

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.
2018. – Т. 27, № 2. – С. 161-182.

УДК 581.43+574.3.913

DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10027

ОЦЕНКА СТРУКТУРНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

© 2018 Е.М. Олейникова

Воронежский государственный аграрный университет
им. императора Петра I, г. Воронеж (Россия)

Поступила 29.12.2017

В обзоре приводится критический анализ классификаций жизненных форм травянистых растений, предложенных российскими учеными с начала XX в. по настоящее время. Рассмотрены различные трактовки понятия «жизненная форма растения» и проанализированы классификации, основанные на сходстве во внешнем облике подземных и надземных частей растений на фоне продолжительности их развития, количества плодоношений, наличия одревесневающих частей и вегетативной подвижности. Жизненная форма растения трактуется автором не только как морфологическая и экологическая категория, что наиболее часто подчеркивают исследователи, но и генетическая, физиологическая, филогенетическая и т.п. Таким образом, жизненная форма есть общебиологическая категория в самом широком смысле слова – а подобный подход открывает новые возможности для работы в области классификации биоморфологического разнообразия растений.

Проведенный анализ структурного разнообразия трав позволил автору составить собственную классификацию жизненных форм для стержнекорневых травянистых растений. Наименьшими таксономическими единицами данной схемы выступают модели структурной организации (МСО) Понятие «МСО» используется как инструмент для инвентаризации разнообразия типов строения подземных органов стержнекорневых трав и рассматриваем в узком значении – как уровень сложности строения, выделенный у растений различных видов.

Всего во флоре конкретного региона (Воронежской области) автором выделено 660 видов (примерно 30% от общего количества) травянистых стержнекорневых поли- и монокарпических растений, которые были распределены среди 11 типов моделей структурной организации их корневой и побеговой систем. Это весьма многочисленная группа степных, луговых, рудеральных и сеgetальных видов, играющих большую роль в формировании растительного покрова.

Ключевые слова: жизненная форма, структурное разнообразие, классификация, стержнекорневые травы, модели структурной организации.

Oleinikova E.M. Evaluation of structural diversity of grass plants. – This review represents a critical analysis of classifications of grass plants life-forms proposed by Russian scientists from the beginning of the twentieth century to the present days. Various representations of the concept “plant life-form” are reviewed. Classifications are analyzed being based on the similarity in habitus of sub-soil and above-ground plant parts in the continuity of their development, quantity of bearing, occurrence of lignifying parts and vegetative versatility. The author represents life form of a plant not only as morphological and ecological category that is typically emphasized by researchers. But it is also considered as genetic, physiological, phylogenetic etc. category. Therefore life form is a term of general biology in the broadest sense of the word. This particular approach offers scope for work in the field of classification of biomorphological variety of plants. The conducted analysis of the structural diversity of grass plants enabled the author to arrange her own classification of life-forms among pivot root grass plants. The smallest taxonomic units of this arrangement are models of structural or-

ganization (MSO). The term “MSO” is used as the instrument of inventorying the variety of types of subsoil organ structure of pivot grass plants. It is considered in the strict sense – as a difficulty level of structure identified among plants of various kinds. The author indicated 660 kinds of pivot root grass polycarpic and monocarpic plants in the flora of the particular region (Voronezh region). They were divided into 11 types of MSO of their root and leader systems. This is a numerous group of steppe, pratal, ruderal, segetal plant species, which play a valuable role in vegetation development. *Key words:* life form, structural diversity, classification, pivot root grass plants, models of structural organization.

Один из фундаментальных выводов, к которому независимо друг от друга приходят разные морфологи, состоит в том, что в развитии органов и их систем обнаруживается некоторое ограниченное число моделей той или иной структуры или процесса, повторяющихся на разных уровнях и в разных неродственных таксонах

Е.И. Серебрякова (1977, с. 112).

С середины XX в. в ботанической науке оформилось новое направление – экологическая морфология (биоморфология) растений, главным объектом изучения которого являются жизненные формы, или биоморфы растений. Само понятие «жизненная форма» было предложено, как известно, датским ботаником Е. Вармингом (Warming, 1884, с. 213), но еще в начале XIX в. немецкий естествоиспытатель А. Гумбольдт (Humboldt, 1806, цит. по: Алеев, 1986; Гумбольдт, 1936) впервые выделяет разнообразные основные формы растений (в нашем понимании – жизненные формы) и доказывает их связь с климатом. Всего было выделено 19 групп основных форм, причем автором было показано также значение физиономичности (внешнего облика) при ландшафтной характеристике растительного покрова. Уже в те времена Гумбольдт четко представлял, что в одну физиономическую группу входят систематически разные растения. Сам Варминг определял жизненную форму растения как форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни. О непосредственном влиянии среды на формирование внешнего облика растения указывал и знаменитый французский ботаник Огюст Пирам Декандоль (DeCandolle, 1874, 1827, цит. по: Микулевский и др., 1973; Стешенко, 1965), которого еще при жизни признавали классиком ботанической науки. Термин «биоморфа» впервые употребил Б.М. Козо-Полянский (1945). Позднее Ф.Н. Правдин, проецируя развитие учения о жизненных формах на зоологические объекты, уточнял (Правдин, 1986, с. 4): «... при характеристике жизненной формы прежде всего необходимо обращать внимание на специфичность

внешнего облика (габитуса) животного или растения в сочетании с его основными биологическими адаптациями ... и особенностями индивидуального развития. Всегда надо иметь в виду, что жизненная форма отражает не только внешние условия, в которых она обитает в настоящее время, но и минувшие условия, в которых происходило ее формирование».

Согласно современным представлениям, жизненную форму растений рассматривают как один из узловых объектов ботаники (Юрцев, 1976; Серебрякова, 1983, 1985; Серебрякова Богомолова, 1984, 1985; Шалыт, 1955; Шафранов и др., 2009), имеющих важное значение для разных ее разделов: морфологии, систематики, экологии, фитоценологии, а также для ботанического ресурсосведения, физиологии и интродукции растений.

Поскольку жизненные формы представляют собой совокупность большого числа признаков: морфологических, биологических и других, определяющих габитус растения (Серебрякова, Полинцева, 1974; Серебрякова, 1980; Борисова, 1991), к настоящему времени создано много различных определений биоморф. Мы не будем подробно останавливаться на авторских трактовках понятия «жизненная форма», так как имеется большое количество обзоров на эту тему (Серебряков, 1955, 1962, 1964; Стешенко, 1956; Зозулин, 1961; Дервиз-Соколова, 1966; Szujko-Lacza, Fekete, 1969; Fekete, Szujko-Lacza, 1970); Серебрякова, 1972, 1980; Голубев, 1977; Алеев, 1986; Борисова, 1991; Шафранова и др., 2009).

Однако следует уточнить, что автор полностью разделяет одну из последних (в хронологическом порядке) трактовок (Курченко, 2006 а, с. 7): «Жизненная форма (биоморфа) в современном понимании – это внешний облик (габитус) растения, наследственно закрепленный в результате эволюционного развития, который определяется структурой его вегетативных и генеративных органов и формируется в результате роста и развития под воздействием эколого-фитоценологических условий среды». Согласно цитате, на наш взгляд, жизненная форма – не только морфологическая и экологическая категория, что наиболее часто подчер-

квивают исследователи, но и генетическая, физиологическая, филогенетическая и т.п., то есть общебиологическая в самом широком смысле слова – а подобный подход открывает новые возможности для работы в этом направлении.

В течение XX в. отечественными ботаниками было предпринято много попыток создания классификаций и систем жизненных форм растений. Вопросы систематизации жизненных форм растений решались разными авторами с различных позиций в зависимости от стоящих перед ними задач. Постепенно (Хохряков, 1979) учение о жизненных формах растений выделяется в совершенно самостоятельную отрасль ботаники со своим специфическим объектом исследования, своими методами и целями. Одной из таких наиболее важных целей является классификация жизненных форм по возможности на филогенетической основе (Культиасов, 1950; Серебряков, 1952, 1954, 1955, 1962; Зозулин, 1959, 1961, 1968; Борисова, 1960, 1961; Голубев, 1960, 1972; Серебряков, Серебрякова, 1967, 1972; Хохряков, 1979).

Поскольку предлагаемая нами ниже классификационная схема стержнекорневых травянистых растений базируется на понятиях и терминах, складывающихся на протяжении как минимум последнего столетия, приведем по возможности краткий ретроспективный обзор существующих в настоящее время систем жизненных форм растений.

Начало развития биолого-морфологического направления в изучении жизненных форм растений в отечественной ботанике положил Г.Н. Высоцкий (1915, цит. по: Зозулин, 1959), разработавший систему экологических групп для растений юго-восточных задонских степей (Ергеня). Основными критериями для выделения отделов и групп жизненных форм были взяты такие особенности биологии растений, как длительность жизни, типы корневых систем, способность к вегетативному размножению и расселению. Его классификация имела следующий вид:

I. Отдел осевых, не обладающих способностью вегетативного размножения:

1) Группа стержнекорневых.

2) Группа кистекорневых.

II. Отдел, переходный к предыдущему:

3) Группа дерновых.

III. Отдел ползучих:

4) Группа корневищных:

А) подгруппа с укореняющимися надземными побегами.

5) Группа корнеотпрысковых.

IV. Отдел луковичных и клубнелуковичных.

По мнению И.В. Борисовой (1961), классификация Высоцкого оказала не меньшее влияние на последующий ход развития учения о жизненных формах, особенно среди русских ботаников, чем система Раункиера. В дальнейшем она была положена в основу работ многих авторов. Так, логическим продолжением принципиальных положений классификации Высоцкого были исследования степных растений Поволжья Л.И. Казакевичем (1922, 1925), в частности, выявление закономерностей распределения жизненных форм в разных экологических условиях. Взяв за основу классификацию травянистых многолетников Высоцкого, Казакевич выделяет в растительном покрове (юго-востока России, Саратовской губернии) 5 групп растений:

1) стержнекорневые – вегетативное размножение отсутствует;

2) дерновые – вегетативное размножение слабо выражено;

3) луковичные и клубнелуковичные – вегетативное размножение слабо выражено;

4) корневищные (включая стелющиеся и укореняющиеся) – с сильно выраженным вегетативным размножением;

5) корнеотпрысковые – вегетативное размножение интенсивное.

Как и Высоцкий, Казакевич отмечает переходные формы в природе; их количество увеличивается под влиянием внешних условий, действующих на общий габитус растения и способность к вегетативному размножению. Однако, как замечает в своем критическом обзоре С.Н. Зиман (1976), обеим классификационным схемам присущ общий недостаток – роль вегетативного размножения преувеличена, а признаки вегетативной надземной сферы не приняты во внимание.

Изучение биологических типов растений послужило основой для создания новых систем жизненных форм растений. Дальнейшей разработкой биолого-морфологического подхода к жизненным формам явилась классификация ризотипов нижнеднепровских псаммофитов Е.М. Лавренко (1935), в которой он выделяет:

А. Однолетники.

1) Стержнекорневые.

2) Кистекорневые.

Б. Двулетники.

1) Стержнекорневые.

2) Кистекорневые.

В. Травянистые и полукустарниковые многолетники.

1). Стержнекорневые:

а) короткостержнекорневые,

б) длинностержнекорневые;

- 2). Кистекорневые;
- 3) Дернинные:
 - а) рыхлодернинные,
 - б) плотнодернинные;
- 4) Луковичные;
- 5) Корневищные:
 - а) короткокорневищные,
 - б) длиннокорневищные,
 - в) надземнокорневищные;
- 6) Корнеотпрысковые.

Г. Древесно-кустарниковые многолетники.

- 1) Вынужденно-корневищные.
- 2) Корнеотпрысковые.

Как отмечают И.Г. и Т.И. Серебряковы (1967), особый интерес среди выделенных Е.М. Лавренко типов представляют вынужденно-корневищные и короткостержнекорневые, экологически лабильные растения, промежуточные между другими типами.

А.В. Прозоровский (1936, 1940) предложил оригинальную систему жизненных форм для растений полупустынь и пустынь Средней Азии, положив в основу классификации форму накопления растением живого вещества. Среди цветковых растений автор выделяет 5 основных типов жизненных форм:

- древесные,
- полудревесные,
- полутравянистые,
- травянистые многолетние,
- эфемерные однолетние растения.

М.В. Сенянинова-Корчагина (1949) с целью поиска признаков для разграничения жизненных форм древесных и травянистых растений предлагает использовать наряду с морфологическими и анатомическими признаками, в частности, степень редукции пробки и степень накопления древесины. На основании анатомического исследования 52 видов растений, относящихся к так называемым «полудревесным формам», автор выделяет следующие жизненные формы:

- деревья,
- кустарники,
- кустарнички,
- полукустарники,
- полукустарнички,

травы, причем последние, наряду с собственно травами включают группу «полутрав» – многолетние (от 3 до десятков лет) виды растений, у которых перидермой покрыты только подземные части стеблей, тогда как надземные остаются только травянистыми. Для устранения стихийности в выборе признаков автор предлагает обратить внимание на генетические взаимоотношения между жизненными форма-

ми и, соответственно, на генетический принцип при выборе признаков.

Очень содержательна и многопланова работа М.С. Шалыта (1955), в которой он использует для классификации жизненных форм признаки как подземных, так и надземных (продолжительность и ритмы вегетации, количество плодоношений, формы роста и др.) побегов. Цветковые растения в этой системе делятся на многолетники и однолетники. Среди первых различаются поликарпики и малочисленная группа монокарпиков. Поликарпики разделяются на кустарники и кустарнички, полукустарники и полукустарнички, полутравы и травы. Интересующая нас группа трав разделяется на длительновегетирующие и коротковегетирующие. Первые затем делятся на осевые (с жизненными формами: стержнекорневые, кистекорневые и клубнекорневые), дернистые (дерновинные с рыхлодерновинными и плотнодерновинными и переходные к ползучим), ползучие (с надземными побегами-плетями, корневищные с короткокорневищными и длиннокорневищными и корнеотпрысковые) и луковичные и клубнелуковичные. Сходные жизненные формы повторяются и во всех остальных группах.

На большом фактическом материале (были изучены структурные особенности 170 видов двудольных многолетних растений, произрастающих на территории Северного Казахстана) составлена классификационная схема жизненных форм травянистых растений степных фитоценозов И.В. Борисовой (1960, 1961). Указывая на многообразие форм и признаков у выбранной группы растений, автор задается вопросом: каким же биолого-морфологическим признакам следует отдать предпочтение, а какие следует считать менее важными? Далее И.В. Борисова замечает, что «... этот вопрос один из наиболее трудных вопросов, стоящих перед каждым, кто занимается изучением и классификацией жизненных форм» (Борисова, 1960, с.21).

Вслед за И.Г. Серебряковым (1955) И.В. Борисова считает, что важными биолого-морфологическими признаками являются тип корневой системы, характер монокарпических побегов и способ их связи, количество одновременно развивающихся побегов, а так же направление роста побегов, определяющее габитус растений.

Что касается остальных особенностей – анатомических, физиологических и других, то они так же проявляются во внешнем облике растения, но отдельно сами по себе не могут быть применены для выделения жизненных форм – «.. в про-

тивном случае система жизненных форм рискует стать искусственной, не отражающей их действительного отношения к природе» (Серебряков, 1954, с. 73). Справедливости ради следует заметить, что большинство существующих ныне систем жизненных форм в той или иной степени несут черты искусственности, как в силу наличия

многообразных переходных форм, так и в силу того, что каждый исследователь, в зависимости от стоящих перед ним целей и задач, выбирает лишь несколько критериев для выделения жизненных форм. Классификационная схема И.В. Борисовой выглядит следующим образом.

Поликарпические травы

I. Вертикальнокорневищные (ортотропнокорневищные)

А. Многоглавые	1. Длинностержнекорневые	а. безрозеточные б. полурозеточные в. розеточные
	2. Короткостержнекорневые	а. безрозеточные б. полурозеточные в. розеточные
	3. Кистекокорневые	а. безрозеточные б. полурозеточные в. розеточные
Б. Одноглавые	4. Длинностержнекорневы	а. полурозеточные
	II. Горизонтальнокорневищные (плагиотропнокорневищные)	
	5. Длиннокорневищные	а. безрозеточные б. полурозеточные
	6. Короткокорневищные	а. безрозеточные б. полурозеточные в. розеточные
	7. Дерновинные	а. безрозеточные

Монокарпические травы

Многолетние растения

8. Длинностержнекорневые
9. Короткостержнекорневые

К несомненным достоинствам данной классификации, на наш взгляд, следует отнести ее лаконичную структуру, информативность и упорядоченность, однако вызывает недоумение разделение растений на группы в зависимости от направления роста корневищ – вертикальнокорневищные (ортотропнокорневищные) и горизонтальнокорневищные (плагиотропнокорневищные) с последующим подразделением первых на длинно- и короткостержнекорневые, тогда как само понятие «корневище» предполагает, что растение имеет подземный побег, часто структурно не совместимый со стержневым корнем. (Более подробно на вопросах терминологического соответствия понятий «корневище» и «каудекс» мы остановимся ниже).

До настоящего времени наиболее актуальными и востребованными остаются работы И.Г. Серебрякова (1952, 1954, 1955, 1962). В результате многолетних исследований автор создал систему жизненных форм покрытосеменных и хвойных растений, являющуюся эволюционно-экологической; в дальнейшем она неоднократно видоизменялась и дорабатывалась (Жмылев

и др., 2005) многими ботаниками в связи с конкретной задачей их исследования.

Для разграничения основных групп жизненных форм И.Г. Серебряков выбрал ведущий структурно-биологический признак – длительность жизненного цикла главной и заменяющих ее скелетных надземных осей растения, ибо этот признак определяет как габитус особи, так и основное направление эволюции жизненных форм. Автор построил основной эволюционный ряд жизненных форм: деревья – кустарники – кустарнички – многолетние травы – однолетние травы и высказал предположение, что в различных систематических группах от разных исходных форм возникали разные травянистые формы. То есть (Серебряков, 1964) параллельные основному эволюционному ряду более специализированные формы – корнеотпрысковые, лиановидные, стелющиеся, суккулентные и другие возникают как параллельные ряды эволюции жизненных форм. Исходя из объектов исследования, нам наиболее интересна часть схемы, касающаяся многолетних и однолетних трав, которую мы воспроизводим подробно.

Отдел В. Наземные травянистые растения.

Тип V. Травянистые поликарпки.

1 класс. Травянистые поликарпки с ассимилирующими побегами несуккулентного типа (многолетние травы «обычного» типа).

1 подкласс. Стержнекорневые травянистые поликарпки.

Группа А. Одноглавые стержнекорневые многолетники.

Группа Б. Многоглавые стержнекорневые многолетники.

Подгруппа а – длинностержнекорневые многоглавые многолетники

Подгруппа б – короткостержнекорневые многоглавые многолетники.

Группа В. Стержнекорневые травянистые многолетники, образующие форму «перекати-поле».

Группа Г. Подушковидные травянистые поликарпки.

Тип VI. Монокарпические травы.

1 класс. Монокарпические травы с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, не нуждающиеся в опоре («обычные» монокарпические травы).

1 подкласс. Многолетние и двулетние монокарпки.

2 подкласс. Однолетние монокарпки.

Группа А. Озимые и яровые.

Группа Б. Эфемеры.

И.Г. Серебряковым было предложено, как принято считать в настоящее время, основополагающее определение жизненной формы растения как «... своеобразие тех или иных групп растений, выраженное в специфике их сезонного и общего развития, в способах ежегодного нарастания и возобновления, во внутренней и внешней структуре их органов («включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы» – *добавлено в более поздних редакциях* (Серебряков, 1962, 1964 – *О.Е.*) и, в конечном итоге, как следствие, во внешнем облике или габитусе растения, исторически возникшем в определенных почвенно-климатических и ценологических условиях и отражающем приспособленность растений к этим условиям» (Серебряков, 1955, с.71).

Иное определение жизненной формы было дано ранее М.В.Культиасовым (1950, с. 258), согласно которому жизненная форма – это «... совокупность растений, сходных по их исторически сложившимся приспособлениям к условиям существования, с помощью которых эти растения утверждаются в жизни и, размножаясь, прогрессируют». Следуя этому определению, Г.М. Зозулин (1959, 1961) приводит свою историко-генетическую систему жизненных

форм, которая основана на различии растений по удержанию площади обитания и по способности особи к восстановлению после уничтожения по какой-либо причине (в том числе и по условиям климата) ее надземной части. Следует подчеркнуть, что система жизненных форм Г.М. Зозулина (1961) имеет 66 позиций (в публикации 1959 г. – 51 позицию) и то, что автор ставит в качестве недостатка в системах других авторов – отсутствие значительной детализации – на наш взгляд, в полной мере присутствует здесь, существенно утяжеляя общую конструкцию. Так, в интересующих нас разделах классификация имеет следующий вид.

Б. Тип – рестативные формы:

I. Подтип – постоянные вечнозеленые.

II. Подтип – постоянные листопадные:

а. Группа – деревенеющие стержне-стволовые.

б. Группа – деревенеющие многоосевые.

в. Группа – полудеревенеющие.

III. Подтип – периодические:

а. Группа – удерживающиеся:

1. Глубокостержнекорневые простые.

2. Глубокостержнекорневые ветвистые.

3. Мелкостержнекорневые простые.

4. Мелкостержнекорневые ветвистые.

5. Мелкостержнекорневые широкопростер-тые.

6. Стержнекорневые с приповерхностным кругом.

7. Пучковатокорневые простые.

8. Пучковатокорневые широкопростертые.

9. Клубненосные и луковичные.

б. Группа – продвигающиеся:

Г. Тип – вагативные формы:

I. Подтип – периодические.

а. Группа – прикрепляющиеся.

1. Озимые.

2. Односезонные.

3. Эфемеры.

б. Группа – плавающие.

Под рестативными автор понимает многолетние виды, возобновляющиеся в случаях уничтожения надземной части порослью от спящих почек или почек возобновления. Вагативные виды – однолетники и двулетники, размножающиеся только семенами и не удерживающие за собой площади. Дальнейший анализ видов, относящийся к каждой из обозначенных групп (Зозулин, 1959), отличается большой тщательностью. Пожалуй, это одна из наиболее подробных работ данного направления.

Важнейшим этапом не только в учении о жизненных формах, но и во всей отечественной экологической биоморфологии стало появление

работ В.Н. Голубева (1957 а, б, 1959, 1969, 1962, 1965, 1968 в, 1972, 1981 а). Сопоставляя данные, полученные в природных сообществах и в условиях питомника, автор показывает возможные изменения жизненной формы растений в их онтогенезе, от проростков до взрослого состояния, а так же выделяет основные биоморфологические структуры подземных органов. Изучение онтогенеза более чем 400 видов растений позволило В.Н. Голубеву разработать сложнейшие вопросы эволюционных отношений разных типов жизненных форм травянистых растений. Так, в части травянистых поликарпических видов система биоморфологических типов растений В.Н. Голубева выглядит следующим образом.

Б. Поликарпические травы

I. Растения стержнекорневого ряда

а). Короткокорневищные

1. Стержнекорневые простые
2. Стержнекорневые многоосевые простые
3. Стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в нижней части
4. Стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в средней части
5. Стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в верхней части
6. Стержнекорневые многоосевые ветвистые

7. Стержнекорневые корнеотпрысковые

б). Длиннокорневищные

1. Стержнекорневые простые
3. Стержнекорневые с максимальным разветвлением стержневых корней в нижней части.
5. Стержнекорневые с максимальным разветвлением стержневых корней в верхней части.
6. Стержнекорневые многоосевые ветвистые.

II. Стержне-кистекарневые растения

а) Пучковатокорневые.

б) Горизонтальнопростертые.

в) Универсальные.

Позднее В.Н. Голубев (1972, 1977, 1981 а) уделил много внимания более четкому выделению признаков жизненных форм и унификации их терминологии. Автор выступал против иерархических принципов построения классификаций, разработав линейную систему таксономии жизненных форм с применением кодирования признаков и матричной их записи (Зиман, 1976). В.Н. Голубев (1973) так же разделил понятие жизненной формы как системы морфофизиологических признаков (один вид – одна жизненная форма) и как конвергирующие эколого-фитоценотические единицы приспособ-

ительного значения. Ссылаясь на основополагающую классификацию Раункиера (Raunkiaer, 1907, 1934, цит. по: Голубев, 1977), он утверждал, что классификация жизненных форм по одному интегральному признаку принципиально универсальна. Дальнейшие исследования ряда авторов позволяют выделять те основные признаки, которые необходимы для характеристики жизненных форм как типов адаптации и дальнейшей их классификации. Так, для оценки водного режима растений уже предложен (Шереметьева, Жаргалсайхан, 1990) интегральный признак, включающий интенсивность транспирации, реальный водный дефицит, содержание воды в листьях и осмотическое давление клеточного сока.

По мере накопления фактического материала о жизненных формах растений отдельных географических и эколого-ландшафтных образований появились классификации, которые можно рассматривать как региональные (Нечаева и др., 1973; Зиман, 1976; Крылов, 1984; Безделев, Безделева, 2006). В частности, в работе С.Н. Зиман (1976) дана иерархическая классификационная схема жизненных форм для степных растений Донбасса. Таксономические единицы данной схемы (автор указывает, что они близки к единицам системы И.Г. Серебрякова) прописаны очень подробно – тип, класс, подкласс, группа, секция. Заключительная структурная единица схемы – форма – носит название вида, который она представляет (форма «чистец трансильванский» форма «качим метельчатый» и т.п.). К каждой форме относится от 1 до 8 видов. Классификация полная и наглядная за счет большого количества рисунков. Однако наши наблюдения показывают, что корневые системы указанных автором видов в условиях наших исследований на территории Воронежской области могут иметь существенные отличия в биоморфологии подземных органов, в том числе и для одного и того же вида. Впрочем, на это обстоятельство указывает и целый ряд авторов (Сенянинова-Корчагина, 1949; Культиасов, 1950; Серебряков, 1952, 1964; Шалыт, 1955; Голубев, 1957 а, б, 1960; Голомедова, 1959; Ниценко, 1969; Мусина, 1976; Чистякова, 1978; Покровская, 1986; Жуклова, 1995; Нухимовский, 1997, 2002; Османова, 1999, 2011; Таршис, 2005; Шафранова, 2009; Калинкина, 2010). Так, В.Н. Голубев пишет (1962, с. 193): «Иные формы отличаются высокой специализацией отдельных деталей строения. ... существование же некоторых форм обусловлено строго определенными условиями внешней среды. При изменении условий или при развитии растений в другой обстановке

изменяется и тип структуры подземных органов». Кроме того, В.Н. Голубев (1962) подчеркивал, что вопрос о структурных типах корневых систем все еще остается дискуссионным, поскольку многочисленными ризолого-экологическими исследованиями установлены факты высокой экологической пластичности корневых систем. Однако следует уточнить (Байтулин, 1987), что основные признаки и свойства корневых систем генетически детерминированы. Более поздние исследования (Жукова, Глотов, 2001; Османова, 2011) рассматривают смену жизненной формы, появление в одной или разных популяциях различных биоморф одного и того же вида как крайние проявления морфологической поливариантности онтогенеза.

Как следствие, в настоящее время существует немало исследований, в которых один и тот же вид может быть отнесен к разным типам жизненных форм. Полагаем, что многие проблемы, возникающие при составлении современных систем жизненных форм растений для той или иной территории, связаны с тем, что невозможно быстро определить, с чем мы имеем дело при знакомстве с уже существующими работами – с проявлением как раз поливариантности развития у конкретного вида, с авторской трактовкой биоморфологических категорий или с ошибками, неизбежными при обработке существенных объемов материала?

Приведем конкретный пример. В работе А.Б. и Т.А. Безделевых (2006) для семенных растений Дальнего Востока указана 471 вариация жизненных форм. В частности, *Cichorium intybus* определен как «одно-двулетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямым побегом» (Бездедев, Безделева, 2006, с.71), тогда как наши исследования биоморфологии и популяционной жизни данного вида на территории Центрально-Черноземного региона однозначно показывают, что особи этого стержнекорневого поликарпического вида с симподиальным типом нарастания побегов могут иметь продолжительность жизни до 10 лет и более (Олейникова, 1997, 1999; Хмелев и др., 2002; 2003).

Даже если предположить, что на Дальнем Востоке жизненная форма цикория модифицируется под влиянием географических и климатических факторов, то, как объяснить, что в монографии А.Я. Григорьевской и Д.С. Залепукина (2013) для той же Воронежской области, в которой проведены и наши исследования, *Cichorium intybus* определен как «многолетний травянистый длинно-

корневищный» (Григорьевская, Залепукин, 2013, с. 146)?

Однако автор данной работы твердо убеждена, что подобные противоречия лишь подогревают интерес исследователей и стимулируют проведение дополнительных наблюдений, что в конечном итоге и будет способствовать установлению истины.

Неоднократно привлекая внимание отечественных ботаников (Марков, 1976 а, б, 1986, 1987, 1989, 1990) к изучению биологии малолетних видов, М.В. Марков (1989, 1990, 1992) предложил оригинальную классификацию монокарпических малолетних и многолетних растений, основанную на выявлении типов роста, посредством которого создается определенная пространственная конструкция растения. В частности, у малолетних монокарпиков им выделены однолетники незимующие и зимующие, соответственно, с различной продолжительностью жизни и типом роста; двулетники, развивающиеся по моно-, ди- и трициклическому варианту, а так же многолетние монокарпики, подразделяющиеся на моно- и поливариантные. Данная классификация служит основой для последующего ранжирования типов архитектурных моделей малолетних растений. В конечном итоге автор сводит (Марков, 1989) все многообразие малолетних растений Татарии к 13 архитектурным моделям.

Интересны, и, на наш взгляд, очень перспективны исследования, по результатам которых приводятся классификации жизненных форм отдельных семейств, подсемейств или родов (; Шулькина, 1977, 1983; Байкова, 1998, 2006; Цуцупа, 2003; Гончарова, 2006; Курченко, 2006 а, б, 2010), поскольку накопленный фактический материал позволяет разрабатывать проблему эволюции жизненных форм цветковых растений не только в общей форме, но и на таксономических группах разного ранга.

Достаточно детально выписана классификация жизненных форм злаков (на примере рода *Agrostis* L.) Е.И. Курченко (2006 а, б, 2010). В качестве диагностических маркеров автором взяты не только признаки вегетативных органов, но и структура соцветий. Полагаем, что данные работы являются удачной попыткой задействовать при классификации особенности генеративных структур, которые так же отражаются на габитусе растения. Е.И. Курченко отмечает, что усиление самостоятельного значения морфологии растений в последнее десятилетие позволяет по-новому оценить значимость признаков жизненных форм и наметить пути их использования при ревизии отдельных родов. Нам представляется, что данные и по-

добные им работы закладывают новые тенденции возникновения прикладных классификаций, будь то классификация отдельного рода или региональные классификации отдельных типов биоморф.

Интересный подход к проблеме классификации в биоморфологии мы находим в работах Е.Л. Нухимовского (1980, 1986, 1997, 2002). Характеризуя методы классификации в познании организации биоморф семенных растений, автор рассматривает основные принципы и подходы, которые исторически сложились за несколько веков зарождения и существования биоморфологии как науки. Обширный фактический материал (изучение онтоморфогенеза свыше 400 видов растений, отнесенных к простым и сложным биоморфам) позволил автору разработать весьма оригинальный понятийный аппарат, позволяющий не только охватить все стадии возникновения и развития биоморф растений, но и, через их призму, проблему сохранения Жизни (заглавная буква автора – *Е.О.*). Во многом упрощая понимание отдельных процессов и явлений, десятки новых терминов все же не позволяют в полной мере упорядочить высказанные автором идеи. Оставляя за автором право терминотворчества, хочется процитировать его же слова (Нухимовский, 2002, с. 813): «Однако есть коренные термины, "выстраданные" развитием всей классической ботаники; они проверены временем ... Конечно же, их можно и даже нужно уточнять, но нельзя совсем отказаться от них, заменяя их чем-то другим, внешне вроде бы современным, но на поверку ничего нового в ботаническую науку не привносящем». В целом считаем, что высказанные автором идеи требуют глубокого осмысления и развития; они дадут пищу для размышлений не одному поколению ботаников вообще и биоморфологов, систематиков и других, более узких специалистов, в частности. Отдельно хочется отметить прекрасные авторские иллюстрации, которые в полной мере выполняют возложенные на них функции и во многом способствуют более полному восприятию предложенных оригинальных концепций.

Поскольку наша работа посвящена изучению травянистых стержнекорневых растений, произрастающих на территории Воронежской области, главной и важнейшей задачей явилась идентификация данных видов и их последующая классификация в зависимости от биоморфологических особенностей. Как большинство научно-практических исследований, связанных с изучением живых организмов в естественных условиях их обитания, данная работа оказалась достаточно длительной и трудоемкой; потребо-

валось проведение маршрутных и стационарных экспедиций на протяжении двух десятков лет по всей территории Воронежской области.

Не всегда жизненную форму стержнекорневого вида удавалось определить с первого раза, поскольку ранее уже отмечалось, что большое количество видов растений при изменении экологических условий может приобретать черты иной биоморфы. Кроме того, ряд видов в процессе онтогенеза проходит последовательные этапы, каждому из которых соответствует своя особая структурная форма (Голубев, 1960; Серебряков, 1964; Нухимовский, 1973; Хохряков, 1978, 1981; Серебрякова, 1980; Жукова, 1995; Шафранова, 2009; Османова, 2011; Османова, Шивцова, 2011). Поскольку подобные смены действительно существуют, вслед за рядом авторов (Юрцев, 1976; Борисова, 1991) мы полагаем, что возможна классификация и типов онтогенеза. Так, нами предложена классификация типов онтогенеза стержнекорневых трав (Олейникова, 2014 а, б), при составлении которой была выявлена поливариантность онтогенетического развития данной биоморфологической группы. Ранее на различные варианты развития особей одного и того же вида уже указывали и другие авторы.

В частности, представляя свою систему биоморфологических типов растений, В.Н. Голубев (1962) особо подчеркивал, что природное разнообразие форм подземных органов растений всегда богаче, чем это определяется любой искусственной системой. Кроме того, в естественных условиях отмечаются Борисова, 1960; Серебряков, 1955) многочисленные взаимные переходы среди травянистых растений, поэтому любая схема единого морфогенетического ряда травянистых жизненных форм будет носить определенные черты условности. Принимая во внимание динамический характер многих экобиоморфологических признаков, В.Н. Голубев (1977) взял на себя смелость предположить, что жизненные формы можно устанавливать путем произвольного задания определенных пределов варьирования комплекса признаков, выявляемых экспериментально. Автор полагал (Голубев, 1977, с. 289), что «... мы подходим к проблеме *моделирования* (курсив автора – *О.Е.*) жизненных форм растений, которая в условиях повышенного спроса в оптимизации естественных и культурных биогеоценозов, повсеместного создания культурфитоценозов займет подобающее место в экосистемных исследованиях». Ему вторит Т.И. Серебрякова (1977, с.113): «Именно моделирование структур и процессов становится в биологии одним из самых плодотворных путей познания и прогнозирования». Мы также разделяем сожаление И.О. Байтулина (1973), что в

силу недостаточности фактических данных о видовой специфичности корней разработка универсальной естественной классификации корневой системы все еще весьма проблематична.

На наш взгляд, оправданность появления подобных 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. Неоднократно подчеркивая общеизвестный факт, что в различных географических областях экология видов существенно меняется, полагаем, что пришло время разработки различных классификаций, шкал и т.п., в которых были бы отражены региональные аспекты развития видов. Именно в этом случае данные сводки могут служить справочным материалом для дальнейших исследований и одновременно характеризовать биоразнообразие конкретной территории.

Общеизвестно, что для жизни растений и слагающихся из них фитоценозов подземная часть имеет не меньшее значение, чем надземная. Корневая система укрепляет растение в почве, является главным органом снабжения их водой и минеральными соединениями, служит для целей вегетативного размножения, а также (Зозулин, 1959) во многом определяет конкурентные отношения данного вида в фитоценозе. Подземные части растений и растительных сообществ играют большую роль в накоплении и распределении органического вещества в почве, в динамике почвенной влаги, в миграции солей в почве, в создании почвенной структуры, в сохранении почвы, особенно ее верхних слоев, от смыва и выдувания. В корнях происходят процессы образования сложных органических веществ из минеральных соединений азота, фосфора и ряд других химических превращений (Брей, 1986; Данилова, 1974; Курсанов, 1954, 1957, 1976; Сабинин, 1949, 1955; Earnshaw, 1981; Körner, 2003; Loveysetall., 2003; Marschner, 1995; Tjoelker, 2005). Изменение или угнетение функциональной активности корней вызывает нарушение физиологического взаимодействия между корневой и побеговыми системами растений, приводящее к окислительному стрессу листьев, снижению биохимической активности ферментов и, как следствие, к подавлению фотосинтеза, дыхания и транспирации у надземных органов (Titarenko, 2000; Йорданова и др., 2003; Цуцупа, 2003). Корни

выделяют в окружающую среду сахар, органические кислоты, соли фосфора, калия и других элементов. Эти вещества, с одной стороны, используются микроорганизмами, с которыми корневые системы вступают в различные физиологические взаимоотношения, а с другой – способствуют растворению и лучшему поглощению растениями минеральных веществ почвы (Якушина, Бахтенко, 2005). Согласно современным представлениям, корневая система не пассивный орган, поглощающий элементы питания и влагу, а весьма активный, играющий большую роль в процессах обмена веществ в растении, орган, осуществляющий синтез ряда органических продуктов, особенно азотсодержащих. Помимо того, подземные части обеспечивают вегетативное размножение и являются местами для запасных питательных веществ, необходимых для нормального развития растений.

Корневая система травянистых многолетних растений часто имеет сложную морфологическую структуру, состоит из весьма разнородных по времени и месту образования корней, различающихся не только по мощности и характеру распространения, но и по физиологической деятельности. Знание подземных частей растений оказывается совершенно необходимым и для разрешения многих вопросов растениеводства, лесоводства, почвоведения, экологии, географии и систематики растений, фитоценологии, геоморфологии, геологии и других смежных наук. Характер распределения растений в фитоценозе, природном и культурном, нередко обусловлен биологическими особенностями растений, в частности их способностью к вегетативному размножению подземными органами. Таким образом, углубленное познание структуры и динамики растительных группировок оказывается невозможным без изучения подземной части последних (Cannon, 1911, 1949; Шалыт, 1950, 1952, 1960; Красильников, 1957, 1983; Carlquist, 1961; Bierhorst, 1971; Титов, 1976; Байтулин, 1979; Kudoke, 1983; Мухитдинов, Курмангалиев, 1984).

Сведения о корневых системах дикорастущих растений имеют большое общебиологическое значение, поскольку их изучение не только расширяет представление об органном и организменном уровнях организации живых систем, но и играет большую роль при исследовании растительных фитоценозов. Н.А. Димо и Б.А. Келлер (1907) одними из первых среди отечественных ученых обратили внимание на сочетание в фитоценозах растений с различной глубиной проникновения корневой системы. Вслед за ними Л.И. Казакевич (1922, 1925) отметил важность исследова-

дования подземных органов, так как именно они являются главными и действительно многолетними частями травянистых растений. Анализируя ярусный характер сложения надземной сферы растительности Стрелецкой степи, В.В. Алехин (1925) высказал предположение о возможном ярусном сложении и ее подземной части. Эта точка зрения со временем находила все больше сторонников. Так, ряд авторов (Ипатов, 1967; Лавренко, 1952, 1959; Миркин, 1970) утверждали, что конкретным, визуальным признаком, по которому можно разграничить фитоценоз и растительную группировку [«несформировавшуюся растительную группировку» (Норин, 1979)], является сомкнутость корневых систем. И даже если (Келлер, 1934; Раменский, 1934; 1938) корни различных особей растений не смыкаются друг с другом, это еще не исключает возможности их взаимного влияния. Обобщая имеющиеся данные, Б.А. Быков (1962, 1970) показал, что надземный и подземный ярусы доминантов растительного сообщества в совокупности образуют слой, который и определяет структуру фитоценоза. Он справедливо акцентировал внимание на необходимость изучения структуры сообществ с охватом подземных органов составляющих их растений, поскольку познать законы формирования растительных сообществ, пути их становления, взаимосвязей со средой обитания, изменений и смен растительных группировок возможно только при глубоком знании подземных частей растений. Ему вторит Ю.В. Титов (1978), подчеркивая, что изучение процессов, протекающих в ризосфере растений, позволяет лучше разобраться во взаимоотношениях растений в сообществах, поскольку почва является не только источником воды и питательных веществ, но и каналом информации между растениями. Возможно, ведущая роль корней во взаимоотношениях растений связана именно с более высокой лабильностью структурно-функциональной организации корневой системы по сравнению с надземными органами (Scott, Martin, 1962; Borchert, 1973, 1975; Титов, 1975, 1976).

Кроме того (Зозулин, 1959), более глубокое изучение корневых систем растений требуется и для разработки основных положений эволюционной морфологии растений, путей выработки жизненных типов и форм, изучения взаимодействия растительных организмов со средой обитания и многих других, практически важных общебиологических вопросов. Более полувека назад П.К. Красильников (1957, с. 249) констатировал: «Уже ни у кого не вызывает сомнения, что любое изучение биологии и экологии дикорастущих растений в естественных условиях должно сопровождаться детальным

изучением их подземных органов, начиная от всходов до предельного возраста, с параллельным изучением развития надземной части. Только после таких исследований возможна разработка наиболее рациональных мер ухода в естественных зарослях и выбор наиболее эффективных агротехнических приемов культур». Сведения о распространении корней в почве, предельных данных по глубине проникновения и ширине простираения, интенсивности и характера ветвления во многом раскрывает особенности экологии и биологии растений и очень важно для экобиоморфной оценки видов. Структурно-функциональные изменения в корневой системе, вызванные различными причинами, в свою очередь обуславливают соответствующие перестройки в надземных побегах растений (Greathouse, 1971; Borchert, 1973, 1975).

Не следует забывать, что вопрос о географической и экологической изменчивости подземных органов растений является лишь частным вопросом общей проблемы морфологической поливариантности (Жукова, Шестакова, 1995; Калинин, 2010). Следовательно, морфологическое описание корневых и побеговых систем растений и их классификация крайне важны для изучения процессов микроэволюции и выяснения характера адаптации растений к условиям экотопа.

Изучение большого количества специальной отечественной литературы позволило выявить довольно ощутимое противоречие, которое сохраняется до настоящего времени. Ряд авторов (Юрцев, 1951; Федоров, 1962; Воронин, 1964; Смирнова, 1966; Михайловская, 1976; Таршиш, 1980, 2003, 2005, 2007; Красильников, 1983; Байтулин, 1987; Tarshis et al. 1996 a, б; Tarshis, 2001; Османова, 2011) 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 можем с полной уверенностью присоединиться к этому мнению, так как подробный анализ и научно-популярной, и специальной ботанической литературы (Флора СССР, 1934-1964; Маевский, 1964, 2006; Брем, 1986; Губанов и др., 2002, 2003, 2004; Новиков, Губанов, 2004), по своему определению содержащей морфологические описания растений и долженствующей, как бы предполагалось, давать полное представление об их внешнем облике, не позволяет выяснить достаточной информации о строении подземных органов растений. То есть до настоящего времени вследствие недооценки и крайне незначительных знаний о структурных особен-

ностях корней и других подземных органов высших растений развитие представлений о строении их тела основывалось главным образом (Таршиш, 2007) на изучении структурных элементов побега. В лучшем случае для отдельных, наиболее известных видов, приводится только общий тип строения корневой системы, но детализации, подобно подробнейшим описаниям надземных частей, ни в одной флористической сводке мы не находим. Кажущееся слегка преувеличенным сетование Л.Г. Таршиш (2007), что среди современных ботаников все еще широко распространено мнение об однообразии внешнего и внутреннего строения подземных органов у особей одного вида мы можем подтвердить личным опытом, поскольку достаточно часто у гербарных образцов, встреченных нами в гербариях различных учреждений, присутствовала лишь надземная часть.

Однако следует отметить, что, начиная с 30-х годов XX в., кроме обобщающих работ с созданием систем жизненных форм, появляются работы с весьма ценными данными по эколого-морфологической характеристике отдельных групп растений, в том числе их корневых систем. В частности, исследовалась биоморфология растений Средней Азии, Казахстана и Памира (Закржевский, Коровин, 1935; Лавренко, 1950; Запрягаева, 1952, 1964; Свешникова, 1952, 1962; Василевская, 1965; Стешенко, 1965, 1969; Аметов, 1973; Байтулин, Аметов, 1973; Нечаева и др., 1973; Желтикова, Фимкин, 1974; Байтулин, 1976, 1979; Исаева, 1984;), Арктики и Субарктики (Дадыкин, 1950; Тихомиров, 1962, 1963; Tikhomirov, 1964; Дервиз-Соколова, 1966), Поволжья и Средней полосы России (Прозоровский, 1940; Горшкова, 1966), Сибири и Забайкалья (Горшкова, 1966; Дохунаев, 1988), Крыма (Голубев, 1968 б, 1969) и других регионов (Семенова-Тян-Шанская, 1948; Шалыт, 1950, 1952; Скрипка, 1953; Зиман, 1976). То есть в настоящее время существуют ризологические работы с подробнейшим описанием типа, структуры и морфологических особенностей корневых систем отдельных видов, но сведения эти практически не используются в сводных изданиях.

Позитивные 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, А.А. Уранова, а затем и большого количества их учеников и последователей существенно расширили и дополнили представления о строении корневой и побеговой систем отдельных видов, родов, эко-

го-ценотических групп растений (Работнов, 1949, 1950; Игнатъева, 1965; Гатцук, 1967; Уранов, 1967, 1973; Былова, 1968, 1974; Воронцова, 1971; Ермакова, 1972; Воронцова, Жукова, 1976; Курченко, 1979, 1991; Егорова, 1982; Лебедев, 1984; Покровская, 1986; Гуреева и др., 1992; Скользнева, 1996; Кирик, 1999; Денисова, 2006; Асташенков, 2008, 2010; Обидов, 1993; Олейникова, 1997, 1999, 2004, 2007; 2010 а, б, 2011; Савиных, 2006; Пичугина, 2007; Олейникова, Ильичева, 2008 а; Олейникова, Горелова, 2011; Османова, 2013; Черемушкина, Асташенков, 2014).

Как справедливо замечает Л.Г. Таршиш (2007, с. 6), «...синтез популяционно-морфологического подхода и онтогенетических исследований оказался плодотворным для познания разнообразия подземных органов дикорастущих видов растений». Одним из ощутимых результатов, на наш взгляд, можно считать появление продолжающихся изданий с данными по биоморфологии, онтогенетическому развитию и экологии видов различных жизненных форм (Онтогенетический атлас..., 1997-2013).

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. И как нельзя более кстати, нам кажется, будет вспомнить здесь прозорливые рекомендации М.С. Шалыта, который написал более полувека назад (1955, с. 47): «Для определения принадлежности растения к той или иной жизненной форме используются в первую очередь признаки, устанавливаемые в результате *внимательных* (курсив наш – Е.О.) наблюдений в полевых условиях». Причем изучение подземных органов отдельных видов растений в полной мере сохраняет совою актуальность и в XXI в. При этом очень важно, чтобы эти исследования велись с учетом, с одной стороны, специфических особенностей различных местообитаний, а с другой – возрастного состояния растений.

Задачей нашего исследования, наряду с критическим обзором систем жизненных форм растений, было выявление и последующий биоморфологический и популяционный анализ стержнекорневых травянистых растений, произрастающих на территории Воронежской области. Материалом для исследований послужили сборы автора за 1993–2012 гг. на территории Воронежской области, а так же гербарные образцы кафедры ботаники и микологии (VOR) и кафедры геоэкологии и мониторинга окружающей среды (VORG) Воронежского государ-

ственного университета и заповедника «Галичья гора» (VU).

Используя для построения системы жизненных форм стержнекорневых травянистых растений Воронежской области основные положения и иерархические единицы, предложенные И.Г.Серебряковым (1952, 1954), И.В. Борисовой (1960, 1961), В.Н. Голубевым (1960, 1962, 1965, 1972), 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 (Голубев, 1957 а, б; Ермакова, 2000 а, б; Пошкурлат, 1974), тогда как другие авторы (Du-Reitz, 1931; Зиман, 1976; Сандина, 1977; Нухимовский, 1997) 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

(Crawford, 1992). 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 стержневой корень и каудекс как переходная структура 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 растения, поскольку их изучение в задачи нашей работы не входило. То есть, говоря языком популяционных терминов, мы рассматриваем особи только моноцентрического и неявиополицентрического (Ценопопуляции растений..., 1976; Смирнова и др., 2002) типов биоморф. Факультативно корнеотпрысковые виды в данную классификацию включены, мы рассматриваем указанное свойство вида как проявление его крайней морфологической поливариантности.

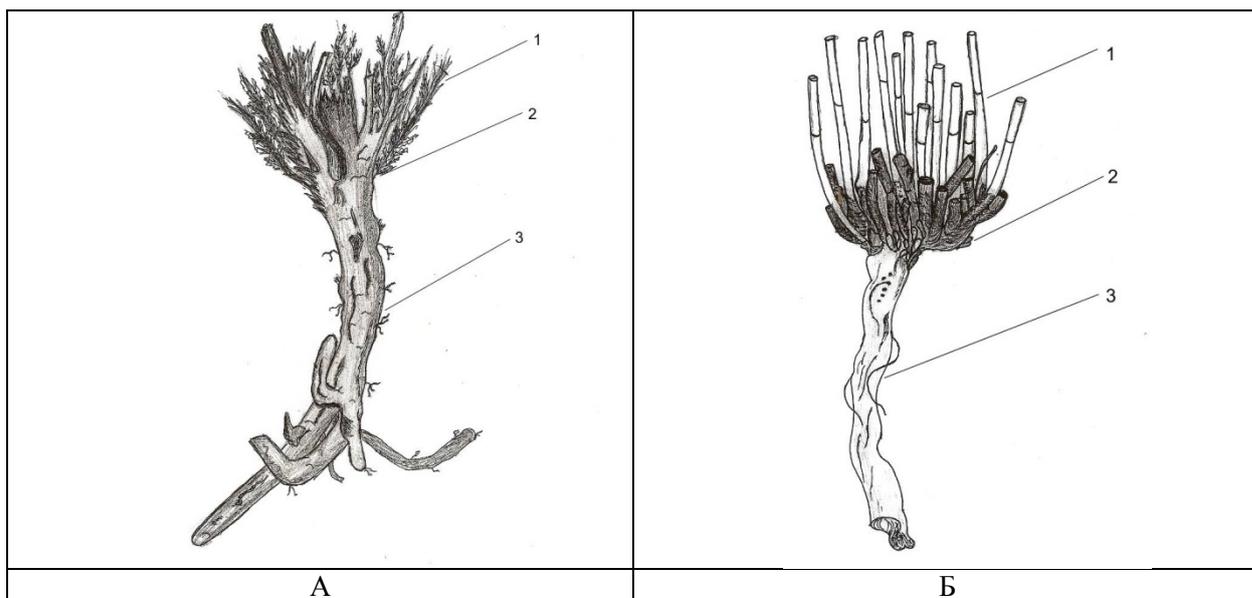


Рис. 1. Корневая и побеговая системы многолетних стержнекорневых растений (А – *Euphorbia stepposa*, Б – *Echinops ruthenicus*): 1 – однолетние надземные побеги, 2 – многолетние основания монокарпических побегов, 3 – стержневой корень

Полагаем, что данная работа представляет определенный интерес и в свете изучения эволюционных связей между отдельными биоморфами травянистых растений, поскольку давно известно (Высоцкий, 1915; Зозулин, 1961, 1968; Серебряков, 1971; Хохряков, 1975), что эволюция трав шла в следующем направлении: стержнекорневые – кистеконовые и дерновинные – рыхлокустовые – длиннокорневищные. В частности, эволюционные связи между стержнекорневыми и кистеконовыми растениями показаны на примере отдельных видов клеверов (Игнатьева, 1965; Донскова, 1968; Качура, 1971), у которых кистеконовая, дерновинная форма является лишь конечной стадией развития стержнекорневой и образуется в результате партикуляции. Более того, в онтогенезе типичных представителей длиннокорневищных растений, например, осоки волосистой и сныти обыкновенной (Смирнова, 1967), существующих в природных условиях в виде клона, в самом начале онтогенеза прослеживается стержнекорневая стадия и стадия первичного куста.

На основании обширного фактического материала нами предлагается классификационная схема, подразделяющая на отдельные группы травянистые стержнекорневые растения Воронежской области (таблица). По своему смысло-

вому и морфобиологическому значению данные группы являются подтипами общей жизненной формы травянистых стержнекорневых растений, поэтому мы так же предлагаем термин «модели структурной организации» (Олейникова, 2010 а) для обозначения основных низших морфологических единиц данной классификационной схемы. Понятие «модель структурной организации» (МСО) 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 региона. То есть мы сознательно идем на некоторое упрощение полученного фактического материала, представляя основные типы травянистых стержнекорневых растений в виде унифицированной системы. Повторимся, что подобное разделение позволило нам в полевых условиях по возможности более быстро и четко выделять интересующие нас виды для дальнейших геоботанических и популяционных исследований.

Таблица

Классификационная схема стержнекорневых травянистых растений

Тип	Класс	Модель структурной организации (МСО)
I. Поликарпические стержнекорневые многолетние травы	1. Длинностержнекорневые	а) безрозеточная - ПДБ
		б) полурозеточная - ПДП
		в) розеточная - ПДР
	2. Короткостержнекорневые	а) безрозеточная - ПКБ
		б) полурозеточная - ПКП
		в) розеточная - ПКР
II. Монокарпические стержнекорневые одно- и малолетние травы	1. Длинностержнекорневые	а) безрозеточная - МДБ
		б) полурозеточная - МДП
		в) розеточная - МДР
	2. Короткостержнекорневые	а) безрозеточная - МКБ
		б) полурозеточная - МКП
		в) розеточная - МКР

Условные сокращения типов МСО: ПДБ – поликарпическая длинностержнекорневая безрозеточная, ПДП – поликарпическая длинностержнекорневая полурозеточная, ПДР – поликарпическая длинностержнекорневая розеточная, ПКБ – поликарпическая короткостержнекорневая безрозеточная, ПКП – поликарпическая короткостержнекорневая полурозеточная, ПКР – поликарпическая короткостержнекорневая розеточная, МДБ – монокарпическая длинностержнекорневая безрозеточная, МДП – монокарпическая длинностержнекорневая полурозеточная, МКБ – монокарпическая короткостержнекорневая безрозеточная, МКП – монокарпическая короткостержнекорневая полурозеточная, МКР – монокарпическая короткостержнекорневая розеточная.

Во флоре Воронежской области нами выявлено 11 МСО стержнекорневых травянистых растений.

1. ПДБ – *Gypsophila paniculata* L., *Phlomis pungens* Willd., *Nepeta pannonica* L., *Euphorbia stepposa* Zoz ex Prokh., *Lotus corniculatus* L., *Astragalus austriacus* L., *Ononis arvensis* L., *Oxytropis pilosa* (L) DC., *Stachys recta* L., *Marrubium praecox* Janka.

2. ПДП – *Pimpinellatragium* Vill., *Salviapratensis* L., *S. tesquicola* Klok. et Pobed., *Echinop- sruthenicus* Bieb., *E. sphaerocephalus* L., *Eryngium- campestre* L., *E. planum* L., *Centaurea ruthenica* Lam., *Silaumsilaus* (L.) Schinz & Thell, *Cichorium intybus* L.

3. ПДР – *Verbascum phoeniceum* L., *Salvia nutans* L., *Plantago urvillei* Opiz, *P. salsa* Pall, *P. cornutii* Gouan, *P. maxima* Juss. ex Jacq., *Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh., *Taraxacum serotinum* (Waldsp. et Kit.) Poir., *T. erythrospermum* Andrz., *T. officinale* Wigg.

4. ПКБ – *Alyssum gymnopodium* P. Smirn., *Polygala comosa* Schkuhr., *P. sibirica* L., *P. podolica* DC., *P. cretacea* Kotov, *Linum nervosum* Waldst. et Kit., *L. perenne* L., *L. austriacum* L., *L. flavum* L., *Linaria cretacea* Fisch.,

5. ПКП – *Vupleurum falcatum* L., *Dracocephalum nutans* L., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., *Matthiola fragrans* Bge., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Potentilla argentea* L.

6. ПКР – *Jurinea ledebourii* Bge., *J. arachnoidea* Bge., *Plantago media* L., *P. lanceolata* L.

7. МДБ – *Melilotus wolgicus* Poir., *M. officinalis* (L.) Pall., *M. albus* (L.) Medik., *M. dentatus* (W. et K.) Pers., *Atriplex sagittata* Borkh., *A. tatarica* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen.

8. МДП – *Reseda lutea* L., *Lapsana communis* L., *Papaver somniferum* L., *Aethusa cynapium* L.,

Onosma tinctoria Bieb., *Oenothera biennis* L., *Isatis tinctoria* L., *Erucastrum armoracioides* (Czen. ex Turcz.) Cruchet, *E. cretaceum* Kotov, *Verbascum thapsus* L., *V. densiflorum* Bertol., *V. lichnitis* L., *Tragopogon dubius* Scop., *T. ruthenicus* Bess. ex Krasch., *T. podolicus* Bess., *Conium maculatum* L.

9. МКБ – *Trifolium arvense* L., *Chrysaspis spadicosa* (L.) Greene, *Dracocephalum thymiflorum* L., *Orthanthella lutea* (L.) Rauscher, *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ., *Kochia laniflora* (S.G. Gmel.) Borb.

10. МКП – *Lycopsis arvensis* L., *L. orientalis* L., *Myosotis ramosissima* Rochel ex Schult, *M. micrantha* Pall., *Caucalis platycarpus* L., *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neilr., *Cerinthe minor* L., *Geranium robertianum* L., *Poterium sanguisorba* L.

11. МКР – немногочисленная группа мелких растений эфемерного типа – *Androsaces septentrionalis* L., *A. elongata* L., *Erophilaverna* (L.) Bess.

В исследуемой флоре не обнаружено МДР МСО – вероятно, это можно объяснить географическим положением и климатическими особенностями нашего региона, которые не способствуют произрастанию монокарпических видов эфемероидного типа с длинным стержневым корнем. Полагаем, что подобную МСО следует искать прежде всего среди пустынной растительности, значительную долю которой составляют многолетние монокарпики, в том числе с розеточными побегами и стержневым корнем, достигающим значительной глубины.

Всего во флоре Воронежской области нами отмечено 660 видов стержнекорневых трав различного эколого-ценотического статуса – это степные, луговые, рудеральные и сеgetальные растения, играющие большую роль в формировании растительного покрова региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 423 с.

Алехин В.В. Растительный покров степей Центрально-Черноземной области. Воронеж: Изд-во Союза об-ва и организаций по изучению ЦЧО, 1925. 102 с.

Аметов А.А. Корневая система растений естественных фитоценозов аридной зоны Алма-Атинской области // Корневая система растений пустынь Казахстана. Алма-Ата: Изд-во КазГУ, 1973. С. 40-116.

Асташенков А.Ю. Структура и стратегия ценопопуляций стержнекорневых каудексовых степных поликарпиков юга Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 16 с.

Асташенков А.Ю. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Vupleurum scorzoniferifolium* Willd. в Забайкалье // Растительный мир Азиатской России. 2010. Т. 1., № 1. С. 66-72.

Байкова Е.В. Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia* (Lamiaceae) // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 9. С. 28-38.

Байкова Е.В. Опыт построения системы жизненных форм рода *Salvia* (Lamiaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 6. С. 856-870.

Байтулин И.О. Корневая система сельскохозяйственных культур. Алма-Ата: Наука, 1976. 243 с.

Байтулин И.О. Корневая система растений аридной зоны Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1979. 184 с.

Байтулин И.О. Строение и работа корневой системы растений (Обзор). Алма-Ата: Наука, 1987. 309 с.

Байтулин И.О., Аметов А.А. Корневая система растений луговосероземных солончаковатых почв межбарханной равнины // Корневая система растений пустынь Казахстана. Алма-Ата: Изд-во КазГУ, 1973. С. 137-143.

- Бездедев А.Б., Безделева Т.А.** Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 295 с.
- Богомолова Т.В.** Сравнительно-морфологический анализ жизненных форм некоторых видов рода *Viola* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.
- Борисова И.В.** Основные жизненные формы двудольных растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 1. С. 19-33.
- Борисова И.В.** Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1961, вып. 13. С. 54-132.
- Борисова И.В.** О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 10. С. 1360-1367.
- Брей С.М.** Азотный обмен в растениях. М.: Агропромиздат, 1986. 199 с.
- Брем А.** Жизнь растений. Новейшая ботаническая энциклопедия. М.: Эксмо, 2004. 976 с.
- Быков Б.А.** Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата: Изд-во АН Каз.ССР, 1962. Т. 2. 436 с.
- Быков Б.А.** Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 225 с.
- Былова А.М.** Онтогенез и возрастные группы васьилка шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 103-124.
- Былова А.М.** Большой жизненный цикл свербиги восточной // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Наука, 1974. С. 152-167.
- Васильевская В.К.** Структурные приспособления растений пустынь Средней Азии // Проблемы современной ботаники. Т. II. 1965. С. 5-17.
- Воронин Н.С.** Эволюция первичных структур в корнях растений // Ученые записки Калужского гос. пед. ин-та. 1964. Вып. 13. С. 3-179.
- Воронцова Л.И.** Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в южной полупустыни Западного Прикаспия: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 22 с.
- Воронцова Л.И., Жукова Л.А.** Биоморфологические особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнoderновинных злаков // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 107-129.
- Высоцкий Г.Н.** Ергеня. Культурно-фитоценологический очерк // Тр. Бюро по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1915. Т. 8, № 10-11. 331 с.
- Гатцук Л.Е.** Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при постоянном уровне песчаного субстрата // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 9-34.
- Голомедова Т.И.** Строение подземных органов некоторых полупустынных растений // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 3. С. 394-400.
- Голубев В.Н.** Материалы к эколого-морфологической и экологической характеристике жизненных форм травянистых растений // Бот. журн. 1957 а. Т. 42, № 7. С. 1055-1072.
- Голубев В.Н.** О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесно-луговой зоны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957 б. Т. 62, вып. 6. С. 35-57.
- Голубев В.Н.** О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесно-луговой зоны в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 12. С. 1704-1716.
- Голубев В.Н.** К вопросу о классификации жизненных форм // Тр. Центр.-Черноз. гос. заповедника им. В.В. Алехина. Вып. VI. Курск, 1960. С. 117-156.
- Голубев В. Н.** Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Тр. Центр.-Черноз. гос. заповедника им. В.В. Алехина. Вып. VII. Воронеж, 1962. 511 с.
- Голубев В.Н.** Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с.
- Голубев В.Н.** Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии // Бот. журн. 1968 а. Т. 53, № 8. С. 1085-1092.
- Голубев В.Н.** О морфогенезе моноподиальных полукустарничков Крымской Яйлы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968 б. Т. 73, вып. 4. С. 63-71.
- Голубев В.Н.** О морфогенезе симподиальных полукустарничков Крымской Яйлы // Укр. бот. журн. 1969. № 2. С. 37-43.
- Голубев В.Н.** Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 6. С. 72-80.
- Голубев В.Н.** К определению понятий жизненных форм полукустарничков, полукустарников, кустарничков и кустарников // Бюл. Никитск. Бот. сада. 1973. Вып. I. С. 9-12.
- Голубев В.Н.** Об аналитико-синтетическом моделировании жизненных форм антофитов // Успехи совр. биол. 1977. Т. 84, вып. 2 (5). С. 281-293.
- Голубев В.Н.** Проблемы эволюции жизненных форм и филогения растений // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наук. думка, 1981 а. С. 3-29.
- Гончарова С.Б.** Подсемейство Sedoideae (Crassulaceae) флоры Сибири и Российского Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2006. 36 с.
- Горшкова А.А.** Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 296 с.
- Григорьевская А.Я., Зелепукин Д.С.** Флора дубрав городского округа город Воронеж: биогеографический, экологический, природоохранный аспекты. Воронеж: Изд-во им. Е.А. Болховитинова, 2013. 260 с.
- Губанов, И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н.** Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т.1. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. 526 с.
- Губанов, И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н.** Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. 666 с.

- Губанов, И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н.** Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 520 с.
- Гумбольдт А.** География растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 228 с.
- Гуреева И.И., Тимошок Е.Е., Наумова Е.Г.** Онтогенез *Origanum vulgare* L. и структура ее ценопопуляций в Кузнецком Алатау (Кемеровская область) // Растительные ресурсы. 1992. Т. 28, № 3. С. 14-27.
- Дадыкин В.П.** К познанию корневых систем растительности, развивающейся на холодных почвах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55, вып. 3. С. 58-69.
- Данилова М.Ф.** Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 206 с.
- Денисова Г.Р.** Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracosephalum* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 16 с.
- Дервиз-Соколова Т.Г.** Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S.phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 2. С. 28-38.
- Дервиз-Соколова Т.Г.** Об определении жизненной формы растений // Биол. науки. 1981, № 12. С. 62-68.
- Димо Н.А., Келлер Б.А.** В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Ч. II. Очерки и заметки по флоре юга Царицынского уезда. Саратов, 1907. 200 с.
- Донскова А.А.** Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* M.B.) в условиях высокогорий Кавказа. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 4. С. 47-62.
- Дохунаев В.Н.** Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1988. 174 с.
- Егорова В.Н.** Структура и динамика ценопопуляций *Bromus inermis* L. (Poaceae) в пойменных ценозах реки Оки // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 1. С. 71-80.
- Ермакова И.М.** Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 15 с.
- Ермакова И.М.** Онтогенез тмина обыкновенного (*Camum carvi* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000 а. Т. 2. С. 95-103.
- Ермакова И.М.** Онтогенез борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000 б. Т. 2. С. 130-133.
- Желтикова Т.А., Фимкин В.П.** Особенности строения корневых систем древесных пород на галечниках конусов выноса // Растительность Таджикистана и ее освоение. Душанбе: Дониш, 1974. С. 181-192.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.** Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 254 с.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 223 с.
- Жукова Л.А., Шестакова Э.В.** Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. в искусственных посадках // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 3. С. 95-101.
- Жукова Л.А., Глотов Н.В.** Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 6. С. 455-461.
- Закржевский Б.С., Коровин Е.П.** Экологические особенности главнейших растений Бет-пак-Дала // Тр. Среднеазиатского госун-та. Ташкент, 1935. Сер. VIII б, вып. 23. С. 3-74.
- Запрягаева В.И.** Корневые системы некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57, вып. 3. С. 32-48.
- Запрягаева В.И.** Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.; Л.: Наука, 1964. 695 с.
- Зиман С.Н.** Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. Киев: Наук. думка, 1976. 190 с.
- Зозулин Г.М.** Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центр.-Черноземного гос. заповедника им. В.В. Алехина. Вып. V. Курск, 1959. С. 3-314.
- Зозулин Г.М.** Система жизненных форм высших растений // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 1. С. 3-20.
- Зозулин Г.М.** Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 2. С. 3-20.
- Зозулин Г.М.** Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Тр. МОИП. 1976. Т. 42. С. 45-54.
- Игнатъева И.П.** О жизненном цикле стержнекорневых и корневищнокорневых травянистых поликарпиков // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 7. С. 903-916.
- Ипатов В.С.** Некоторые аспекты общественной жизни растений // Вестн. ЛГУ. 1967. № 15. Сер. биол. Вып. 3. С. 97-106.
- Исаева Б.К.** Корневая система многолетних травянистых интродуцентов в предгории Заилинского Алатау // Экоморфоз корневых систем растений в природных сообществах и в культуре. Алма-Ата: Наука, 1984. С. 69-90.
- Йорданова Р.И., Алексеева В.С., Попова Л.П.** Влияния затопления корневой системы на фотосинтез и содержание антиоксидантов в растениях ячменя // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 2. С. 183-187.
- Казакевич Л.И.** Материалы к биологии растений Юго-Востока России. I. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников // Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытной станции. 1922. Т. 3, вып. 3, 4. С. 99-117.
- Казакевич Л.И.** Экология корневых систем // Краткий отчет о работе отдела прикладной ботаники за 1924 г. Саратовской областной с.-х. опытной станции. Саратов, 1925. С. 3-12.
- Калинкина В.А.** Жизненные формы *Trifolium pacificum* Vobr. // Бюл. БСИ ДВО РАН. Электронное издание. 2010. Вып. 6. С. 14-17.

- Качура Н.Н.** Побегообразование клевера красного на Камчатке // Биологические ресурсы суши севера дальнего востока. Владивосток, 1971. С. 109-122.
- Келлер Б.А.** Выступление на дискуссии по докладу В.Н. Сукачева «Что такое фитоценоз?» // Советская ботаника. 1934. № 5. С. 30-31.
- Кирик А.И.** Структура и динамика ценопопуляций видов семейства Crassulaceae DC. бассейна Среднего Дона: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1999. 23 с.
- Козо-Полянский Б.М.** Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1945. Т. 13, № 1. С. 46-50.
- Красильников П.К.** К методике полевого изучения корневой системы кустарников // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 2. С. 249-254.
- Красильников П.К.** Методика полевого изучения подземных частей растений. Л.: Наука, 1983. 208 с.
- Крылов А.Г.** Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 181 с.
- Кульгасов М.В.** Проблема становления жизненных форм у растений // Проблемы ботаники. Вып. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 250-263.
- Курсанов А.Л.** Круговорот органических веществ в растении и деятельность корневой системы // Вопросы ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1954. С. 129-153.
- Курсанов А.Л.** Корневая система как орган обмена веществ // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1957. № 6. С. 689-705.
- Курсанов А.Л.** Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Курченко Е.И.** Онтогенез и разногодичные особенности ценопопуляций полевицы собачей (*Agrostis canina*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 4. С. 44-54.
- Курченко Е.И.** Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций полевицы северной (*Agrostis borealis* Hartm.) в условиях плотного задернения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 5. С. 53-58.
- Курченко Е.И.** К вопросу о классификации жизненных форм злаков. I. Классификация жизненных форм злаков по признакам вегетативных органов в связи с систематикой (на примере рода *Agrostis* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006 а. Т. 111, вып. 1. С. 57-62.
- Курченко Е.И.** К вопросу о классификации жизненных форм злаков. II. Физиономическая классификация жизненных форм, включающая структуру вегетативной сферы и соцветий *Agrostis* L. (Poaceae) в связи с систематикой // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006 б. Т. 111, вып. 4. С. 32-40.
- Курченко Е.И.** Род Полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. М.: Прометей; GEOS, 2010. 516 с.
- Лавренко Е.М.** Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов Нижнеднепровских песков // Проблемы растениеводческого освоения пустынь. Вып. 3. Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1935. С. 75-94.
- Лавренко Е.М.** Наблюдение над предзимним состоянием и корневой системой некоторых растений южной Киргизии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55, вып. 4. С. 51-62.
- Лавренко Е.М.** Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1952. Вып. 8. С. 40-70.
- Лавренко Е.М.** Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1959. С. 13-75.
- Лебедев В.П.** Онтогенез и структура ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых сорных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 15 с.
- Маевский П.Ф.** Флора средней полосы Европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 882 с.
- Маевский П.Ф.** Флора средней полосы Европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
- Марков М.В.** О направлении, развиваемом Джоном Л. Харпером в популяционной экологии растений // Бот. журн. 1976 а. Т. 61, №7. С. 999-1004.
- Марков М.В.** Проявление пластичности и состав популяций пастушьей сумки в посевах разных полевых культур // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976б. Т. 81, вып. 4. С. 118-123.
- Марков М.В.** Популяционная биология растений. Казань: КазГУ, 1986. 110 с.
- Марков М.В.** Популяционная биология короткоживущих монокарпических растений // Биол. науки. 1987. № 8. С. 39-46.
- Марков М.В.** Алгоритм популяционно-ботанического анализа малолетних растений: архитектурная модель – жизненная форма – эколого-ценотическая стратегия // Биол. науки. 1989. № 11. С. 90-104.
- Марков М.В.** Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: КазГУ, 1990. 186 с.
- Марков М.В.** Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 35 с.
- Микулинский С.Р., Маркова Л.А., Старостин Б.А.** Альфонс Декандоль. М.: Наука, 1973. 296 с.
- Миркин Б.М.** Узловые вопросы курса общей геоботаники. Уфа: БашГУ, 1970. 88 с.
- Михайловская И.С.** Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* Rchb. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 95-111.
- Мусина Л.С.** Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123-132.
- Мухитдинов Н.М., Курмангалиев М.** Подземная часть растений естественных фитоценозов субальпийского пояса Заилинского Алатау // Экоморфоз корневых систем растений в природных сообществах и в культуре. Алма-Ата: Наука, 1984. С. 106-117.
- Нечаева Н.Т., Василевская В.К., Антонова К.Г.** Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. 244 с.

- Ниценко А.А.** Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002-1014.
- Новиков В.С., Губанов И.А.** Дикорастущие растения. Популярный атлас-определитель. М.: Дрофа, 2004. 416 с.
- Норин Б.Н.** Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с.
- Нухимовский Е.Л.** О понятии «жизненная форма» // Интродукция новых лекарственных растений. М.: ВИЛР, 1973. Вып. 5. С. 222-232.
- Нухимовский Е.Л.** Проблема классификации в биоморфологии семенных растений // Успехи совр. биол. 1980 Т. 90, вып. 2 (5). С. 286-307.
- Нухимовский Е.Л.** Особенности фенетической организации биоморф семенных растений // Успехи совр. биол. 1986 Т. 102, вып. 2 (5). С. 289-306.
- Нухимовский Е.Л.** Статус биоморфологии и первый принцип фенетической организации биоморф семенных растений // Успехи совр. биол. 1987 Т. 104, вып. 2 (5). С. 231-250.
- Нухимовский Е.Л.** Основы биоморфологии растений: Теория организации биоморф. Т. 1. М.: Недра, 1997. 630 с.
- Нухимовский Е.Л.** Основы биоморфологии растений: Габитус и формы роста в организации биоморф. Т. 2. М.: Оверлей, 2002. 859 с.
- Обидов А.О.** Онтогенез и семенная продуктивность изеня *Kochia prostrata* (L.) Schrad. (Сенородиасеае) // Жизненные формы: онтогенез и структура. М.: Наука, 1993. С. 78-83.
- Олейникова Е.М.** Онтогенез и возрастные группы цикория обыкновенного // Экология и интродукция растений Центрального Черноземья. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1997. С. 124-129.
- Олейникова Е.М.** Структура и динамика ценопопуляций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи: дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1999. 211 с.
- Олейникова Е.М.** Популяционная биология *Cichorium intybus* L. (Астерасеае) бассейна Среднего Дона // Экология. 2004. № 6. С. 423-429.
- Олейникова Е.М.** Онтоморфогенез и возрастные группы *Eryngium campestre* L. бассейна Среднего Дона // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Материалы междунар. конф. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 327-330.
- Олейникова Е.М.** Классификация моделей структурной организации травянистых стержнекорневых растений Воронежской области // Вестн. ВГУ. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2010 а. № 1. С. 99-106.
- Олейникова Е.М.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Eryngium campestre* L. (Астерасеае) бассейна Среднего Дона (Воронежская область) // Растительные ресурсы. 2010 б. Т. 46, вып. 3. С. 33-43.
- Олейникова Е.М.** Эндемичный кальцефит *Pimpinella tragium* (Ариасеае) на мелах Среднего Дона // Вестн. ВГУ. Сер.: География. Геоэкология. № 1. 2011 г. С. 179-183.
- Олейникова Е.М.** Онтомофогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Воронеж: ВГАУ, 2014 а. 366 с.
- Олейникова Е.М.** Стержнекорневые травы юго-востока Средней России: дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2014 б. 452 с.
- Олейникова Е.М., Ильичёва О.В.** Онтогенез и структура ценопопуляций *Cyclachaena xanthifolia* (Астерасеае) в окрестностях города Воронежа // Растительные ресурсы. 2008 а. Т. 44, вып. 3. С. 66-74.
- Олейникова Е.М., Горелова Е.И.** Онтогенез кочима метельчатого (*Gypsophila paniculata* L.) // Онтогенетический атлас растений. Т. 6. Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. С.90-93.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений: в 6-ти томах / Отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола: МарГУ. Т. I. 1997. 239 с. Т. II. 2000. 267 с. Т. III. 2002. 280 с. Т. IV. 2004. 239 с. Т. V. 2007. 271 с. Т. VI. 2011. 336 с. Т. VII. 2013. 364 с.
- Османова Г.О.** Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. // VI Междунар. конференция по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М.: МПГУ, 1999. С. 165-168.
- Османова Г.О.** Способы самоподдержания ценопопуляций подорожника ланцетовидного (*Plantago lanceolata* L. // Вестн. Марийского гос. ун-та. 2011. № 6. С. 161-163.
- Османова Г.О., Шивцова И.В.** Особенности формирования биоморф у некоторых травянистых многолетников // Изв. Самар. ИЦ РАН. 2011. Т. 13, № 1-1. С. 86-90, 144.
- Пичугина Е.В.** Биоморфология и структура популяций наголоватки васильковой (*Jurinea cyanoides* (L.) Reichb.) и гвоздики песчаной (*Dianthus arenarius* L.) на северо-востоке Европейской России в связи с их охраной: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 20 с.
- Покровская Т.М.** Онтоморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов // Проблемы экологической морфологии растений (Тр. МОИП, Т. 42). М.: Наука, 1976. С. 156-166.
- Покровская Т.М.** Жизненные формы люпинового клевера *Trifolium lupinaster* L. в условиях Ильменского хребта Южного Урала и Зауралья // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 29-39.
- 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.
- Правдин Ф.Н.** Учение о жизненных формах как общепроизводственная проблема // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 3-8.
- Прозоровский А.В.** О биологических типах растений пустыни // Бот. журн. 1936. Т. 21, № 5. С. 559-563.
- Прозоровский Н.А.** Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений // Тр. Центр.-Черноземного гос. заповедника им. В.В. Алехина. Вып. I. М., 1940. С. 273-301.
- Работнов Т.А.** Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых

- растений и состава их популяций // Науч.-метод. записки Гл. упр. по заповедникам РСФСР. 1949. Вып. 12. С. 41-48.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- Раменский Л.Г.** О геоботанике. (Замечания на тезисы В.Н. Сукачева) // Советская ботаника. 1934. № 5. С. 42-43.
- Раменский Л.Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Сабинин Д.А.** О значении корневой системы в жизнедеятельности растений // IX Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 48 с.
- Сабинин Д.А.** Физиологические основы питания растения. М.: Наука, 1955. 512 с.
- Савиных Н.П.** Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.
- Сандина И.Б.** Особенности строения и формирование подземных органов у видов *Scopolia* Jacq. (Solanales) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 3. С. 371-381.
- Свешникова В.М.** Корневые системы растений Памира // Тр. Бот. ин-та. Вып. 4. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. 1952. 121 с.
- Свешникова В.М.** Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира // Тр. Бот. ин-та. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР. Вып. 19. 1962. 247 с.
- Семенова-Тян-Шанская А.М.** Корневые системы субальпийских лугов Юго-Осетии // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1948. Вып. 5. С. 89-119.
- Сенянинова-Корчагина М.В.** К вопросу о классификации жизненных форм // Ученые записки ЛГУ. Сер. геогр. наук. 1949. Т. 104, вып. 5. С. 54-151.
- Серебряков И.Г.** Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 391 с.
- 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.
- Серебряков И.Г.** Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП, отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 3. С. 71-91.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г.** Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146-205.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.** Экологическая морфология высших растений в СССР // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 10. С. 1449-1471.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.** Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 417-445.
- Серебрякова Т.И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.
- Серебрякова Т. И.** Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: Изд-во ВИНТИ, 1972. С. 84-169.
- Серебрякова Т.И.** Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112-128.
- Серебрякова Т.И.** Ещё раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75-86.
- Серебрякова Т. И.** О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 579-593.
- Серебрякова Т.И.** Деякі актуальні проблеми екологічної морфології рослин // Український ботанічний журнал. 1985. Т. 42, № 6. С. 729-742.
- Серебрякова Т.И., Полинцева Н.А.** Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 78-97.
- Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В.** Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L. (Violaceae) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 729-742.
- Скользнев Л.Н.** Структура и динамика ценопопуляций *Potentilla pimpinelloides* L. в Среднерусской лесостепи: дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1996. 183 с.
- Скрипка П.А.** Корневая система травянистой и древесной растительности Нижнеднепровских песков // Земледелие. 1953. № 7. С. 54-58.
- Смирнова О.В.** Ритм роста корневых систем некоторых травянистых растений дубрав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 2. С. 54-63.
- Смирнова О.В.** Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 100-113.
- 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, № 1. С. 5-15.
- Стешенко А.П.** Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира // Тр. Бот. ин-та. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. Вып. 5. 1956. 162 с.
- Стешенко А.П.** Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира // Проблемы ботаники. Вып. VII. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1965. С. 42-60.
- Стешенко А.П.** Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире // Проблемы ботаники. Вып. XI. Л.: Наука, 1969. С. 284-300.
- Таршис Г.И.** Подземные органы травянистых многолетников, их структура и изменчивость: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1980. 50 с.
- Таршис Л.Г.** Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 196 с.
- Таршис Л.Г.** Морфолого-анатомические особенности подземных органов некоторых видов цветковых растений в связи с их адаптацией к экологическим условиям // Экология. 2005. № 2. С. 97-105.

- Таршис Л.Г.** Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 222 с.
- Титов Ю.В.** Исследование эффекта группы. 1. Сезонная динамика скорости прорастания семян и роста первичного корешка *Vicia sativa* L. при одиночном и групповом прорастании // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 9. С. 1351-1360.
- Титов Ю.В.** Изучение взаимоотношений растений в элементарных группах // Проблемы аллелопатии. Киев: Наук. думка, 1976. С. 96-98.
- Титов Ю.В.** Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 151 с.
- Тихомиров Б.А.** Некоторые проблемы и аспекты в изучении жизненных форм растений Арктики // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. VI. С. 182-197.
- Тихомиров Б.А.** Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 153 с.
- Уранов А.А.** Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3-9.
- Уранов А.А.** Большой жизненный цикл и возрастные спектры ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V делегатского съезда Всесоюз. бот. об-ва. Киев, 1973. С. 5-7.
- Федоров А.А., М.Э. Кирпичников, З.Т. Аргюшенко.** Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 352 с.
- Флора СССР** / под ред. Б.К. Шишкина. Т. 1-30. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934-1964.
- Хмелев К.Ф., Никулин А.В., Олейникова Е.М.** Онтогенез *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи // Раст. ресурсы. 2002. Вып. 4. С. 42-48.
- Хмелев К.Ф., Никулин А.В., Олейникова Е.М.** Сезонная и погодичная динамика численности и возрастного состава ценопопуляций *Cichorium intybus* L. в Русской лесостепи // Раст. ресурсы. 2003. Вып. 1. С. 3-11.
- Хохряков А.П.** Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука (Сибир. отд.), 1975. 202 с.
- Хохряков А.П.** Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1978. Т. XXXIX, № 3. С. 357-372.
- Хохряков А.П.** Принципы классификации жизненных форм растений // Изв. АН СССР, сер. биол. 1979. № 4. С. 586-598.
- Хохряков А.П.** Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Цуцупа Т.А.** Биолого-морфологический анализ некоторых представителей трибы *Loteae* семейства Leguminosae: дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 350 с.
- Черемушкина В.А., Астащенко А.Ю.** Морфологическая адаптация видов рода *Panzerina* Sojak (Lamiaceae) к различным условиям обитания // Сибирский экологич. журн. 2014. Т. 21, № 5. С. 689-695.
- Чистякова А.А.** О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 2. С. 129-138.
- Шалыт 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 // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 205-442.
- Шалыт М.С.** Подземная часть некоторых луговых, степных и полупустынных растений и фитоценозов. Ч. 2. Травянистые, полукустарничковые и кустарничковые растения и фитоценозы пустынной зоны // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1952. Вып. 8. С. 71-139.
- Шалыт М.С.** Система жизненных форм степных растений // Уч. записки Тадж. гос. ун-та. Т. 6. Тр. ф-та естественных наук. 1955. Вып. 1. С. 47-55.
- Шалыт М.С.** Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 369-489.
- Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И.** Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М.: МПГУ, 2009. 86 с.
- Шереметьев С.Н., Жаргалсайхан Л.** Экология водного режима степных растений Монголии. Л.: Наука, 1990. 110 с.
- Шулькина Т.В.** Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 8. С. 1102-1114.
- Шулькина Т.В.** Биоморфологический анализ семейства Campanulaceae Juss.s.str: дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1983. 413 с.
- Юрцев Б.А.** Некоторые данные о корневых системах травянистых многолетников подмосковных широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 4. С. 80-85.
- Юрцев Б.А.** Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений (Тр. МОИП, Т.42). М.: Наука, 1976. С. 9-43.
- Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю.** Физиология растений. М.: Гум. изд. центр Владос, 2005. 463 с.
- Bierhorst D. W.** Morphology of vascular plants. New York: The Macmillan Company, 1971. 560 p.
- Borchert R.** Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions // Physiol. plantarum. 1973. V. 29, № 4. P. 171-180.
- Borchert R.** Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak // Physiol. plantarum. 1975. V. 35, № 2. P. 152-157.
- Cannon W.A.** The root habits of desert plants. Carnegie Inst. Wash. Publ. 1911, № 131. 96 p.
- Cannon W.A.** A tentative classification of root systems. Ecology. 1949. V. 30, № 4. P. 542-548.
- Carlquist Sh.** Comparative plant anatomy. – New York: Holt, Rinehart and Winston, 1961. Chapter 7 «Root». P. 94-101.
- Crawford R.M.** Oxygen Availability as an Ecological Limit to Plant Distribution // Adv. Ecol. Res. 1992. V. 23. P. 93-185.
- De Candolle A.P.** Organographie vegetale. V. 1, 2. Paris, 1827.

- De Candolle A.P.** Constitution de groupes, physiologiques. Bibliotheca universelle, 1874.
- Du-Reitz G.E.** Live forms of terrestrial flowering plants. I. Acta Phytogeogr. Suecica. III Uppsala: Almqvist and Wiksell. 1931. P. 1-95.
- Earnshaw M.J.** Arrhenius plots of root respiration in some Arctic plants // Arctic and Alpine Research. 1981. V. 13, № 4. P. 425-430.
- Fekete G., Szujko-Lacza J.** A survey of the plant life-form systems and the respective research approaches // Ann. Histor.-Natur. Musei Nat. Hungarici. T. 62. Pars Botanica. 1970. P. II. P. 116-127.
- Greathouse D.C., Laetsh W.M., Phinney B.O.** The scott-growth rhythm of a tropical tree *Theobroma cacao* // Amer. J. Bot. 1971. V. 58. P. 281-286.
- Humboldt A.** Ideen zur einer Physionomik der Gewächse. Tübingen, 1806. 28 S.
- Körner C.** Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems // Alpine Plant Life. Berlin: Heidelberg, 2003. P. 424-430.
- Kudoke J.** Untersuchungen zu wurzelverhältnissen einiger Askerunkraut gemeinschaften des Rostocker Rumes. II Mitt // Wiss Z. Wilhelm – Riesek – Univ. Rostock. Naturwiss. R. 1983. H. 32, № 5. S. 68-78.
- Loveys B.R., Atkinson I.J., Sherlock D.J.** Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species // Global Change Biology. 2003. № 9. P. 895-910.
- Marschner H.** Mineral nutrition of higher plants. London etc.: Academic Press, 1995. 889 p.
- Raunkiaer C.** Planterigetets Livsformer og deres Betydning for Geographien. Koebenhavn, 1907. 132 p.
- Raunkiaer C.** The live forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
- Scott B.J.H., Martin D.W.** Bioelectric fields of bean roots and their relation to salt accumulation // Austral. J. Biol. Sci. 1962. V. 5, № 1. P. 83-100.
- Szujko-Lacza J., Fekete G.** Survey of the plant life-form systems and the respective research approaches // Ann. Histor.-Natur. Musei Nation. Hungarici. T. 61. Pars Botanica. 1969. I. P. 129-139.
- Tarshis L.G., Tarshis G.I., Komarova T.A., Goncharova E.A.** Principles of an analysis of age changes in the roots of drug plants under cultivation's conditions // Root Demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands, and forest ecosystems: Abstracts Fifth Symposium International society of root research. South Carolina, USA, 1996 a. P. 123.
- Tarshis L.G., Tarshis G.I.** The inventory of structural diversity of the root systems of wild herbs and dwarf shrubs of the Urals // Root Demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands, and forest ecosystems: Abstracts Fifth Symposium International society of root re-seach. South Carolina, USA. 1996 b. P. 40.
- Tarshis L.G.** Ecological tolerance of roots of higher plants // Plant under environmental stress. (International Symposium Moscow K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology). M., 2001. P. 291-292.
- Tikhomirov B.A.** Principal stages of vegetation development in Northern USSR as related to climatic fluctuations and the activity of plant // Canad. Geographer. 1963. V. 7, № 2. P. 55-71.
- Tikhomirov B.A.** The peculiarities of the structure of arctic plant communities // Tenth International Botanical Congress. Abstract of Papers, Edinburg, 1964. P. 491.
- Titarenko T.Y.** Test Parameters of Revealing the Degree of Fruit Plant Tolerance to the Root Hypoxia Caused Flooding of Soil // Plant Physiol. Biochem. 2000. V. 38. P. 115.
- Tjoelker M. G., Craine J.M., Wedin D.A.** Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species // New Phytologist. 2005. V. 167, № 2. P. 493-508.
- Warming E.** Über perenne Gewächse // Bot. Centralblatt. 1884. Bd. 18, № 19. S. 16-22.