

УДК 581.6

О СТРУКТУРЕ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ КЛОНОВ
СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ ГЕМИКРИПТОФИТОВ

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Представлены данные сравнительного морфогенетического анализа побеговой системы клонов 9 видов (3 родов: *Fragaria L.*, *Saxifraga L.* и *Sempervivum L.*) столонообразующих гемикриптофитов со специализированными органами вегетативного размножения в виде прикорневых розеток. Установлены основные типы побегов, развивающихся в онтогенезе изучавшихся растений; определены их структура, цикличность, продолжительность жизни и степень специализации. В пределах побега каждого типа выделены зоны, универсальные для всех исследованных растений. Показано, что у столонообразующих гемикриптофитов, как и у столонообразующих геофитов, основная структурная единица побеговой системы клона — высокоспециализированный побег вегетативного размножения, проходящий в онтогенезе 3-го этапа и состоящий из 3 частей, различающихся по строению и функциям; универсальная часть этого побега и у геофитов и у гемикриптофитов — стolon. Установлена структура и цикличность развития побеговой системы клона столонообразующих гемикриптофитов. Предложено понятие большого и малого жизненных циклов относительно растений этой жизненной формы.

Широким спектром жизненных форм представлены вегетативно-подвижные растения. По Г. Н. Высоцкому [2] вегетативно-подвижные растения — высшие растения, распространяющиеся с

помощью органов вегетативного возобновления и размножения. Именно эта группа растений характеризуется наиболее высоко развитой способностью к вегетативному возобновлению и раз-

множению, сочетающейся с вегетативной подвижностью, т. е. удалением органов возобновления от материнского организма [16].

Вегетативно-подвижные растения, встречаясь в самых разнообразных семействах, распространены очень широко и выступают в качестве доминантов и других важных компонентов большинства растительных сообществ [15, 16, 21]. С точки зрения Е. П. Любарского [16], это объясняется следующими их морфо-биологическими особенностями: наиболее совершенной способностью к вегетативному возобновлению с очень сильным омоложением почек возобновления, повышенной потенцией вегетативного размножения, легкой укореняемостью, клональным долголетием, высокой и многогранной вариативностью популяций, способностью «перемещаться» в более благоприятные экологические условия, наличием более жизнеспособных, чем семена, зачатков, повышенной способностью к геофилии, повышенной морфологической и физиологической пластичностью.

Наземно-ползучие травы в фитоценозах выступают обычно в роли эксплерентов [19]. Особь занимает обычно площадь не более чем на 2~3 года. При этом скорость передвижения особей может

быть весьма значительной — более 1 м за период вегетации [13].

К вегетативно-подвижным растениям относят длиннокорневищные, наземно-ползучие, столонообразующие, корнеотпрысковые, наземно-опадающие [8, 16, 25]. Причем часто длиннокорневищные и столонообразующие растения объединяют вместе с наземно-ползучими под общим названием «ползучие». Т. И. Серебрякова [21] считает это вполне возможным из-за наличия многочисленных переходных форм.

В существующих классификациях жизненных форм не всем вегетативно-подвижным растениям уделялось одинаковое внимание. В лучшем положении оказались наземно-ползучие травы. Еще С. Raunkiaer [28] разделил их на хамефиты и гемикриптофиты. Характеризуя гемикриптофиты, С. Raunkiaer выделял различные пути возникновения специализированных побегов — столонов и плетей, т. е. подчеркнул возможность их разного эволюционного происхождения. То, что эволюция ползучих трав в разных семействах шла своими путями, отмечается многими авторами. В одних семействах ползучие травы возникли от стелющихся древесных растений [17], в других — от ползучих травянистых мно-

голетников [4, 18] и даже от лиановидных растений [3].

Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав подробно рассмотрены в ряде работ Т. И. Серебряковой и ее соавторов [21, 22]. Автор попытался рассмотреть наземно-ползучие травы с позиций ныне широко распространенной концепции «архитектурных моделей» [26]. Исходя из степени специализации наземно-ползучих побегов, им выделены три основные группы наземно-ползучих растений, образующих морфологический ряд по усилению специализации ползучих побегов и тесно связанной с этим способности к вегетативному размножению.

К первой группе отнесены растения «ползущие всем телом». Для них характерны неспециализированные, удлиненные, укореняющиеся побеги с листьями срединной формации. Вегетативное размножение происходит у этих растений только в результате партикуляции из-за отмирания старых частей побеговой системы (*Glechoma hederacea* L., *Veronica officinalis* L., *Trifolium repens* L., *Lysimachia nummularia* L.). Во вторую группу включены растения со специализированными плагиотропными побегами с листьями срединной формации — «плетями», ко-

торые способны укореняться своими верхушками, давая начало новым особям. Вегетативное размножение происходит благодаря отмиранию плетей (*Ajuga reptans* L., *Galeobdolon luteum* L., *Hieracium pilosella* L.). Третью группу составляют растения, образующие специализированные надземные столоны с укоренившимися дочерними розетками. Это наиболее специализированная жизненная форма с наиболее интенсивным вегетативным размножением (*Potentilla anserina* L., *Potentilla reptans* L., виды рода *Fragaria* L., *Ranunculus repens* L.).

Все эти группы жизненных форм характеризуются разными моделями побегообразования («архитектурными моделями»), Первая группа представлена длиннопобеговыми растениями (с моноподиальным и симподиальным нарастанием побеговой системы). Ползучий образ жизни обусловлен только плагиотропным направлением роста побегов. Во второй группе — растения длиннопобеговые и с полурозеточными побегами. Третья группа возникает только на базе полурозеточной и моноподиально-розеточной моделей. Самой поливариантной при этом признается полурозеточная модель.

По нашему мнению, приведенная классификация,

наземно-ползучих трав нуждается в дальнейшей доработке. Третья группа наземно-ползучих растений оказалась более полиморфной, следовательно, более искусственной, чем две первые. В нее вошли растения с совершенно разными по происхождению органами вегетативного размножения. Т. И. Серебрякова [21] подчеркивает, несмотря на то, что все они видоизмененные побеги, их нельзя во всех случаях считать полными гомологами. И действительно, в одном случае специализированные побеги вегетативного размножения образуются в результате изменения всего побега в целом (*Ranunculus repens*), во втором — они представляют собой видоизмененные соцветия (*Potentilla reptans*, *Potentilla anserina*), в третьем — значительные изменения затрагивают лишь часть побега (*Fragaria*). Все эти растения настолько отличаются характером и степенью морфологических и функциональных изменений побеговой системы при переходе к ползучему образу жизни, что их также, на наш взгляд, следовало бы разделить на три самостоятельные группы.

Кроме того, трудно согласиться со столь широким и неопределенным применением автором термина «столон». Наряду с обычным толкова-

нием этого термина как быстроотмирающей части побега с удлиненными тонкими междоузлиями и чешуевидными листьями [7, 20], столонами в работе названы и усы (представляющие собой симподий) и удлиненные побеги с листьями срединной формации. Кстати, подобное неоправданно широкое толкование понятий «столон», «ус» и «плеть» можно встретить и в учебной литературе [1, 24].

Таким образом, среди наземно-ползучих многолетних трав самой высокоспециализированной жизненной формой представлены растения, размножающиеся при помощи быстроотделяющихся прикорневых розеток. Т. И. Серебрякова [21] выделяет у них 2 модели побегообразования: при первой — розетка отделяется настоящим столоном — видоизменной базальной частью побега, при второй — функции столона выполняют метаморфизированные оси соцветия. В сферу наших интересов входили растения с первой моделью побегообразования — с типичными столонами; они изучались нами в рамках исследования закономерностей онтогенеза клонов столонообразующих травянистых поликарпиков.

Ранее нами были опубликованы данные о структуре побеговой системы клонов

столонообразующих геофитов [14]. Ниже приводятся аналогичные данные относительно клонов столонообразующих растений с наземными специализированными органами вегетативного размножения — прикорневыми розетками.

Объектами проведенных нами экспериментальных исследований были виды рода *Fragaria L.*: диплоидные — *F. vesca L.* и *F. nipponica Mak.*, тетраплоидный *F. orientalis Los.*, гексаплоидный *F. moschata Duch.*, октоплоидные *F. ovalis Rydb.* и *F. Virginiana Duch.*, а также *Saxifraga stolonifera Mearb.* (9-13). Сведения о формировании побеговой системы у *Saxifraga flagellaris Wild.* и *Sempervivum tectorum L.* взяты из литературных источников [23, 27].

Изучавшиеся нами виды с наземными побегами вегетативного размножения по системе жизненных форм С. *Raunkiaer* [28] отнесены к типу В — гемикриптофитам, многолетним травам, у которых почки возобновления находятся над поверхностью почвы — на базальной части наземных побегов.

Проведенное нами сравнительное изучение морфогенеза вегетативных органов столонообразующих гемикриптофитов, представленных 6 видами и подвидами

рода земляника, 2 видами камнеломки, а также молодиллом побегоносным, показало большое сходство в развитии и структуре их побеговой системы с таковой у исследованных нами ранее столонообразующих геофитов [14]. У столонообразующих гемикриптофитов были выделены те же 4 основных типа побегов, что и у столонообразующих геофитов (рис. 1).

Главный побег у изученных видов обычно дициклический, полурозеточный. В 1-й год жизни у него формируется вегетативная часть, представленная прикорневой розеткой, на 2-й — флоральная часть, состоящая из 2 (земляника) или нескольких метамеров и терминального цветка. В пределах главного побега мы выделили те же зоны, что и у геофитов: торможения (позднее она может стать нижней зоной возобновления), вегетативного размножения, верхняя возобновления и обогащения. У главного побега земляники в зоне обогащения развиваются 2-метамерные побеги повторения — параклади, ветвящиеся до 3-5-го порядка; совокупность их у земляник составляет цимоидное соцветие дихазального типа (реже — монохазий). У молодила главный побег завершается терминальным

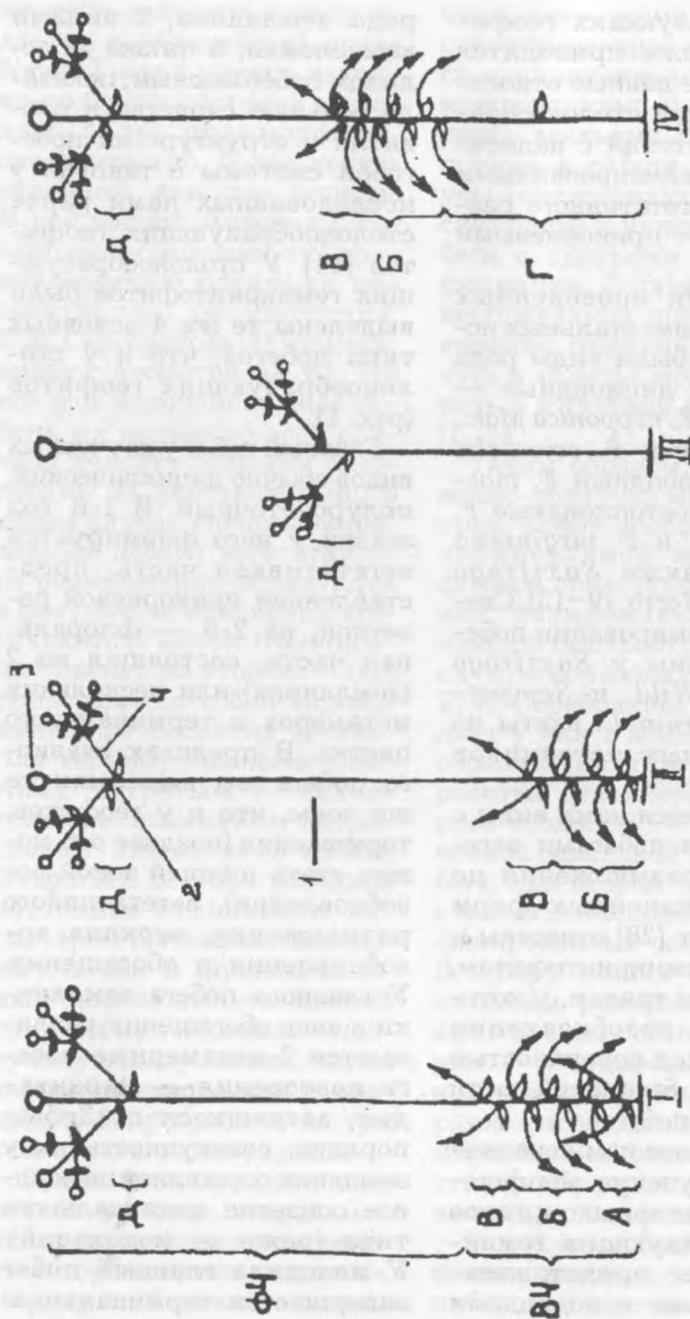


Рис. 1. Типы и структура побегов у растений рода *Fragaria*.
 I-IV — побеги: главный, возобновления, обогащения, вегетативного размножения; А-Д — соответственно зоны: нижняя возобновления, вегетативного размножения, верхняя возобновления, отделе-
 ния и обогащения; ВЧ и ФЧ — вегетативная и флоральная части побега; 1 — разделительное
 междоузлие; 2 — конечное междоузлие; 3 — терминальный цветок; 4 — паракладии II-III порядка.

зонтиковидным цимоидным соцветием. Изучить структуру главного побега у камнеломок не удалось, т. к. они, очевидно, семян не образуют.

Большая протяженность зоны вегетативного размножения у главного побега столонобразующих растений — признак позднеспелости, сохраняющийся и у вегетативных потомков.

Изучавшиеся виды земляники отличаются долей растений с моноциклическим главным побегом. Наибольшее число таких растений (до 20%) наблюдается у *F. vesca*; причем в основном это растения не размножавшиеся вегетативно. Такие не образующие усов растения G. Staudt [29] выделил как особую форму — *F. vesca* / *eflagellis*. У ряда растений *F. vesca*, *F. nipponica* и *F. ovalis* у главного побега не выражена нижняя зона возобновления, что в конечном итоге сказывается на продолжительности их жизни: она меньше, поскольку у этих растений образуется небольшое число придаточных корней, и они не способны к партикуляции.

В отличие от геофитов у гемикриптофитов главный побег отмирает полностью не всегда, у земляник розеточная его часть — многолетняя, входящая в состав центральной побеговой оси мате-

ринского растения, которая нарастает акросимподиально и представлена совокупностью вегетативных частей побегов возобновления возрастающего порядка. Со временем в результате геофилии она превращается в эпигеогенное корневище.

Основная структурная единица побеговой системы гемикриптофитов, как и у геофитов, — специализированный побег вегетативного размножения (ПВР), проходящий в онтогенезе 3 этапа: развитие stolона, прикорневой розетки и флоральной части. У изучавшихся растений он дициклический; у земляник — столонно-полурозеточный, у всех остальных — столонно-розеточный (у флоральной части — только листья верховой формации). Развитие побега вегетативного размножения заканчивается формированием терминального соцветия того же типа, что и у главного побега (у камнеломки — кистевидный тирс с боковыми соцветиями — завитками, или плейотирс; рис. 2). У большинства растений *F. ovalis* побеги вегетативного размножения могут развиваться как моноциклические; у других видов это явление встречается редко.

Наблюдаемая разнокачественность боковых почек позволяет выделить в преде-

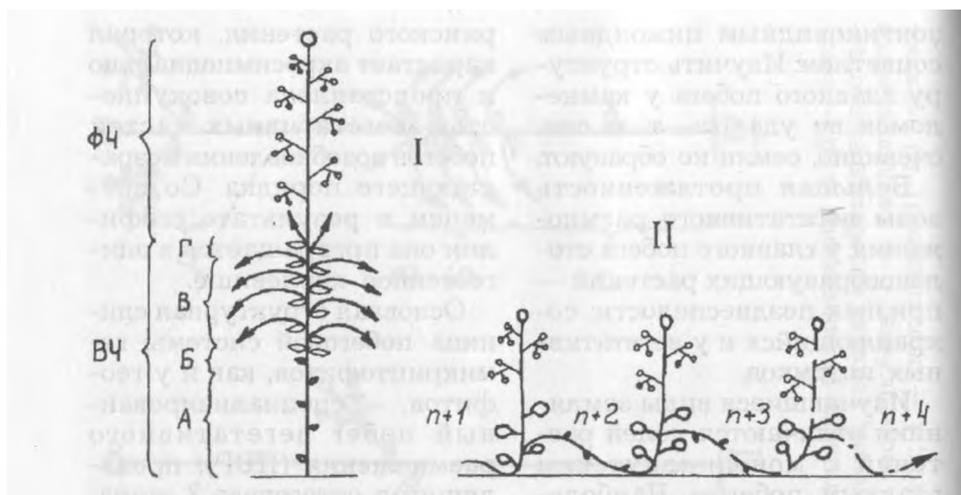


Рис. 2. Строение побеговой системы растений *Saocifraga stolonifera*. I — схема строения ПВР; ВЧ и ФЧ — соответственно вегетативная и флоральная части побега; А, Б, В, Г — соответственно зоны отделения, торможения, вегетативного размножения, возобновления. II — схема побеговой системы клона (n+1 — n+4 — порядок ПВР).

лах этого побега зоны, аналогичные зонам побегов вегетативного размножения геофитов, но имеющие иное расположение их в пределах побега. Зона отделения (столон) редко у гемикриптофитов бывает одновременно зоной вегетативного размножения (только у земляники мускусной и камнеломки столонобразующей); зона вегетативного размножения — нижние метамеры розетки (из пазушных почек развиваются силлептические побеги вегетативного размножения), зона возобновления — верхние метамеры розетки (из боковых почек формиру-

ются пролептические побеги возобновления); зона обогащения — флоральная часть побега (из пазушных почек образуются паракладии).

Благодаря раннему ветвлению побегов вегетативного размножения и однонаправленному росту столонов, формирующихся в пазухах вторых листьев побегов вегетативного размножения предыдущих порядков, к концу периода вегетации образуется система побегов вегетативного размножения возрастающего порядка с хорошо выраженной центральной осью, состоящей из столонных частей этих побе-

гов вегетативного размножения (базисимподиальное нарастание). Под термином «ус» мы понимаем именно такой симподий, представленный несколькими побегами вегетативного размножения возрастающего порядка: у земляники — 4-7-й, камнеломки и молодила — обычно не более 2.

Третий тип побегов у гемикриптофитов — побеги возобновления, формируются только у земляники - у многолетних особей ее клона. У камнеломки они образуются крайне редко, и обычно быстро отмирают. Побеги возобновления чаще — дидилические, состоящие из 3 зон: вегетативного размножения, возобновления и обогащения. Формируются эти побеги в зоне возобновления главного побега, побегов вегетативного размножения и побегов возобновления предыдущего порядка. Верхний из побегов возобновления представляет собой побег продолжения, за счет розеточной части которого происходит нарастание как главной, так и боковых многолетних побеговых осей растения. На побегах возобновления 2-го порядка, формирующихся в нижней зоне возобновления главного побега, и в результате геофилии погруженных в почву, развиваются придаточные

корни. То же явление можно наблюдать у побегов возобновления 3-го порядка. Именно на базе этих побегов у растений в сенильный период онтогенеза образуются партикулы (сенильная партикуляция).

Широко распространенный в плодовоцвете термин «рожок» представляет собой симподий, состоящий из вегетативных частей побегов возобновления возрастающего порядка, каждый из которых заканчивается верхушечным соцветием. Нами установлен принцип определения границы между вегетативными частями побегов одного симподия — это число и размер зубцов по краю сегментов листовой пластинки: у сегментов первого листа бокового побега число зубцов меньше и они значительно крупнее, чем у сегментов листа, в пазухе которого образовался этот боковой побег.

Побеги обогащения развиваются у земляники в пазухах листьев флоральной части побегов всех предыдущих типов и представлены паракладиями [30] возрастающего порядка — 2-метамерными побегами с терминальным цветком.

Представляет интерес тот факт, что у земляники число метамеров до терминального цветка у побегов всех

типов кратно 2 — постоянному числу метамеров у паракладиев. У побегов вегетативного размножения и побегов возобновления число метамеров до терминального цветка уменьшается с увеличением их порядка до 3-го, а в дальнейшем остается постоянным, что коренным образом отличает их от побегов ранее изученных травянистых кистекорневых поликарпиков [6]. У всех боковых побегов число метамеров до терминального цветка меньше, чем у главного побега.

У побегов вегетативного размножения камнеломки и молодила число метамеров до терминального соцветия значительно больше, чем у земляники; у этих растений оно варьируется в незначительных пределах независимо от порядка побега.

У всех изучавшихся растений листья простые (после отмирания на части не распадались); у земляники — с прилистниками. Гетерофиллия хорошо выражена у земляники и камнеломки. У земляники в пределах одного побега листья различаются размерами, формой и числом зубчиков по краям сегментов пластинки (установленный нами признак, позволяющий определять границы вегетативных частей побегов возобновления разного порядка).

Особо следует отметить образование у тетраплоидно-

го (*F. Orientalis*) и октоплоидных (*F. virginiana*, *F. avalis*) видов земляники наряду с тройчато-рассеченными непарно-перисто-рассеченных листьев с двумя парами боковых сегментов у листовой пластинки. Дополнительные сегменты закладываются при формировании листового примordia базипетально и отходят от того же места, что и основные сегменты листовой пластинки. Затем в процессе интеркалярного роста черешка листа, они отдаляются на различное расстояние от основных боковых сегментов. Проводя параллель с филогенезом листа в близкородственном роде *Potentilla* L. [5], можно предположить, что появление дополнительных боковых сегментов листовой пластинки у растений этого и других изучавшихся видов рода *Fragaria* можно рассматривать как случай рекапитуляции, свидетельствующий о том, что в филогенезе рода первичными были перистые листья.

Все изучавшиеся гемикриптофиты зимуют с зелеными листьями. Листья осенней генерации отличаются от летних меньшими размерами, относительно короткими черешками, более темной окраской с проявлением антоциана. Весной перезимовавшие листья быстро отмирают.

Интересно, что и у *Saxifraga stolonifera*, в ноябре-декабре у розеточной части побегов вегетативного размножения образуются 3 —

4 листа, отличающиеся от летних листьев по всем вышеперечисленным признакам. После чего рост растений в середине декабря прекращается.

Возобновляется он в начале февраля, и к началу цветения (первая декада апреля) большинство зимовавших листьев отмирает.

Как и геофиты, все гемикриптофиты к концу первого года жизни уже представлены клоном, в виде которого и существуют в дальнейшем. В отличие от геофитов растения земляник, развивающиеся как из семени, так и из розетки побега вегетативного размножения, — многолетние; у земляник продолжительность жизни первых — 5-7 лет. Исходя из этого большей жизненный цикл для растений этих видов приходится рассматривать в двух аспектах: для всего клона в целом и для отдельных особей его составляющих. В пределах онтогенеза особи клона земляники за малый цикл развития мы принимаем цикл развития дициклического побега возобновления.

У камнеломки, как и у столонообразующих геофитов, клон представлен только побегами вегетативного раз-

множения возрастающего порядка (см. рис. 2). Побеги эти — дициклические: в первый год жизни побегов у них формируются столонная и розеточная часть, а на второй год — флоральная часть, завершающаяся терминальным соцветием.

У молодила клон тоже представлен только совокупностью побегов вегетативного размножения возрастающего порядка. Однако наряду с дициклическими у него часто развиваются трициклические побеги вегетативного размножения (розеточная часть побега живет 3 периода вегетации).

Изучение жизненного цикла у особей земляники, развивавшихся из семян, показало, что его продолжительность варьируется от 4 до 8 лет. Наиболее коротким онтогенезом отличаются растения с моноциклическим главным побегом, т. е. с наименее продолжительным виргинильным периодом — до 5 мес. Обычная протяженность виргинильного периода — 5-7 мес., реародуктивного — 4—5 лет, сенильного — 1-3 года. Побеговая система представлена моно- и диноциклическими побегами: моноциклические — побеги обогащения, дициклические — побеги возобновления и вегетативного размножения. Зачатки генеративных органов закла-

дываются у дициклических побегов, как правило, осенью первого года жизни. В сенильном периоде возможно развитие побегов с неполным циклом (с продолжительностью жизни 2-3 года). Нарастание побеговой системы идет акросимподиально за счет вегетативных частей побегов продолжения возрастающего порядка. В сенильном периоде онтогенеза в связи с увеличением продолжительности жизни побегов нарастание побеговой системы становится моноподиальным. Наибольшая способность к вегетативному размножению наблюдается у растений 1-2-го года жизни; растения сенильного периода вегетативно практически не размножаются.

Строение корневой системы земляник в онтогенезе растений изменяется: в первый год жизни она смешанная — представлена системами главного корня и придаточных корней, в последующие годы — только придаточная. Образование и рост корней ограничены двумя периодами: апрелем-маем и августом-сентябрем. У растений хорошо выражена геофилия, но специализированных контрактильных корней нет. Интенсивность втягивания побегов в почву находится в прямой зависимости от мощности развития растений. Наиболее глубоко погружа-

ются в почву самые развитые растения *F. ovalis*. В результате геофилии на 3-м году жизни у растений формируется эпигеогенное корневище.

В конце 4-го года жизни у растений начинается партикуляция в результате отмирания тканей стебля вегетативных частей побегов 2—3-го порядка. Продолжительность жизни партикул небольшая — не более 2 лет.

У камнеломок и молодила монокарпические особи клона представляют собой моноподиально нарастающие розеточные части побегов вегетативного размножения; таким образом у камнеломок они 2-летние, а у молодила — 3 (2-4)-летние (отмирают после образования флоральной части побега вегетативного размножения).

Как у геофитов, так и у гемикриптофитов наблюдается нарушение цикличности побегов вегетативного размножения — развитие их по моноциклическому типу, т. е. формирование фотосинтезирующей (у геофитов) или флоральной (у гемикриптофитов) части в первый же год жизни побега. У геофитов (например, картофеля) это явление вызывается обычно неблагоприятными погодными условиями и известно в практике как «израстание столонов», или «израстание клубней». Оба эти отклонения

от нормального типа развития приводят к значительному снижению урожая. У растений земляники развитие побегов вегетативного размножения по моноциклическому типу обусловлено генотипически и положительно оценивается селекционерами, поскольку это обеспечивает сортам свойство ремонтантности. Как правило, у подобных растений по моноциклическому типу развиваются и побеги возобновления. Особенно часто такие растения встречаются у земляники овальной — октоплоида Северной Америки. Данные особенности развития побегов обеспечивают создание так называемых шпалерных сортов земляники, а также выращивание земляники как однолетней культуры при выращивании из семян.

Интенсивность вегетативного размножения у всех изучавшихся столонообразующих растений различная и определяется числом формируемых побегов вегетативного размножения. У геофитов число ежегодно образующих побегов вегетативного размножения наибольшее у стахиса - достигает 500 (!), т. е. по способности к вегетативному размножению он превосходит все изучавшиеся виды (у остальных геофитов это число не превышает 20). Наибольшая интенсивность вегетативного размножения

среди гемикриптофитов наблюдается у земляник и особенно в первый год жизни (у отдельных растений образовывается более 250 побегов вегетативного размножения различного порядка). В последующие годы она уменьшается за счет сокращения зоны вегетативного размножения у побегов возобновления с возрастом их порядка.

Способность к захвату территории у гемикриптофитов значительно выше за счет большей длины столонов и их однонаправленного роста в пределах одного симподия — уса. В результате дочерние растения оказываются удаленными от материнского на расстояние до 2 м (земляники). Наименее вегетативно подвижный среди гемикриптофитов — молодило.

Результаты проведенных исследований не выявили каких-либо новых репрезентативных признаков, которые могли бы рассматриваться как видовые признаки в роде *Fragaria*. Наблюдавшиеся между некоторыми видами различия по темпу развития, цикличности главного побега и его структуре, морфологическим особенностям «усов», длине ствола и их окраски, степени геофилии — признаки не только трудно определяемые в природных условиях, но весьма сильно варьирующие в пределах одного вида даже в

условиях культуры, где растения развиваются в практически одинаковых экологических условиях.

На основании полученных результатов за большой жизненный цикл (полный онтогенез) у столонообразующих гемикриптофитов, как и у столонообразующих геофитов, мы принимаем развитие всего клона, в виде которого они существуют. За малый цикл в онтогенезе клона — цикл развития специализированного побега вегетативного размножения. У земляники в онтогенезе отдельных многолетних особей клона за малый цикл развития мы принимаем цикл развития дициклического побега возобновления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. Ботаника. — Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение, 1988. — 2. Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. — Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1915, т. 8, вып. 10, № 2, с. 1113—1443. — 3. Гатиук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. — В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976, т. 42, с. 55-130. — 4. Голубев В. Н. К морфолого-генетической характеристи-

ке клубневых растений. —

Бюл. МОИП, отд. биол. 1961, т. 66, вып. 4, с. 53-65. — 5. Житков В. С. Некоторые закономерности морфогенеза соцветия и листьев в роде лапчатника (*Potentilla* L.).

6. Игнатьева И. П. О жизненном цикле стержнекорневых и кистекоорневых травянистых поликарпиков. — Ботан. журн., 1965, т. 50, № 7, с. 903-916 — 7. Игнатьева И. П., Андреева И. В. Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. Ч. II. Метаморфозы вегетативных органов растений аридных областей. М.: Изд-во МСХА, 1993 — 8. Казакевич Л. И.

Главнейшие силы вегетативного возобновления и размножения. — Изв. Саратов, обл. опыт. с.-х. станции, 1932, т. 3, вып. 3-4, с. 3-26. —

9. Коровкин О. А., Мелихова Л. В. Сравнительный морфогенез вегетативных органов трех видов рода *Fragaria* L при развитии растений из семян. — Изв. ТСХА, 1992, вып. 5, с. 110-124. — 10. Коровкин О. А., Цанпо Т. В. Морфогенез вегетативных органов *Fragaria vesca* L. в первый год жизни растений. — Изв. ТСХА, 1993, вып. 2, с. 146—157 — 11. Коровкин О. А.

Морфогенез вегетативных органов *Fragaria nipponica* L на первых этапах онтогенеза — Изв. ТСХА, 1993, вып. 3, с. 46-59. — 12. Коровкин О. А., Ухова Н. В. Мор-

фогенез вегетативных органов *Fragaria ovalis* Rydb. при развитии растений из семян. — Изв. ТСХА, 1994, вып. 2, с. 50-62. — 13. Коровкин О. А. Онтогенетический морфогенез и структура вегетативных органов земляники виргинской (*Fragaria virginiana* Duch.). — Изв. ТСХА, 1996, вып. 3, с. 132—151. — 14. Коровкин О. А. Структура побеговой системы клонов столонообразующих геофитов. — Изв. ТСХА, 2001, вып. 3, с. 47-64. — 15. Лавренко Е. М. Об изучении эдификаторов растительного покрова. — Сов. ботаника, 1947, т. 15, с. 5-16. — 16. Любарский Е. П. Экология вегетативного размножения высших растений. Изд-во Казан, ун-та, 1967. — 17. Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. — 18. Ноттов А. А. Некоторые варианты структуры побеговой системы в роде *Alchemilla* L. (*Rosaceae*) и их вероятные эволюционные взаимосвязи. — В кн.: Филогения и систематика. М.: Наука, 1991, с. 71-73. — 19. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии. — Сов. ботаника, 1935, № 4, с. 25-41. — 20. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших

растений. М.: Сов. наука, 1952, 391. с. — 21. Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 161-178. — 22. Серебрякова Т. М., Петухова Л. В. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, вып. 6, с. 51-65. — 23. Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 24. Хржановский В. Г. Курс общей ботаники. Ч. I. М.: Высшая школа, 1982, с. 203-206, 255-257. — 25. Шенников А. П. Луговая растительность СССР. Растительность СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938, т. 1, с. 429-647. — 26. Halle F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arberes tropicaux. — Paris, 1970. — 27. Lukasiewicz A. Morfologiczno-rozwojowe typu bylin. Poznan, Polskiej akademii nauk, 1962, p. 398. — 28. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. — 29. Staudt G. — Gen. J. Bot, 1962. vol. 40, N 6, p. 869-886. — 30. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. I. Jena, 1964.

Статья поступила
13 ноября 2001 г.