

## КЛАССИФИКАЦИЯ МОДЕЛЕЙ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ РАСТЕНИЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. М. Олейникова

*Воронежский государственный аграрный университет им. К. Д. Глинки*

Поступила в редакцию 5.03.2010 г.

**Аннотация.** В результате многолетних исследований выделена обширная группа стержнекорневых травянистых растений, произрастающих на территории Воронежской области. Предложена оригинальная классификация данной биоморфологической группы. На основании изучения морфогенеза и биологических особенностей приведена краткая характеристика основных типов моделей структурной организации поликарпических и монокарпических стержнекорневых видов.

**Ключевые слова:** стержнекорневые травянистые растения, классификация, морфогенез, модели структурной организации, поликарпические и монокарпические виды.

**Abstract.** The researches of several years allow to distinguish the ample group of pivot root grass plants, growing on the territory of Voronezh region. The original classification of given (present) biomorphological group is offered. The short characteristic of main types structural organization models of polycarpic and monocarpic pivot root species is quoted in virtue of study their morphogenesis and biology peculiarities.

**Keywords:** pivot root grass plants, classification, morphogenesis, structural organization models, polycarpic and monocarpic species.

Одной из важных ботанических задач, которую можно решить после того, как выяснен видовой состав флоры региона, является изучение жизненных форм растений. Их спектр является важной геоботанической характеристикой. Помимо установления общих закономерностей строения растительных организмов, изучение жизненных форм необходимо для разработки классификации растительного покрова, познания структуры фитоценозов и закономерностей развития последних, а также важно для интродукции растений, создания устойчивых искусственных фитоценозов, борьбы с сорняками и т.п. [1—3]. Многие признаки жизненных форм имеют таксономическое значение и используются в систематике и филогении.

Общеизвестно, что для жизни растений и слагающихся из них фитоценозов подземная часть имеет не меньшее значение, чем надземная. Однако изучение специальной отечественной литературы позволило выявить довольно ощутимое противоречие, которое сохраняется до настоящего времени. Так, ряд авторов [4—7] считает, что в связи со сложностью и трудоемкостью работы подземные органы растений изучены недостаточно как в эколого-морфологическом, так и в сравнительно-анатомическом аспектах. Мы с пол-

ной уверенностью присоединяемся к этому мнению, так как с сожалением приходится констатировать, что в ботанической литературе, содержащей морфологические описания растений [8—14], сведения о корневых и побеговых системах крайне скудны, а иногда и противоречивы.

То есть до настоящего времени вследствие разобщенности данных, а порой и слабой изученности структурных особенностей корней и других подземных органов высших растений развитие представлений о строении тела последних основывалось главным образом [5] на изучении структурных элементов побега. В лучшем случае для отдельных, наиболее известных видов приводится только общий тип строения корневой системы, но детализации, подобно описаниям надземных частей, ни в одной флористической сводке мы не находим. В то же время следует отметить, что, еще начиная с 30-х годов XX в., в отечественной ботанике появляются работы с весьма ценными данными по эколого-морфологической характеристике отдельных видов растений, в том числе их корневых систем [3, 15—22]. То есть в настоящее время существуют ризологические работы с подробнейшим описанием типа, структуры и морфологических особенностей корневых систем отдельных видов, но сведения эти крайне слабо используются в сводных изданиях.

Изменения в данном вопросе наметились в последней четверти XX в. и сохраняются до настоящего времени благодаря развитию популяционно-онтогенетического направления в отечественной биологии и экологии растений. Исследования Т. А. Работнова [23], А. А. Уранова [24, 25], а затем их многочисленных учеников и последователей существенно расширили и дополнили представления о строении корневой и побеговой систем у отдельных видов растений. Как справедливо замечает Л. Г. Таршис [5, с. 6], «Синтез популяционно-морфологического подхода и онтогенетических исследований оказался плодотворным для познания разнообразия подземных органов дикорастущих видов растений». Одним из результатов такого синтеза, на наш взгляд, можно считать появление продолжающихся изданий с данными по биоморфологии, онтогенетическому развитию и экологии видов различных жизненных форм [26—30].

Полагаем, что современное состояние биоморфологии и популяционной биологии позволяет приступить к созданию на уровне отдельных регионов России полной и наглядной классификации типов (подтипов) жизненных форм растений в зависимости от строения подземных органов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Поскольку целью настоящей работы было изучение травянистых стержнекорневых растений, произрастающих на территории Воронежской области, главной и важнейшей задачей явилось создание их классификации по биоморфологическим признакам. Материалом для исследований послужили сборы автора за 1993—2009 гг. на территории Воронежской области, а так же гербарные образцы кафедры ботаники и микологии (VOR) и кафедры геоэкологии и мониторинга окружающей среды (VORG) Воронежского государственного университета и заповедника «Галичья гора» (VU). По материалам сборов автора на кафедре ботаники и физиологии растений Воронежского государственного аграрного университета им. К. Д. Глинки создан биоморфологический систематический гербарий, составляющий порядка 1000 листов, на которых представлены более 600 видов. Часть гербарных листов с образцами, существенно расширяющими представление о современном состоянии флоры Воронежской области, переданы на хранение в зональный научный гербарий ВГУ (VOR).

Для изучения подземных органов растений в экспедиционных и стационарных условиях были

использованы: метод сухой раскопки по ходу корней, траншейный метод, метод горизонтальной раскопки [31—34]. Следует отметить большую трудоемкость данных методов, однако именно они позволяют получить наиболее достоверную картину строения подземных органов травянистых растений. Карта-схема основных пунктов сбора материала включает 60 точек, более 30 из них — стационарные. Проведенные исследования позволили составить аннотированный список стержнекорневых травянистых растений Воронежской области, включающий 660 видов из 273 родов, входящих в состав 40 семейств из класса *Magnoliopsida*, что составляет 30,1 % от всей флоры региона.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Используя для построения системы жизненных форм стержнекорневых травянистых растений основные положения и таксономические единицы, предложенные И. Г. Серебряковым [35, 36], И. В. Борисовой [1, 2], В. Н. Голубевым [37—39], мы хотели бы уточнить один принципиальный момент. К сожалению, отдельные вопросы биоморфологической терминологии окончательно не решены до настоящего времени. В частности, термины «корневище» и «каудекс» все еще могут использоваться в отдельных морфологических описаниях на правах синонимов [40—42], тогда как другие авторы [3, 43—47] предлагают четко разграничивать эти понятия. Присоединяясь к мнению последних, считаем, что термин «каудекс» следует использовать для обозначения многолетнего структурного образования стеблевой природы, которое занимает промежуточное положение между корнем и однолетними надземными стеблями, обычно формируется из многолетних оснований монокарпических побегов, остающихся после отмирания верхних частей этих побегов (рис. 1). Каудекс выполняет функции вегетативного возобновления и запаса питательных веществ; он расположен непосредственно над гипокотилем и отмирает в конце жизни многолетних растений вместе с главным корнем [47]. То есть в течение всей жизни многолетнего поликарпического растения сохраняется связь многолетней стеблевой части со стержневым главным корнем.

Исходя из вышеизложенного, подчеркнем: в приведенной ниже схеме травянистые стержнекорневые растения представлены в объеме видов, у которых имеется либо четко выраженный стержневой корень, переходящий в надземной части в стебель, либо каудекс как переходная структура

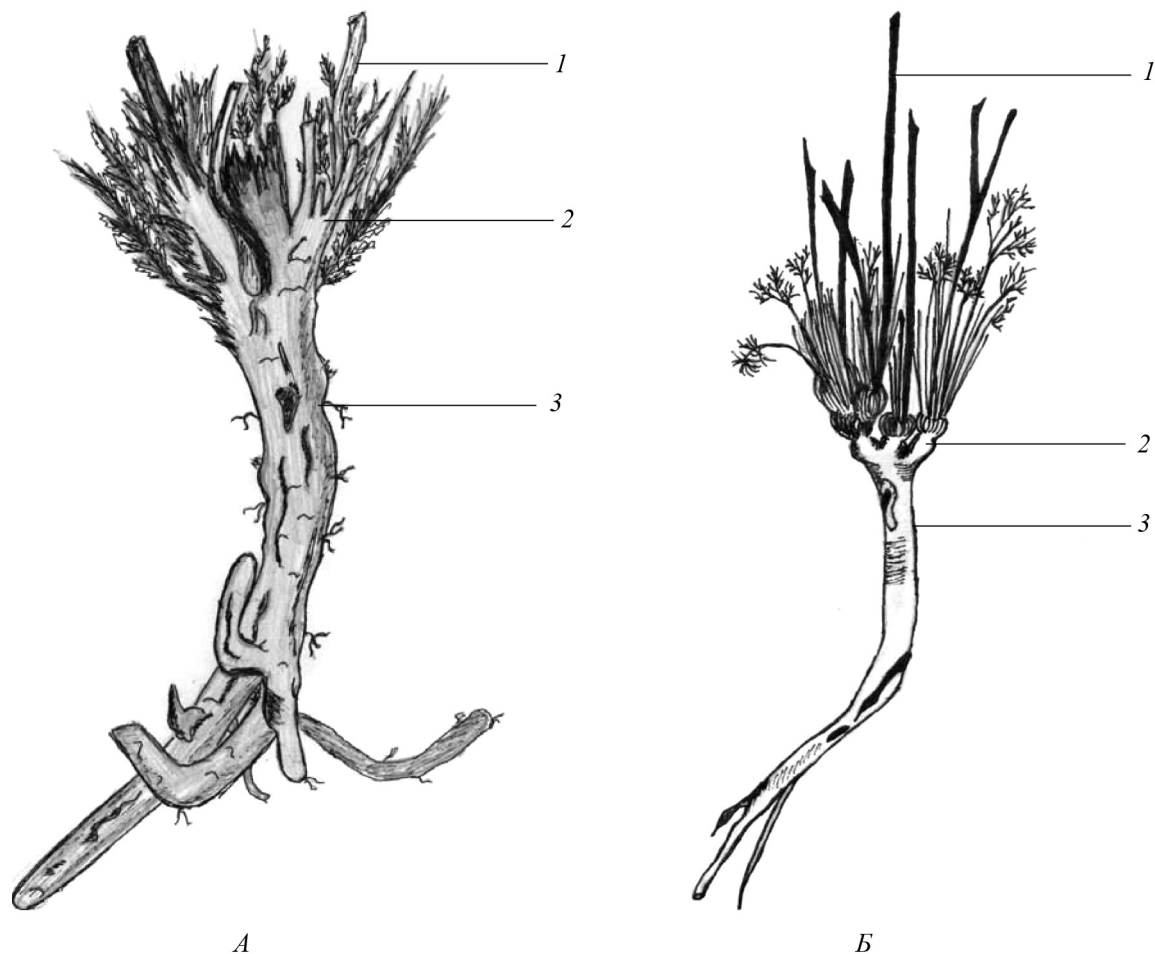


Рис. 1. Корневая и побеговая системы многолетних стержнекорневых растений: А — *Echinops ruthenicus* Vieb.; Б — *Pimpinella saxifraga* L.; 1 — однолетние надземные побеги; 2 — многолетние основания монокарпических побегов; 3 — стержневой корень

между многолетней подземной корневой и однолетней надземной стеблевой частями. Виды иной морфоструктуры, с корневищами любых типов, сохраняющие в течение некоторого времени или на протяжении всей жизни стержневой корень, в данной схеме не рассматриваются. Поскольку в дальнейшие задачи нашей работы входило изучение онтогенеза и структуры популяций отдельных стержнекорневых видов с целью выявления наиболее общих закономерностей их развития, мы также исключили облигатно корнеотпрысковые и иные вегетативно-подвижные растения, поскольку вряд ли корректно, например, сравнивать пространственную структуру популяций подобных видов или их погодичную динамику с аналогичными характеристиками у стержнекорневых растений, не способных к вегетативному размножению. То есть, говоря языком популяционных терминов, мы рассматриваем особи только моноцентрического и неявиноплицентрического [48, 49] типов биоморф.

Для обозначения основных низших таксономических единиц (подклассов) данной классификационной схемы нами предлагается использование термина «модели структурной организации». Понятие «модели структурной организации» мы используем как инструмент для инвентаризации разнообразия типов строения подземных органов стержнекорневых травянистых растений и рассматриваем в узком значении — как уровень сложности строения, выделенный у растений различных видов. Это такие модели строения корневых и побеговых систем, в рамки которых нам удалось вместить все разнообразие травянистых поли- и монокарпических растений Воронежской области. То есть мы сознательно идем на некоторое упрощение богатейшего природного материала, представляя основные типы травянистых стержнекорневых растений в виде унифицированной системы. На наш взгляд, оправданность появления таких классификационных схем должна определяться задачами, которые

стоят перед конкретным исследователем. В частности, предложенная ниже систематизация жизненных форм решила ряд научно-практических задач, так как позволила нам в дальнейшем использовать ее в полевых условиях для геоботанических и популяционных исследований.

#### КЛАССИФИКАЦИОННАЯ СХЕМА

Тип I. Поликарпические стержнекорневые травы

Класс 1. Длинностержнекорневые

- Подклассы: а) безрозеточные  
б) полурозеточные  
в) розеточные

Класс 2. Короткостержнекорневые

- Подклассы: а) безрозеточные  
б) полурозеточные  
в) розеточные

Тип II. Монокарпические стержнекорневые травы

Класс 1. Длинностержнекорневые

- Подклассы: а) безрозеточные  
б) полурозеточные  
в) розеточные

Класс 2. Короткостержнекорневые

- Подклассы: а) безрозеточные  
б) полурозеточные  
в) розеточные.

На основании изучения морфогенеза и биологических особенностей представителей стержнекорневых травянистых растений Воронежской области приводим краткую характеристику их основных жизненных форм. В каждом из выделенных типов моделей структурной организации растения располагаются по фитоценолотическому принципу: вначале идут степные и луговые виды, затем — виды меловых обнажений, лесных полей и лесов, днищ оврагов и балок, прибрежно-водные и замыкают список рудеральные и сегетальные растения. Если род представлен несколькими видами, то расположение последних также подчинено фитоценолотическому принципу.

Тип. I. Поликарпические стержнекорневые травы

Многолетние растения, плодоносящие на протяжении жизни много раз. Основной структурной единицей особи является [3,50] монокарпический побег, одно- и многолетний, после плодоношения отмирающий. Важнейшим признаком служит наличие первичного главного корня, который развивается из зародышевого корешка и сохраняется на протяжении всей жизни растения.

Класс 1. Длинностержнекорневые

Хорошо развита система главного корня, обычно имеется большое количество боковых корней

нескольких порядков. Длина главного корня превышает 1 м, нередко достигая 2 и более м. В конце первого года генерации цветоносный побег постепенно отмирает, а ось базальной части побега с заложившимися почками (зона возобновления) втягивается в почву. Именно на этом этапе онтогенетического развития из коротких оснований отмирающих ортотропных цветоносных побегов формируется каудекс, служащий вегетативной основой для возобновления надземных побегов в предстоящем году. Каудекс молодых генеративных особей чаще одноглавый по мере старения растения он обычно становится многоглавым и наряду с ортотропными побегами несет почки возобновления. Каудекс разрастается за счет работы камбия, постепенно переходя вниз в долгоживущий и утолщенный многолетний корень. Граница между этими органами обычно четко не выражена [51]. Е. Л. Нухимовский предлагает [47] нижнюю границу каудекса проводить по верхней границе гипокотили (семядольному узлу, включая этот узел в каудекс), которая хорошо различима в структуре растений, а верхнюю границу корня — по нижней границе гипокотили, то есть по корневой шейке (однако положение самой шейки в реальных условиях определить порой очень трудно).

а) *безрозеточные*. Вслед за И.В. Борисовой [1] безрозеточными мы называем такие растения, у которых все побеги удлиненные — и вегетативные, и генеративные. По определению В.Н. Голубева [40], побеги этих растений имеют двухфазный цикл развития: почка — ортотропный олистственный побег. Так как фаза розетки выпадает, монокарпические побеги генеративных особей являются моноциклическими. Подобную модель структурной организации особей мы наблюдали у *Gypsophila altissima*, *G. paniculata*, *Phlomis pungens*, *Nepeta pannonica*, *N. parviflora*, *Euphorbia stepposa*, *E. seguieriana*, *E. semivillosa*, *Lotus ucrainicus*, *L. corniculatus*, *Astragalus austriacus*, *A. sulcatus*, *Ononis arvensis*, *Oxytropis pilosa*, *Stachys recta*, *Marrubium praecox*, *M. vulgare*, *Medicago sativa*, *M. romanica*.

б) *полурозеточные*. Из почечки зародыша формируется укороченный главный побег с более или менее многочисленными листьями, образующими розетку. Нарастая моноподиально, побег может пребывать в этой фазе несколько лет. Переход в генеративный период знаменуется образованием удлиненного ортотропного олистственного побега, который развивается по ди- или полициклическому типу в зависимости от условий. По признакам

морфогенеза такие растения имеют [40] трехфазный цикл развития: почка — розеточный побег — ортотропный олиственный побег. Им также свойственно образование каудекса, причем порой еще более мощного, чем у растений первой модели структурной организации. Согласно нашим наблюдениям, это *Onobrychis arenaria*, *Silene chlorantha*, *Cephalaria uralensis*, *C. litwinowii*, *Erysimum cretaceum*, *Knautia arvensis*, *Bunias orientalis*, *Amaria montana*, *Pimpinella saxifraga*, *P. titanophila*, *Salvia pratensis*, *S. stepposa*, *Echinops ritro*, *E. sphaerocephalus*, *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Centaurea ruthenica*, *C. orientalis*, *Silaum besseri*, *Rumex crispus*, *R. pseudonatronatus*, *R. stenophyllus*, *R. obtusifolius*, *Cichorium intybus*.

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

#### Класс 2. Короткостержнекорневые

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

а) безрозеточные. Данная модель структурной организации сходна с аналогичной длинностержнекорневой у многолетних видов с общей поправкой на глубину проникновения главного корня. Особи развиваются по двухфазному циклу: почка — олиственный генеративный побег. Среди стержнекорневых травянистых видов Воронежской области это *Alyssum tortuosum*, *Polygala comosa*, *P. hybrida*, *P. sibirica*, *P. podolica*, *P. cretacea*, *Linum nervosum*, *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. flavum*, *Linnaria cretacea*, *Dracocephalum ruyschiana*.

б) полурозеточные. Трехфазный цикл развития особей с длиной корня менее 1 м отмечен нами у *Bupleurum falcatum*, *Dracocephalum nutans*, *Silene artemisetorum*, *Dianthus polymorphus*, *D. borbasii*, *D. leptopetalus*, *Clausia aprica*, *Matthiola fragrans*, *Potentilla argentea*, *Helichrysum arenarium*, *Anchusa ochroleuca*, *A. officinalis*, *Chondrilla juncea*.

в) розеточные. Побеги розеточные, с укороченными междоузлиями; цветonoсные побеги безлистные. Данную модель структурной организации мы наблюдали у *Jurinea ledebourii*, *J. arachnoidea*, *Plantago media*, *P. lanceolata*. У некоторых видов, в частности, наголоватки паутинистой, на цветonoсных стеблях иногда могут находиться немногочисленные листья.

Тип II. Монокарпические стержнекорневые травы

Малолетние и однолетние растения, цветущие и плодоносящие только один раз в жизни, после чего сразу отмирают. В морфогенезе стержнекорневых малолетников и однолетников нами отмечены те же типы моделей структурной организации, что и у многолетних растений с безусловной поправкой на менее мощное развитие особей вследствие более короткой продолжительности онтогенеза. Однако следует уточнить, что любое сравнение относительно и в данном случае мы наблюдали большое количество видов и отдельных особей, наследственные задатки или условия произрастания которых способствовали образованию крупных особей с хорошо развитой корневой системой. Существенные различия в глубине проникновения главного корня позволили нам и в данном случае выделить классы длинностержнекорневых и короткостержнекорневых растений.

#### Класс 1. Длинностержнекорневые

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

а) безрозеточные. Все побеги удлиненные, олиственные. Растения развивается по двухфазному циклу: почка — олиственный цветonoсный побег. Подобная модель структурной организации отмечена нами у *Melilotus wolgicus*, *M. officinalis*, *M. albus*, *M. dentatus*, *Atriplex sagittata*, *A. prostrata*, *A. tatarica*, *Amaranthus retroflexus*, *Cyclachaena xanthifolia*.

б) *полурозеточные*. Развитие происходит по трехфазному циклу: почка — розеточный побег — олиственные цветоносный побег, однако в зависимости от общей продолжительности онтогенеза мы выделяем собственно однолетние и двулетние растения.

У однолетних все перечисленные фазы могут протекать за один вегетационный сезон, при этом прорастание семян может быть как осенним (озимые формы), так и весенним (яровые формы) — *Reseda lutea*, *Lapsana communis*, *Papaver somniferum*, *Aethusa cynapium*.

У двулетних в первый год жизни из почечки зародыша формируется прикорневая розетка листьев, с которой особь зимует. На втором году жизни наступает генеративный период — из терминальной почки розетки возникает ортотропный олиственный цветоносный побег. После цветения и плодоношения растение полностью засыхает, завершая свой онтогенез по укороченному циклу, минуя сенильный период. Полурозеточная длинностержнекорневая моноподиальная модель структурной организации свойственна довольно большому количеству видов. В частности, для Воронежской области это *Onosma tinctorium*, *O. polychromum*, *Oenothera biennis*, *Isatis tinctoria*, *Erucastrum armoracioides*, *E. cretaceum*, *E. gallicum*, *Verbascum thapsus*, *V. densiflorum*, *V. lichnitis*, *V. blattaria*, *Tragopogon dubius*, *T. ruthenicus*, *T. podolicus*, *T. orientalis*, *T. pratensis*, *Conium maculatum*, *Heracleum sibiricum*, *Echium rubrum*, *E. vulgare*, *Cirsium serrulatum*, *C. polonicum*, *Pastinaca silvestris*, *Cynoglossum officinale*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Carduus crispus*, *C. acanthoides*, *C. hamulosus*, *C. nutans*, *Onopordum acanthium*.

Такую же модель структурной организации имеют особи, относящиеся к двум крупнейшим травянистым видам флоры Европейской России — *Angelica silvestris* и *A. archangelica*. Это многолетние монокарпические виды, цветение которых наступает на второй — четвертый год жизни, после чего растение полностью отмирает.

в) *розеточные*. Во флоре Воронежской области в настоящее время не обнаружено видов подобной модели структурной организации.

#### Класс 2. Короткостержнекорневые

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

а) *безрозеточные*. Данная модель структурной организации сходна с аналогичной длинностерж-

некорневой у однолетних видов с общей поправкой на глубину проникновения главного корня. Среди стержнекорневых монокарпических видов Воронежской области это: *Trifolium arvense*, *Chrysaspis spadicea*, *Ch. campeitris*, *Ch. aurea*, *Xeranthemum annuum*, *Dracocephalum thymiflorum*, *Orthanthella lutea*, *Thymelaea passerina*, *Ceratocarpus arenarius*, *Kochia laniflora*, *Salsola australis*, *Sideritis montana*, *Melampyrum argyrocomum*, *M. cristatum*, *M. arvense*, *M. nemorosum*, *M. pretense*, *Centaurium pulchellum*, *Erysimum cheiranthoides*, *Euphrasia pectinata*, *E. brevipila*, *E. parviflora*, *Odontites vulgaris*, *Rhinanthus minor*, *Rh. vernalis*, *Lotus praetermissus*, *Medicago lupulina*, *Polycnemum arvense*, *Radiola linoides*, *Atriplex patens*, *A. patula*, *A. oblondifolia*, *A. pedunculata*, *Suaeda prostrata*, *Bidens cernua*, *B. tripartite*, *Chenopodium botrus*, *Ch. rubrum*, *Ch. polyspermum*, *Ch. hybridum*, *Ch. urbicum*, *Ch. acerifolium*, *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Consolida regalis*, *Galeopsis ladanum*, *G. tetrahit*, *G. bifida*, *Stachys annua*, *Elsholtzia ciliata*, *Fumaria officinalis*, *F. schleicheri*, *Fagopyrum sagittatum*, *F. tataricum*, *Galinsoga parviflora*, *Psammophiliella muralis*, *Descurainia sophia*, *Matricaria recutita*.

б) *полурозеточные*. Так же, как и в случае монокарпических длинностержнекорневых, короткостержнекорневые развиваются по трехфазному циклу и подразделяются нами на собственно однолетние и двулетние.

К первым относятся: *Lycopsis arvensis*, *L. orientalis*, *Myosotis ramosissima*, *M. micrantha*, *M. arvensis*, *Caucalis platycarpus*, *Filago arvensis*, *Draba nemorosa*, *Geranium rotundifolium*, *G. divaricatum*, *G. pusillum*, *Raphanus raphanistrum*, *Tripleurospermum perforatum*, *Erodium cicutarium*.

Ко вторым — *Erysimum hieracifolium*, *E. canescens*, *Syrenia cana*, *Cerinthe minor*, *Geranium robertianum*, *Centaurium erythraea*, *Poterium sanguisorba*, *Gentianella lingulata*, *G. amarella*, *Diplotaxis cretacea*, *D. muralis*, *Artemisia scoparia*, *Arabis pendula*, *A. gerardii*, *A. sagittata*, *Turritis glabra*, *Alliaria petiolata*, *Erigeron acris*, *Barbarea vulgaris*.

в) *розеточные*. Весьма немногочисленная группа мелких растений эфемерного типа — *Androsace septentrionalis*, *A. maxima*, *A. elongata*, *Erophila verna*.

Резюмируя вышеизложенное, отмечаем, что во флоре Воронежской области нами выделено 660 видов (чуть более 30% от общего количества) травянистых стержнекорневых поли- и монокарпических растений, которые можно распределить среди 11 типов моделей структурной организации их

корневой и побеговой систем. Это весьма многочисленная группа степных, луговых, рудеральных и сегетальных видов, играющих большую роль в формировании растительного покрова нашей области.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Борисова И.В.* Основные жизненные формы двудольных растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Бот. журн. — 1960. — Т. 45, № 1. С. 19—33.
2. *Борисова И.В.* Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — 1961, вып. 13. — с. 54—132.
3. *Зиман С.Н.* Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. — Киев: Наукова думка, 1976. — 190 с.
4. *Таршиис Л.Г.* Структурное разнообразие подземных органов высших растений. — Екатеринбург: УрО РАН, 2003. — 196 с.
5. *Таршиис Л.Г.* Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. — Екатеринбург: УрО РАН, 2007. — 222 с.
6. *Османова Г.О.* Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. — 175 с.
7. *Tarshis L.G.* Ecological tolerance of roots of higher plants // Plant under environmental stress. (International Symposium Moscow K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology). — М., 2001. — Р. 291—292.
8. Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина. — М. — Л.: Из-во АН СССР. — т. 1—30. — 1934—1964.
9. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы Европейской части СССР. — Л.: Колос, 1964. — 882 с.
10. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы Европейской части СССР. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. — 600 с.
11. *Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н.* Иллюстрированный определитель растений Средней России. — Т.2. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. — 666 с.
12. *Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н.* Иллюстрированный определитель растений Средней России. — Т.3. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. — 520 с.
13. *Брем А.* Жизнь растений. Новейшая ботаническая энциклопедия — М.: Эксмо, 2004. — 976 с.
14. *Новиков В.С., Губанов И.А.* Дикорастущие растения. Популярный атлас-определитель. — М.: Дрофа, 2004. — 416 с.
15. *Закржевский Б.С., Коровин Е.П.* Экологические особенности главнейших растений Бетпак-Дала // Труды Среднеазиатского госуниверситета. — Ташкент, 1935, серия VIII — б, вып. 23. — С.3—74.
16. *Шальт М.С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Ч. 1. Травянистые и полукустарничковые растения и фитоценозы лесной (луга) и степной зон // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — 1950, вып. 6. — С. 205—442.
17. *Шальт М.С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и полупустынных растений и фитоценозов. Ч.2. Травянистые, полукустарничковые и кустарничковые растения и фитоценозы пустынной зоны // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — 1952, вып. 8. — С.71—139.
18. *Зозулин Г.М.* Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. — // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В.В. Алехина — Курск, 1959. — Вып. V. — С.3—314.
19. *Голубев В. Н.* О морфогенезе моноподиальных полукустарничков Крымской Яйлы // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол.— 1968.— Т. 73, вып. 4.— С. 63—71.
20. *Голубев В. Н.* О морфогенезе симподиальных полукустарничков Крымской Яйлы // Укр. ботан. журн.— 1969.— № 2.— С. 37—43.
21. *Байтулин И.О.* Корневая система растений аридной зоны Казахстана. — Алма-Ата: Наука, 1979. — 184 с.
22. *Дохунаев В.Н.* Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1988. — 174 с.
23. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — 1950. — Вып. 6. — С. 7—204.
24. *Уранов А.А.* Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — М., 1967. — С.3—9.
25. *Уранов А.А.* Большой жизненный цикл и возрастные спектры ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V делегатского съезда Всесоюзн. бот. об-ва. — Киев, 1973. — С. 5—7.
26. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. — Т.1. — 239 с.
27. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. — Т.2. — 267 с.
28. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. — Т.3. — 280 с.
29. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. — Т.4. — 239 с.
30. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. — Т.5. — 271 с.
31. *Шальт М.С.* Методика изучения корневой системы травянистых полукустарничковых и кустарничко-

вых растений и ценозов в естественных условиях // Полевая геоботаника. (Науч.- метод. записки Главного управления по заповедникам РСФСР. Вып. 12). — М., 1949. С. 186—220.

32. Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. — М.-Л.: Из-во АН СССР, 1960. — Т.2. — С. 369—489.

33. Böhm W. Methods of studying root systems. — Berlin; Heidelberg; NY.: Springer, 1979. — 188 p.

34. Красильников П.К. Методика полевого изучения подземных частей растений. — Л.: Наука, 1983. — 208 с.

35. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Наука, 1952. — 391 с.

36. Серебряков И.Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина, каф. ботаники. — Т.37, вып. 2. — 1954. — С. 21—89.

37. Голубев В.Н. К вопросу о классификации жизненных форм / В.Н. Голубев // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В.В. Алехина. — Курск, 1960. — Вып. VI. — С.117—156.

38. Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Труды Центр.-Черноз. гос. заповедн. им. В. В. Алехина — Воронеж, 1962. — Вып. VII. — 511 с.

39. Голубев В. Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений / В.Н. Голубев // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1972 — Т. 77, вып. 6. — С. 72—80.

40. Голубев В. Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесо-луговой зоны // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1957. — Т. 62, вып. 6. — С. 35—57.

41. Пошкурлат А.П. Возрастные периоды горичвета туркестанского *Adonis turkestanicus* (Korsh.) Adolf., произрастающего в Таджикистане / Растительность Таджикистана и ее освоение. — Душанбе: Дониш, 1974. — С. 106—124.

42. Ермакова И.М. Онтогенез синеголовника обыкновенного (*Eryngium planum* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. — Т.2. — С. 154—162.

43. Du-Reitz G. Live forms of terrestrial flowering plants. I. Acta phytogeogr. suecica — №3. — 1931. — P. 1—95.

44. Нухимовский Е.Л. О термине и понятии «каудек». Сообщение 1. Обзор значений термина // Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение. — 1968. — № 5. — С. 36—43.

45. Нухимовский Е.Л. О термине и понятии «каудек». Сообщение 2. Современное состояние вопроса // Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение. — 1969а. — № 1. — С. 55—62.

46. Нухимовский, Е.Л. О термине и понятии «каудек». Сообщение 3. Многообразие каудексов и отличие их от других структурных образований // Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение. — 1969б. — № 2. — С. 71—78.

47. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии растений: Теория организации биоморф. — М.: Недра, 1997. — Т.1. — 630 с.

48. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. — М.: Наука, 1976. — 216 с.

49. Смирнова О.В., Паленова М.М., Комаров А.С. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций // Онтогенез. — 2002. — Т. 33. Вып. 1. — С. 5—15.

50. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. записки Московск. гор. пед. инст. — 1959. — Т.100, вып. 5 (Вопросы биологии растений). С. 3—38.

51. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника: Анатомия и морфология растений. — М.: Просвещение, 1978. — 480 с.

---

Олейникова Елена Михайловна — доцент кафедры ботаники и физиологии растений Воронежского государственного аграрного университета им. К. Д. Глинки; тел.: (4732) 537788, e-mail: cichor@agronomy.vsau.ru

Oleynikova Elena M. — Associate Professor of the Chair of Botany and Physiology Plants of Voronezh K. D. Glinky State Agriculture University; tel: (4732) 537788, e-mail: cichor@agronomy.vsau.ru