сообществе (70–100%) способствует элиминации ювенильных особей, что влияет на численность имматурной группы (0 и 0,6%). Небольшая доля особей старого генеративного состояния и постгенеративного периода в большинстве ценопопуляций (10,14,15) определяется особенностями развития особей разных жизненных форм и условиями обитания. Так особи полукустарничковой (ЦП 10) и полукустарниковой (ЦП 14) жизненных форм после средневозрастного генеративного состояния быстро стареют и отмирают, что является биологической особенностью развития этих жизненных форм. А у особей стержнекорневой травянистой жизненной формы (ЦП 15) в условиях высокой конкуренции в закустаренной луговой степи (ОПП 100%) происходит интенсификация процессов старения и выпадения старых особей из ценопопуляции. В ценопопуляциях 11, 12 и 13, где также формируется стержнекорневая жизненная форма, за счет большого запаса спящих почек на многолетней подземной части в условиях низкого общего проективного покрытия (60–70%), длительность старого генеративного состояния растягивается во времени (5–9 лет), что приводит к накоплению старых особей в ценопопуляциях

(таблица 5.4). По классификации «дельта-омега» ценопопуляции 10–15 являются зрелыми ($\Delta = 0,36 - 0,53$, $\omega = 0,78 - 0,89$) (таблица 5.6).

Таблица 5.4 Длительность онтогенетических состояний особей *S. supina* разных жизненных форм

ОС	Полукустарник	Полукустарничек	Стержнекорневая травянистая			Длиннокорневищно-стержнекорневая травянистая	
	ЦП14	ЦП 10	ЦП13	ЦП12	ЦП15	ЦП 18	
						генета	рамета
j	1	1–2	1	1	1	1	
im	2	2–3	1	1	1	3–4	
v	8	8	3–4	3–4	5	4	
g1	7–12	2–3	4	4	4	4–6	1–3
g2	22–24	10–12	6–8	7–8	9–11	6–7	5–7
g3	4–7	4	6–9	6–9	5–6	2–3	1–2
ss	2	2	2	2	2	1–2	1–2
s	0	0	0	0	0	0	
	50–55	29–34	24–29	23–29	27–30	21–27	8–14

Центрированный спектр также формируется в ценопопуляции 18, где особи развиваются как длиннокорневищно-стержнекорневые поликарпики. Кроме семенного размножения для этой жизненной формы характерно вегетативное размножение, которое происходит за счет перегнивания длиннокорневищно-удлиненных побегов и отделения парциальных образований. Преобладание средневозрастных генеративных особей и формирование центрированного типа спектра в этой ценопопуляции определяется условиями обитания. На увлажненной незадернованной почве длиннокорневищноудлиненные побеги за счет их быстрого и сильно утолщения долго остаются связанными с материнской особью. Вегетативное размножение наступает только в средневозрастном генеративном состоянии, при этом раметы находятся в том же онтогенетическом состоянии, что и материнская особь. Виргинильные и большая часть молодых

генеративных особей в ценопопуляции семенного происхождения, что указывает на хорошее и регулярное семенное возобновление. По классификации «дельта-омега» ценопопуляция 18 – зрелая ($\Delta=0,36$, $\omega=0,74$).

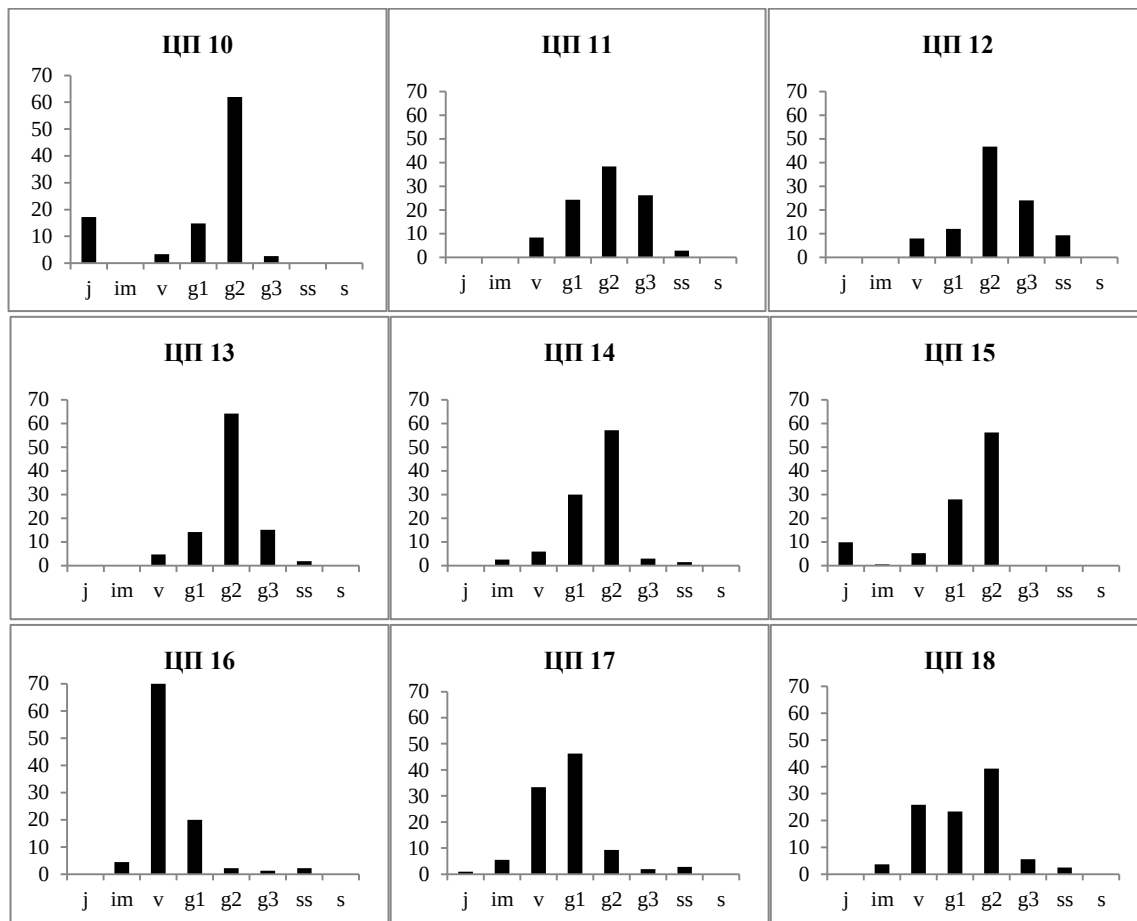


Рисунок 5.3 – Онтогенетические спектры ценопопуляций *S. supina*

Примечание – обозначение те же, что на рисунке 5.1.

Левосторонний тип спектра формируется на остепненных лугах, где особи развиваются как длиннокорневищно-стержнекорневые поликарпики, (ЦП 16 и 17). Возобновление происходит как семенным, так и вегетативным путем (Гусева, 2014а). Лабораторная всхожесть семян от 20 до 68%, это ниже чем в ценопопуляциях других жизненных форм (таблица 5.5). В ценопопуляциях с левосторонним типом спектра положение пиков разное, так, в ценопопуляции 16 максимум приходится на виргинильную фракцию (70%), а в ценопопуляции 17 пик на молодых генеративных особях (46,3%). Разное положение пиков определяется эколого-фитоценоотическими особенностями обитания.

Вегетативное размножение в обеих ЦП начинается в виргинильном состоянии, высокая плотность (90-100%) и задернованность в сообществах сказывается на интенсивности вегетативного размножения. Раметы представлены парциальными побегами. В условия затенения (h травостоя = 110 см) и 100% общего проективного покрытия в ценопопуляции 16 особи долго не зацветают и находятся в виргинильном состоянии. А в ценопопуляции 17 в условиях более низкого общего проективного покрытия (90%) и невысокого травостоя (h травостоя = 70 см), побеги быстро зацветают и раметы переходят в молодое генеративное состояние. Низкая доля средневозрастных генеративных особей и всей постгенеративной фракции в обеих ценопопуляциях объясняется наличием рано начинающегося вегетативного размножения и частым отмиранием особей вегетативного происхождения (они представлены парциальным побегом) после молодого генеративного состояния. По классификации «дельта-омега» ЦП 16 – молодая ($\Delta=0,19$, $\omega=0,49$), ЦП 17 – зреющая ($\Delta=0,25$, $\omega=0,63$) (таблица 5.6).

Таблица 5.5 – Всхожесть эремов *S. supina*

Вид	№ ЦП	I проба (%)	II проба (%)	III проба (%)	IV проба (%)
<i>S. supina</i>	10	84	96	96	96
	11	56	92	80	76
	16	48	20	68	40
	17	44	28	40	44

Таким образом, изученные ценопопуляции нормальные, неполночленные. Онтогенетические спектры большинства ценопопуляций центрированные, что определяется большой длительностью жизни особей в зрелом генеративном состоянии и нерегулярным семенным возобновлением. В сообществах остепненного луга онтогенетический спектр левосторонний, самоподдержание в популяции происходит преимущественно вегетативным путем. Семенное размножение затруднено или отсутствует из-за задернованности, обилия ветоши или высокого травостоя.

Таблица 5.6 – Демографические показатели ценопопуляций *S. supina*

№ ЦП	ОПП, %	Плотность, экз/м ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
10	80	3,2	0,78	0,38	зрелая
11	60	7,6	0,83	0,48	зрелая
12	70	3,3	0,82	0,53	зрелая
13	60	2,2	0,89	0,49	зрелая
14	60	1,9	0,87	0,41	зрелая
15	100	1,9	0,81	0,36	зрелая
16	100	6,4	0,49	0,19	молодая
17	100	6,4	0,63	0,25	зреющая
18	100	4,6	0,74	0,36	зрелая

5.5 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria mongolica*

В разных эколого-фитоценологических условиях исследовано две ценопопуляции *S. mongolica*. Ценопопуляция 19 в закустаренной луговой степи, а ценопопуляция 20 в остепненном лугу. Обе ЦП нормальные, неполночленные, отсутствие сенильной фракции связано с отмиранием особей после субсенильного состояния. В обеих ценопопуляциях формируется центрированный спектр с максимумом на средневозрастных генеративных особях (рисунок 5.4, таблица 5.7).

В левой части спектра доля виргинильных и молодых генеративных особей в ценопопуляции 19 ($v=25,5$, $g_1=27,9$) значительно выше чем в ценопопуляции 20 ($v=14,5$, $g_1=12,8$), что скорее всего связано с перерывами в инспермации. Отличия в соотношении возрастных групп в правой части спектра объясняется особенностями формирования ксилоризомов в разных условиях произрастания. На крутых склонах в ценопопуляции 19 ксилоризомы не утолщаются, на них формируются тонкие эфемерные придаточные корни, которые ежегодно отмирают. После партикуляции, которая происходит в старом генеративном состоянии, парциальные кусты быстро отмирают, их длительность жизни не

больше 2–3 лет, в связи с этим доля старых генеративных и субсенильных особей в ценопопуляции небольшая (по 3% на каждую возрастную группу). В ценопопуляции 20 на равнинных участках ксилоризомы сильно утолщаются, на них развиваются мощные придаточные корни. В результате партикуляции в старом генеративном состоянии, образуются парциальные кусты с хорошо развитой корневой системы и соответственно большей длительностью жизни (до 6 лет). Это обеспечивает накопление старых генеративных (20%) и субсенильных (10,9%) особей в ценопопуляции. По классификации «дельта-омега» ценопопуляция 20 зрелая ($\Delta=0,48$, $\omega=0,75$), а ценопопуляция 19 за счет большой доли молодых генеративных и виргинильных особей зреющая ($\Delta=0,33$, $\omega=0,72$).

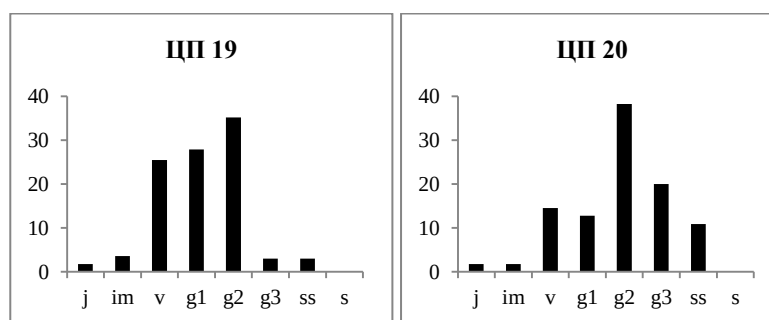


Рисунок 5.4 – Центрированные онтогенетические спектры *S. mongolica*

Примечание – обозначение те же, что на рисунке 5.1.

Таблица 5.7 – Демографические показатели ценопопуляций *S. mongolica*

№ ЦП	ОПП, %	Плотность, экз/м ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
19	70	11,8	0,72	0,33	зреющая
20	60	4,6	0,75	0,48	зрелая

Таким образом, изученные ценопопуляции нормальные, неполночленные, в обеих ценопопуляциях формируется центрированный тип спектра. Отличия в соотношении возрастных групп в спектре определяется особенностями развития особей в разных местообитаниях.

5.6 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria galericulata*

Онтогенетическая структура *S. galericulata* изучена в трех ценопопуляциях. Как указано в главе 3 в разных условиях обитания у вида формируются две жизненные формы: длиннокорневищная и столонообразующая. В силу особенностей развития особей столонообразующей жизненной формы (генеративный период не разделен на онтогенетические состояния), мы рассматриваем ее онтогенетическую структуру отдельно.

Изученные ценопопуляции особей *S. galericulata* длиннокорневищной жизненной формы (ЦП 21 и 22) нормальные, неполночленные, онтогенетические спектры центрированные (рисунок 5.5). Отсутствие ювенильных особей в обеих ценопопуляциях связано с плохим семенным возобновлением. Биологическими особенностями развития вида (отмирание после средневозрастного генеративного состояния) объясняется отсутствие особей онтогенетических состояний правой части спектра (Гусева, 2013б). В ценопопуляции 21 в условиях высокого общего проективного покрытия (100%) и сильно затенения ($h = 90\text{--}110\text{см}$) интенсивность процессов морфологической дезинтеграции выше, чем в ЦП 22 (ОПП 40%), при этом образуются в основном особи виргинильного состояния (ЦП21=28,7, ЦП22=13). По классификации «дельта-омега» ценопопуляция 21 является зреющей ($\Delta=0,33$, $\omega=0,76$), а ценопопуляция 22 зрелой ($\Delta=0,38$, $\omega=0,84$) (таблица 5.9).

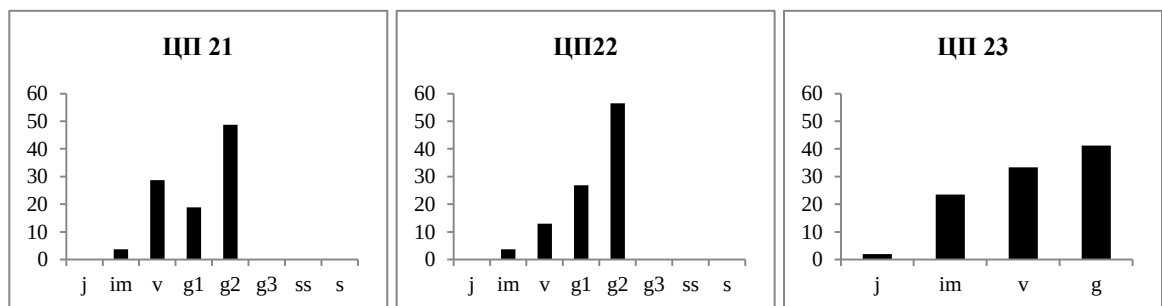


Рисунок 5.5 – Онтогенетические спектры *S. galericulata*

Примечание – обозначение те же, что на рисунке 5.1.

В главе 3 при описании онтоморфогенеза особей столонообразующей жизненной формы особей *S. galericulata* указывается, что выделение отдельных онтогенетических состояний внутри генеративного периода не целесообразно. Несмотря на это, преобладание особей генеративного периода позволяет говорить о том, что спектр в этой ценопопуляции также центрированный.

Из литературы известно, что семена *S. galericulata* характеризуются глубоким покоем и не прорастают в тепле в течение 2 лет (Николаева, 1985). Для устранения покоя семян необходимо использовать холодовую стратификацию или удаление покровов. По нашим данным, всхожесть эремов после холодной стратификации низкая – от 0 до 10% (таблица 5.8). В природе семенное размножение этого вида нерегулярное и возможно только в условиях низкой конкуренции на хорошо увлажненной и аэрируемой почве. В изученной ценопопуляции при низкой конкуренции (ОПП 15%) ювенильные (2%) и имматурные (23,5%) особи представлены только особями семенного происхождения, что говорит о наличии хорошего семенного возобновления. Накопление в ценопопуляции особей виргинильного (33,3%) и генеративного состояния (41,2%) происходит за счет интенсивного специализированного вегетативного размножения.

Таблица 5.8 – Всхожесть эремов *S. galericulata*

№ ЦП	I проба (%)	II проба (%)	III проба (%)	IV проба (%)
23	0	10	0	0

Таблица 5.9 – Демографические показатели ценопопуляций *S. galericulata*

№ ЦП	ОПП, %	Плотность, экз/м ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
21	100	23,6	0,76	0,33	зреющая
22	40	13,5	0,84	0,38	зрелая
23	15	0,68	–	–	–

Все изученные ценопопуляции *S. galericulata* нормальные неполночленные, что связано с биологическими особенностями развития. Разное соотношение

возрастных групп в ценопопуляциях определяется общим проективным покрытием и высотой травостоя.

5.7 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria ikonnikovii*

В естественных условиях обитания изучено 3 ценопопуляции *S. ikonnikovii*, они нормальные, неполночленные.

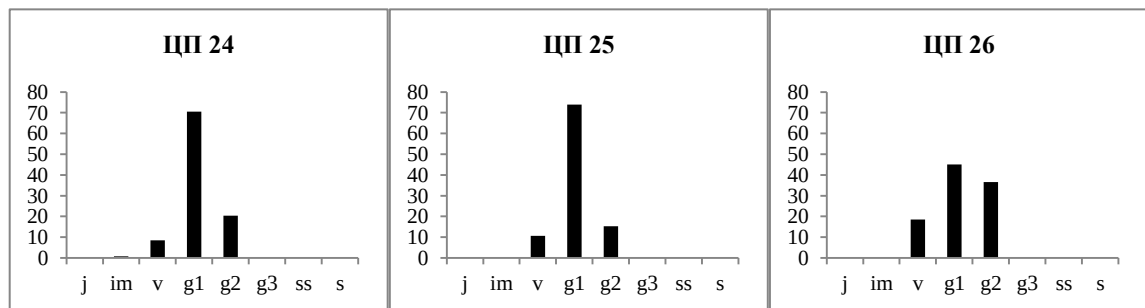


Рисунок 5.6 – Онтогенетические спектры *S. ikonnikovii*

Примечание – обозначение те же, что на рисунке 5.1.

Все ценопопуляции этого вида приурочены к сильно увлажненным местообитаниям со 100% общим проективным покрытием. Отсутствие особых онтогенетических состояний правой части спектра обусловлено биологическими особенностями развития особей: интенсивным вегетативным размножением с омоложением до виргинильного состояния и отмиранием особей после средневозрастного генеративного состояния. Счетной единицей до начала вегетативного размножения принималась особь, далее система парциальных побегов и парциальный побег. Во всех исследованных ценопопуляциях *S. ikonnikovii* (24–26) формируется левосторонний спектр с максимумом на молодых генеративных особях (от 45 до 74%) (рисунок 5.6). Их преобладание в спектрах обусловлено интенсивными процессами дезинтеграции с образованием большого числа особей молодого генеративного состояния. В ценопопуляции 26 на каменистом субстрате дезинтеграция особей происходит медленнее, чем на луговых почвах, в связи с этим в ценопопуляции накапливаются растения представленные системами парциальных побегов, находящиеся в

средневозрастном генеративном состоянии. Все ценопопуляции по классификации «дельта-омега» являются зреющими ($\Delta=0,78-0,79$, $\omega=0,28-0,32$) (таблица 5.10).

Таблица 5.10 – Демографические показатели ценопопуляций *S. ikonnikovii*

№ ЦП	ОПП, %	Плотность, экз/м ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
24	100	8,9	0,79	0,3	зреющая
25	100	17	0,78	0,28	зреющая
26	100	50,3	0,79	0,32	зреющая

5.8 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia*

Изучена онтогенетическая структура 8 ценопопуляций *S. scordiifolia*, формируется два типа спектра: центрированный и левосторонний. Все ценопопуляции нормальные, неполночленные. Отсутствие ювенильных, имматурных и сенильных особей определяется особенностями развития особей: онтогенез рамет начинается с виргинильного состояния и заканчивается, как правило, после старого генеративного, изредка субсенильного состояния. В большинстве ценопопуляций формируется левосторонний тип спектра (рисунок 5.7). Пик в левосторонних спектрах динамичен, так, абсолютный максимум может располагаться на виргинильных (ЦП 28,29,32,34) и молодых генеративных особях (ЦП 31,33). Преобладание той или иной онтогенетической группы особей определяется эколого-ценотическими условиями среды и особенностями вегетативного размножения. Так, пик на виргинильных особях формируется в более сухих местообитаниях с высокой степенью задернованности и выпасом, а на молодых генеративных особях – в более влажных условиях разнотравной луговой степи. Повышение увлажнения способствует как интенсивности вегетативного размножения (в ЦП 31 на это указывает высокая численность особей 119,6 особей на м²), так и более быстрому зацветанию особей (ЦП 33). Экологическая плотность особей в ценопопуляциях сильно колеблется от 10,4 до 119,6 особей на м². По классификации «дельта-омега» ЦП 28, 29, 34 молодые. ЦП

31, 32 и 33 за счет большой доли молодых генеративных особей являются зреющими (таблица 5.11).

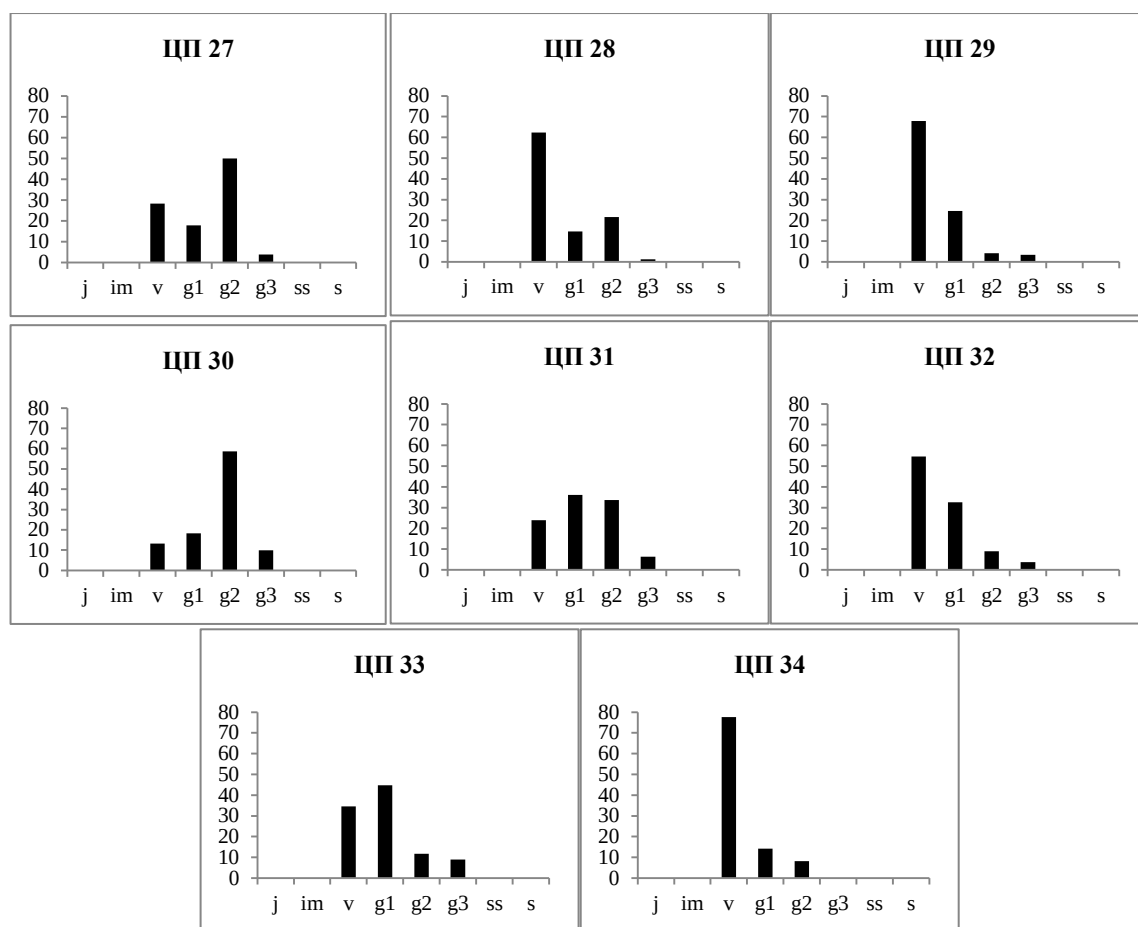


Рисунок 5.7 – Левосторонние онтогенетические спектры *S. scordiifolia*

Примечание – обозначение те же, что на рисунке 5.1.

В ценопопуляциях 27 и 30 формируется центрированный тип спектра. В ценопопуляции 30 на достаточно увлажненном каменистом субстрате в долине реки высокая интенсивность вегетативного размножения, на это указывает показатели плотности особей (130 экз/м²). Апикальная почка stolона в результате механических воздействий на подвижном каменистом субстрате часто повреждается, при этом боковые почки интенсивно раскрываются. Раметы, представленные системами парциальных побегов, находятся в средневозрастном генеративном состоянии. В ценопопуляции 27 раметы также представлены в основном системами парциальных побегов, но в этой ценопопуляции интенсивность вегетативного размножения и повреждение апикальной почки

столонов определяется высокой задернованностью сообщества. Обе ЦП зрелые (ЦП 27 $\Delta=0,36$, $\omega=0,79$; ЦП 30 $\Delta=0,43$, $\omega=0,86$).

Таблица 5.11 – Демографические показатели ценопопуляций *S. scordiifolia*

№ ЦП	ОПП, %	Плотность, экз/м ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
27	100	28,75	0,79	0,36	зрелая
28	90	57,8	0,59	0,23	молодая
29	100	19,5	0,53	0,19	молодая
30	70	132	0,86	0,43	зрелая
31	95	119,6	0,77	0,34	зреющая
32	85	14,8	0,6	0,22	зреющая
33	90	14,5	0,68	0,28	зреющая
34	50	10,4	0,51	0,17	молодая

Таким образом, изученные ценопопуляции *S. scordiifolia* нормальные, неполночленные, в разных условиях обитания формируется два типа спектра: центрированный и левосторонний. Пики на разных возрастных группах в левостороннем спектре определяются степенью увлажнения и задернованности субстрата, а также выпасом. Центрированный спектр формируется за счет высоких темпов вегетативного размножения на каменистом субстрате и в задернованных сообществах.

5.9 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria dependens*

Ценопопуляция *S. dependens* изучена на низинном лугу, особи располагались группами на кочках осоки среди мха, их плотность очень высокая 96,6 особи на м². В изученной ценопопуляции 35 формируется левосторонний тип спектра с максимумом на молодых генеративных особях (37,9%) (рисунок 5.8). Особи ювенильного (8,9%) и имматурного (19,5%) состояний встречаются как семенного, так и вегетативного происхождения (доля особей семенного происхождения: $j=62\%$, $im=58,5\%$), что указывает на смешанный тип

поддержания ценопопуляций. Онтогенез особей семенного происхождения заканчивается после имматурного состояния. Растения всех остальных состояний (v–g2) в ЦП вегетативного происхождения. В результате распада систем парциальных побегов в основном образуются особи, находящиеся в молодом генеративном состоянии, это определяет их преобладание в ценопопуляции. Число особей виргинильного и средневозрастного генеративного состояний примерно одинаково (17,6% и 16,1% соответственно). ЦП является молодой ($\Delta=0,21$, $\omega=0,57$) (таблица 5.12).

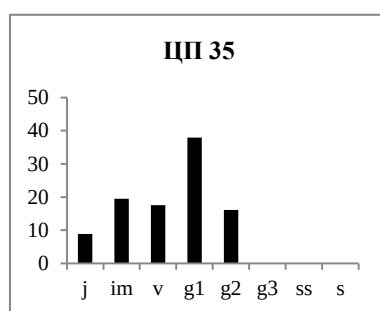


Рисунок 5.8 – Онтогенетический спектр ценопопуляции *S. dependens*

Примечание – обозначение те же, что на рисунке 5.1.

Таблица 5.12 – Демографические показатели ценопопуляции *S. dependens*

№ ЦП	ОПП, %	Плотность, экз/м ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации «дельта-омега»
35	100	96,6	0,57	0,21	молодая

Онтогенетическая структура 35 изученных ценопопуляций видов рода *Scutellaria* отличается разнообразием, формируется 3 типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний.

Левосторонние спектры формируется у видов разных жизненных форм: полукустарничков (*S. tuvensis*, *S. grandiflora*), стержнекорневых трав (*S. grandiflora*), длиннокорневищно-стержнекорневых трав (*S. supina*),

длиннокорневищных трав (*S. ikonnikovii*, *S. dependens*) и столонообразующих травянистых растений (*S. scordiifolia*).

Центрированный тип спектра характерен для полукустарников (*S. supina*), полукустарничков (*S. supina*, *S. tuvensis* и *S. grandiflora*), полукустарничков с ксилоризомами (*S. mongolica*) и стержнекорневых поликарпических (*S. supina*), длиннокорневищно-стержнекорневых (*S. supina*), длиннокорневищных (*S. galericulata*) и столонообразующих трав (*S. galericulata* *S. scordiifolia*).

Правосторонний спектр формируется только у полукустарничков (*S. tuvensis*).

Все изученные ценопопуляции нормальные полночленные и неполночленные. Многообразие типов спектра, которое характерно для отдельных видов, говорит об их высокой способности приспосабливаться к условиям среды.

Глава 6 Организменные и популяционные адаптации видов рода *Scutellaria*

Важным свойством любого организма является его способность приспосабливаться к изменяющимся условиям окружающей среды. Виды рода *Scutellaria*, произрастающие в Сибири, обитают в широком диапазоне местообитаний: от заболоченных и сырых лугов на равнине до каменистых склонов и скал в высокогорье (Cheryomushkina, Guseva, 2016; Гусева, Черёмушника, 2017б). Неоднородность среды обитания способствует появлению адаптаций, которые проявляются не только на организменном, но и на более высоком популяционном уровне организации.

У изученных видов рода *Scutellaria* на **организменном уровне** адаптации проявляются в виде морфобиологического и размерного разнообразия.

6.1 Морфобиологическое разнообразие

Морфологическая поливариантность в разных условиях обитания выражается в изменении развития отдельных побегов, особей в целом и хода морфогенеза.

При исследовании особей вегетативно неподвижного моноцентрического полкустарничка *S. tuvensis*, произрастающего в сухих и опустыненных степях на юго-востоке Тувы, выявлено сходство и отличие в морфогенезе особей в разных эколого-ценотических условиях: на крупных камнях, на конусе выноса и на галечнике. Во всех местообитаниях особи последовательно проходят одни фазы морфогенеза: первичный побег – разветвленный первичный побег – первичный куст. Отличия наблюдаются, начиная с имматурного состояния, а именно: длина первичного побега в зависимости от субстрата сильно колеблется, она увеличивается за счет длины междоузлия, число метамеров остается постоянным. До генеративного состояния особи развиваются как кустарнички без отмирания части надземных побегов. Этому способствуют быстрые темпы развития растений в прегенеративном периоде, анизотропность побегов на крутых склонах и

небольшая высота побега на галечнике. Во всех местообитаниях первым зацветает первичный побег, длина его сохраняющейся части после отцветания меняется в зависимости от местообитания (таблица 6.1). На галечнике его длина достигает 0,3–7 см (среднее число метамеров 7). На крутых склонах с крупными камнями сохраняется от 2,5 до 14 см побега, состоящего из 6–16 метамеров. На конусе выноса побег отмирает почти полностью, сохраняется только узел с почками в пазухах семядольных листьев.

Таблица 6.1 – Биометрические показатели особей *Scutellaria tuvensis* в разных местообитаниях

Параметр	Местообитание		
	Крутые склоны	Конус выноса	Галечник
Длина остатка первичного побега, см	$\frac{5,22 \pm 0,61}{1,2 - 14}$	$\frac{0-0}{0-0}$	$\frac{1,63 \pm 0,31}{0,3 - 7,5}$
Число метамеров остатка первичного побега, шт	$\frac{7,92 \pm 0,76}{1 - 16}$	$\frac{0-0}{0-0}$	$\frac{6,28 \pm 0,69}{1 - 20}$
Число ССО, шт	$\frac{5,48 \pm 0,72}{1 - 12}$	$\frac{1,88 \pm 0,12}{1 - 3}$	$\frac{3,28 \pm 0,46}{1 - 10}$
Длина ССО, см	$\frac{6,10 \pm 0,73}{1,5 - 15}$	$\frac{5,32 \pm 0,51}{2 - 12}$	$\frac{2,04 \pm 0,16}{1 - 4}$
Диаметр куста, см	$\frac{20,28 \pm 1,43}{8 - 37}$	$\frac{13,92 \pm 1,08}{6 - 25}$	$\frac{17,36 \pm 0,91}{11 - 27}$

Структура взрослых особей представлена системой одревесневших разветвленных составных скелетных осей, побеги формирования которых нарастают моноподиально 2–3 года и частично отмирают. Структурной единицей особи является составная скелетная ось, она образована 4 типами побегов (рисунок 6.1):

1. Моноциклический генеративный удлиненный побег.
2. Озимый моноциклический удлиненный генеративный побег.
3. Озимый дициклический удлиненный генеративный побег.
4. Дициклический удлиненный генеративный побег.

Число и степень разветвленности составной скелетной оси у особи зависит от местообитания (рисунок 6.2). На конусе выноса, так как сохраняются только почки в пазухах семядольных листьев, в кусте развивается всего две составные

скелетные оси, они сильно разветвлены и, благодаря неподвижности субстрата, сохраняются до конца жизни особи. Они медленно начинают отмирать с апикального конца только в старом генеративном состоянии. Системы побега формирования в этом местообитании состоят из сильно ветвящихся систем побегов ветвления.

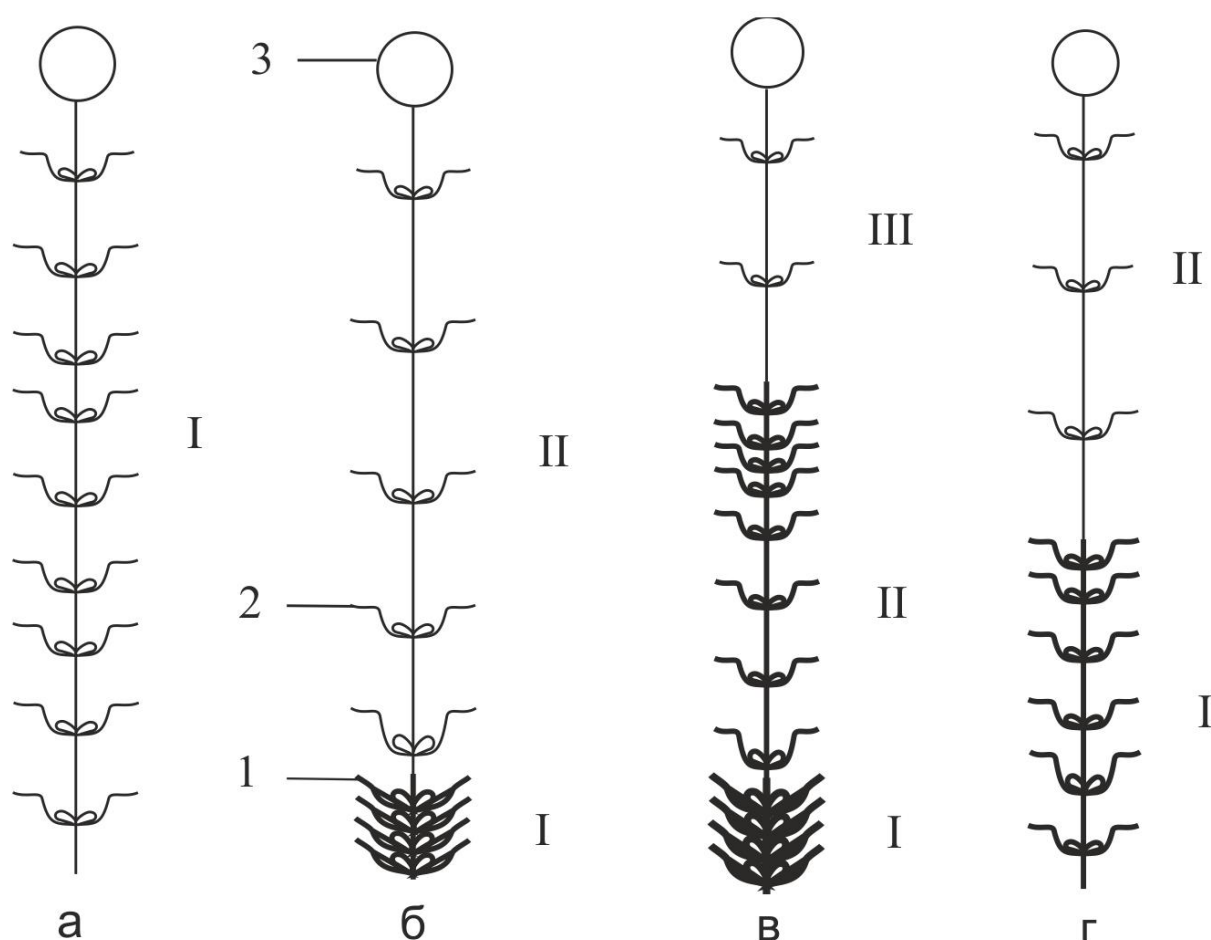


Рисунок 6.1 – Типы побегов *Scutellaria tuvensis*

Условные обозначения – а – моноциклический генеративный удлиненный побег, б – озимый моноциклический удлиненный генеративный побег, в – озимый дициклический удлиненный генеративный побег, г – дициклический удлиненный генеративный побег. Годичный прирост: I – первый, II – второй, III – третий. 1 – переходные листья с пазушными почками, 2 – настоящие зеленые листья с пазушными почками, 3 – соцветие.

На *крутых склонах*, покрытых крупными камнями, в составе куста развиваются разные по мощности составные скелетные оси, соответственно отличающиеся строением систем побегов формирования. Чем ближе к основанию куста находится составная скелетная ось, тем она более разветвлена. В системе

побега формирования каждый побег следующего порядка является побегом формирования. За счет этого увеличивается длительность жизни и мощность составной скелетной оси. Чем дальше от основания куста формируется система побега формирования, тем больше в системе формируется побегов ветвления и тем слабее их ветвление и длительность жизни.

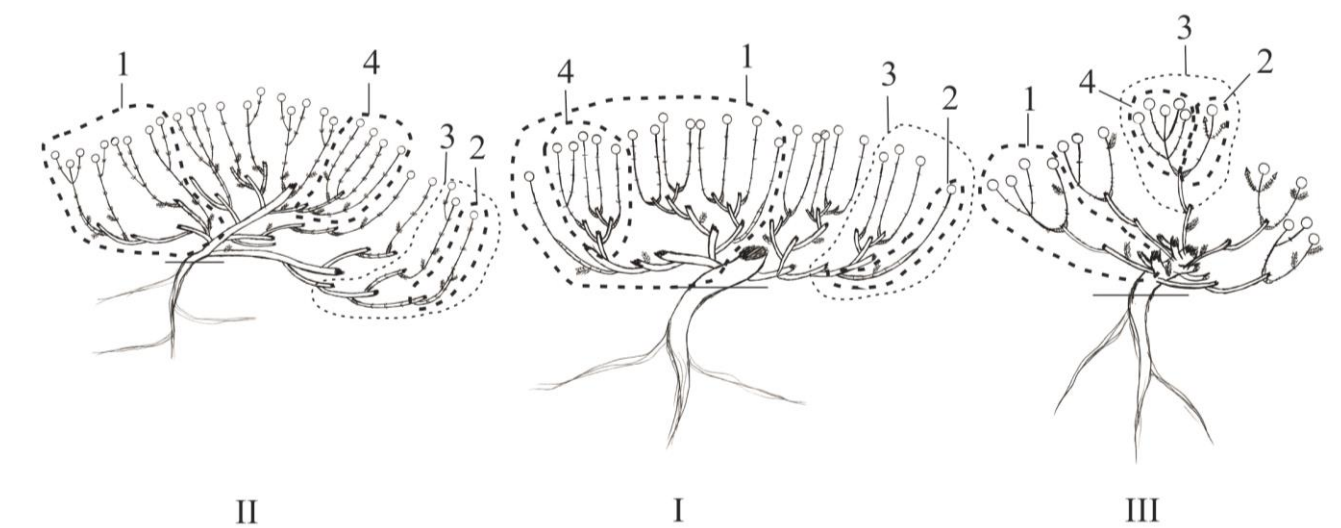


Рисунок 6.2 – Поливариантность развития зрелых генеративных особей *Scutellaria tuvensis*

Условные обозначения – I – конус выноса, II – крутые склоны, III – галечник. 1 – разветвленная составная скелетная ось, 2 – побег формирования, 3 – система побега формирования (СПФ), 4 – система побега ветвления (СПВ).

На *галечнике* от центра куста могут одновременно отходить 3–5 составных скелетных осей, они одинаковые по мощности, длительность их жизни не более 2–3 лет. Они полностью отмирают до укороченной базальной части. Из-за небольшой длительности жизни составных скелетных осей в кусте часто происходит их смена. Большое число сближенных метамеров в базальной части побегов формирования, а также ветвление почек обеспечивают запас почек, необходимый для постоянного обновления структуры куста.

Морфологическая поливариантность онтогенеза также встречается у особей *S. mongolica* – неявнополицентрического полукустарничка с ксилоризомами (Гусева, 2018). Особи во взрослом состоянии образуют куртину, состоящую из трех типов побегов формирования (ПФ):

ПФ I – генеративный моноциклический удлинённый ортотропный побег с укороченной базальной частью;

ПФ II – генеративный моноциклический удлинённый анизотропный;

ПФ III – моноциклический генеративный с длинным геофильным участком.

На базе ПФ формируются три вида ксилоризомов, отличающихся по времени возникновения, происхождению и типу побега формирования. В молодом генеративном состоянии развиваются два вида эпигеогенных ксилоризомов: ксилоризом I состоит только из базальных укороченных частей ПФ I типа, а ксилоризом II из плагиотропного участка ПФ II типа и базальных частей ПФ I типа. В средневозрастном генеративном состоянии развиваются гипо-эпигеогенные ксилоризомы III вида, состоящие из геофильной части ПФ III типа и базальных частей ПФ I типа.

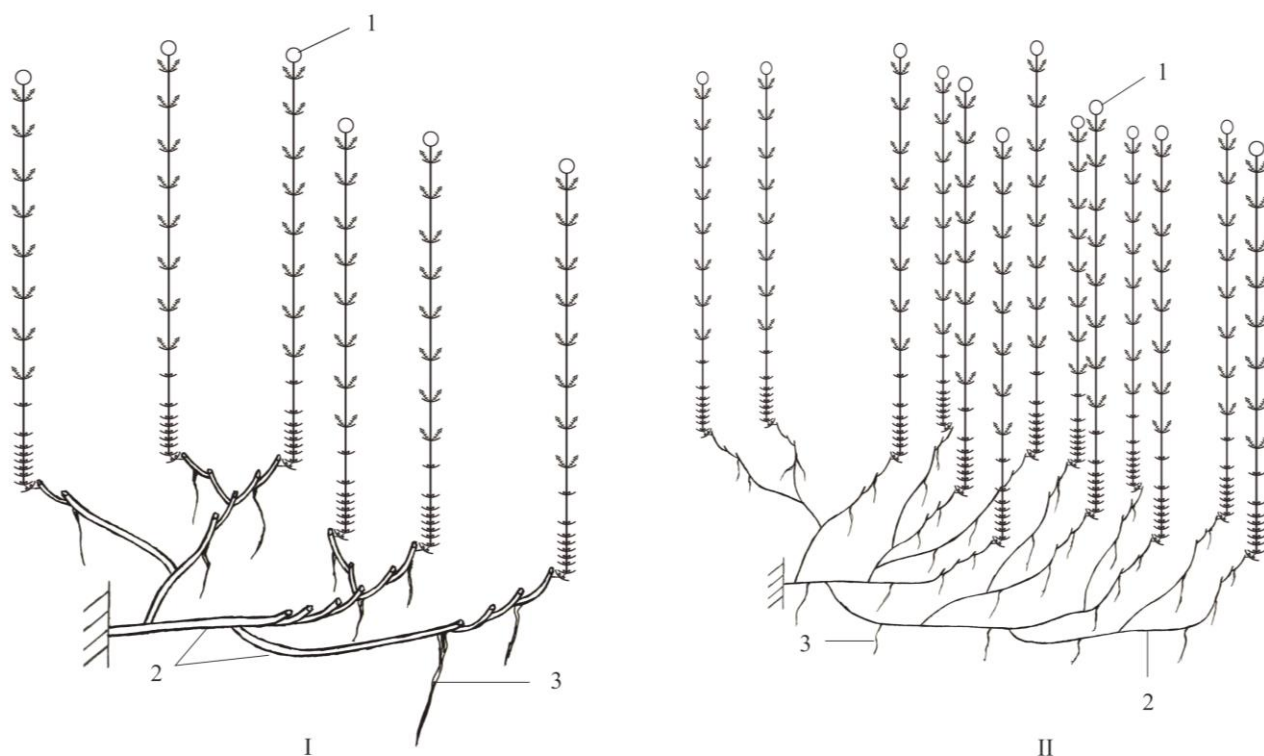


Рисунок 6.3 – Ксилоризомы III вида *Scutellaria mongolica*

Условные обозначения – I – плакор, II – крутые склоны, 1 – побег формирования I (генеративный моноциклический удлинённый ортотропный побег с укороченной базальной частью), 2 – побег формирования III (моноциклический генеративный с длинным геофильным участком), 3 – придаточные корни.

В разных местообитаниях наблюдается поливариантность развития зрелых особей, которая проявляется в интенсивности ветвления и длине гипогэпигеогенных ксилоризомов III (рисунок 6.3). На плакоре ветвление ксилоризомов происходит на третий год, они сильно утолщены и их длительность жизни достигает 16 лет. Диаметр кустов не превышает более 30 см. На крутых склонах ветвление ксилоризомов начинается в первый год их возникновения. За счет увеличения длины и сильного разветвления ксилоризомов диаметр кустов может достигать 70 см. В отличие от плакорных местообитаний, на склонах ксилоризомы слабо утолщаются и их длительность жизни меньше (от 4 до 8 лет).

У особей *S. galericulata* в результате изменения структуры побега и изменения хода морфогенеза в разных условиях формируются две травянистые жизненные формы: длиннокорневищная и столонообразующая. Первая формируется в луговых группировках по берегам рек и камышовых зарослях, расположенных на плотных почвах, вторая – в луговых группировках на крутых глинистых склонах рек, которые подвержены обвалам и затоплению. Вероятней всего, длиннокорневищная жизненная форма является основной для этого вида. Для обеих жизненных форм характерно семенное размножение, что не типично для столонообразующих растений, у которых в большинстве случаев происходит стерилизация и утрата семенного размножения (Eckert, 2002; Коровкин, 2013; Herben, Šerá, Klimešová, 2015). Основной структурной единицей особей обеих жизненных форм является дициклический удлинённый анизотропный побег (рисунок 6.4).

Переход от длиннокорневищной к столонообразующей жизненной форме происходит за счет трансформации первого годичного прироста дициклического побега и усиления процессов дезинтеграции особей. Так формирование клубневидного stolона происходит в результате увеличения функции запасаания первого годичного прироста. Формирование сериальных почек обеспечивает увеличение числа боковых почек на stolоне и его сильное разветвление, а усиление процессов дезинтеграции обеспечивает интенсификацию вегетативного размножения. Усиление процессов дезинтеграции особей приводит к выпадению

из онтогенеза особей столонообразующей жизненной формы двух фаз морфогенеза: парциальный побег и разветвлённый парциальный побег. Каждое новое вегетативное поколение, вне зависимости от онтогенетического состояния, проходит одинаковую последовательность фаз морфогенеза: система парциальных побегов – разветвлённая партикула.

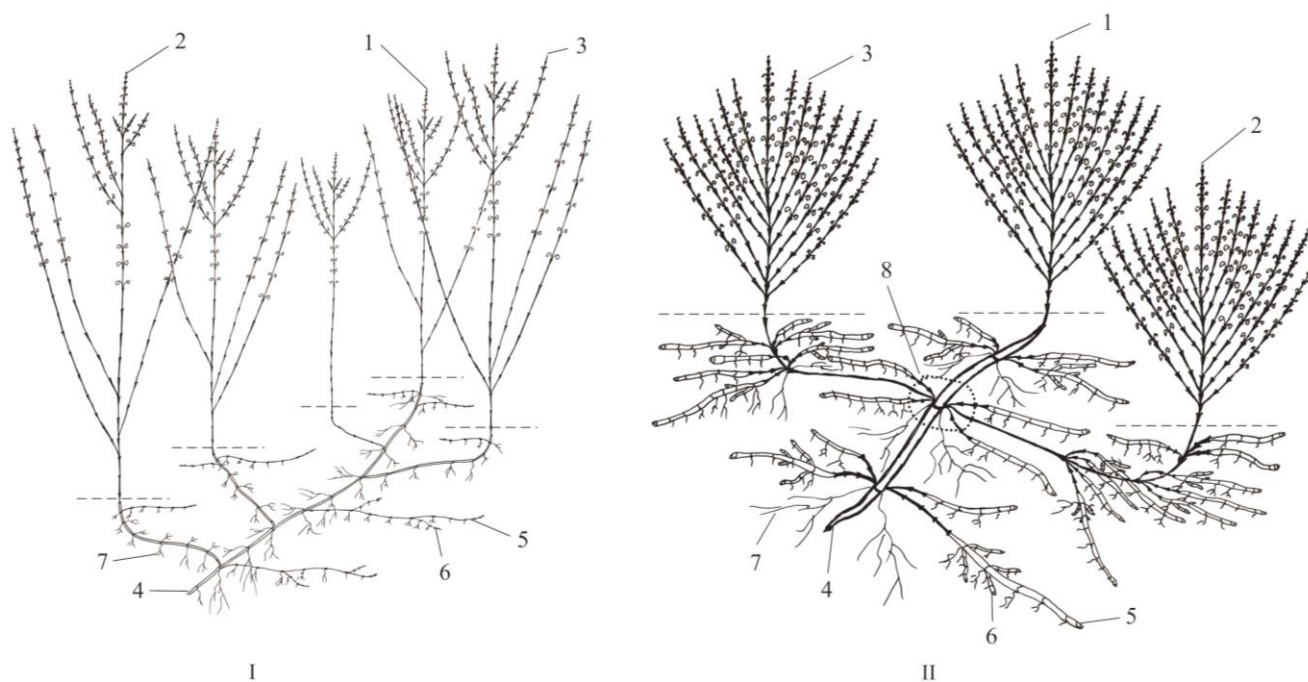


Рисунок 6.4 – Система дициклического побега разных жизненных форм *Scutellaria galericulata*

Условные обозначения – жизненные формы: I – длиннокорневищная; II – столонообразующая; 1 – дициклический анизотропный генеративный побег, 2 – моноциклический анизотропный генеративный побег, 3 – паракладий, 4 – стolon n-го порядка, 5 – стolon n+1 порядка, 6 – стolon n+2 порядка, 7 – придаточные корни, 8 – метамер с сериальными почками.

В различных эколого-ценотических условиях у *S. supina* формируется четыре жизненные формы: две полудревесные (полукустарничек, полукустарник) и две травянистые (стержнекорневой и длиннокорневищно-стержнекорневой поликарпики). Анализ распространения описанных жизненных форм *S. supina* в Сибири показал, что каждая жизненная форма приурочена к определенным условиям обитания: полукустарничек – к петрофитным вариантам настоящих богаторазнотравных степей, полукустарник – к достаточно увлажненным закустаренным ложбинам в поясе богато-разнотравных настоящих степей,

стержнекорневой травянистый поликарпик — к луговым степям, длиннокорневищно-стержнекорневой травянистый поликарпик к остепненным лугам.

Морфологическая поливариантность происходит в результате изменения типа побегов, их структурно-функциональной организации, положения зоны возобновления относительно субстрата и формирования новых морфологических структур в онтогенезе. Выявлено два возможных направления изменения побега возобновления (рисунок 6.5). По нашим представлениям, первичное преобразование побега происходило на базе ортотропного моноциклического удлинённого генеративного побега полукустарничкового типа, описанного Л. Н. Дорохиной (1970). В его структуре выделяются 4 структурно-функциональные зоны: нижняя зона торможения (НЗТ), состоящая из 5 укороченных метамеров, зона возобновления (ЗВ), представленная 1 удлинённым метамером, средняя зона торможения (СЗТ), состоящая из 7–8 удлинённых метамеров, и зона главного соцветия (ГС). Преобразование такого побега шло в следующих двух направлениях.

Первое направление (рисунок 6.5 I, II). ЗВ переместилась на 3–4-е удлинённое междоузлие, что привело к увеличению НЗТ. Перемещение ЗВ отразилось на способе нарастания системы побегов: базисимподиальное сменилось на мезосимподиальное. СЗТ преобразовалась в зону обогащения (ЗО), почки которой стали раскрываться и формировать силлептические генеративные (паракладии), реже вегетативные побеги. Параллельно с изменением структурно-функциональных зон происходило увеличение размеров длинных метамеров с 1–2 см до 5 см. Все это способствовало выносу почек возобновления на бóльшую высоту над поверхностью субстрата, чем у полукустарничка, и увеличению длины побега и высоты растения в целом. В связи со значительным удлинением нижних скелетных осей (до 30–45 см) и их слабым окоренении, они принимают анизотропное положение. Описанные выше изменения приводят к формированию жизненной формы полукустарника.

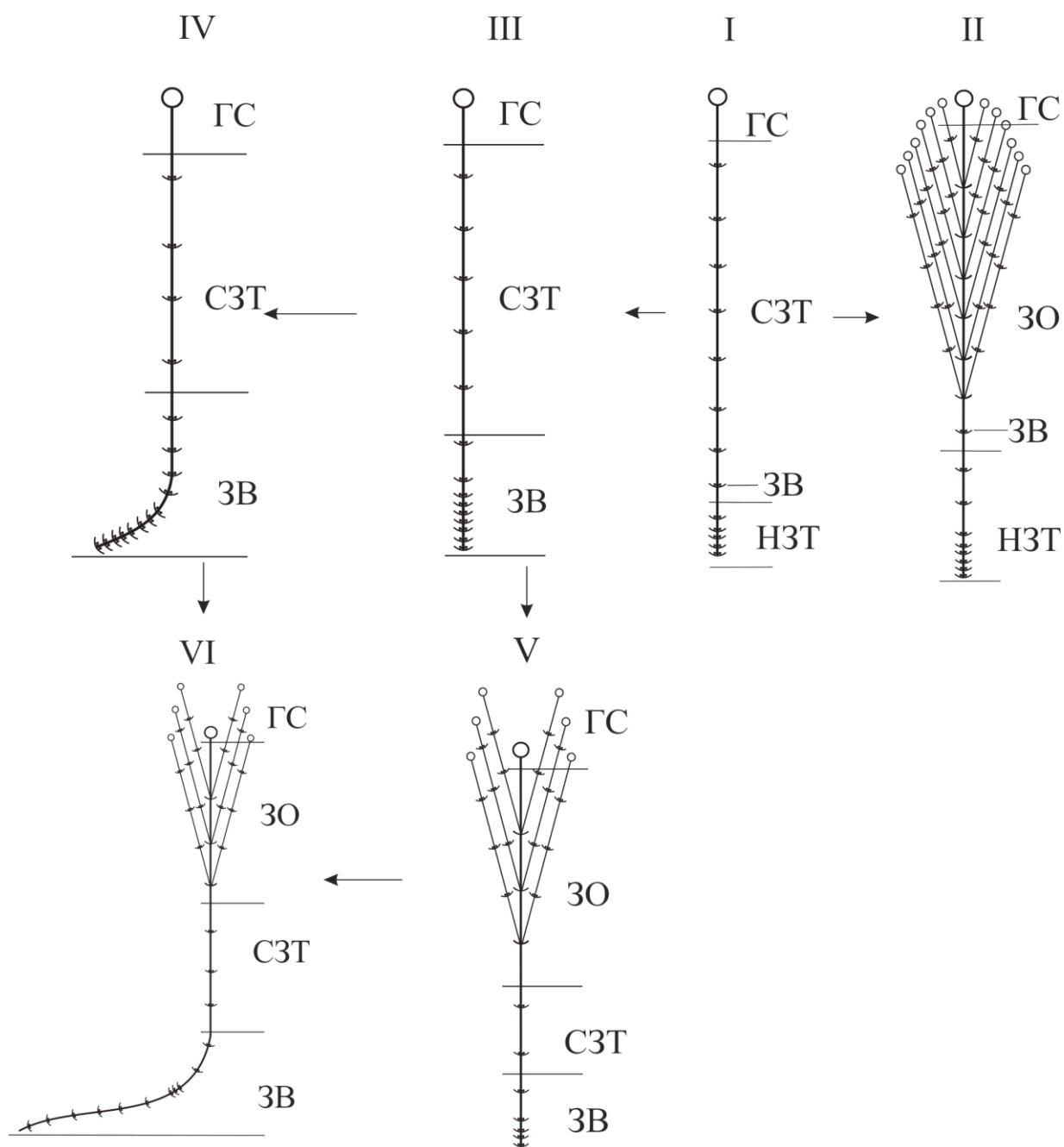


Рисунок 6.5 – Структурно-функциональная организация побега *Scutellaria supina* разных жизненных форм

Условные обозначения – I – моноциклический генеративный побег полукустарничковой биоморфы, II – моноциклический генеративный побег полукустарничковой биоморфы, III – моноциклический генеративный побег стержнекорневой биоморфы, IV – моноциклический генеративный побег с геофильной косо-ортотропной частью стержнекорневой биоморфы, V – моноциклический генеративный побег длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы, VI – дициклический монокарпический побег длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы. НЗТ – нижняя зона торможения, ЗВ – зона возобновления, СЗТ – средняя зона торможения, ЗО – зона обогащения, ГС – главное соцветие, —→ – направление изменения побегов.

Второе направление (рисунок 6.5 III, IV, V, VI). ЗВ увеличивается за счет исчезновения НЗТ и оказывается в субстрате. Происходит это из-за втягивания

базальной части побегов главным корнем. В рост могут тронуться любые одна или несколько почек, расположенных в зоне возобновления, остальные становятся спящими. Погружение почек возобновления в субстрат приводит к формированию травянистой биоморфы. Формируется стержнекорневой травянистый поликарпик. О значении геофилии, как одного из модусов эволюции жизненных форм при переходе от древесных растений к травянистым, писали еще А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко (1985).

Дальнейшая трансформация травянистой жизненной формы связана с раскрытием спящих почек и образованием моноциклического монокарпического побега с геофильной косо-ортотропной частью, представляющую собой ЗВ. При заселении остепненных лугов в предгорьях, для которых характерно меньшее задернение, чем в луговых степях, высокий и сомкнутый травостой, изменилась цикличность побега с моноциклического на дициклический, при этом геофильная часть увеличилась за счет растяжения метамеров, и её темпы развития замедлились. Произошло разделение развития побега во времени: геофильная плагиотропная часть стала развиваться в первый, а фотофильная ортотропная на второй год. В узлах развились придаточные корни, что привело к формированию гипогеогенного корневища. Геофильный участок побега и его косо-ортотропная часть функционально становятся ЗВ. Кроме этого, на побеге сокращается метамерность СЗТ и появляется ЗО. Из 1, реже 2-ой пары верхних пазушных почек развиваются генеративные побеги (паракладии), из остальных нижележащих – вегетативные побеги. Причем паракладии обрастают материнский побег, что, вероятно, связано с быстрым ростом травостоя. Таким же образом происходит образование ЗО у моноциклического монокарпического побега, принимающего участие в образовании структуры куста.

Преобразование структурно-функциональной организации побега формирования (возобновления) привело к онтогенетическим изменениям, которые сыграли значительную роль в трансформации жизненных форм *S. supina*. Так, при сравнении фаз морфогенеза, которые проходят особи разных жизненных форм, выявлены новые морфологические структуры: рыхлый куст у

полукустарника; куртина и системы парциальных кустов и побегов у длиннокорневищно-стержнекорневой травы. Появление фазы рыхлого куста у полукустарника значительно увеличило длительность жизни особей, по сравнению с полукустарничком. Возникновение длиннокорневищно-стержнекорневой травянистой жизненной формы из стержнекорневой сопровождалось появлением на ранних стадиях онтогенеза длинного гипогеегенного корневища, которое возникло в результате отклонения в развитии моноциклического побега с геофильной апогеотропной базальной частью. Его укоренение привело к появлению новой фазы морфогенеза – куртины, а при вегетативном размножении – системы парциальных кустов и побегов. При этом происходит усиление роли придаточных корней в структуре особей. Перечисленные преобразования структуры побегов и онтоморфогенеза полукустарничковой жизненной формы способствовали формированию новых жизненных форм, адаптированных к различным условиям произрастания: к луговым степям и остепненным лугам.

Изменение жизненной формы в разных условиях обитания наблюдается у особей *S. grandiflora*. В Западной Туве *S. grandiflora* формирует полукустарничковую жизненную форму, а в северо-западной части ареала в Горном Алтае – непартикулирующую травянистую стержнекорневую. В морфогенезе особи обеих жизненных форм проходят одинаковые фазы: первичный побег – разветвленный первичный побег – первичный куст. Полукустарничковая жизненная форма – основная для этого вида, образование травянистого поликарпика связано с произрастанием особей на эрозионных склонах рыхлых катафлювиальных отложений, где сильно выражена контрактивная деятельность корня, приводящая к погружению базальных частей побегов с почками возобновления в субстрат. Побеговая система двух жизненных форм образованна дициклическими побегами (рисунок 6.6).

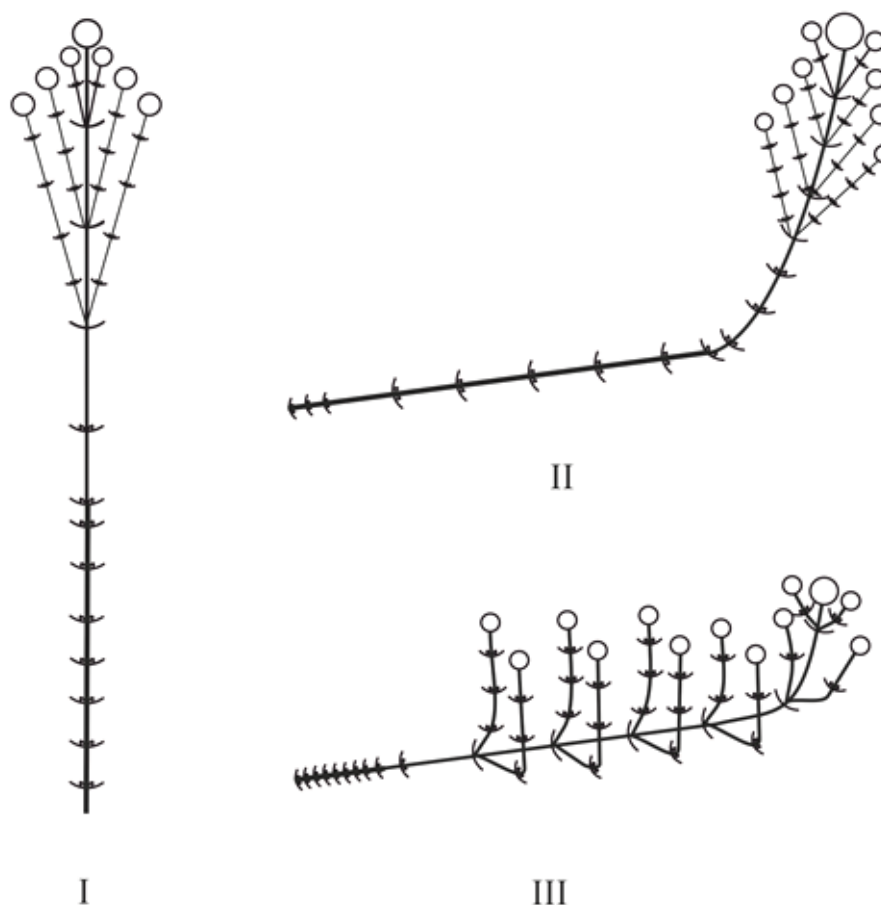


Рисунок 6.6 – Типы побегов *Scutellaria grandiflora*

Условные обозначения – I – дициклический ортотропный побег полукустарничковой жизненной формы, II – дициклический анизотропный побег с удлинённым надземным первым годичным приростом травянистой стержнекорневой жизненной формы, III – дициклический анизотропный побег с укороченным геофильным первым годичным приростом травянистой стержнекорневой жизненной формы.

Побеги полукустарничков – ортотропные, а травянистых поликарпиков – анизотропные. Как и у особей *S. supina*, переход к травянистой жизненной форме, произошёл в результате геофилии. Почки возобновления травянистой жизненной формы могут находиться как на поверхности субстрата, так и на глубине, в зависимости от этого меняется структура первого годичного прироста дициклических побегов. Первый годичный прирост побегов, которые разворачиваются из почек, расположенных на поверхности почвы, удлинённый, полукустарничкового типа (рисунок 6.6 II), в основном на нем развиваются настоящие зеленые листья, только в базальной части метамеры (2–3 шт.) с

чешуевидными листьями, они лишь слегка сближены. В конце вегетационного сезона первый годичный прирост полегает, втягивается в почву, частично засыпается, верхушечная почка первого годичного прироста всегда перезимовывает на поверхности субстрата. Первый годичный прирост побегов, развивающихся из почек, погруженных в субстрат, геофильный укороченный с чешуевидными листьями (рисунок 6.6 III).

Наличие в составе куста травянистой жизненной формы переходного типа побега: дициклического с полежащим удлинённым первым годичным приростом, постепенно погружающимся в субстрат, говорит о вторичности травянистой жизненной формы и её приспособительном характере по отношению к субстрату.

6.2 Размерное разнообразие

Кроме морфологической поливариантности в разных местообитаниях особи отличаются по размерам. Так размерная поливариантность обнаружена у особей *S. scordiifolia* в ряду сообществ: остепненный луг – настоящая степь – луговая степь (таблица 6.2).

Анализ средних показателей признаков показал, что по большинству признаков (высота генеративного побега, длина и ширина листьев, длина stolона $n+1$ порядка и высота боковых побегов) наиболее крупными являются особи, произрастающие на остепненном лугу. Показатели высоты генеративного побега, длина и ширина листьев достоверно различаются во всех трех местообитаниях. Число stolонов $n+1$ порядка также достоверно различаются во всех трех местообитаниях, но его наибольшее среднее значение выявлено у особей, произрастающих в настоящей степи. По большинству показателей достоверно отличаются между собой особи настоящих степей/луговых степей и остепненных лугов/луговых степей (7 и 6 достоверно отличающихся показателей из 9, соответственно).

Исходя из полученных данных, наиболее благоприятными условиями существования для особей *S. scordiifolia* являются остепнённые луга с высоким проективным покрытием.

Таблица 6.2 – Оценка достоверности различий средних значений признаков особей средневозрастного генеративного состояния по t-критерию Стьюдента

Признаки	I		II		III		t-критерий Стьюдента
	Остепненный луг		Настоящая степь		Луговая степь		
	ср.з	ошиб.	ср.з	ошиб.	ср.з	ошиб.	
Высота ген. побегов	26,8	0,54	17,62	0,60	12,21	0,66	<u>11,3*</u> <u>17,1**</u> <u>6***</u>
Число мемеров побега	18,08	0,4	19,72	0,78	11,25	0,58	1,9* <u>9,8**</u> <u>8,7***</u>
Длина листа	3,63	0,11	1,34	0,05	1,9	0,06	<u>20,7*</u> <u>13,6**</u> <u>7***</u>
Ширина листа	0,81	0,04	0,27	0,02	0,54	0,02	<u>13,5*</u> <u>6,4**</u> <u>9,9***</u>
Длина столона n-го порядка	11,52	0,58	10,42	0,59	12,46	0,91	1,3* 0,9** 1,9***
Число столонов n+1 порядка	3,36	0,23	8,32	0,81	4,79	0,39	<u>6*</u> <u>3,1**</u> <u>3,9***</u>
Длина столонов n+1 порядка	6,58	0,73	5,63	0,63	3,86	0,71	1* <u>2,7**</u> 1,9***
Число боковых побегов	6,44	0,56	7,76	0,48	5,33	0,56	1,8* 1,4** <u>3,3***</u>
Высота боковых побегов	13,86	1,37	9,88	0,39	13,5	0,62	2,8* 0,2** 5***

Примечание – *курсивом* выделены наименьшие показатели по признаку, **жирным** выделены наибольшие показатели по признаку. $t_{кр} = 2,26$ (при 95% уровне значимости), подчеркиванием и **жирным** выделены достоверные различия, * - значение критерия Стьюдента для I и II, ** - значение критерия Стьюдента для I и III, *** - значение критерия Стьюдента для II и III.

У изученных видов также выявлен ряд **популяционных адаптаций**. Так адаптация видов к разным условиям обитания шла за счет изменения следующих

популяционных признаков: плотности, типа пространственной структуры ЭДЕ, темпов развития и способов самоподдержания.

6.3 Пространственная структура элементарных демографических единиц и плотность особей

Элементарная демографическая единица представляет собой множество особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории (Смирнова и др., 1993). Непрерывность оборота поколений обеспечивается балансом между рождаемостью и смертностью, что проявляется в формировании относительно устойчивого онтогенетического спектра. Пространственная организация ЭДЕ связана как со свойствами самих растений, так и с внешними условиями. Плотность особей в ценопопуляции определяется популяционным, биоценоотическим и экотопическим влиянием на элементы ценопопуляции. Изменение пространственной структуры ЭДЕ и плотности в разных условиях обитания обеспечивает устойчивость ценопопуляций вида. Так в зависимости от условий обитания меняется пространственная структура и плотность *S. grandiflora*, *S. tuvensis*, *S. galericulata* и *S. ikonnikovii*.

S. grandiflora и *S. tuvensis* вегетативно неподвижные растения. В большинстве ценопопуляций обоих видов (*S. grandiflora* ЦП 6,7,9; *S. tuvensis* ЦП 1,2,4,5) расположенных на каменистых и щебнистых склонах, галечниках и крупнокаменистых осыпях непрерывный тип пространственной структуры и сильные колебания экологической плотности особей: от 2,5 до 20,5 экз. на 1 м² в среднем (таблица 6.3). На конусе выноса (*S. grandiflora* ЦП 3) и в узком каменистом ущелье (*S. tuvensis* ЦП 8) тип пространственной структуры меняется на прерывистый. В этих условиях обитания ценопопуляции видов представлены отдельными разновозрастными популяционными локусами (ЭДЕ) которые располагаются на пологих участках водотока на расстоянии 4–30 м друг от друга. В ЭДЕ плотность сильно варьирует от 4 до 38 особей на м². Такая изменчивость

плотности и пространственной структуры связана с подвижностью субстрата на крутых каменистых склонах гор и, как следствие этого, сохранение особей *S. grandiflora* и *S. tuvensis* только на пологих участках, вблизи крупных камней или на закрепленном другими видами субстрате.

Таблица 6.3 – Показатели плотности ценопопуляций *S. grandiflora* и *S. tuvensis*

Вид	№ ЦП	Экологическая плотность, экз/м ²
<i>S. tuvensis</i>	1	9,6
	2	20,5
	3	20,2
	4	3
	5	6,2
<i>S. grandiflora</i>	6	4,9
	7	2,5
	8	4–38
	9	19,7

Для *S. galericulata* и *S. ikonnikovii* характерно сочетание двух способов размножения: преимущественно вегетативное с дополнительным нерегулярным семенным размножением. Пространственная структура ЭДЕ этих видов определяется как особенностями самоподдержания ценопопуляций, так и условиями обитания. У *S. ikonnikovii* изменение пространственной структуры и плотности в разных условиях обитания связано с типом субстрата. На луговых почвах (ЦП 24 и 25) тип пространственной структуры непрерывный, плотность особей в ценопопуляциях варьирует не сильно от 8,9 до 17 особей на м² (таблица 6.4).

На каменистом субстрате вдоль берега реки (ЦП 26) тип пространственной структуры прерывистый. Эремы в результате нерегулярного семенного размножения попадают в воду, что способствует их распространению вдоль берега реки. Отдельные разновозрастные ЭДЕ в основном сосредоточены вокруг

крупных деревьев. Так как вид является вегетативно подвижным, то разновозрастные ЭДЕ в популяции представлены клонами, которые образовались в результате вегетативного размножения. Здесь наблюдается высокая экологическая плотность до 50,3 особей на м².

Таблица 6.4 – Демографические показатели ценопопуляций *S. ikonnikovii*

Тип пространственной структуры ЭДЕ		ОПП, %	Экологическая плотность, экз/м ²
Непрерывный	ЦП 24	100	8,9
	ЦП 25	100	17
Прерывистый	ЦП 26	100	50,3

По этой же причине прерывистое распределение ЭДЕ *S. galericulata* (таблица 6.5). Еще А.Ратон (1989) писал что широкое распространение особей *S. galericulata* скорее всего связано с плавучестью и высокой жизнеспособностью эремов этого вида в воде. Особи в ценопопуляциях располагались отдельными разновозрастными ЭДЕ по берегам рек на расстоянии от 2 до 30 метров друг от друга. При этом экологическая плотность в ЭДЕ в разных ценопопуляциях различалась, чем выше ОПП, тем интенсивней процессы дезинтеграции и выше плотность особей.

Таблица 6.5 – Демографические показатели ценопопуляций *S. galericulata*

Тип пространственной структуры ЭДЕ		ОПП, %	Экологическая плотность, экз/м ²
Прерывистый	ЦП 21	100	23,6
	ЦП 22	40	13,5
Непрерывный	ЦП 23	15	0,68

6.4. Темпы развития

Влияние условий обитания на длительность онтогенеза особей и длительность отдельных онтогенетических состояний обнаружено у *S. supina* и *S. tuvensis*.

Проявление временной поливариантности онтогенеза у *S. supina* встречается не только у особей разных жизненных форм, но и одной жизненной формы в разных эколого-фитоценологических условиях.

Сравнение показало, что особи *S. supina* в условиях достаточно увлажнённых ложбин богато-разнотравных степей отличаются наибольшей мощностью. Наличие мощных мезосимподиально нарастающих многолетних скелетных осей с запасом спящих почек обеспечивает большую длительность жизни особей, до 50–55 лет, что значительно больше, чем в других местообитаниях (таблица 6.6). В петрофитных вариантах богато-разнотравной степи (29–34) длительность онтогенеза меньше, чем на увлажнённых ложбинах за счет базисимподиального нарастания осей. Их длина и длительность жизни значительно уменьшается, что отражается и на длительности жизни особей в целом.

Таблица 6.6 Длительность онтогенетических состояний особей *S. supina* разных жизненных форм

ОС	Полукустарник	Полукустарничек	Стержнекорневая жизненная форма			Длиннокорневищно- стержнекорневая жизненная форма	
	ЦП14	ЦП 10	ЦП13	ЦП12	ЦП15	ЦП 18	
						генета	рамета
j	1	1–2	1	1	1	1	
im	2	2–3	1	1	1	3–4	
v	8	8	3–4	3–4	5	4	
g1	7-12	2–3	4	4	4	4–6	1–3
g2	22-24	10–12	6–8	7–8	9–11	6–7	5–7
g3	4–7	4	6–9	6–9	5–6	2–3	1–2
ss	2	2	2	2	2	1–2	1–2
s	0	0	0	0	0	0	
	50–55	29–34	24-29	23-29	27–30	21–27	8–14

Примечание – ОС – онтогенетическое состояние.

На остепненных лугах онтогенез сложный состоит из онтогенеза семенных и вегетативных особей. Длительность жизни семенных особей по сравнению с другими местообитаниями не высокая 21–23 год. Вегетативное поколение не вносит вклада в увеличение длительности жизни материнского растения, так как омоложение при вегетативном размножении не сильное, чаще всего на 1–2 онтогенетическое состояния или омоложения совсем нет. Онтогенез рамет (8–14 лет) идет параллельно онтогенезу материнской особи и их темпы развития отличаются не значительно.

Темпы развития особей стержнекорневой жизненной формы изучены в трех ценопопуляциях: петрофитный вариант мелкодерновинной настоящей степи (ОПП 60%) – закустаренная луговая степь (ОПП 70%) – закустаренная луговая степь (ОПП 100%). Во всех местообитаниях длительность жизни особей в целом и темпы развития прегенеративного и постгенеративного периодов отличается не значительно. Различия наблюдаются лишь в длительности средневозрастного генеративного и старого генеративного состояний. Так в закустаренной луговой степи со 100% ОПП (ЦП 15) самое длительное средневозрастное генеративное состояние (9–11 лет), а длительность старого генеративного состояния в два раза меньше (5–6 лет). А в условиях закустаренной луговой степи с общим проективным покрытием 70% и в петрофитных вариантах луговых степей (ПП камней=40%) длительность обоих состояний примерно одинаковая ($g_2=6-8$; $g_3=6-9$).

Онтогенез особей *S. tuvensis* также характеризуется временной поливариантностью. Особи в пределах одной ценопопуляции и в разных ценопопуляциях отличаются по темпам развития. Подробное изучение онтогенеза позволило выделить 4 класса поливариантности темпов развития (таблица 6.7):

- 1) нормальные темпы развития;
- 2) замедленное развитие;
- 3) ускоренное развитие;
- 4) пропуск одного или нескольких онтогенетических состояний.

В группу с нормальными темпами развития включались особи со средними показателями продолжительности онтогенетического состояния. Замедленный и ускоренный типы развития особей связаны с местообитанием конкретной особи. Так длительность виргинильного состояния определяется произрастанием особей на более-менее закрепленном субстрате или вблизи крупных подвижных камней. На подвижном субстрате при механическом повреждении первичного побега смена моноподиального нарастания на симподиальное происходит на второй год жизни особей. Длительность виргинильного состояния увеличивается с одного года до двух-трех лет. Другой вариант увеличения длительности жизни особей в виргинильном состоянии связан с произрастанием особей на полужакрепленной осыпи (склон 30°), субстрат которой на 70-80% составляет мелкий и крупный щебень. В этих условиях особи переходят в виргинильное состояние уже в первый год жизни: формирование куста происходит за счет полегания длинного первичного побега и раскрытия боковых почек. Наличие хорошо развитой корневой системы у особей приводит к увеличению длительности виргинильного состояния до 2–3-х лет. Длительность генеративных состояний определяется также особенностями местообитания каждой конкретной особи и связано с длительностью жизни осей. Во всех местообитаниях были выявлены достоверные отличия по возрасту осей (таблица 6.8).

Таблица 6.7 Длительность онтогенетических состояний *Scutellaria tuvensis*

ОС	Длительность ОС разных классов развития, годы		
	ускоренное	нормальное	замедленное
v	–	1	2–3
g1	1	2–4	5–6
g2	3	4–5	6–8
g3	1–2	3–4	5–6

Примечание – ОС – онтогенетическое состояние.

У особей *S. tuvensis* встречаются пропуски онтогенетических состояний (рисунок 6.7). Одним из часто встречающихся явлений – это пропуски

имматурного и виргинильного состояний и переход особей из ювенильного сразу в молодое генеративное состояние. Зацветание особей уже на первый-второй год жизни чаще всего встречается на крутых склонах и на галечнике, 27% и 18% от общего числа молодых генеративных особей в ценопопуляции соответственно. В дальнейшем развитие особей не отличается от нормального.

Таблица 6.8 – Оценка достоверности различий средних значений признаков *Scutellaria tuvensis* по t-критерию Стьюдента

Признаки	I		II		III		t-критерий Стьюдента
	Крутые склоны		Конус выноса		Галечник		
	ср.з	ошиб.	ср.з	ошиб.	ср.з	ошиб.	
Возраст осей	4,44	0,29	8,4	0,37	3,32	0,09	<u>8,6*</u> <u>3,7**</u> <u>13,7***</u>
Возраст особей	8,12	0,59	12,56	0,92	8,36	0,32	<u>4,1*</u> <u>0,4**</u> <u>4,3***</u>

Примечание – $t_{кр} = 2,26$ (при 95% уровне значимости), подчеркиванием и **жирным** выделены достоверные различия, * – значение критерия Стьюдента для I и II, ** – значение критерия Стьюдента для I и III, *** – значение критерия Стьюдента для II и III.

На крутых склонах часто встречается пропуск имматурного состояния, так как длина первичного побега достигает 14–16 см, полегание побега происходит уже в середине лета. На его базальной плагиотропной части трогаются в рост почки, что приводит к формированию куста и переходу особей из ювенильного состояния сразу в виргинильное.

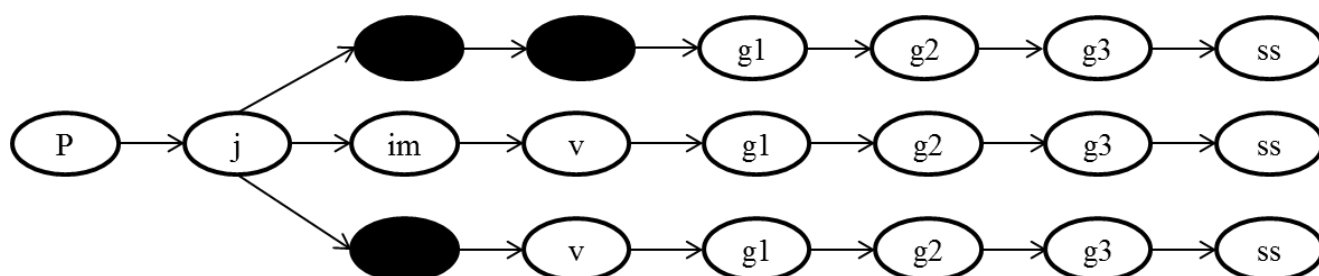


Рисунок 6.7 – Варианты пропусков онтогенетических состояний у особей *Scutellaria tuvensis*

Поливариантность темпов развития особей *S. tuvensis* обеспечивает

гетерогенность особей в ценопопуляциях, тем самым повышая их устойчивость в разных эколого-фитоценотических условиях.

6.5 Типы самоподдержания

Одним из главных показателей состояния ценопопуляции является ее способность к устойчивому самоподдержанию. Для *S. supina* в большинстве местообитаний характерно наличие только семенного размножения. Но в условиях остепненных лугов с появлением длиннокорневищноудлиненного побега и морфологической дезинтеграции, особи переходят на смешанный тип самоподдержания: семенное размножение в сочетании с вегетативным. Появления нового способа размножения дополнительно к семенному, увеличивает вероятность устойчивого хорошего самоподдержания ценопопуляций *S. supina* в новых условиях обитания.

Таким образом, адаптация видов к эколого-фитоценотическим условиям происходит по-разному. Основным механизмом адаптации растений на организменном уровне выступает морфологическая поливариантность. Сравнение хода морфогенеза видов рода *Scutellaria* у которых при освоении новых территорий формируются разные жизненные формы показало, что разнообразие жизненных форм связано с появлением в онтогенезе новых морфологических структур. Их появление в большинстве случаев является результатом изменения структуры побегов. Так как разнообразие структуры побегов позволяет с максимальной эффективностью осваивать окружающее пространство и ресурсы с ним связанные, образование разных вариантов жизненных форм в ходе онтогенеза и изменение типа побегов внутри одной жизненной формы имеет адаптивное значение. На популяционном уровне адаптация шла за счет изменения параметров плотности, типа пространственной структуры, темпов развития и типом самоподдержания. Плотность и тип пространственной структуры тесно связаны между собой и определяются особенностями местообитания видов и типом субстрата. Поливариантность темпов развития особей у видов рода

Scutellaria выражается в различной длительности онтогенеза и отдельных онтогенетических групп, а также в присутствии в ценопопуляциях особей нормального, замедленного и ускоренно развития, не редки и случаи пропуска онтогенетических состояний. Изменение темпов развития особей определяется условиями обитания и подтверждены статистическими данными. Широкий диапазон длительности разных этапов онтогенеза является одним из механизмов, определяющих устойчивость ценопопуляций. Появление нового типа побега (длиннокорневищноудлиненного) у особей в новых условиях обитания привело к возникновению у *S. supina* нового способа размножения. Поливариантность способов размножения обеспечивает устойчивость самоподдержания ценопопуляций в меняющихся условиях среды. Многообразие адаптаций, проявляющихся на разных уровнях организации, позволяет видам рода *Scutellaria* приспосабливаться в постоянно меняющихся условиях среды и занимать устойчивое положение в различных растительных сообществах.

Выводы

1. Виды рода *Scutellaria* в Сибири представлены 11 жизненными формами. Полудревесные: полукустарник с ортотропными побегами, полукустарничек с ортотропными побегами, полукустарничек с анизотропными побегами и полукустарничек с ксилоризомами. Травянистые жизненные формы: стержнекорневая с ортотропными побегами, стержнекорневая с ортотропными и анизотропными побегами, длиннокорневищно-стержнекорневая, длиннокорневищная с анизотропными побегами, длиннокорневищная с плагиотропными и анизотропными побегами, длиннокорневищная с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами и столонообразующая. Виды секции *Scutellaria* и *Stachymacris* формируют только травянистые, виды секции *Lupulinaria* в основном полудревесные жизненные формы.

2. По степени воздействия особей на среду выделено 3 типа биоморф: моноцентрическая, неявнополицентрическая и явнополицентрическая. Для ряда видов моноцентрической биоморфы (*S. baicalensis*) характерно неспециализированное вегетативное размножение в виде старческой партикуляции; для видов неявно- и явнополицентрических биоморф – специализированное вегетативное размножение с помощью ксилоризомов (*S. mongolica*), длинных корневищ (*S. supina*, *S. galericulata*, *S. ikonnikovii*, *S. dependens* и *S. hastifolia*) и столонов (*S. scordiifolia* и *S. galericulata*). Виды, явнополицентрических биоморф развиваются как вегетативные малолетники (*S. galericulata*, *S. ikonnikovii* и *S. hastifolia*) и вегетативные однолетники (*S. scordiifolia*, *S. dependens* и *S. galericulata*).

3. Основной структурной единицей особей полудревесных жизненных форм является система побега формирования (*S. supina*, *S. grandiflora* и *S. mongolica*) или разветвленная составная скелетная ось (*S. tuvensis*). Число, степень разветвленности и способ нарастания структурных единиц зависит от

местообитания: у особей *S. mongolica* на крутых склонах интенсивность ветвления и длина ксилоризомов выше, чем на плакоре, а у особей *S. tuvensis* увеличение числа, степени разветвленности ССО происходит в ряду местообитаний: конус выноса – галечник – крутые склоны.

4. Основной структурной единицей особей травянистых жизненных форм выступают: одноосный побег, комплекс одноосного побега и побеговый комплекс, закрепляющий территорию. Цикличность и положение побегов в пространстве отличается у разных видов и в разных условиях обитания у одного вида. У особей *S. grandiflora*, *S. supina*, *S. scordiifolia*, *S. galericulata* побег удлиненный дициклический анизотропный, у *S. supina* и *S. baicalensis* – удлиненный моноциклический ортотропный, а у *S. ikonnikovii* и *S. dependens* – удлиненный моноциклический плагиотропный. У особей *S. supina* в условиях остепненных лугов основной структурной единицей является побеговый комплекс, закрепляющий территорию (дициклический анизотропный побег), а в луговых степях одноосный побег (моноциклический ортотропный).

5. У ряда видов, произрастающих на территории Сибири, выявлена лабильность жизненной формы в разных эколого-фитоценотических условиях. У особей *S. galericulata* формируется 2 травянистые жизненные формы (длиннокорневищная и столонообразующая), у особей *S. grandiflora*: травянистая (стержнекорневая) и полудревесная (полукустарничковая), а у особей *S. supina* развиваются 4 жизненные формы: полудревесные – полукустарник и полукустарничек, травянистые – стержнекорневая и длинокорневищно-стержнекорневая.

6. Особи видов рода *Scutellaria* на территории Сибири развиваются по 8 путям морфогенеза. В разных эколого-фитоценотических условиях произрастания ход морфогенеза меняется в результате изменения типа побегов, их структурно-функциональной организации, положения зоны возобновления относительно субстрата и появления новых или выпадения морфологических структур в онтогенезе. При освоении новых местообитаний у особей *S. supina*, *S. grandiflora* и *S. galericulata* изменение хода морфогенеза приводит к образованию новых

жизненных форм. У особей *S. tuvensis* изменения хода морфогенеза не приводят к смене жизненной формы.

7. Описано 6 типов онтогенеза, что представляет полное их разнообразие, установленное для семенных растений, а также выявлена поливариантность онтогенеза. Временная поливариантность у особей *S. tuvensis* представлена 4 классами: нормальным, замедленным, ускоренным и пропуском одного или нескольких онтогенетических состояний. У особей *S. supina* поливариантность способов размножения отражается на способе самоподдержания ценопопуляций. Многообразие типов онтогенеза и его поливариантность свидетельствует о высокой пластичности видов рода и их способности осваивать различные местообитания.

8. Онтогенетическая структура ценопопуляций видов рода *Scutellaria* в Сибири отличается разнообразием, формируется 3 типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний. Все исследованные ценопопуляции нормальные полночленные и неполночленные. Для *S. tuvensis*, *S. grandiflora*, *S. supina* и *S. scordiifolia* характерно формирование нескольких типов спектра, это свидетельствует о высокой способности этих видов приспосабливаться к условиям среды. Многообразие адаптаций на организменном и популяционном уровнях обеспечивает разнообразие путей развития особей и их гетерогенность в ценопопуляциях, что увеличивает адаптивные возможности видов в целом.

Список литературы

Абдуллаева, М. Н. Определитель растений Средней Азии. / М. Н. Абдуллаева, А. Я. Бутков, Р. М. Виноградова, Ш. Ганиев, К. З. Закиров, А. Д. Ли, С.С. Ковалевская, М. М. Набиев, М. Г. Пахомова, С. А. Саркисова. – Ташкент : Изд-во «Фан», 1987. – Т. 9. – С 13–37.

Агафонова, А. А. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова / А. А. Агафонова, Н. И. Шорина, О. В. Смирнова [и др.] // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 224–256.

Акшенцев, Е. В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Акшенцев Егор Васильевич. – Йошкар-Ола, 2006. 211 с.

Алеев, Ю. Г. Жизненная форма как система адаптаций / Ю. Г. Алеев // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 90. № 3 (6). – С. 462–476.

Алексеева, Н. А. Особенности генеративного периода *Filipendula vulgaris* Moench (*Rosaceae*) в различных сообществах на юге Тюменской области / Н. А. Алексеева, Е. А. Федченко // Вестник Тюменского государственного университета. – 2005. – № 5. – С. 223–229.

Алехин, В. В. Растительность СССР в основных зонах // В. В. Алехин, Г. Вальтер // Основы ботанической географии. – М. Л. : Биомедгиз, 1936. – 714 с.

Алехин, В. В. География растений: основы фитогеографии, экологии и фитоценологии / В. В. Алехин. – М. : Советская Наука, 1944. – 463 с.

Алябышева, Е. А. Проявление функциональной поливариантности онтогенеза у некоторых гелофитов / Е. А. Алябышева // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров : ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 203–207.

Антонова, И. С. Архитектурные модели кроны древесных растений / И. С. Анотонова, О. В. Азова // Ботан. журн. – 1999. – Т.84. №3. – С. 10–28.

Антонова, И. С. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно континентального климата / И. С. Антонова, М. М. Шаровкина // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. № 9. – С. 1192–1205.

Антонова, И. С. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях / И. С. Антонова, А. А. Гниловская // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98. № 1. – С. 53–68.

Асташенков, А. Ю. Структура и стратегия ценопопуляций стержнекорневых каудексовых степных поликарпиков юга Сибири : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Асташенков Алексей Юрьевич. – Н., 2008. – 280 с.

Асташенков, А. Ю. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) / А. Ю. Асташенков, В. А. Черемушкина // Растительный мир Азиатской России. – 2016. – № 4 (24). – С. 22–29.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. – Москва : ГУГК, 1983. – 340 с.

Бабак, Т. В. Распространение и жизненные формы видов семейства Crassulaceae на европейском северо-востоке / Т. В. Бабак // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. № 7. – С. 869–880.

Байкова, Е. В. Род Шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции / Е. В. Байкова. – Новосибирск, 2006. – 248 с.

Банаева, Ю.А. Шлемник байкальский (*Scutellaria baikalensis* Georgi.) / экология, биология, интродукция : дис. ... канд. биол. наук. :03.00.05 / Банаева Юлия Анатольевна. – Н., 1994. – 177 с.

Баранова, М. В. Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства Liliaceae / М. В. Баранова // Бот. журн. – 1986. – Т. 71. № 10. – С. 1308–1320.

Баранова, М. В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание) / М. В. Баранова. – СПб., 1999. – 229 с.

Барыкина, Р. П. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) : автореф. дис. ... доктора биологических наук : 03.00.05 / Барыкина Римма Павловна. – М., 1995. – 46 с

Беданокова, О. А. Некоторые биологические особенности ковыля перистого *Stipa pennata* L. в степях Наурзумского заповедника / О. А. Беданокова, Л. И. Воронцова, Н. Ф. Михайлова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. Вып. 2. – С. 77–91.

Безделев, А. Б. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока / А. Б. Безделев, Т. А. Безделева. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 296 с.

Беспалова, З. Г. К биологии полукустарников-эдификаторов ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана / З. Г. Беспалова // Ботанический журнал. – 1960 – Т. 45, № 10 – С. 1462–1475.

Бобров, Ю. А. Грушанковые России / Ю. А. Бобров. – Киров : Изд-во Вятского государственного гуманитарного университета, 2009. – 130 с.

Бологова, В. Л. Некоторые аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной / В. Л. Бологова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98. Вып. 6. – С. 55–70.

Борисова, И. В. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав / И. В. Борисова, Т. А. Попова // Бот. журн. – 1990. – Т. 75. № 10. – С. 1420–1426.

Бухашеева, Т. Г. Возрастная структура ценопопуляций и сырьевая фитомасса *Scutellaria baicalensis* (*Lamiaceae*) в Восточном Забайкалье / Т. Г. Бухашеева, Д. В. Санданов, Т. А. Асеева, Н. К. Чирикова, В. М. Шишмарев // Растительные ресурсы. – 2007. – Т. 43. № 4. – С. 23–31.

Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Л., 1969. – 232 с.

Викторов, В. П. Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (*Campanulaceae*) / В. П. Викторов // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85. № 40. – С. 80–90.

Водолазова, С. В. Онтогенез, структура ценопопуляций и эколого-ценотическая характеристика *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) в Хакасии / С. В. Водолазова, В. А. Черемушкина, Е. Б. Колегова, М. А. Мяделец // Растительные ресурсы. – 2010. – Т. 46. № 1. – С. 3–16.

Воронцова, Л. И. Жизненность особей в ценопопуляциях / Л. И. Воронцова, Л. И. Гатцук, И. М. Ермакова // Ценопопуляции растений (основные понятия и термины). – М. : Наука, 1976. – С. 44–61.

Воронцова, Л. И. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л. И. Воронцова, Л. Б. Заугольнова // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 50. № 4. – С. 555–562.

Воскресенская, О. Л. Некоторые эколого-физиологические механизмы адаптаций в онтогенезе однолетних растений / О. Л. Воскресенская // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – С. 77–86.

Высоцкий, Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк / Г. Н. Высоцкий // Тр. Бюро по прикл. бот. – 1915. – Т. 8. № 10–11. – С. 1–330.

Гатцук, Л. Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения / Л. Е. Гатцук // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1967. – Т. 72. Вып. 3. – С. 53–64.

Гатцук, Л. Е. Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка / Л. Е. Гатцук // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 52–80.

Гатцук, Л. Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 094. Ботаника. – М., 1970. – 21 с.

Гатцук, Л. Е. Некоторые пути эволюции травянистых жизненных форм на примере секции *Obscura* В. Fedtsch. рода *Hedysarum* L. / Л. Е. Гатцук // Четвертое

Московское совещание по филогении растений: тез. докл. – М. : МГУ, 1971. – Т. 2. – С. 3–6.

Гатцук, Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела / Л. Е. Гатцук // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1974а. – Т. 79. № 1. – С. 100–112.

Гатцук, Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате / Л. Е. Гатцук // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1974б. – Т. 79. № 3. – С. 84–100.

Гатцук, Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне / Л. Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 18–19.

Гатцук, Л. Е. Комплементарные модели побега и их синтез / Л. Е. Гатцук // Бот. журн. – 1995. – Т. 80. № 6. – С. 1–4.

Гатцук, Л. Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц / Л. Е. Гатцук // Современные подходы к описанию структуры растений. – Киров, 2008. – С. 26–47.

Гетманец, И. А. Модульная организация побегового тела ив / И. А. Гетманец // Вестник Тверского гос. университета. – 2008. – №25(85). – С. 47–50.

Глотов, Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н. В. Глотов // Экология. – 1983. – № 1. – С. 3–10.

Гогина, Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян / Е. Е. Гогина. – М., 1990. – 208 с.

Годин, В. Н. Популяционная биология *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Алтае-Саянской горной области / В. Н. Годин, Е. К. Комаревцева. – Новосибирск : Изд-во «Гео», 2015. – 147 с.

Голубев, В. Н. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии / В. Н. Голубев // Бот. журн. – 1968. – Т. 53. № 8. – С. 1085–1093.

Голубев, В. Н. О морфогенезе симподиальных полукустарничков Крымской яйлы / В. Н. Голубев // Укр. ботан. журн. – 1969. – Т.26. № 2. – С. 37–43.

Голубев, В. Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений / В. Н. Голубев // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1972. – Т. 77. № 6. – С. 72–80.

Голубев, В. Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений / В. Н. Голубев // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58. №1. – С. 3–10.

Голубев, В. И. К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма / В. И. Голубев // Бюл. Никит. ботан. сада. – 1977. – Т. 1. № 32. – С. 11–15.

Гончарова, С. Б. Биоморфологические особенности дальневосточных представителей подсемейства *Sedoideae* (Crassulaceae) / С. Б. Гончарова // Krylovia. Сибирский ботанический журнал. – 2000. – Т. 2. № 1. – С. 87–94.

Гончарова, С. Б. Очитковые (*Sedoideae*, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока : монография / С. Б. Гончарова. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 222 с.

Горошкевич, С. Н. Морфогенез жизненной формы стланца у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна / С. Н. Горошкевич, Е. А. Кустова // Экология. – 2002. – № 4. – С. 243–249.

Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / П. Грей-Смит. – М. : Мир, 1967. – 359 с.

Грудзинская, И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация / И. А. Грудзинская // Ботан. журн. – 1960. – Т. 45. №7. – С. 968–978.

Гуленкова, М. А. Становление жизненной формы у *Lathyrus pannonicus* (Kramer.) Garcke в онтогенезе / М. А. Гуленкова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 79. № 4. – С. 105–114.

Гусева, А. А. Онтогенез *Scutellaria tuvensis* Juz. / А. А. Гусева // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова – Кострома : КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. – С. 82–84.

Гусева, А. А. Онтогенез *Scutellaria supina* L. / А. А. Гусева // Актуальные проблемы современной биоморфологии; под ред. Н. П. Савиных. – Киров : Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 215–218.

Гусева, А. А. Онтогенетическая структура *Scutellaria tuvensis* Juz. / А. А. Гусева // Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее: I Всероссийская научно-практическая конференция. – Н. : Изд. НГПУ, 2013а. – С. 21–22.

Гусева, А. А. Онтогенетическая структура *Scutellaria galericulata* L. / А. А. Гусева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Международной научной конференции / Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2013б. – С. 243–245.

Гусева, А. А. Онтогенез шлемника приземистого (*Scutellaria supina* L.) . / А. А. Гусева // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2013в. Т. VII. – С. 117–120.

Гусева, А. А. Онтогенез шлемника тувинского (*Scutellaria tuvensis* Jus.) . / А. А. Гусева // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2013г. Т. VII. – С. 125–127

Гусева, А. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria supina* L. / А. А. Гусева // Труды IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г и Т.И. Серебряковых. – Москва : МГПУ, 2014а.– Т. 1. – С. 153–155.

Гусева, А. А. Морфогенез полукустарниковой жизненной формы *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) / А. А. Гусева // Современные тенденции в изучении флоры Казахстана и ее охрана – Алма-Ата : РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции», 2014б. – С. 21–24.

Гусева, А. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria grandiflora* Sims. (Lamiaceae) / А. А. Гусева // Проблемы ботаники Южной Сибири

и Монголии: сборник научных статей по материалам XIV международной научно-практической конференции. – Барнаул : Изд-во АлтГУ, 2015а. – С. 257–258.

Гусева, А. А. Структурная организация побегов разных жизненных форм *Scutellaria supina* / А. А. Гусева // Тезисы докладов III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге. – СПб. : БИН РАН, 2015б. – С.58.

Гусева, А. А. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae) / А. А. Гусева, В. А. Черемушкина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2017а. – Т. 122. № 2. – С. 68–77.

Гусева, А. А. Классификация жизненных форм видов рода *Scutellaria* L. (Lamiaceae) / А. А. Гусева, В. А. Черемушкина // Биоморфологические исследования на современном уровне: материалы научной конференции с международным участием «Современные проблемы биоморфологии». – Владивосток : Мор.гос. ун-т, 2017б. – С. 47–48.

Гусева, А. А. Поливариантность развития особей *Scutellaria mongolica* K. Sobol. (Lamiaceae) / А. А. Гусева // Материалы IV (XII) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге. – СПб. : БИН РАН, 2018. – С. 41.

Денисова, Г. Р. Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracosephalum* L. : дис. ... канд. биол. наук : 03. 00.05 / Денисова Гульнара Робеховна. – Новосибирск, 2006. – 176 с.

Денисова, Г. Р. Онтогенез и возрастной анализ ценопопуляций узколокального эндемика Якутии *Dracosephalum jacutense* (Lamiaceae) / Г. Р. Денисова, Е. Г. Николин // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. № 3. – С. 365–373.

Дикорастущие полезные растения России / Под ред. А. Л. Буданцева, Е. Е. Лесиовской. – СПб. : Изд-во СПХФА, 2001. – 663 с.

Доронькин, В. М. Семейство Lamiaceae Martinov, или Labiatae Juss. / В. М. Доронькин // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. С. 414–415.

Дорохина, Л. Н. Морфогенез жизненной формы полукустарника у сантолистной полыни (*Artemisia santolinifolia* Turcz.) / Л. Н. Дорохина // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1970. – №2. – С. 53–58.

Дорохина, Л. Н. О жизненных формах полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. и переходе от трав к полукустарникам / Л. Н. Дорохина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. Вып. 4. – С. 97–108.

Дудецкая, Н. А. Состав и содержание фенольных соединений в надземной части *Scutellaria galericulata* (Lamiaceae) / Н. А. Дудецкая, Л. С. Теслов, Н. Ю. Сипкина // Растительные ресурсы. – 2011. – Т. 47. 4. – С. 95–105.

Дулепова, Б. И. Степи горной лесостепи Даурии и их динамика / Б. И. Дулепова. – Чита : Изд-во ЧГПИ, 1993. – 395 с.

Ермакова, И. М. Динамичность и устойчивость видовых ценопопуляций на естественных лугах Калужской области / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – С. 110–126.

Ермакова, И. М. Временная поливариантность развития кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.) / И. М. Ермакова // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. – Йошкар-Ола : ГОУВПО «Марийский государственный университет», 2006. – С. 92–95.

Ершова, Э. А. Степи / Э. А. Ершова, Б. Б. Намзалов // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. – Новосибирск : Наука, 1985. – С. 119–154.

Животовский, Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

Жиляев, Г. Г. Ценопопуляции *Nardus atricta* L. в растительных сообществах Карпат/ Г. Г. Жиляев // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляции растений. – М. : Наука. – 1982. – С. 46–49.

Жиляев, Г. Г. Поливариантность онтогенеза травянистых многолетников в фитоценозах Карпат / Г. Г. Жиляев // Укр. Ботанический журнал. – 1986. – Т. 43. – С. 32–37.

Жиляев, Г. Г. Некоторые механизмы регуляции состава популяций травянистых растений в фитоценозах / Г. Г. Жиляев // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев : Наукова думка, 1987. – С. 79 – 87.

Жмылев, П. Ю. Род *Saxifraga* L. (*Saxifragaceae*): биоморфология, систематика и эволюция жизненных форм : автореф. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Жмылев Павел Юрьевич. – М., 2004. – 46 с.

Жукова, Л. А. Влияние антропогенных факторов на возрастной состав ценопопуляций луговика дернистого в различных географических условиях / Л. А. Жукова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1980. – Т. 85. № 6. – С. 87–100.

Жукова, Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений / Л. А. Жукова // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. XLIV, № 3. – С. 361–374.

Жукова, Л. А. Поливариантность луговых растений / Л. А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1986. – С. 104–114.

Жукова, Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах / Л. А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев : Наукова думка, 1987. – С. 9–19.

Жукова, Л. А. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, В. Г. Мичурин, В. Г. Онипченко, Н. А. Торопова, А. А. Чистякова // Биологические науки. – 1989. – № 12. – С. 65–75.

Жукова, Л. А. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок / Л. А. Жукова, А. С. Комаров // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1991. – № 8 (332). – С. 51–66.

Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : РИИК, Ланар, 1995. – 224 с.

Жукова, Л. А. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы / Л. А. Жукова // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2006. – С. 7–32.

Жукова, Л. А. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы / Л. А. Жукова // Современные подходы к описанию структуры растения. – Киров : ООО «Лобань», 2008. – С. 240–260.

Жукова, Л. А. Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований / Л. А. Жукова // Актуальные проблемы современной биоморфологии : сборник статей. – Киров : ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 91–104.

Зайцев, В. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / В. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1984. – 424 с.

Заугольнова, Л. Б. Образование двух биоморф в ценопопуляции *Galium ruthenicum* Willd. / Л. Б. Заугольнова // Науч. докл. высш. школы. Биол. Науки. – 1974. – Т. 8. – С. 65–72.

Заугольнова, Л. Б. Неоднородность особей в пределах ценопопуляций по некоторым признакам экобиоморфы / Л. Б. Заугольнова, Т. Д. Михайлов, Е. А. Просвирина // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 61–70.

Заугольнова, Л. Б. Самоподдержание популяций у растений / Л. Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – С. 33–64.

Заугольнова, Л. Б. Мониторинг фитопопуляций / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, А. С. Комаров, П. Г. Ханина // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, вып. 4. – С. 402–414.

Заугольнова, Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: дис. ...д-ра. биол. наук в форме научного доклада: 03.00.05 / Заугольнова Людмила Борисовна. – СПб., 1994. – 70 с.

Заугольнова, Л. Б. Верификация балловых оценок местообитания по некоторым параметрам среды / Л. Б. Заугольнова, С. С. Быховец, О. Г. Баринов, М. А. Барина // Лесоведение. – 1998. – № 5. – С. 48–58.

Злобин, Ю. А. Ценотические популяции растений. / Ю. А. Злобин. – Владивосток : ДНЦ АН СССР, 1984. 51 с.

Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений: учебно-методическое пособие / Ю. А. Злобин. – Казань : Изд-во Казанского университета. – 1989а. – 147 с.

Злобин, Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1989б. – Т. 74. № 6. – С. 769–784.

Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография / Ю. А. Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.

Зозулин, Г. М. Система жизненных форм высших растений / Г. М. Зозулин // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46. № 1. – С. 3–20.

Зозулин, Г. М. Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений / Г. М. Зозулин // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 2. – С. 223–233.

Зуев, В. В. *Scutellaria* L. / В. В. Зуев // Флора Сибири. *Rybolaseae-Lamiaceae* (Labiatae). Под ред. Л. И. Малышева. – Новосибирск, 1997. – Т. 11. – С. 161–165.

Илюшечкина, Н. В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L. и *Polemonium caeruleum* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Илюшечкина Нелли Валентиновна. – Йошкар-Ола, 1998. – 26 с.

Илюшечкина, Н. В. Морфологическая и размерная поливариантность *Veronica longifolia* L. / Н. В. Илюшечкина // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С. 93–97.

Илюшечкина, Н. В. Биоморфология и структура ценопопуляций травянистых растений разных жизненных форм / Н. В. Илюшечкина // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров : ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 230–238.

Казакевич, Л. И. Материалы к биологии растений Юг-Востока России / Л. И. Казакевич // Бюлл. обл. с.-х. опыт. станции. – 1922. № 18. – С. 3–21.

Калинкина, В. А. Жизненные формы и онтоморфогенез *Trifolium lupinaster* L. и *Trifolium pacificum* Bobr.: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.05 / Калинкина Валентина Андреевна. – Владивосток, 2009. – 16 с.

Калинкина, В. А. Становление жизненной формы клевера отменного (*Trifolium eximium* Steph. ex DC.) в онтогенезе / В. А. Калинкина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2016. – Т. 121. № 2. – С. 66–72.

Камелин, Р. В. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. в Монголии / Р. В. Камелин, И. А. Губанов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1989. – Т. 94. № 5. – С. 109–111.

Келлер, Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь / Б.А. Келлер // Очерки экологические и фитосоциологические. – 1923. – Вып. 1. – 183 с.

Келлер, Б.А. Флористические, геоботанические и экологические заметки / Б.А. Келлер // Тр. Воронеж. с.-х. ин-та. – 1926. – С.1–12.

Кирпотин, С. Н. О целесообразности использования физиономического подхода и принципов теории симметрии при выделении и изучении жизненных форм растений / С. Н. Кирпотин // Krylovia. Сибирский ботанический журнал. – 1999. – Т. 1. № 1. С. 15–25.

Колдаева, М. Н. Пластичность жизненной формы *Trifolium gordejvii* – редкого вида из скально-каменистых местообитаний юга российского Дальнего

Востока / М. Н. Колдаева, В. А. Калинкина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2015. – Т. 120. № 3. – С: 40–46.

Комаров, В. Л. Флора Маньчжурии. / В. Л. Комаров. С. –Петербург, 1907. С. 338–859.

Коровкин, О. А. Биоморфологические особенности вегетативно-подвижных растений / О. А. Коровкин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2013. – № 6. – С. 57–67.

Королюк, А. Ю. Экологические оптимумы растений Юга Сибири /А. Ю. Королюк // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Возобновление сосны после пожаров: сборник научных трудов. Под ред. А. Н. Куприянова. – Барнаул, Кемерово : КРЭОО «Ирбис», 2006. – Вып. 12. – С. 3–28.

Королюк, А. Ю. Настоящие степи Алтае-Саянской горной области (Порядок *Stipetalia krylovii* Kononov, Gogoleva et Mironova 1985) / А. Ю. Королюк, Н. И. Макунина // Растительный мир Азиатской России. – 2009. – Т. 2. № 4. – С. 43–53.

Костина, М. В. Иерархическая классификация конструктивных единиц (модулей) древесных растений умеренной зоны / М. В. Костина // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2008. – № 9. – С. 114–118.

Криволицкий, Д. А. Жизненные формы и биологическое разнообразие животных / Д. А. Криволицкий // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1999. – Т. 104. № 5. – С. 61–67.

Кузнецова, Т. В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем / Т. В. Кузнецова // Ботан. журн. – 1995. – Т. 80. № 7. – С. 1–11

Культиасов, М. В. Проблема становления жизненных форм у растений / М. В. Культиасов // Проблемы ботаники. – М. Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. I. – С. 250–263.

Куминова, А. В. Растительный покров Алтая / А.В. Куминова. – Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. – 449 с.

Куминова, А. В. Растительный покров Хакасии / А. В. Куминова. – Новосибирск : Изд-во Наука, СО АН СССР, 1976. – 423 с.

Куренцова, Г. Э. Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий / Г. Е. Куренцова. – М., Л. : Изд-во Академий наук СССР, 1962. – 139 с.

Кучинская, Е. А. Эколого-биологические особенности голосеменных интродуцентов населенных пунктов Адыгеи : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Кучинская Елена Анатольевна. – Ростов-на-Дону, 2006. – 24 с.

Лашинский, Н. Н. Растительность Салаирского кряжа / Н. Н. Лашинский. – Новосибирск : Гео, 2009. – 263 с.

Левина, Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы) / Р. Е. Левина. – М.: Наука, 1981. – 96 с.

Леонова, Т. В. Биоморфология и онтогенетическая структура ценопопуляций *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (Rosaceae) : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Леонова Татьяна Васильевна. – Новосибирск, 2011. – 164 с.

Любарский, Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений / Е. Л. Любарский. – Казань : Казан. ун-та, 1967. – 181 с.

Любарский, Е. Л. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений / Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова. – Казань : Казан. ун-та, 1984. – 138 с.

Мазуренко, М. Т. Структура и морфогенез кустарников / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков. – М. : Наука, 1977. – 160 с.

Мазуренко, М. Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез) / М. Т. Мазуренко. – М. : Наука, 1982. – 184 с.

Мазуренко, М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера / М. Т. Мазуренко. – М. : Наука, 1986. – 208 с.

Майсурадзе, Н. И. Методика исследований при интродукции лекарственных растений / Н. И. Майсурадзе, В. П. Киселев, О. А. Черкасов [и др.]. – М. : 1984. – Вып. 3. – 32 с.

Макунина, Н. И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области: классификация, структура и ботанико-

географические закономерности / Н. И. Макунина. – Новосибирск : «ГЕО», 2016. 183 с.

Маликов, В. М. Фенольные соединения видов рода *Scutellaria* L. Распространение, строение, свойства / В. М. Маликов, М. П. Юлдашев // Химия природных соединений. – 2002. – № 4. – С. 299–324.

Малиновский, К. А. Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногорье. // К. А. Малиновский, И. В. Царик, Я. В. Коржинский и др. – Киев : Наукова думка, 1984. – 208 с.

Марков, М. В. Особенности метамерного строения малолетних растений и аллометрический анализ репродукции в их популяциях / М. В. Марков // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2001. – Т. 106. № 5. – С. 83–90.

Марфенин, Н. Н. Феномен колониальности / Н. Н. Марфенин. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 239 с.

Марфенин, Н.Н. Концепция модульной организации в развитии / Н. Н. Марфенин // Журн. общ. биологии. – 1999. – Т. 60. № 1. – С. 6–17.

Матвеев, Н. М. Некоторые особенности ценопопуляций ландыша майского в степных лесах / Н. М. Матвеев, О. А. Карпова // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2006. – С. 141–153.

Миркин, Б. М. Современная наука о растительности. / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2000. 264 с.

Михайлова, Т. Д. Некоторые пути эколого-морфологической специализации побегов травянистых астрагалов в связи с их эволюцией / Т. Д. Михайлова // Четвертое Московское совещание по филогении растений: тез. докл. – 1972. – № 6. – С. 49–54.

Морозов, Г. Ф. Учение о лесе. / Г. Ф. Морозов. – М., 1931. – 455 с.

Мусина, Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав / Л. С. Мусина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81. № 6. – С. 123–132.

Мыльников, С. В. Азы биометрии : учебно-методическое пособие. / С. В. Мыльников. – Санкт-Петербург : Изд-во Н-Л, 2007. – 56 с.

Науменко, Н. И. Флора и растительность Южного Зауралья: монография / Н. И. Науменко. – Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2008. – 512 с.

Небайкина, М. А. Жизненная форма *Scutellaria tuminensis* Nakai / М. А. Небайкина // Вестник ВГУ, Серия: География. Геоэкология. – 2010. – №2. – С. 113–115.

Небайкина, М. А. Разнообразие жизненных форм рода Шлемник (*Scutellaria* L.) на Российском Дальнем Востоке / М. А. Небайкина // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2011. – № 3. – С. 225–229.

Недосекина, Т. В. Морфогенез и возрастные состояния *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) в условиях среднерусской возвышенности / Т. В. Недосекина, В. А. Агафонов // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 2006. – Т. 111. № 2. – С. 89–94.

Недосеко, О. И. Бореальные виды Ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы / О. И. Недосеко // Нижний Новгород, 2014. 426 с.

Недосеко, О. И. Классификация побегов и побеговых систем бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* / О. И. Недосеко. – Арзамас, 2015. 248 с.

Николаева, М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова; отв. ред. М. Ф. Данилова. – Л. : Наука, Ленинградское отделение, 1985. – 347 с.

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.

Нотов, А. А. Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов / А. А. Нотов // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теоретич. морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений", 2001. – С. 119–128.

Нухимовский, Е. Л. О понятии «жизненная форма» / Е. Л. Нухимовский; под ред. Н. И. Майсурадзе // Интродукция новых лекарственных растений: сборник научных трудов. – М. : 1973. – Вып. 5. – С. 222–232.

Нухимовский, Е. Л. Ветвление и кущение семенных растений / Е. Л. Нухимовский // Изв. ТСХА. – 1974. – Вып. 2. – С. 50–62.

Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф / Е. Л. Нухимовский. – Москва : Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.

Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений / Е. Л. Нухимовский. – М. : Наука, 2002. – Т. 2. – 858 с.

Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

Онипченко, В.Г. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов северо-западного Кавказа / В. Г. Онипченко, А. С. Комаров // Журн. общ. биологии. – 1997. – Т. 58. № 6. – С. 64–75.

Османова, Г. О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L.: монография / Г. О. Османова. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2007. – 184 с.

Отмахов, Ю. А. Морфологическая поливариантность онтогенеза *Schizonepeta multifida* (L.) Briq / Ю. С. Отмахов, В. А. Черемушкина // Труды заповедника "Тигирекский". – Барнаул : Государственный природный заповедник "Тигирекский" Министерства природных ресурсов Российской Федерации, 2005. – № 1. – С. 241–243.

Павлинов, И.Я. Концепции систематики и концепции биоразнообразия: проблема взаимодействия / И.Я. Павлинов // Журнал общей биологии. – 2001. – Т. 62, № 4. – С. 362–366.

Паленова, М. М. Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав: автореф. дис.... канд. биол. наук : 03.00.05 / Паленова Мария Михайловна. – М., 1993. – 18 с.

Паленова, М. М. Эколого-генетический подход к исследованию искусственных популяций клевера ползучего / М. М. Паленова // Популяции

растений: принципы организации и проблемы охраны природы. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 90–91.

Петрова, С. В. Зонтичные (*Umbelliferae*) Средней России: биоморфологический анализ : монография / С. В. Петрова. – Москва : ООО "МАКС Пресс", 2016. – 280 с.

Петрова, С. Е. Биоморфология, экология и структура ценопопуляций *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin (*Apiaceae*) на побережье Белого моря / С. Е. Петрова // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. – 2013. – № 4. – С. 34–48.

Петровский, В. В. Синузии как формы совместного существования растений / В. В. Петровский // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, № 11. – С. 1615–1626.

Петухова, Л. В. Онтогенез и структура систем побегов манжетки пастушьей / Л. В. Петухова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – Т. 82. Вып. 3. – С. 120–129.

Пешкова, Г. А. Даурская лесостепь. / Г. А. Пешкова. – Барнаул : «АРИКА», 2010. – 144 с.

Пешкова, Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири / Г. А. Пешкова. – Новосибирск : Наука, 2001. – 192 с.

Полянская, Т. А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка "Марий Чодра" : дис.... канд. биол. наук : 03.00.32 / Полянская Татьяна Аркадьевна. – Йошкар-Ола, 2001. – 273 с.

Пономарев, А. Н. Цветение и опыление злаков / А. Н. Пономарев // I Учен. зап. Пермского ун-та. – 1964. – Т. 114. – С. 115–179.

Правдин, С. Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема / С. Н. Правдин // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986. – С. 3–8.

Пузырькина, М. В. Состояние популяции *Scutellaria supina* L. (*Lamiaceae*) в Республике Мордовия / М. В. Пузырькина, Т. Б. Силаева, Д. С. Лабутин // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. – 2011. №25. С. 154–159.

Работнов, Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. – М., Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1950б. – Вып. 1. – С. 465–483.

Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Бот. института АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1950а. – Вып. 6. – С. 7–196.

Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1969. – Т. LXXIV. Вып. 1. – С. 141–149.

Рачковская, Е. И. К биологии пустынных полукустарничков / Е. И. Рачковская // Геоботаника. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1957. – Вып. 11. – С. 5–87.

Рубцова, Т. А. Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак» / Т. А. Рубцова, В. В. Якубов. – Владивосток : Дальнаука, 2007. – 283 с.

Савиных, Н. П. Побегообразование и соотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L / Н. П. Савиных // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1979. – Т. 89. № 3. – С. 92–105.

Савиных, Н. П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) / Н. П. Савиных // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1981. – Т. 86. № 5. – С. 89–98.

Савиных, Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав. / Н. П. Савиных // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. № 6. – С. 20–31.

Савиных, Н. П. Биоморфология Вероник России и сопредельных государств : автореф. дисс. ... док. биол. наук. :03.00.05 / Савиных Наталья Павловна. – М., 2000. – 32 с.

Савиных, Н. П. Модули у растений / Н. П. Савиных // Тезисы докладов II Международной конференции по анатомии и морфологии растений, 2002. – С. 95–96.

Савиных, Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм / Н. П. Савиных. – Киров : ВятГПУ, 2006. – 324 с.

Савиных, Н. П. О модульной организации и исходной жизненной форме цветковых растений / Н. П. Савиных // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения К. Линнея. – М. : Т-во науч. изданий КМК, 2007. – С. 209–211.

Санданов, Д. В. Влияние региональных и локальных факторов среды на распространение и структуру популяций *Scutellaria baicalensis* Georgi / Д. В. Санданов, Б. Б. Найданов, В. М. Шишмарев // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2017. – № 38. – С. 89–103.

Сарбаева, Е. В. Физиологические механизмы адаптации *Thuja occidentalis* L. в условиях урбанизированных территорий / Е. В. Сарбаева, О. Л. Воскресенская // Принципы и способы сохранения биоразнообразия сборник материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2006. – С. 331–332.

Северцов, А. Н. Морфологические закономерности эволюции / А. Н. Северцов. – М. : Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с.

Семенова, В. В. Поливариантность онтогенеза *Valeriana alternifolia* Ledeb. и структура ее природных ценопопуляций в Якутии / В. В. Семенова, П. С. Егорова; отв. ред. В. А. Черемушкина. – Новосибирск : Наука, 2013. – 111 с.

Сенянинова-Корчагина, М. В. К вопросу классификации жизненных форм / М. В. Сенянинова-Корчагина // Учен. Записки: серия географических наук, 1949. – №. 104. Вып. 5. – С. 54–151.

Сенянинова-Корчагина, М. В. Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (О целостности организма высших растений) / М. В. Сенянинова-Корчагина // Учен. Записки: серия географических наук, 1967. – № 327. Вып. 19. – С. 7–96.

Серебряков, И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов / И. Г. Серебряков // Вестник Московского государственного университета. Серия: Биология, 1947. – Вып. 6. – С. 75–108.

Серебряков, И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М. : Гос-ое изд-во «Советская наука», 1952. – 392 с.

Серебряков, И. Г. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae / И. Г. Серебряков, М. В. Чернышева // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1955. – Т. 60. Вып. 2. – С. 65–77.

Серебряков, И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования / И. Г. Серебряков // Вопросы биологии растений. М. : Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1959. – Т. 100, №. 5. – С. 3–38.

Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М. : Изд-во «Высшая школа», 1962. – 379 с.

Серебряков, И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. Под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. – М., Л. : Наука, 1964. – Т. III. – С. 146–208.

Серебряков, И. Г. Экологическая морфология высших растений в СССР / И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52. № 10. – С. 1449–1471.

Серебрякова, Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971. – 359 с.

Серебрякова, Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т. И. Серебрякова // Ботаника. Итоги науки и техники. – М. : ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 84–170.

Серебрякова, Т. И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. / Т. И. Серебрякова // Проблемы филогении высших растений. – М., 1974. – С. 116–152.

Серебрякова, Т. И. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных / Т.И. Серебрякова, Л. В. Петухова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1978. – Т. 83. № 6. – С. 51–64.

Серебрякова, Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» растений / Т. И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1980. – Т. 85. № 6. – С. 75–86.

Серебрякова, Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Т. И. Серебрякова // Тр. МОИП. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. Отдел Биологический. Секция: Ботаники. – М.: Наука, 1981. – Т. LVI. – С. 161–179.

Серебрякова, Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений / Т. И. Серебрякова // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. 44. № 5. – С. 579–593.

Серебрякова, Т. И. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*) / Т. И. Серебрякова, Н. Р. Павлова // Бот. журн. – 1986. – Т. 71. №2. – С. 154–167.

Смирнова, О. В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяции / О. В. Смирнова // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом: сборник трудов. – М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974. – С. 168–195.

Смирнова, О. В. Возрастные спектры ценопопуляций длиннокорневищных растений / О. В. Смирнова, В. Н. Егорова, Н. А. Торопова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 146–165.

Смирнова, О. В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Н. А. Торопова, Л. Д. Фаликов // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 14–43.

Смирнова, О. В. Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов (на примере равнинных широколиственных лесов европейской части СССР и липняков Сибири) : автореф. дис. ...д-ра. биол. наук: 03.00.05 / Смирнова Ольга Всеволодовна. – Л. 1983. – 27 с.

Смирнова, О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 211 с.

Смирнова, О. В. Популяционная концепция в биогеоценологии / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Р. В. Попадюк // Журн. общ. биол. –1993. – Т. 54. Вып. 3. – С. 438–448.

Смирнова, О. В. Основные черты популяционной биологии растений (эдификаторов и ассектаторов) современного лесного пояса. Общие представления популяционной биологии и экологии растений / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 154–164.

Соболевская, К. А. Растительность Тувы / К. А. Соболевская – Новосибирск : Изд-во АН СССР, 1950. – 139 с.

Соболевская, К. А. Новые виды растений во флоре Тувинской области / К. А. Соболевская // Ботанические материалы гербария ботанического института имени В.Л. Комарова АН СССР. – 1951. – Т. XIV. – С. 48–52.

Станюкович, К. В. Растительный покров восточного Памира / К. В. Станюкович. – М. : Географгиз, 1949. – 160 с.

Степанцова, Н. В. Новые и редкие виды растений во флоре Иркутской области / Н. В. Степанцова, А. В. Верховина, Д. А. Кривенко, С. Г. Казановский // Turczaninowia. – 2013. – Т. 16. № 3. – С. 069–077.

Стешенко, А. П. Морфолого-биологические особенности кустарничков высокогорий Памира / А. П. Стешенко // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. – М. ; Л. : Наука, 1977. – С. 173–185.

Сукачев, В. Н. Растительные сообщества / В. Н. Сукачев. – Л. ; М. : Книга, 1928. – 232 с.

Тахтаджян, А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М., 1948. – 301 с.

Тахтаджян, А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М. ; Л., 1964. – 236 с.

Тахтаджян, А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – М., Л. : Наука, 1966. – 611 с.

Тихомиров, Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. / Б. А. Тихомиров. – М. : Академии наук СССР, 1963. – 153 с.

Турмухаметова, Н. В. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды : автореф. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Турмухаметова Нина Валерьевна. – Новосибирск, 2005. – 18 с.

Турмухаметова, Н. В. Ритмологическая поливариантность онтогенеза *Tilia cordata* Mill. / Н. В. Турмухаметова // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2006. – С. 102–107.

Турмухаметова, Н. В. Фенологическая поливариантность растений в природной и антропогенно измененной среде / Н. В. Турмухаметова, Е. В. Акшенцев, Т. А. Полянская, Л. А. Жукова // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров : ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 489–496.

Уранов, А. А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1969. – Т. LXXIV. № 1. – С. 119–134.

Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

Хохряков, А. П. Морфология побега *Carex gracilis* Curt. и некоторых других осок секции *Acutae Fries* / А. П. Хохряков // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1963. – Т. 68. № 1. – С. 103–109.

Хохряков, А. П. Закономерности эволюции растений / А. П. Хохряков. – Новосибирск, 1975. – 203 с.

Хохряков, А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе / А. П. Хохряков // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39. № 3. – С. 357–372.

Хохряков, А. П. Геофилия как один из основных путей экологической эволюции биоморф растений в Арктике и субарктических высотах / А. П. Хохряков, М. Т. Мазуренко // Бот. журн. – 1985. – Т. 70. № 2. – С. 876–884.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, В. Н. Егорова [и др.]; отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1976. – 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова; отв. ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. – М. : Наука, 1988. – 184 с.

Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – М. : Наука, 1983. – 197 с.

Черемушкина, В. А. Поливариантность онтогенеза у видов рода *Allium* L / В. А. Черемушкина // Труды Международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений. Сборник. Московский педагогический государственный университет, Российский фонд фундаментальных исследований, Московское общество испытателей природы, Русское ботаническое общество. – Москва : Б.и., 2001. – С. 184–185.

Черемушкина, В. А. Биология луков Евразии / В. А. Черемушкина; отв. ред. О. В. Смирнова. – Новосибирск : Наука, 2004. – 280 с.

Черемушкина, В. А. О характерном и видовом онтогенетических спектрах ценопопуляций растений разных жизненных форм / В. А. Черемушкина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Матер. III Всероссийской научной конф. – Йошкар-Ола, Пущино : Мар. гос. ун-т, 2008. – С. 39–40.

Черемушкина, В. А. Онтогенез колюрии гавилатовидной (*Coluria geoides* (Pall.) Ledeb.) / В. А. Черемушкина, Т. В. Леонова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2011. – Т. VI. – С. 164–170.

Черемушкина, В. А. Морфогенез и структурная организация побегов двух жизненных форм *Scutellaria supina* L. / В. А. Черемушкина, А. А. Гусева // Modern

phytomorphology. – Lviv : Ivan Franko National University of Lviv, 2013. – Т. 4. – С. 123–124.

Черемушкина, В. А. Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляции *Nepeta podostachys* (Lamiaceae) в условиях Таджикистана / В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 3(15). – С. 32–38.

Черемушкина, В. А. Морфогенез *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций / В. А. Черемушкина, А. А. Гусева // Растительные ресурсы. – 2017а. – Т. 53. № 3. – С. 380–393.

Черемушкина, В. А. Онтогенез и возможные пути эволюции жизненных форм в роде *Scutellaria* L. (Lamiaceae) / В. А. Черемушкина, А. А. Гусева // Биоморфологические исследования на современном уровне: материалы научной конференции с международным участием «Современные проблемы биоморфологии». – Владивосток : Мор.гос. ун-т, 2017б. – С. 207–209.

Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир семья, 1995. – 992 с.

Чернева, О. В. Сем. *Labiatae* Juss. / О. В. Чернева // Растения Центральной Азии. По материалам ботанического института им. В. Л. Комарова. Л. : «Наука», Ленинградское отделение, 1970. – Вып. 5. Вербеновые–Норичниковые. – С. 14–21.

Чистякова, А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А. А. Чистякова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. № 23. – С. 129–138.

Чудинова, И. А. Поливариантность *Rhinanthus major* s.l. (Scrophulariaceae) в таежной зоне северо-востока европейской части России / И. А. Чудинова, Ю. А. Бобров // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. – 2016. – № 1. – С. 84–93.

Шабалкина, С. В. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae) / С. В. Шабалкина, Н. П. Савиных // Растительные ресурсы. – 2012. – Т. 48. № 3. – С. 315–325.

Шабалкина, С. В. Побегообразование *Scutellaria galericulata* (Labiatae) / С. В. Шабалкина, Д. Г. Рязанова // Сборник материалов III Международной научно-практической конференции «Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования». – Астрахань : ИП Сорокин Роман Васильевич, 2017. – С. 236–240.

Шалаева, О. В. Особенности динамической поливариантности онтогенеза *Bromopsis inermis* (Poaceae) в прегенеративный период в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми / О. В. Шалаева // Особо охраняемые природные территории. Интродукция растений. – 2014. – С. 218–228.

Шалыт, М. С. Система жизненных форм степных растений / М. С. Шалыт // Учен. записки Тадж. гос. ун-та. – 1955. – Т. 6. Вып. 1. – С. 47–55.

Шафранова, Л. М. О некоторых возможных путях перехода от кустарников к травам на примере рода *Potentilla* L. / Л. М. Шафранова // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1967. – № 6. – С. 70–76.

Шафранова, Л. М. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система / Л. М. Шафранова, Л. Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М. : Прометей, 1994. – С. 6–7.

Шереметова, С. А. Конспект флоры Горной Шории / С. А. Шереметова, А. Л. Эбель, Т. Е. Буко // Вестник Томского Государственного университета. Биология. – 2012. Т. 1. Вып. 17. – С. 52–72.

Шивцова, И. В. Поливариантность темпов развития *Fragaria vesca* L. в природных фитоценозах и посадках / И. В. Шивцова // Вестник Томского государственного университета. – 2009. – № 321. – С. 204–208.

Шишмарев, В. М. Эколого-биологическая оценка популяций *Scutellaria baicalensis* Georgi и *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn в Забайкалье : дис. ... канд. Биол. Наук : 03.02.01 / Шишмарев Вячеслав Михайлович. – Улан-Удэ, 2012. – 160 с.

Шорина, Н. И. Возрастные спектры и численность популяций безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и

субальпийском поясах западного Закавказья. / Н. И. Шорина // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М. : Наука, 1968. – С. 125–154.

Шорина, Н. И. Опыт синтетического подхода к классификации биоморф папоротников / Н. И. Шорина // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М., 1994. – С. 8–9.

Юзепчук, С. В. Шестьдесят новых шлемников / С. В. Юзепчук // Ботанические материалы гербария ботанического института имени В.Л. Комарова АН СССР. – 1951. – Т. XIV. С. 356–453.

Юзепчук, С. В. Род Шлемник – *Scutellaria* L. / С. В. Юзепчук // Флора СССР. – М., Л. : Изд. АН СССР, 1954. – Т. XX. – С. 183–184.

Astashenkov, A. Y. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir mountains / A. Y. Astashenkov // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. № 5. – P. 636–646.

Awad, R. Phytochemical and biological analysis of Skullcap (*Scutellaria lateriflora* L.): A medicinal plant with anxiolytic properties / R. Awad, J. T. Arnason, V. Trudeau, C. Bergeron, J. W. Budzinski, B. C. Foster, Z. Merali // Phytomedicine. – 2003. – Vol. 10. № 8. – P. 640–649.

Barbour, M. G. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata* / M. G. Barbour // Ecology. – 1969. – Vol. 50. №. 4. – P. 679–685.

Bardakci, H. Antioxidant activities of several *Scutellaria* taxa and bioactive phytoconstituents from *Scutellaria hastifolia* L. / H. Bardakci, H. Skaltsa, T. Milosevic-Ifantis, D. Lazari, D. Hadjipavlou-Litina, E. Yeşilada, H. Kırmızıbekmez // Industrial Crops and Products. – 2015. – Vol. 77. №. 23. P. 196–203.

Barthélémy, D. Architectural concepts for tropical trees / D. Barthélémy, C. Edelin, F. Hallé, L. B. Holm-Nielsen, H. Balslev // Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity. – 1989. – P. 89–100.

Barthélémy, D. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants / D. Barthélémy // Acta Biotheoretica. – 1991. – Vol. 39. – P. 309–323.

Barthélémy, D. Botanical background for plant architecture analysis and modelling / D. Barthélémy // Proceedings of the International Symposium on Plant Growth Modelling, Simulation, Visualization and their Applications, In B. G. Hu and M. Jaeger [eds.]. – Beijing : Tsinghua University Press & Springer Beijing, 2003. – P. 1–20.

Barthélémy, D. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny / D. Barthélémy, Y. Caraglio // Ann. Bot. – 2007. – Vol. 99. №. 3. – P. 375–407.

Bartušková, A. Reiteration in the short lived root-sprouting herb *Rorippa palustris*: does the origin of buds matter? / A. Bartušková, J. Klimešová // Botany. – 2010. – Vol. 88 №. 7 – P. 630–638.

Calis, I. Studies on Constituents with Cytotoxic and Cytostatic Activity of Two Turkish Medicinal Plants *Phlomis armeniaca* and *Scutellaria salviifolia* / I. Calis, Y. Ogihara // Biological and Pharmaceutical Bulletin. – 1995. – Vol. 18. № 10. P. 1396–1400.

Caraglio, Y. Architecture et dynamique de la croissance du platane, *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.) / Y. Caraglio, C. Edelin // Bulletin de la Société Botanique de France. – 1990. – Vol. 137. – P. 279–291.

Charles-Dominique, T. Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (*Dioscorea rotunda* Poir.), a tuber monocot / T. Charles-Dominique, T. Mangenet, H. Rey, C. Jourdan, C. Edelin // Plant Soil. – 2009. – 317. – P. 61–77.

Chen, X. Neo-clerodane diterpenoids from the whole plants of *Scutellaria formosana* / X. Chen, W. Chen, G. Chen, C. Han, J. J. He, X. Zhou, Z. Yu, C. Dai, X. Song // Phytochemistry. – 2018. – Vol. 145. – P. 1–9.

Cheryomushkina, V. A. Life form of *Scutellaria supina* L. (*Lamiaceae*) / V. A. Cheryomushkina, A. A. Guseva // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. № 5. P. 756–769.

Cheryomushkina, V. A. Life forms of the species of the genus *Scutellaria* L. (section *Lupulinaria* A. Hamilt) in North and Central Asia / V. A. Cheryomushkina,

A. A. Guseva // Abst. book International Conference Innovative Approaches to Conservation of Biodiversity. – Baku : Institute of Botany, 2016. – P. 87.

Cole, M. D. Neo-clerodane insect antifeedants from *Scutellaria galericulata* / M. D. Cole, J. C. Anderson, W. M. Blaney, L. E. Fellows, S. V. Ley, R. N. Sheppard, M. S. J. Simmonds // Phytochemistry. – 1990. – Vol. 29. № 6. P. 1793–1796.

Costes, E. Modelling branching patterns on one-year-old trunks of apple cultivars / E. Costes, Y. Guédon // Annals of Botany. – 2002. – Vol. 89. – P. 513–523.

Diggle, P. K. Clonal diversity in alpine populaions of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) / P. K. Diggle, S. Lower, T. A. Ranker // Int J. Plant Sci. – 1998. – Vol. 159. – P. 606–615.

Ellenberg, H. Ziegerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropeas / H. Ellenberg // Scripta geobotanica. Gottingen. – 1974. – Vol. 9. – 197 p.

Gazol, A. Landscape- and small-scale determinants of grassland species diversity: direct and indirect influences / A. Gazol, R. Tamme, K. Takkis, L. Kasari, L. Saar, A. Helm // Ecography. – 2012. – 35. – P. 944–951.

Getmanets, I. A. Morphoadaptive determination of structural diversity of biormorphs of *Salix* L. species in Southern Urals / I. A. Getmanets // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. № 5. – P. 574–583.

Grosfeld, J. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat / J. Grosfeld, D. Barthélémy, C. Brion, M. H. Kurmann, A. R. Hemsley // The evolution of plant architecture. – 1999. Pp. 109–122.

Guseva, A. Features of development of the clonal plant *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank (Lamiaceae) in Siberia (Электронный ресурс) / Guseva A. // IV(VI)th All-Russia Scientific-Practical Conference “Prospects of Development and Challenges of Modern Botany”. – 2018. – Volume 11. – Режим доступа: https://www.bio-conferences.org/articles/bioconf/full_html/2018/02/bioconf_pdcmb2018_00019/bioconf_pdcmb2018_00019.html<https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100019>.

Hallé, F. Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiaceae. Crotonoïdées) / F. Hallé, R. Martin // *Adansonia*, Série 2. – 1968. – Vol. 8. – P. 475-503.

Halle, F. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux / F. Halle, R. A. A. Oldemann. – Paris: Masson, 1970. – 178 p.

Halle, F. Tropical trees and forests: an architectural analysis / F. Halle, R. A. A. Oldemann, P. B. Tomlinson. – Berlin: Springer-Verlag, 1978. – 312 p.

Han, Q. Flavonoid alkaloids from *Scutellaria moniliorrhiza* with anti-inflammatory activities and inhibitory activities against aldose reductase / Q. Han, Y. Ren, G. Li, K. Xiang, S. Dai // *Phytochemistry*. – 2018. – Vol. 152. – P. 91–96.

Harper, J. L. Population biology of plants / J. L. Harper. – L. ; N. Y. : Acad. press, 1979. – 892 p.

Harper, J. L. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction / J. L. Harper, A. D. Bell // *Population Dynamics, the 20th Symposium of the British Ecological Society*. – 1979. – P. 29–52.

Jeník, J. Clonal growth in woody plants: a review / J. Jeník // *Folia Geobotanica*. – 1994. – Vol. 29, 2. – P. 291–306.

Karnaukhova, N. A. Ontogenesis and life forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in south Siberia / N. A. Karnaukhova // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2015. – Vol. 8. № 5. – P. 614–623.

Kawano, S. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategies of three *Allium* species in Japan. / S. Kawano, Y. Nagai // *Botanical Magazine of Tokyo*. – 1975. – № 88. – P. 281–318.

King, G. T. The causes of regular pattern in desert perennials / G. T. King, S. R. J. Woodell // *J. Ecol.* – 1973. – Vol. 61. № 3. – P. 761–765.

Klimeš, L. Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function / L. Klimeš, J. Klimešová, R. Hendriks, J. van Groenendael // *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden, 1997. P. 1–29.

Kostina, M. V. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions / M. V. Kostina, N. S. Barabanshikova, G. V.

Bitugova, O. I. Yasinskaya, A. M. Dubach // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. № 5. – P. 584–597.

Landolt, E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt // Veröff. geobot. inst. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zurich. – 1977. – Vol. 64. – P. 1–208.

Leakey, R. R. B. Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds / R. R. B. Leakey // Advances in Applied Biology. – 1981. – Vol. 6. – P. 57–90.

Ledebour, C. F. Flora altaica / C. F. Ledebour. – Berlin : Erimer, 1830. – Vol. 2. – 464 p.

Lems, K. Botanical Notes on the Canary Islands II. The Evolution of Plant Forms in the Islands: Aeonium / K. Lems // Ecology. – 1960. – Vol. 41. I. 1. – P. 1–17.

Lin, C. The anti-inflammatory activity of *Scutellaria rivularis* extracts and its active components, baicalin, baicalein and wogonin / C. Lin, D. Shieh // The American Journal of Chinese Medicine. – 1996. – Vol. 24. №. 01. – P. 31–36.

Lukasiewicz, A. Morphological-developmental types of herbs / A. Lukasiewicz // Prace Komisii biologicznej. PTPN. – 1962. – 27/1. – P. 1–398.

Meusel, H. Wuchsformenreihen mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Taxa / H. Meusel // Feddes Repert. – 1970. – Vol. 81 – P. 41–59.

Noble, J. C. The population biology of plants with clonal growth / J. C. Noble, A. D. Bell, J. L. Harper // J. of Ecology. – 1979. – 67(3). – P. 983–1008.

Notov, A. A. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae / A. A. Notov, T. V. Kusnetzova // Wulfenia. – 2004. – Vol. 11. – P. 85–130.

Palacio, S. Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean subshrubs: a quantitative analysis of seasonal dimorphism / S. Palacio, P. Millard, G. Montserrat-Martí // Flora. – 2006. – Vol. 201. – P. 612–622.

Paton, A. J. A Global Taxonomic Investigation of *Scutellaria* (Labiatae) / A. J. Paton // Kew Bulletin. – 1990a. – Vol. 45. №. 3. P. 399–450.

Paton, A. J. The phytogeography of *Scutellaria* L. / A. J. Paton // Notes of the Royal Botanic Gardens. – 1990b. – Vol. 46. – P. 345–359.

Prévost, M. F. Architecture de quelques Apocynacées ligneuses / M. F. Prévost // Bulletin de la Société Botanique de France. – 1967. – Vol. 114. – P. 24–36.

Prevost, M.F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants / M. F. Prévost // Tropical trees as living systems. – 1978. – P. 223–321.

Raccuglia, R. A. Hastifolins A–G, antifeedant neo-clerodane diterpenoids from *Scutellaria hastifolia* / R. A. Raccuglia, G. Bellone, K. Loziene, F. Piozzi, S. Rosselli, A. Maggio, M. Bruno, M. S.J. Simmonds // Phytochemistry. – 2010. – Vol. 71. № 17–18. – P. 2087–2091.

Sabatier, S. Growth dynamics and morphology of annual shoots according to their architectural position in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae) / S. Sabatier, D. Barthélémy // Annals of Botany. – 1999. – Vol. 84. – P. 387–392.

Savinykh, N. P. Biomorphology: current status and prospects / N. P. Savinykh, V. A. Cheryomushkina // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. № 5. – P. 541–549.

Scharfetter, R. Biographien von Pflanzensippen. Simmonds N. W. / R. Scharfetter. – Wien : Springer, 1953. – 546 p.

Schenk, H. J. Clonal splitting in desert shrubs / H. J. Schenk // Plant Ecology. – 1999. 141. – P. 41–52.

Schröeter, C. Das Pflanzenleben der Alpen / C. Schröeter. – Zürich : Verlag Albert Raustein, 1926. – 1288 p.

Sonoda, M. Cytotoxic activities of flavonoids from two *Scutellaria* plants in Chinese medicine / M. Sonoda, T. Nishiyama, Y. Matsukawa, M. Moriyasu // Journal of Ethnopharmacology. – 2004. – Vol. 91. № 1. – P. 65–68.

Talovskaya (Kolegova), E. B. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental conditions / E. B. Talovskaya (Kolegova) // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. № 5. P. 607–613.

Tomlinson, P. B. Phylogeny of the Scitamineae—Morphological and anatomical considerations / P. B. Tomlinson // Evolution. – 1962. – 16. – P. 192–213.

Tomlinson, P. B. Monocotyledons—Toward an understanding of their morphology and anatomy, in: *Advances in Botanical Research* / P. B. Tomlinson. – New York : Academic Press, 1970. Vol. 3. P. 207–292.

Tortosa, R. D. Morphological studies in the tribe *Colletieae* (*Rhamnaceae*): analysis of architecture and inflorescences / R. D. Tortosa, L. Aagesen, M. Tourn // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1996. – 122. – P. 353–367.

Troll, W. *Die Infloreszenzen* / W. Troll. – Jena : Fischer Verlag, 1964. – Bd. 1. – 615 p.

Tumidajowicz, D. Architecture of the growth and development of the two alpine rhododendron species *Rhododendron hirsutum* and *Rhododendron ferrugineum* as a basis for the verification of the assessed relative and absolute age of aboveground shoots / D. Tumidajowicz // *Oecologia Montana*. – 2005. – 14. – P. 1–10.

Warming, E. Über perenne gewachse / E. Warming // *Bot. Centralblatt*. – 1884. – Bd.18. № 19. – P. 16–22.