

Попов М.Г. Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры // Проблема реликтов во флоре СССР М., Л., 1938. С. 10—26.

Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Материалы к познанию фауны флоры СССР. Нов. сер. Отд. бот. М., 1949. Вып. 5 (13). 302 с.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 134 с.

Разумовский С.М. Введение в палеогеографию растительного покрова // Избранные труды. М., 1999. С. 119—194.

Решетникова Т.Б. Флора юга правобережья Саратовской области и некоторые черты овражно-балочных флороценозов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 341 с.

Соколова О.В. *Ostrya* (Michx.) Scop. — Хмелеграб // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1951. Т. 2. С. 367—373.

Сьюорд А.Ч. Века и растения. М.; Л., 1936. 551 с.

Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 300 с.

Федоров А.А. О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L.

s. str.) // Материалы по истории флоры и растит. СССР М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 230—248.

Федченко Б.А. Сем. *Berberidaceae* Torr. et Gray // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 539—560.

Шварцбах М. Климаты прошлого. М., 1955. 284 с.

Browicz K. The genus *Periploca* L. A monograph // Arb. Kórnické, 1966. Rocznik 11. P. 5—104.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig, 1879. 1 Bd.

Engler A. *Liliaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. Teil 2, Abt. 5. S. 10—91.

Pax F. *Staphyleaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1896. Teil 3, Abt. 5. S. 258—262.

Prantl K. *Betulaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1889. Teil 3, Abt. 1. S. 38—46.

Sargent C.S. *Plantae Wilsonianae*. 1913. Vol. 1. 611 p.

Stern W.T. *Epimedium* and *Vancouveria* // Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 1938. Vol. 51. P. 409—535.

Кафедра ботаники МПГУ

Поступила в редакцию
28.05.2000

EXPERIENCE OF AN ANALYSIS OF THE COLCHIS FLORISTIC COMPLEX (NORTHWESTERN TRANSCAUCASUS)

A.S. Zernov

Summary

Seemingly homogenous floristic complexes display different relations of genesis, when analyzed florogenetically in detail. Almost all considered species are naturally distributed within the Subtropical woodland zone. The beginning of their formation obviously dates back to the late Eocene — early Oligocene. With exception of *Epimedium pinnatum*, they have close relatives in North America and Southeastern Asia. Close species have been found in the Far East for *Ostrya carpinifolia*, *Periploca graeca*, *Scopolia carniolica* (namely *Ostrya japonica*, *Periploca sepium*, *Scopolia japonica*), but, for instance, for *Smilax excelsa* and *Prunus laurocerasus* related species can only be specified within the same section. It is possible that the isolation of such groups from their arcto-tertiary ancestors took place no later than in Miocene. It is noteworthy that these species are usually found in mesotermic woodlands. In a whole, our data do not contradict with ideas of N.I. Kuznetsov and M.G. Popov about arcto-tertiary moderate-subtropical origin of the Colchis woods, of which the woods of Northwestern Transcaucasus originate in their turn.

УДК 582.948.2:581.4:581.8

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ МАЛОЛЕТНИКОВ СЕМЕЙСТВА *BORAGINACEAE* JUSS. И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИХ СТРУКТУРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Р.П. Барыкина, В.Ю. Алёнкин

Изучение направлений соматической эволюции новейших проблем экологической морфологии растений в пределах конкретного таксона — одна из важнейших. Редукционная эволюция во многих се-

мействах цветковых достигла уровня однолетних форм. Происхождение однолетников, как отмечает Я.И. Проханов (1965), несмотря на разнообразие подходов к их изучению, остается во многом еще загадочным. Одни авторы, в том числе А.Л. Тахтаджян (1948, 1964), И.Т. Васильченко (1948, 1965), объясняют возникновение однолетников неогеническим преобразованием многолетних предковых форм, переходом растений к репродукции при сохранении ювенильных черт структурной организации. Согласно другим исследователям (Серебрякова, 1983; Барыкина, 1992), появление однолетних трав представляет собой типичный пример прогенезиса (Gould, 1977), результат отбора на ускорение темпов перехода к цветению и плодоношению при малых размерах и коротком жизненном цикле; ювенильная морфология при этом выступает как следствие ускорения развития. Исходными для однолетников в пределах конкретного таксона могли быть как непосредственно анцестральные многолетние формы, так и эволюционно подвинутые малолетники.

В целях познания структурного механизма выработки однолетности определенным интерес представляет слабо изученное в биоморфологическом отношении семейство бурачниковых, включающее широкий спектр жизненных форм — от древесных и кустарниковых до двулетних и однолетних травянистых. Число однолетников в семействе невелико. Они принадлежат к разным родам и секциям, и, видимо, сформировались в них независимо. Преимущественно это длительно вегетирующие стержнекорневые и стержнекистекорневые однолетники. Реже встречаются эфемеры (виды родов *Heterocaryum* DC., *Lappula* Moench, *Suchtelenia* Kar.). Однолетние виды нередко обособляют от близкородственных многолетних и выделяют в самостоятельные роды. Так, по системе М.Г. Попова (1953), это роды *Stenoselenium* Turcz., *Bothriospermum* Vge., *Borago* L., *Trigonotis* Trautv., *Lycopsis* L., *Phyllocara* Gusul., *Asperugo* L., *Heterocaryum* DC., *Suchtelenia* Kar. и др. Однолетники наряду с многолетними травами входят в состав отдельных секций родов *Heliotropium* L., *Lithospermum* L., *Arnebia* Forsk., *Trigonotis* Stev., *Cerinthe* L., *Anchusa* L., *Nonea* Medic., *Myosotis* L., *Lappula* Moench. и др.

Общие закономерности и пути адаптивной специализации жизненных форм проявляются особенно отчетливо на базе их морфогенеза. В данной работе приведены результаты предпринятого нами сравнительного изучения становления в онтогенезе некоторых малолетних травянистых бурачниковых в целях уточнения их биоморфологической ха-

рактеристики и выяснения возможных путей структурной эволюции.

В работе применены морфолого-анатомический и онтогенетический методы исследования. Характеристика жизненных форм дана в соответствии с классификацией И.Г. Серебрякова (1962), В.Н. Голубева (1960, 1965) и С. Raunkiaer (1934). Типы сезонной вегетации выделены в соответствии с рекомендациями И.Г. Серебрякова (1964) и И.В. Борисовой (1965).

Объектами изучения стали однолетние представители родов *Lappula* — *L. squarrosa* (Retz.) Dum. (секция *Lappula*), *Asperugo* — *A. procumbens* L., *Borago* — *B. officinalis* L. (секция *Borago*), *Lycopsis* — *L. arvensis* L., *Myosotis* — *M. arvensis* Hill, *M. micrantha* Pall. (секция *Myosotis*) и *M. sparsiflora* Mikan (секция *Strophostoma*), *Lithospermum* — *L. arvense* L. (секция *Rhytispermum*), а также двулетники из родов *Myosotis* — *M. arvensis* (секция *Myosotis*), *Lappula* — *L. squarrosa* (секция *Lappula*), *Echium* L. — *E. vulgare* L. (секция *Schizostigma*)¹. Наблюдения за ростом и развитием растений, морфологические описания, сбор гербария и материала для анатомического анализа проводили в естественных местообитаниях на территории Калужской, Орловской и Московской (Звенигородская биологическая станция МГУ) областей, а также в Молдавии (район Ботаника, г. Кишинев) в течение вегетационного сезона и зимнего периода 1998—2000 гг. Для изучения особенностей начальных этапов онтогенеза наряду со сборами проростков в природе эремы прорастивали в лабораторных условиях при постоянной температуре (+20°).

Основываясь на таких признаках, как строение корневой системы, положение почек возобновления относительно поверхности почвы, цикличности развития монокарпического побега, длительности жизненного цикла, изученные виды бурачниковых можно отнести к трем жизненным формам травянистых монокарпиков.

1. Стержнекорневые длительно вегетирующие терофиты с полурозеточным (однолетняя форма *Lappula squarrosa*) или удлиненным моноциклическим побегом (однолетняя форма *Borago officinalis*).

2. Стержнекистекорневые длительно вегетирующие терофиты, развивающиеся или по яровому, или по озимому типу, в первом случае с формирующимся весной удлиненным (реже в основании с малочленной розеткой), во втором — с полурозеточным озимым моноциклическим побегом (*Lycopsis arvensis*, *Asperugo procumbens*, *Lithospermum arvense*, *Myosotis arvensis*, *M. sparsiflora*).

¹ Внутрисемейственная систематика дана по М.Г. Попову (1953) с небольшими изменениями, проведенными в соответствии с требованиями "Международного кодекса ботанической номенклатуры (Токийский кодекс)" (1996).

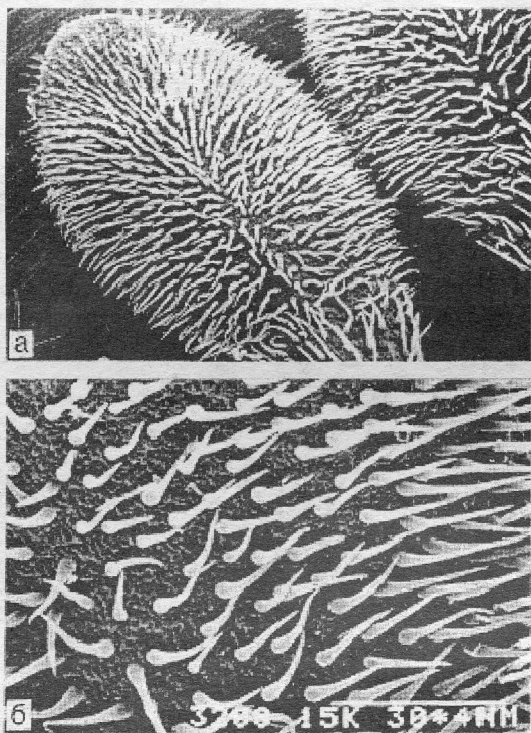


Рис. 1. *Lappula squarrosa*: опушение (адаксиальной поверхности) семядолей 5-дневного проростка (а — 30 \times , б — 75 \times),

3. Стержнекорневые двулетние гемикриптофиты с полурозеточным дициклическим монокарпическим побегом (двулетняя форма *Lappula squarrosa*, *Borago officinalis*, а также *Echium vulgare*).

В онтогенезе как однолетних, так и двулетних представителей семейства *Boraginaceae* прослеживаются три возрастных периода: латентный, виргинильный, генеративный. Особи ранних фаз развития характеризуются некоторыми общими чертами: наличием в зрелых эремах хорошо развитого

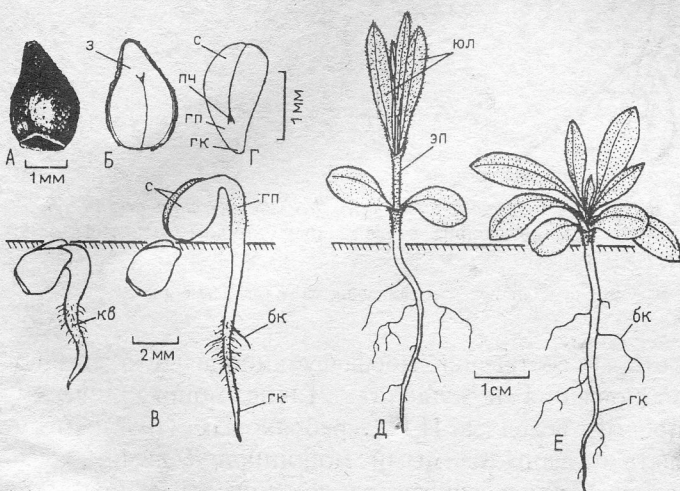


Рис. 2. *Lithospermum arvense*: А, Б — зрелые и В — прорастающие эремы, Г — зародыш, Д — всход яровой и Е — озимой формы (бк — боковой корень, гк — главный корень, гп — гипокотиль, з — зародыш, кв — корневые волоски, пч — почечка, с — семядоли, эп — эпикотиль, юл — ювенильные листья)

зародыша, гипокотиллярным прорастанием, аллоризией, формированием розетки листьев (за исключением некоторых яровых форм, например *Asperugo procumbens*, *Lycopsis arvensis*, *Lithispermum arvense*), опушенностью первых метамеров главного побега, включая семядоли, а нередко и гипокотиль (рис. 1, рис. 2). Однолетним, реже двулетним бурачниковым (*Lappula squarrosa*, *Echium vulgare*), как и многим однолетним представителям других семейств цветковых, присуща высокая степень фенотипической изменчивости, которая обусловлена не только фитоценотическими и экологическими причинами, но и биологическими особенностями, в частности распространенным явлением гетерокарпии. Однако до сих пор неясно, как широко встречается гетерокарпия у бурачниковых, в каких формах и вариантах она проявляется. Предположение о присутствии у бурачниковых выраженной в той или иной степени структурной и физиологической неоднородности плодов в пределах одного ценобия было высказано Р.Г. Бетнером (1917), а позже другими авторами было рассмотрено более подробно (Lotská, 1974; Войтенко, Опарина, 1985, 1987; Опарина, 1988, 1997) и подтверждено нами (Барыкина, Алёнкин, 1999). Так называемая гетероэремокарпия проявляется в характере скульптуры поверхности эремов, размерах, неодинаковой окраске, мощности развития эпизохорных придатков — шипов и шипиков, разной степени зрелости и неодновременном отделении от карпобазиса (цветоложа) эремов ценобия. Гетероэремокарпия дает возможность приспособления к более широкому комплексу условий, повышает конкурентные возможности вида, способствует лучшему выживанию растения в экстремальных условиях среды и, по нашему мнению, обеспечивает наиболее эффективное расселение во времени и пространстве. С гетероэремокарпией связаны и такие особенности, как разные сроки и способы диссеминации, быстрота набухания и прорастания эремов, варьирование ритма сезонного развития и численности потомства в ценопопуляциях по годам.

Как показали наши исследования, раньше других отделяющиеся от карпобазиса эремы, прорастая осенью в год диссеминации, образуют озимую форму, эремы, опадающие позже, развивают новые растения лишь весной следующего сезона (яровая форма) или, наконец, сохраняются более длительное время в составе почвенного банка семян. Озимые и яровые формы используют соответственно осенний и весенний световые максимумы. С гетероэремокарпией сопряжены и особенности монокарпического побега: его структура, цикличность морфогенеза, локализация зоны ветвления, емкость почек, сезонное развитие листового аппарата и др.

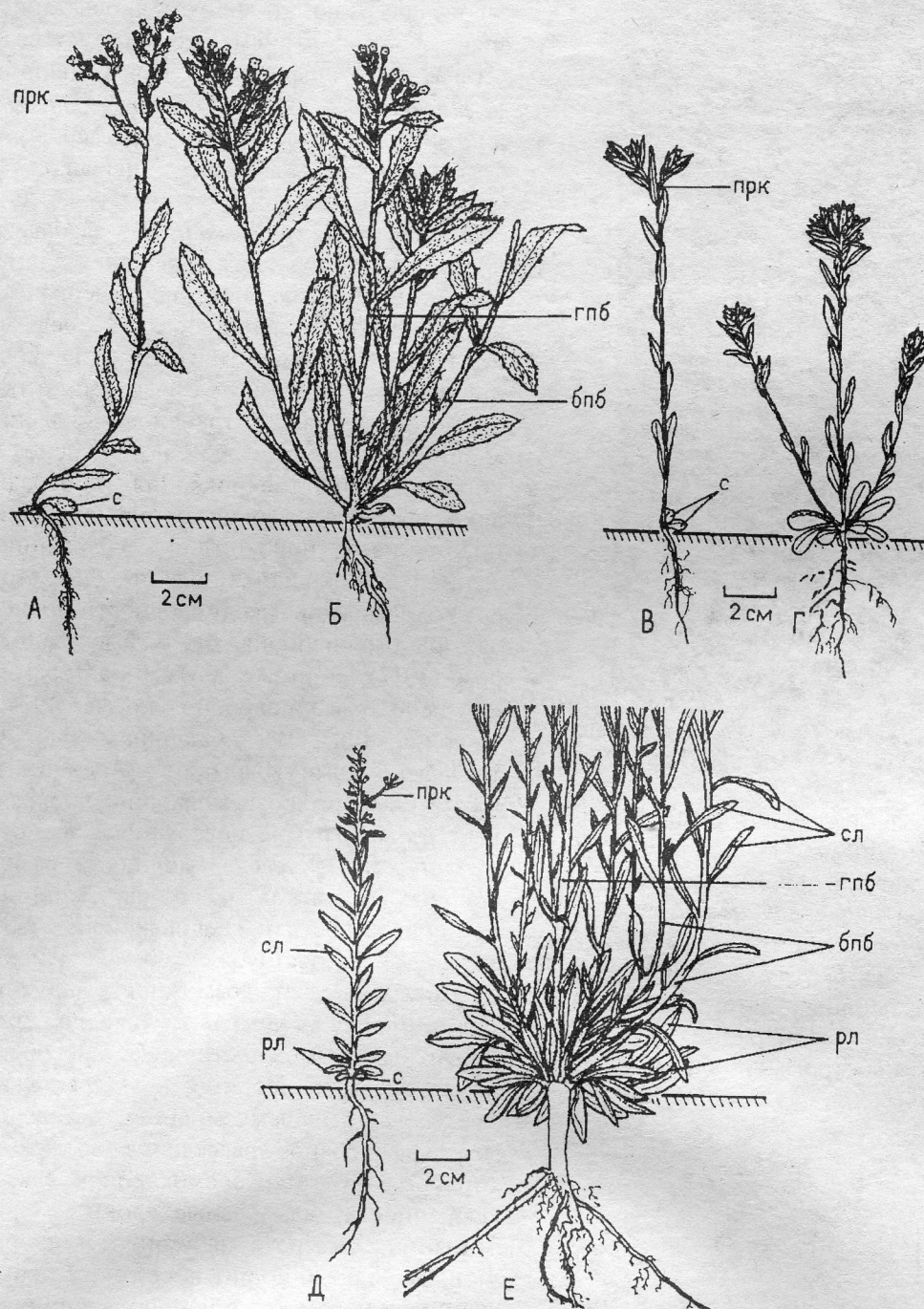


Рис. 3. А–Г — сезонные формы некоторых однолетников семейства *Boraginaceae*. *Lycopsis arvensis* (А, Б), *Lithospermum arvense* (Б, Г): А, В — яровые и Б, Г — озимые формы; Д, Е — *Lappula squarrosa* (двулетний гемикриптофит с лабильным циклом развития): однолетняя (Д) и двулетняя (Е) формы.

бпб — боковой побег, гпб — главный побег, прк — параклади, рл — розеточные листья, с — семядоли, сл — стеблевые листья

Озимые однолетники (*Asperugo procumbens*, *Lycopsis arvensis*, *Myosotis arvensis*, *Lithospermum arvense* и др.) в течение осени формируют розеточный зимующий вегетативный побег (рис. 2, Е), который только летом следующего года, образуя удлиненные междоузлия, вступает в генеративную фазу развития и отмирает (рис. 3, Б, Г). Формирование розетки в малом жизненном цикле полурозеточного главного побега сопровождается активацией развития пазушных почек его базальных метамеров,

которые составляют морфофункциональную зону возобновления и кушения. Такие монокарпические побеги, вслед за И.Г. Серебряковым (1952), могут быть названы озимыми моноциклическими. Сами же растения развиваются по типу двулетних с той лишь разницей, что вегетативная фаза в морфогенезе монокарпического побега у них более короткая. Верхние листья розетки у озимых особей сохраняются до появления следующей весенней генерации, т.е. проявляют черты зимнезелености.^o

Яровые формы (рис. 2, Д, рис. 3, А, Б) наиболее подвинуты по пути соматической редукции. Для них характерно упрощение структуры побега, отсутствие розетки (*Asperugo procumbens*, *Lycopsis arvensis*, *Myosotis sparsiflora*, *Lithospermum arvense*) или ее малочленность (1—2 листа в основании у *Myosotis arvensis*), меньшее число вегетативных метамеров (например, 6—8 у *Lycopsis arvensis* и 10—12 у *Lithospermum arvense* против соответственно 10—12 и 18—23 у их озимых форм), летнезеленость, что коррелирует с интенсификацией морфогенеза, ускоренными темпами развития растения, более ранней префлоральной дифференциацией, быстрым вступлением в период цветения и плодоношения. Ускоренное формирование почек в зоне флорального обогащения, часто невыраженность зоны торможения, образование силлептических паракладиев (двух-трех порядков) в известной мере компенсируют отсутствие у яровых форм побегов кушения; пазушные почки базальных метамеров слабо развиты, остаются в покое и в дальнейшем отмирают.

Соотношение виргинильного и генеративного периодов в большом жизненном цикле у однолетников зависит от времени прорастания эремов (осень, зима). У озимых форм *Asperugo procumbens*, *Lycopsis arvensis*, *Myosotis arvensis*, *M. sparsiflora*, *M. micrantha* генеративный период намного короче виргинильного и в среднем составляет 30—40 дней, у яровых растений этих видов виргинильный и генеративный периоды по продолжительности примерно одинаковы (в среднем 45—50 дней каждый).

Особенности морфогенеза монокарпического побега находят отражение и в его микроструктуре. С выпадением у яровых однолетников морфофункциональной зоны кушения связана относительно невысокая активность васкулярного камбия на всем протяжении побега, включая зону обогащения (рис. 4, Б, Д). Базальная укороченная часть полурозеточного побега у озимых однолетников (рис. 4, Г), выполняющая нередко наряду с ассимиляцией функцию базитонного ветвления (кушения) и возобновления, отличается от удлиненных междоузлий (рис. 4, А, В) более широкой паренхимной первичной корой, а также интенсивной и продолжительной деятельностью камбия. Во вторичной ксилеме часто более или менее отчетливо выражены два прироста, первый из них связан с функционированием вегетативной розетки (виргинильный период развития), второй — с формированием удлиненной части генеративного побега. Функцию покровной ткани выполняет суберинизированная эпидерма. Сезонная деятельность камбия у растений с озимым типом прорастания отчетливо выражена также в гипокотиле и в основании главного корня (рис. 4, Е, Ж). Вторичное

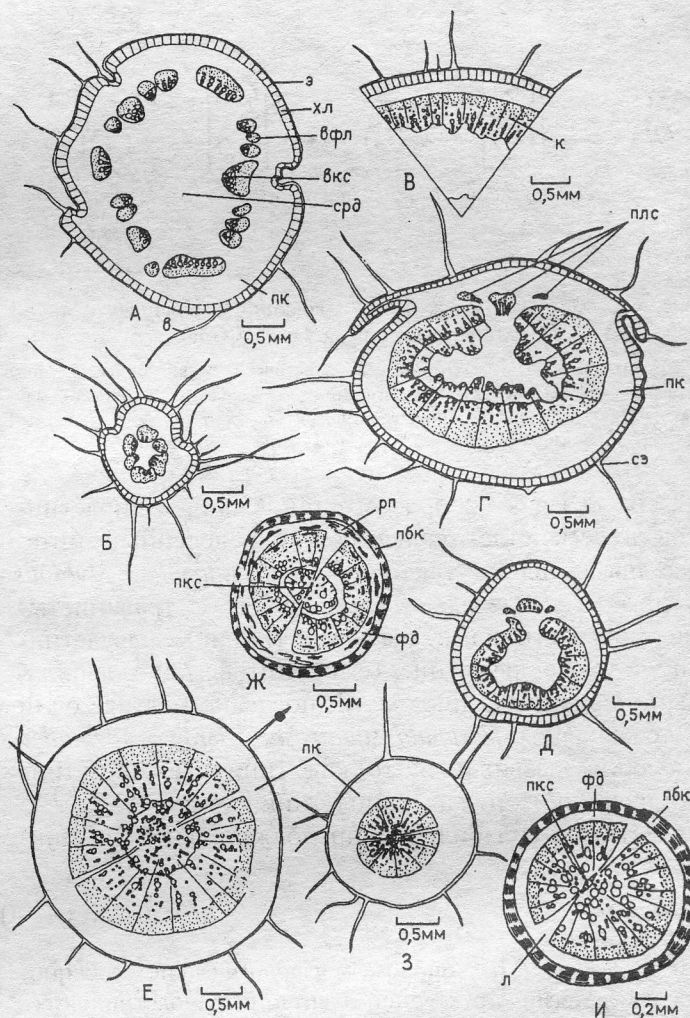


Рис. 4. Анатомическая структура осевых органов озимой (А, В, Г, Е, Ж) и яровой (Б, Д, З, И) форм *Lycopsis arvensis*.

Схемы поперечных срезов: А, Б — оси соцветия, В, Д — удлиненных междоузлий и Г — укороченного междоузлия близ узла, Е, З — гипокотиле, Ж, И — главного корня.

в — волосок, вкс — вторичная ксилема, вфл — вторичная флоэма, к — камбий, л — первичный сердцевинный луч, пбк — пробка, ПК — первичная кора, пкс — первичная ксилема, плс — проводящие пучки листового следа, рп — рексигенная полость, срд — сердцевина, сэ — суберинизированная эпидерма, фд — феллодерма, хл — хлоренхима, э — эпидерма, экз — экзодерма

утолщение центрального цилиндра сопровождается образованием на поверхности корня пробки. Кроме того, в перезимовавших корнях наблюдается локальное утолщение клеточных оболочек флоэмной и феллодермальной паренхимы, распространяющееся от периферии к центру органа, а также развитие рексигенных полостей.

Установленные различия в структуре и морфогенезе монокарпического побега у яровых и озимых форм одного и того же вида нередко служат основанием для выделения последних в ранг самостоятельных таксонов. В частности, по данным М.Г. Попова (1953), озимая форма *Lithospermum arvense* L. была описана G. Gussone в качестве вида *L. incrassatum* Guss.

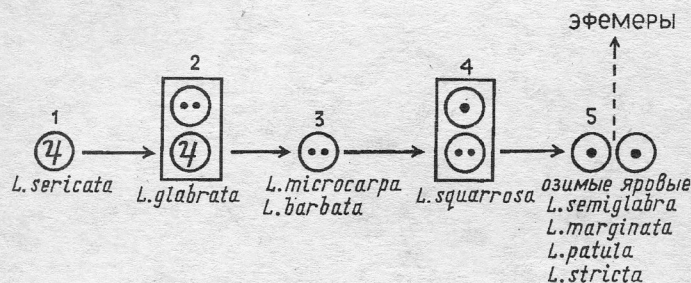


Рис. 5. Схема возможных путей эволюции жизненных форм в секции *Lappula* рода *Lappula* Gilib.

1 — многолетники (*L. sericata*), 2 — многолетники с лабильным циклом развития (*L. glabrata*), 3 — двулетники (*L. microcarpa*, *L. barbata*), 4 — двулетники с лабильным циклом развития (*L. squarrosa*), 5 — однолетники (*L. semiglabra*, *L. marginata*, *L. patula*, *L. stricta*)

В связи с вопросом становления однолетников в семействе *Boraginaceae* определенный интерес представляют таксоны (роды *Lappula*, *Myosotis* и др.), в пределах которых наряду с травянистыми многолетниками имеются типичные двулетники, а также двулетние гемикриптофиты с лабильным жизненным циклом. В последнем случае одни и те же виды (*Lappula squarrosa*, *Borago officinalis*) способны развиваться то как типичные двулетние монокарпики, то как однолетники (рис. 4, Д, Е). Двулетники с лабильной продолжительностью цик-

ла развития, сохраняющие один и тот же тип организации побега (обычно полурозеточный), но с более быстрой сменой поколений, можно рассматривать как связующее звено между типичными двулетниками и длительно вегетирующими озимыми однолетниками; завершают такой морфогенетический ряд адаптивной специализации яровые формы. В качестве иллюстрации вышесказанного служат виды секции *Lappula* рода *Lappula* (рис. 5). В данной секции редуцированная эволюция еще не достигла уровня эфемеров. Однако эфемеры обильно представлены в близкородственной секции *Sclerocaryum*, которая объединяет произрастающие в пустынях и полупустынях Кавказа, Западной Сибири и Средней Азии только однолетние травы, жизненный цикл которых завершается в течение 3—4 недель (Попов, 1953).

Не исключено, что в пределах других родов семейства образование терофитов могло происходить и непосредственно от исходных многолетних травянистых форм. Однако представление о возможном ходе возникновения однолетних трав в семействе бурачниковых нуждается в последующем более детальном биоморфологическом изучении при охвате наибольшего числа его представителей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П. Биолого-морфологические особенности и стратегии структурной адаптации однолетников семейства лютиковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 1. С. 68—80.
- Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю. Морфолого-биологические аспекты становления однолетников в семействе *Boraginaceae* Juss. // X Московское совещ. по филогении растений: Материалы. М., 1999. С. 17—19.
- Бетнер Р.Г. О засоряющих озимые и яровые посевы воробейниках (*Lithospermum arvense* L.) // Тр. Бюро по прикл. бот. 1917. Т. 10, вып. 2. С. 203—217.
- Борисова И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Биология и экология целинных районов Казахстана. Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. Вып. 17. М.; Л., 1965. С. 64—99.
- Васильченко И.Т. Неотения у цветковых растений // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. Вып. 7. Л., 1948. С. 149—162.
- Васильченко И.Т. Неотенические изменения у растений. М., Л., 1965. 64 с.
- Войтенко В.Ф., Опарина С.Н. Гетерокарпия в семействе *Boraginaceae* // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 865—875.
- Войтенко В.Ф., Опарина С.Н. Анатомический анализ гетерокарпии в семействе *Boraginaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 569—580.
- Голубев В.Н. К вопросу о классификации жизненных форм // Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедника. Вып. 6. Курск, 1960. С. 117—156.
- Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 286 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый 15 Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь 1993 г. Спб., 1996. 191 с.
- Опарина С.Н. Покой и прорастание диаспор *Buglossoides arvensis* (L.) Johnst. (*Boraginaceae*) // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1988. С. 70—82.
- Опарина С.Н. Экофизиологические особенности покоя и прорастания диаспор гетерокарпных видов семейства *Boraginaceae* // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 11. С. 6—17.
- Попов М.Г. Сем. 38. *Boraginaceae* G. Don // Флора СССР. Т. 19. М.; Л., 1953. С. 97—718.
- Проханов Я.И. Возникновение двудольных многолетних трав // Проблемы филогении растений. Тр. МОИП, Т. 13. М., 1965. С. 111—123.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.
- Серебрякова Т.И. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений; метод. разработки для студентов биол. специальностей. М., 1983. Ч. 3.
- Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.; Л., 1948. 301 с.

Taxtadjyan A.L. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge, Massachusetts, 1977. 501 p.

Биологический ф-т МГУ,
кафедра высших растений
119899, Москва, Воровьевы горы

Lotská M. Ein neuer Typ der Heteromerikarpie // *Folia geobot. Phytotaxon.* Praha, 1974. Н. 9. S. 437—438.

Raunkiaer C. The life forms of plant and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Поступила в редакцию
24.06 2000

LIFE FORMS OF SOME SHORT-LIVED PERENNIAL SPECIES OF *BORAGINACEAE* JUSS. AND POSSIBLE TRENDS OF THEIR STRUCTURAL EVOLUTION

R.P. Barykina, V.Yu. Alenkin

Summary

The results of study of large life cycle of some biennials and annuals of *Boraginaceae* are described in the article. It is shown that early stages of ontogenesis are characterized by several common features. Three life forms are described minding the structure of underground and aboveground plant organs. It is revealed, that monocarpic shoot micro- and macrostructure as well as rhythm of development are closely connected with heteromerikarpie. Possible trends of annuals origin in *Boraginaceae* are discussed.

УДК 581 412

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ БУЗИНЫ КРАСНОЙ В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Е.Г. Диденко, О.И. Евстигнеев

К настоящему времени накоплен большой материал по онтогенезу и жизненным формам растений разных видов, которые принадлежат к синузиям деревьев, летнего широколиственного и весенних эфемероидов в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах (Смирнова, 1987; Диагнозы..., 1989; Smirnova et al., 1999; и др.). Подобные исследования видов синузии кустарников только начаты (Истомина, Богомолова, 1991, Балахонов, 1998). В связи с этим в статье описываются онтогенез и основные варианты жизненных форм бузины красной (*Sambucus racemosa* L.) в разных ценологических условиях хвойно-широколиственного леса.

Исследования проводились в Неруссо-Деснянском полесье (Брянская обл. РФ). В системе ботанико-географического районирования оно относится к Полесской подпровинции Восточно-европейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980). Географические координаты района: 52°15'—52°50' с.ш. и 33°25'—34°35' в.д.

Бузина красная — это ассектатор широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Долготный диапазон распространения вида — европейский, широтный — температурный (зона смешанных и широколиственных лесов) (Ареалы..., 1986).

Изучение онтогенеза и жизненных форм бузины проводили в контрастных ценологических условиях: 1) на вырубках и внутрилесных полянах в условиях свободного роста; 2) в хвойно-широколиственном лесу при фитоценологическом угнетении. Все изученные растения были семенного происхождения.

У каждой особи определяли онтогенетическое состояние, календарный (абсолютный) возраст, высоту надземной части, диаметр кроны куста, диаметр основания стволиков (скелетных осей) и их число в кусте, структуру побеговой системы и жизненную форму. В статье описывается развитие только побеговой системы бузины, поскольку при изучении демографического состава популяций диагностическим признаком чаще служит облик надземной части растения. При выделении онтогенетических состояний применялись методы, разработанные для древесных растений (Диагнозы..., 1989). Возраст куста, не имеющего в своем составе отмерших осей, определяли морфологически — подсчетом у самой старой оси годовых приростов по почечным кольцам на месте опавших почечных чешуй и анатомически — по числу годовых колец на срезе в основании стволика. Возраст куста, имеющего в своем составе отмершие оси, определяли по методике, предложенной И.Г. Серебряковым (1962). При описании особенностей бузины использовалась классификация побегов, предложенная для кустарников М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым (1977). Названия жизненных форм кустарников даются по И.И. Истоминной и Н.Н. Богомоловой (1991). По этой схеме описано по 10—20 особей каждого онтогенетического состояния. Для части молодых растений бузи-