

СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Безделева Т.А.

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Одно из фундаментальных свойств живой материи – многообразие ее форм. Отмечаются такие аспекты многообразия организмов как онтогенетическое, возрастное, половое, разнообразие по жизненному или фенологическому состоянию, по характеру экологических требований, по габитусу – внешнему облику.

«У растительных организмов взаимосвязь с внешней средой осуществляется через наружную поверхность, соотношение объема и поверхности, положение органов скоррелировано с внешней средой. Именно поэтому внешняя форма имеет особое значение для растительного организма. Каждое растение и его части перемещаются в пространстве в значительной степени в результате ростовых процессов, т.е. за счет изменения формы. Не удивительно, что именно на растительном материале было первоначально осмыслено значение внешней формы, внешнего облика, габитуса как характеристики образа жизни, способа существования» (Шафранова и др., 2009).

Общеизвестно сколь велико видовое разнообразие трав и условий их произрастания, что определяет и значительное структурное разнообразие среди травянистых растений. Травянистые растения отличаются друг от друга по структуре как надземных, так и подземных органов.

Основными органами растений являются корень и побег, который состоит из стебля и листьев. Основной единицей побеговой системы растений, по мнению И.Г.Серебрякова (1959), является монокарпический побег. Монокарпический побег развивается из почки и в течение одного или нескольких лет нарастает моноподиально. Заканчивается цикл развития монокарпического побега цветением и плодоношением. По окончании плодоношения монокарпический побег отмирает, за исключением своей базальной части, где располагаются органы возобновления, дающие начало новым дочерним побегам и придаточным стеблевым корням (Серебряков, 1959).

По определению И.Г.Серебрякова, поликарпические травянистые растения представляют собой в морфологическом отношении систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических побегов и поэтому изучение цикла развития монокарпических побегов необходимо для правильного морфологического анализа структуры многолетних растений. Цикл развития монокарпического побега исчисляется одним – несколькими годами, и, в зависимости от продолжительности цикла развития, монокарпические побеги делятся на моно-, ди-, три- и полициклические.

Побег состоит из метамеров, включающих узел, подузловое междуузлие, лист и пазушную почку. Метамеры отличаются по длине междуузлий, и в зависимости от длины междуузлий у травянистых растений встречаются розеточные, полурозеточные и безрозеточные (или удлиненные) побеги (рис. 1).

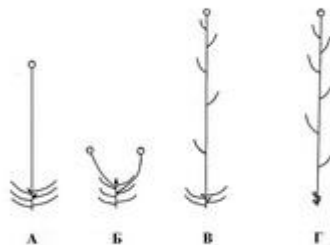


Рис. 1. Разнообразие монокарпических побегов (МП): А – симподиально нарастающий МП; Б – моноподиально нарастающий МП; В – полурозеточный МП; Г - удлиненный МП.

У розеточных побегов междуузлия укороченные, листья сближены и формируют розетку. По способу нарастания розеточные побеги могут быть симподиально и моноподиально нарастающими.

Моноподиально нарастающие побеги никогда не формируют верхушечных цветков или соцветий, и в течение всей жизни побега сохраняется верхушечная меристема. Отдельные цветки, соцветия или генеративные побеги разнообразного строения формируются в пазухах розеточных листьев (рис. 1Б, 2). Моноподиально нарастающий побег Т.Д. Михайлова (1972) называет поликарпическим, т.е. многократно цветущим и плодоносящим в течение своей жизни.

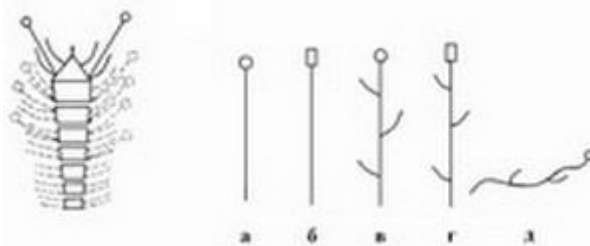


Рис. 2. Моноподиально нарастающий розеточный побег: а - цветок; б - соцветие; в - удлиненный побег, заканчивающийся цветком; г - удлиненный побег, заканчивающийся соцветием; д - стелющийся побег.

Симподиально нарастающий розеточный побег характеризуется тем, что цикл его развития заканчивается формированием верхушечного соцветия или одиночного цветка, т.е. верхушечная меристема полностью тратится на формирование побега (рис. 1А). В конце вегетации побег отмирает, после чего побег будущего года формируется из почки возобновления, заложившейся в основании отмершего побега, и моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное.

Полурозеточный побег - это побег, в основании которого междуузлия укороченные, листья сближены и образуют розетку, а выше формируются удлиненные междуузлия и удлиненная часть побега (рис. 1В). Цикл развития такого побега может быть моно-, ди- и полициклическим, т.е. растение может в течение нескольких лет формировать вегетативный розеточный побег, а затем – полурозеточный или удлиненный генеративный.

Безрозеточный или удлиненный побег – это побег, у которого все междуузлия между ассимилирующими листьями удлиненные. В основании удлиненных побегов формируются сближенные чешуевидные листья, в пазухах которых закладываются почки возобновления (рис. 1Г). Удлиненные побеги, за редким исключением, всегда моноциклические, т.е. цикл их развития длится один год и, также за редким исключением, симподиально нарастающие.

После отмирания побегов остаются их базальные участки, резиды с почками возобновления, которые формируют либо каудекс, либо укороченные корневища.

По структуре подземных органов растения могут быть: стержнекорневыми, коротко- и длиннокорневищными, кистекарневыми, стержне-кистекарневыми, корневищно-стержнекарневыми, столонными, клубневыми, столонно-клубневыми, луковичными и т.д.

В основу работы легли материалы многолетних полевых исследований, проводившихся в течение 1969-2009 гг. В маршрутах собирался гербарный материал – разновозрастные особи различных представителей травянистых растений. Структурные особенности растений изучались с помощью бинокулярной лупы.

Сочетание различных морфологических структур, типов годичного ритма, продолжительности жизни приводит к формированию значительного многообразия конкретных жизненных форм. Однако биоморфологическое разнообразие не всегда коррелирует с таксономическим. Существуют таксоны, для которых свойственна биоморфологическая константность: например такие роды как *Papaver*, *Taraxacum* и *Hieracium* характеризуются всего 1-2 жизненными формами. С другой стороны можно выделить биоморфологически пластичные таксоны, образующие разнообразные жизненные формы. На одном из таких таксонов (род *Corydalis*) мы и хотим остановить наше внимание в данной статье.

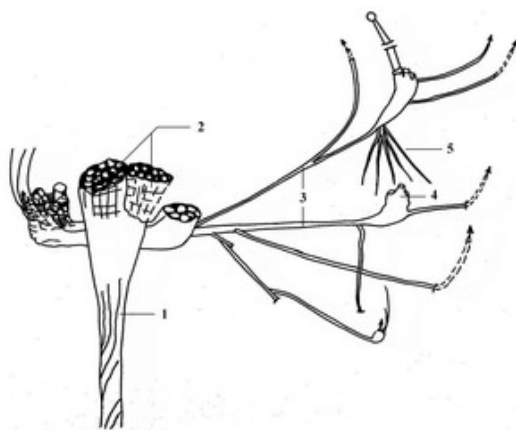


Рис. 3. Подземные органы хохлаток секции *Archaeoscapnos*: 1 - главный корень; 2 - многоглавый каудекс; 3 - гипогенные корневища; 4 - дочерний каудекс; 5 - придаточный корень.

Секция *Archaeoscapnos* на Дальнем Востоке России насчитывает 6 видов: *C. macrantha* (Regel.) M.Pop., *C. gigantea* Trautv. et Mey., *C. paeonifolia* (Steph.) Pers., *C. multiflora* Mikhailova, *C. vuschinii* Bezdeleva и *C. zeaensis* Mikhailova.

Виды секции *Archaeoscapnos* обитают в верховьях рек и ручьев, произрастая по их берегам и под пологом леса вдоль берегов.

Жизненная форма видов секции *Archaeoscapnos* летнезеленый корневищно-стержнекорневой симподиально нарастающий травянистый поликарпик, с полурозеточным полициклическим монокарпическим побегом (Безделева, 1976, Безделев, Безделева, 2006).

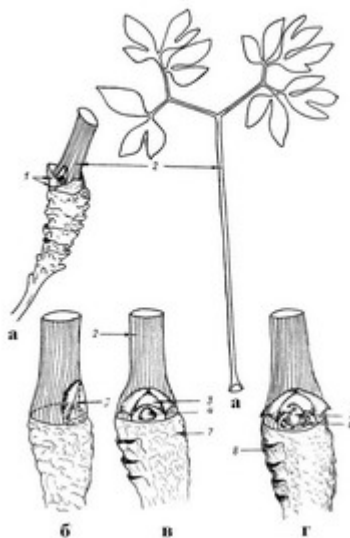


Рис. 4. Структура побега хохлаток секции *Archaeoscapnos*:

а - вегетативный побег; б, в - верхушечная почка вегетативного побега; г - верхушечная почка с заложением генеративным побегом; 1 - чешуевидный лист; 2 - листовой черешок; 3 - влагалище листа; 4 - вегетативная верхушечная почка; 5 - генеративная верхушечная почка; 6 - углубление в оси побега; 7 - многолетняя подземная часть монокарпического побега; 8 - основания отмерших листьев.

У видов рассматриваемой секции до взрослого генеративного состояния сохраняется главный корень, достигающий мощного развития: до 1,5 м длины и до 6 см в диаметре (рис.3). Корень выполняет контрактильную функцию, вертикально скручиваясь вокруг своей оси.

У представителей секции *Archaeocarpnos* над главным корнем развивается очень плотный многоглавый каудекс. Из спящих почек, расположенных на главах каудекса, вырастают гипогеогенные корневища, на верхушках которых формируются дочерние каудексы (рис. 3).

У видов секции *Archaeocarpnos* основной структурной единицей побеговой системы, как и у большинства многолетних трав, является монокарпический побег. Монокарпические побеги формируются из почек возобновления, расположенных на осях каудекса. Несколько лет побег нарастает моноподиально, как вегетативный розеточный, образуя ежегодно укороченный прирост длиной в 2-5мм с тремя чешуевидными и одним ассимилирующим листом (рис. 4а-в). В пазухах 2-го и 3-го чешуевидных листьев каждого годового прироста образуются почки возобновления, остающиеся некоторое время спящими. Пазушные почки приростов последующих лет располагаются почти над почками предыдущих лет и образуют 2 ряда. По числу почек в ряду можно определить возраст монокарпического побега. Возраст монокарпического побега можно определить и по числу оснований отмерших ассимилирующих листьев, которые также располагаются по одной ортостихе (рис.5)

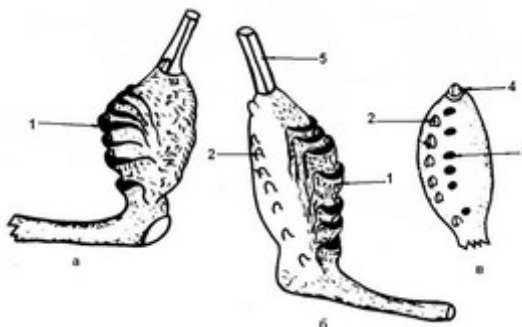


Рис. 5. Морфологическая структура многолетней части монокарпического побега: 1 - основания отмерших листьев; 2 -почки возобновления (2 ряда); 3 - листовые рубцы; 4 -верхушечная почка; 5 - базальная часть листового черешка.

Верхушечная почка вегетативного годового побега всегда остается под землей. Она окружена влагилицем ассимилирующего листа (рис. 4а-в). К концу вегетации в верхушечной почке сформированы зачатки чешуевидных и ассимилирующих листьев будущего года и 1-2 зачатка чешуевидных листьев на один год вперед.



Рис. 6. Ассимилирующие листья вегетативного побега хохлатки из секции *Archaeocarpnos*

Ассимилирующий лист вегетативного годового побега у видов данной секции легко принять за целый побег – он достигает значительных размеров: до 60-80 см высоты. Черешок у него полый, круглый, диаметром 1-2 см. Будучи трижды-четырежды дихотомически разделенным, лист напоминает дихотомически ветвящийся побег (рис. 4а, рис. 6). В конце вегетации листья полегают, доли листовой пластинки сгнивают, а черешок сохраняется до весны следующего года, создавая, по-видимому, дополнительную защиту верхушечной почке.

После нескольких лет вегетативного развития в верхушечной почке формируется зачаток генеративного годового побега. Генеративная почка всегда несколько погружена в ось побега (рис. 4 г). Генеративный побег у большинства видов рассматриваемой секции достигает длины 80-100 см (рис. 7, рис. 8). В его основании находятся три сближенных чешуевидных листа, а в надземной части развивается пять ассимилирующих листьев, из которых два нижних – крупные, а три верхних – мелкие. Постепенно уменьшаясь, листья переходят в цельные прицветники верхушечной кисти.

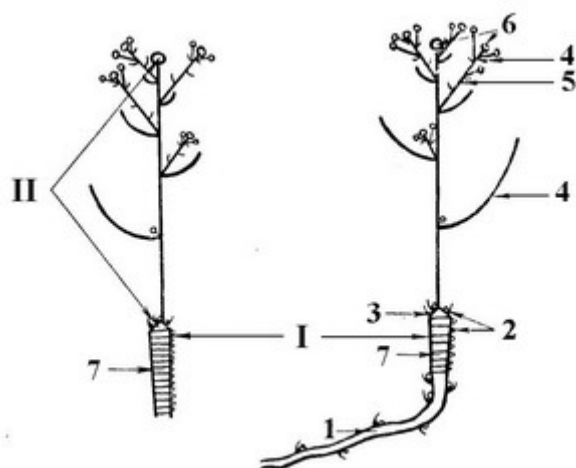


Рис. 7. Схема монокарпических побегов хохлаток секции *Archaeocarpnos*: I - подземная многолетняя вегетативная часть монокарпического побега; II - годичный генеративный побег; 1 – корневище; 2 - почки возобновления; 3 - чешуевидный лист; 4 - ассимилирующий лист; 5 - пазушный побег второго порядка; 6 - соцветие; 7 - укороченные годичные приросты монокарпического побега.

У высокогорного вида *C. vuschinii* высота генеративного побега значительно меньше и несет на себе только 2 ассимилирующих листа. Размеры и степень рассечения листьев меньше, чем у листьев других видов данной секции.

В пазухах всех ассимилирующих листьев закладываются в разной степени развитые генеративные побеги 2-го порядка. В пазухе нижнего листа ось 2-го порядка с верхушечным соцветием недоразвита и едва заметна; чем выше по побегу, тем более развиты генеративные пазушные побеги. На побегах 2-го порядка, чаще расположенных в пазухах третьего-пятого ассимилирующих листьев, формируются оси 3-го порядка (рис. 7). У *C.vuschinii* соцветие простая кисть и пазушные соцветия отсутствуют.

Таким образом, монокарпический побег хохлаток секции *Archaeocarpnos* состоит из вегетативной части, образованной годичными приростами укороченных розеточных побегов, и годичной генеративной, состоящей из ветвящейся системы удлиненного годичного побега (рис.7). Такой монокарпический побег можно определить как полурозеточный полициклический. В ходе онтогенеза цикл развития монокарпического побега сокращается с 10-15 до 3-5 лет.



Рис. 8. Генеративные особи хохлатки из секции *Archaeocarpnos*

Исследование онтоморфогенеза видов данной секции показывает, что продолжительность жизни их особей достигает 100 и более лет.

Секция *Ceratotuber* M.Pop. на ДВР представлена одним видом - *Corydalis buschii* Nakai, обитающим в сырых долинных лесах. Подземная сфера данного вида представлена клубнем с отходящими от него 1-4 столонами. Столон заканчивается верхушечной почкой, из которой, в зависимости от размеров stolona, развивается удлиненный вегетативный, либо генеративный годичный побег (рис. 9).

Вегетативные побеги, расположенные на материнской клубне-столонной структуре, отличаются по размерам, числу чешуевидных и ассимилирующих листьев, по степени рассеченности листовой пластинки. В основании как вегетативных, так и генеративных побегов формируются дочерние клубне-столонные структуры, число столонов у которых колеблется от одного до трех (четырех).

На генеративном побеге, выше формирующейся в его основании клубне-столонной структуры, располагается еще три чешуевидных и 4-5 ассимилирующих листьев. Генеративный побег заканчивается кистевидным соцветием (рис. 9). У вегетативных побегов выше клубне-столонных структур находится 2-3 чешуевидных и 1-4 ассимилирующих листа (рис. 9).

Верхушечная почка вегетативных побегов всегда остается под землей. Из пазушных почек чешуевидных и ассимилирующих листьев формируются боковые побеги – побеги обогащения (рис. 9).

Вегетация заканчивается во второй половине июня: отмирают до клубневидного основания вегетативные и генеративные удлинненные годичные побеги, разрушается материнская клубне-столонная структура, и материнская особь распадается на одну-несколько дочерних. Происходит вегетативное размножение, и в состоянии покоя растение уходит в виде нескольких дочерних клубне-столонных структур.

В онтогенезе *C. buschii* наблюдается усложнение ее подземных и надземных органов. По числу столонов на клубне выделяются бесстолонные, одностолонные, двух- и трехстолонные особи. Усложнение подземной сферы сопровождается усложнением надземного побега: увеличиваются его размеры, число чешуевидных и ассимилирующих листьев, размеры листовой пластинки и степень ее рассечения. Морфологическая структура надземного побега может еще значительно усложняться образованием клубней размножения, формирующихся в области верхушечной и боковых его почек (рис.10; рис.11).

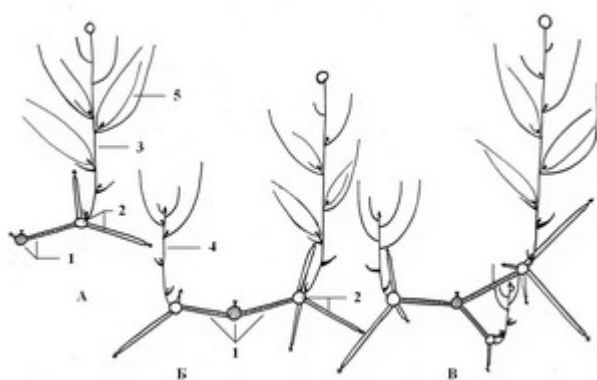


Рис. 9. Взрослые генеративные особи *Corydalis buschii*: А - одностолонная особь; Б - двухстолонная особь; В - трехстолонная особь; 1 - материнская клубне-столонная структура; 2 - дочерняя клубне-столонная структура; 3 - генеративный побег; 4 - вегетативный побег; 5 - боковой побег второго порядка.

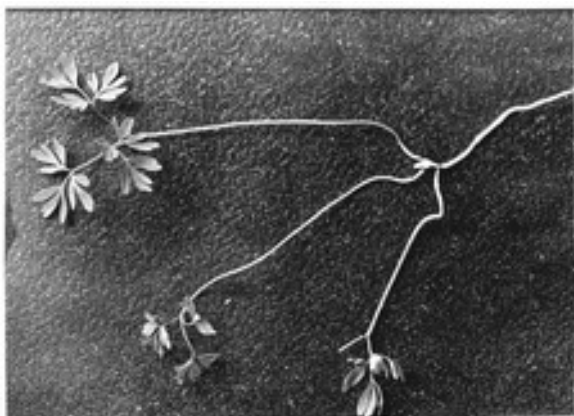


Рис. 10. Клубневидно утолщенная верхушечная почка

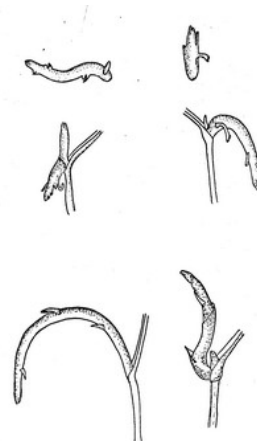


Рис. 11. Клубни размножения *Corydalis buschii*

Прослеживается определенная корреляция между структурой надземного побега и подземной клубне-столонной структурой. Чем крупнее надземный побег, тем более крупная и морфологически более сложная клубне-столонная структура формируется в его основании. В свою очередь мощность развития надземного побега зависит от размеров столона, из верхушечной почки которого он развивается.

Побеги *C. buschii* моноцикличны, если учитывать только время их надземного существования. Однако цикл развития побега начинается с раскрытия почки возобновления, и в течение года побег существует под землей в виде столона. Фактически, это время входит в цикл его развития, и потому побеги *C. buschii* следует считать дициклическими.

Таким образом, жизненная форма *C. buschii* – весеннее-зеленый геофит, эфемероид, столонно-клубневой травянистый поликарпик с удлинненным дициклическим монокарпическим побегом (Безделева, 1975). Это растение с интенсивным вегетативным размножением и ежегодно замещающимися надземными и подземными органами.



Рис. 12. *Corydalis remota* – клубневой геофит

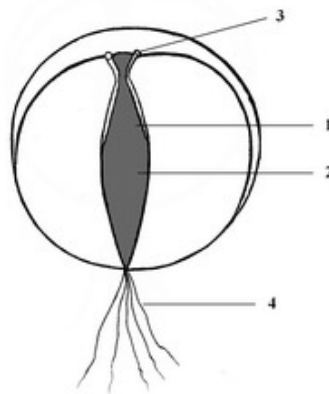


Рис. 13. Продольный разрез клубня *Corydalis remota*: 1 – материнский клубень; 2 – дочерний клубень; 3 – корни

Секция *Pes-gallinaceus* Irmisch. на ДВР представлена 5 видами: *C. ambigua* Cham. et Schlecht., *C. remota* Fisch. ex Maxim., *C. repens* Mandl. et Muehld., *C. fumariifolia* Maxim. и *C. ussuriensis* Aragina, обитающими в разных типах леса. Все эти виды - клубневые геофиты (рис. 12), эфемероиды. Клубни ежегодно замещаются на новые, которые формируются внутри старого материнского клубня (рис. 13). Побеги у видов секции *Pes-gallinaceus* достигают длины 5-25 см и несут 3-4 чешуевидных листа в основании, 1 чешуевидный лист на некотором расстоянии от нижних чешуевидных листьев, 2 срединных ассимилирующих листа и заканчиваются верхушечным соцветием (рис.12). Соцветие - компактная многоцветковая кисть. У взрослых генеративных особей побег часто ветвится - из пазухи верхнего чешуевидного листа выходит боковой удлиненный побег, также заканчивающийся верхушечным соцветием (рис.12).

В отличие от других видов секции *Pes-gallinaceus*, хохлатка расставленная (*C. remota*) представлена в популяции 2-мя жизненными формами: жизненной формой клубневого геофита (рис. 12) и жизненной формой столонно-клубневого геофита (рис. 14). У первой из названных жизненных форм побег всегда растет ортотропно, и междоузлие между третьим и четвертым чешуевидными листьями имеет длину 1-3см. У столонно-клубневой формы побег вначале растет плагиотропно, а затем переходит к ортотропному росту. Междоузлие между третьим и четвертым чешуевидными листьями удлиненное и достигает 10-15см. Клубень залегает значительно глубже, чем у клубневых форм. И, кроме того, на этом побеге в области верхнего чешуевидного листа развивается второй клубень, который мы назвали клубнем размножения (Безделева, 1972, 1991).



Рис. 14. Столонно-клубневой геофит

Таким образом, жизненная форма видов данной секции - весеннезеленый клубневой травянистый поликарпик с удлиненным моноциклическим монокарпическим побегом.

Для хохлатки расставленной характерна вторая жизненная форма весеннезеленого клубне-столонного травянистого поликарпика с удлиненным дициклическим монокарпическим побегом (Безделев, Безделева, 2006).

C. speciosa Maxim., относящаяся к секции *Sophorocarpus* M. Pop., обитает на скалах, песчаных берегах рек, на нарушенных во время строительства участках почвы, а также на вывалах деревьев в лесу.

Монокарпический побег *C. speciosa* дициклический: в первый год формируется укороченный розеточный побег (рис.15), в пазухах листьев которого закладываются почки, а на следующий год из верхушечной и боковых почек развиваются главный и боковые удлиненные побеги. Побеги заканчиваются верхушечным кистевидным соцветием. Часто побеги ветвятся, формируя боковые побеги 2-го и 3-го порядка, также заканчивающиеся верхушечными соцветиями. Высота особей значительно колеблется и достигает величины от нескольких до 100 и

более сантиметров. Некоторые особи формируют только главный побег, в то время как другие развивают большое количество боковых побегов.



Рис. 15. Розеточный побег первого года развития *Corydalis speciosa*.

первый год формируется розеточный побег, а на второй - удлиненный побег. Удлиненный побег всегда ветвящийся. Цветки пазушные.

Важной биологической особенностью рода *Corydalis* является развитие различного числа семядолей у проростков видов, относящихся к разным секциям. Виды секций *Archaeocapnos*, *Ceratotuber*, *Sophorocapnos* и *Microcapnos* - двудольные виды, виды же относящиеся к клубневым секциям - ложнооднодольные. Кроме того, у *C. gigantea* из секции *Archaeocapnos* было отмечено несколько проростков не с 2-мя, а с 3-4 семядолями (рис.16). Это атавистический признак, указывающий на эволюционную связь покрытосеменных растений с хвойными, у которых проростки всегда многосемядольные (Серебряков, 1952; Белостоков, 1978 и др.).

Таким образом, на примере рассмотренных видов рода *Corydalis*, мы проследили существенные отличия в их структурной организации, ритме сезонного развития, в продолжительности жизненного цикла и т.д. Прежде всего, бросается в глаза отличие в продолжительности сроков развития монокарпических побегов от полициклических побегов у видов секции *Archaeocapnos*, до дициклических у видов секций *Ceratotuber*, *Sophorocapnos* и *Pes-gallinaceus* (*C. remota*) и моноциклических - у видов секций *Pes-gallinaceus* и *Microcapnos*. Те, мы наблюдаем в данном роде эволюцию побега от полициклического (у видов секции *Archaeocapnos*) до моноциклического (у *C. ochotensis* и видов секции *Pes-gallinaceus*).

Кроме того, наблюдается сокращение числа листьев и их размеров: у хохлаток секции *Archaeocapnos* листья очень крупные, у *C. buschii* и видов секции *Pes-gallinaceus*. листья во много раз мельче, также как и сами растения.

Прослеживается разнообразие и в структуре подземных органов: виды секций *Sophorocapnos* и *Microcapnos* - стержнекорневые, виды секции *Archaeocapnos* - корневищно-стержнекорневые, все виды секции *Pes-gallinaceus* - клубневые, *C. buschii* и *C. remota* - клубне-столонные растения.

Также прекрасно прослеживается сокращение длительности жизни особей: если хохлатки секции *Archaeocapnos* поликарпики, продолжительность жизни которых может достигать до 100 и более лет, то *C. ochotensis* однолетний монокарпик, цикл развития которого завершается в течение одного, изредка 2-х лет.

Рассмотренные виды отличаются и по ритму сезонного развития: виды секции *Archaeocapnos* и *C. ochotensis* летнезеленые растения, в то время как виды секции *Pes-gallinaceus* и *C. buschii* весеннезеленые геофиты, эфемероиды.

Все виды данной секции стержнекорневые растения. В конце второго года вегетации особь полностью отмирает.

Таким образом, *C. speciosa*, также как и все виды рассматриваемой секции *Sophorocapnos*, двулетний стержнекорневой травянистый монокарпик с полурозеточным дициклическим монокарпическим побегом (Бездедев, Безделева, 2006).

У хохлатки охотской - *C. ochotensis* Turcz., относящейся к секции *Microcapnos* M.Por., жизненная форма однолетний стержнекорневой монокарпик с удлиненным моноциклическим побегом. Но иногда у этого вида встречается жизненная форма двулетнего монокарпика с полурозеточным побегом, у которой

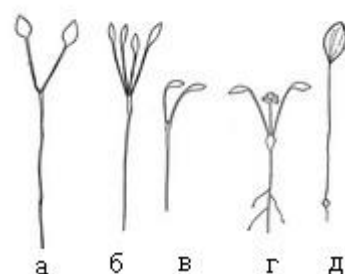


Рис. 16. Варианты числа семядолей у проростков некоторых видов рода *Corydalis*: а, б - проростки *C. gigantea*; в, г - проросток *C. buschii*; д - проросток *C. remota*

В течение ряда лет мы изучали структурную организацию и жизненные формы не только описанных видов, но и других травянистых растений флоры Дальнего Востока России. Некоторые результаты этих исследований мы излагаем ниже.

Травянистые поликарпики характеризуются тем, что их надземные побеги ежегодно отмирают, и их многолетней частью являются подземные органы, которые отличаются большим разнообразием, что уже было отмечено нами в роде *Corydalis*.

И.Г.Серебряков (1964) следующим образом определяет многолетние многократно плодоносящие травы. Это растения, у которых надземные удлинённые ортотропные побеги отмирают в конце первого вегетационного периода, а укороченные или удлинённые, но плагиотропные надземные побеги могут сохраняться несколько лет. Подземные части побегов функционируют как органы возобновления или запасающие органы в течение нескольких или многих лет или также отмирают ежегодно, давая начало новым подземным или надземным побегам. Собственно многолетними являются обычно подземные органы, обеспечивающие вегетативное возобновление и размножение растений этого класса. В связи с этой жизненно важной ролью подземные органы здесь отличаются большим разнообразием.

Структурная организация стержнекорневых травянистых растений

Наиболее примитивной среди травянистых растений считается стержнекорневая жизненная форма. Стержнекорневые - это растения, у которых в течение всей жизни сохраняется главный корень. Они отличаются по структуре и циклу развития монокарпических побегов, а также по длине и степени развития главного корня.

Род *Euphorbia* L. на РДВ насчитывает 11 видов, представленных несколькими жизненными формами,

Euphorbia komaroviana Prokch. - летнезеленый стержнекорневой, каудекс образующий травянистый поликарпик с удлинёнными моноциклическими монокарпическими побегами.

На первых этапах развития особи формируются удлинённые вегетативные побеги с неполным циклом развития. Достигнув генеративного возрастного состояния, растение формирует удлинённые годовые генеративные побеги. Характерной особенностью *E. komaroviana* является то, что у вегетативных побегов очередное листорасположение, в то время как у генеративных – супротивное (рис. 17). В основании побегов находится несколько чешуевидных листьев, в пазухе которых закладываются почки возобновления. И вегетативные, и генеративные побеги отмирают до зоны возобновления, основания отмерших побегов формируют каудекс. Каудекс многоглавый. Главы каудекса сильно разрастаются в толщину, принимая клубневидную форму и достигая значительных размеров. Особенно мощно разрастается ось 1-го порядка.

Корневая система представлена мощно развитым главным корнем и, кроме того, от гипокотила отходит один придаточный корень, по размерам не отличающийся от главного. Оба корня контрактильные: спирально скручиваясь, втягивают и заглубляют в почву многолетние участки побеговой системы.

Удлинённый годичный побег отмирает на уровне формирования почки возобновления, которая закладывается всегда с одной стороны побега. По следам, остающимся после отмирания годичных побегов, можно определить возраст глав каудекса.

По нашему мнению жизненная форма *E. komaroviana* является наиболее примитивной и близкой к предковой жизненной форме, характерной для рода.

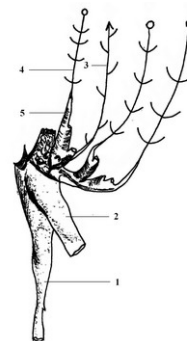


Рис. 17. Морфологическая структура *Euphorbia komaroviana*: 1 – главный корень; 2 – придаточный корень; 3 – вегетативный побег; 4 – генеративный побег; 5- главы каудекса

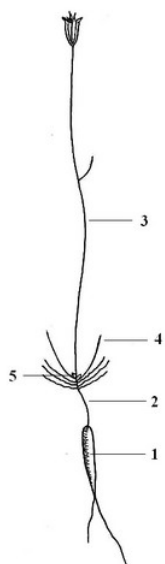


Рис. 18. Структура *Aquilegia parviflora*: 1 – главный корень; 2 – глава каудекса, 3 – полурозеточный генеративный побег; 4 – ассимилирующие листья; 5 – почки возобновления

Побег удлиненный, простой, несущий несколько пар супротивно расположенных листьев. Заканчивается побег одним верхушечным цветком и 1 (2) цветка выходят из пазух верхней пары листьев. Главный корень простой, очень слабо развит. От основания же побега отходят обильно ветвящиеся придаточные корни (рис.19). Пока остается не изученным цикл развития и продолжительность жизни данного вида. Мы можем предположить, что это однолетнее растение, т.к. в основании побега не было отмечено чешуевидных листьев с почками возобновления.

Для многих стержнекорневых растений отмечена розеточная моноподиальная модель побегообразования (некоторые виды родов *Potentilla*, *Oxytropis*, *Plantago* и др.), т.е. побег в течение всей своей жизни нарастает моноподиально, формируя укороченные розеточные годовые побеги. Генеративные органы формируются в пазухе розеточных листьев.

Aquilegia parviflora Ledeb. - Водосбор мелкоцветковый.

Это летнезеленый стержнекорневой травянистый поликарпик с полурозеточным полициклическим монокарпическим побегом и одноглавым каудексом. Главный корень водосбора утолщен. Побег в течение нескольких лет нарастает моноподиально, давая укороченные приросты розеточных побегов, а затем формирует полурозеточный генеративный годичный побег (рис.18).

В основании монокарпического побега сохраняются остатки засохших листьев нескольких лет вегетации. Розеточные листья длинночерешковые. На удлиненной части побега развивается один ассимилирующий лист, выше которого располагается рыхлое кистевидное верхушечное соцветие или иногда на побеге развивается один верхушечный цветок (рис. 18).

В пазухах розеточных листьев закладываются почки возобновления, некоторые из которых становятся спящими. Спящие почки хорошо видны на безлистной части главы каудекса, а также в пазухах сухих, отмерших листьев предыдущих лет развития монокарпического побега.

Виды рода *Adenophora* формируют стержнекорневую жизненную форму с удлиненным моноциклическим монокарпическим побегом. Отличительной особенностью видов данного рода является значительное утолщение главного, боковых и придаточных корней особи.

Gentiana zollingeri Fawc.

– Горечавка Цоллингера. Растение высотой 5-10см.

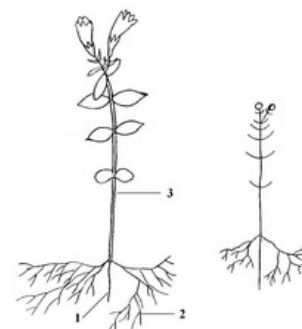


Рис. 19. Структура генеративной особи *Gentiana zollingeri*: 1 – главный корень; 2 – придаточные корни; 3 – генеративный побег

Структурная организация короткокорневищных растений

Флора РДВ богата короткокорневищными видами, которые характеризуются отмиранием главного корня на начальных этапах онтогенеза. Короткокорневищные растения отличаются по структуре и происхождению корневищ.

Agrimonia striata Michx. - Репяшок мелкобороздчатый. Короткокорневищный травянистый поликарпик с полурозеточным моноциклическим монокарпическим побегом. Корневище эпигеогенное, симподиально нарастающее, образовано основаниями отмерших монокарпических побегов. Весной из почки возобновления вначале развивается розеточная часть побега (рис.20), а затем - удлиненная. Розеточные листья рано отмирают, в связи с чем, часто ошибочно считается, что у этого вида побеги удлиненные, безрозеточные (Якубов и др., 1996). В пазухах розеточных листьев в основании побега закладываются почки возобновления. Выше розеточных листьев развивается несколько удлиненных метамеров с очередными ассимилирующими листьями. Побег

заканчивается кистевидным соцветием, часто из пазух верхних ассимилирующих листьев выходят боковые удлиненные генеративные побеги (рис. 21). В конце лета в основании побега трогается в рост почка возобновления, давая начало короткому утолщенному корневищу длиной в несколько миллиметров (рис. 21, рис. 22). Придаточные корни, формирующиеся в основании почки возобновления, достигают длины до 16 (20) см и ветвятся до 4-5 порядка. Vegetирующая в данное время особь *Agrimonia striata* состоит из укороченного симподиально нарастающего корневища, представленного несколькими приростами предыдущих лет развития, побегом данного года вегетации и почкой побега будущего года (рис. 21). Почка возобновления продолжает развиваться далее и осенью достигает значительных размеров и в ней хорошо видны зачатки листьев будущего года (рис. 23). Экземпляр, собранный 1 ноября 2008 года, был высажен в лабораторных условиях. Почка тронулась в рост и к первой декаде декабря сформировали розеточные побеги (рис. 20).



Рис. 20. *Agrimonia striata* - розеточный побег



Рис. 21. *Agrimonia striata* (август 2008г.)

Род *Smilacina* представлен на РДВ тремя видами, произрастающими в различных экологических условиях и отличающихся по структуре корневищ. Нами изучена жизненная форма *Smilacina hirta* Maxim. Этот вид обитает на лесных опушках и в кустарниковых зарослях (Баркалов, 1987).

Жизненная форма *S. hirta* - короткорневищный симподиально нарастающий травянистый поликарпик с удлиненным моноциклическим монокарпическим побегом. На подземной части годичного генеративного побега, представленной плагитропным корневищем гипогенного происхождения, видны 4-5 укороченных междоузлий, от узлов которых отходят придаточные корни. В основании ортотропной части годичного побега располагается 3 (4) чешуевидных листа. Чешуевидные листья, срастаясь, образуют довольно длинные влагалища, которые охватывают побег со всех сторон. В верхней половине побега располагаются 3-4 зеленых ассимилирующих листа и заканчивается побег метельчато-кистевидным соцветием. Корневище у этого вида образовано плагитропными приростами годичных побегов, представляет собой симподий и никогда не ветвится, нарастая с одного конца, с другого постепенно отмирает, так что определить абсолютный возраст особи можно только на первых этапах ее развития, а далее можно подсчитать только собственный возраст особи. На первых этапах онтогенеза годичные приросты корневища короткие и клубневидно утолщенные. У молодых вегетативных и генеративных особей годичные приросты корневища длиннее и тоньше. Корневище достигает до 10 см длины и 5-8 мм в диаметре. На старом участке корневища располагается пазушная почка. Такая же почка закладывается и на новом приросте корневища рядом с основанием вегетирующего генеративного побега. Тронувшееся в рост корневище заканчивается крупной верхушечной почкой.

Род *Rabdosia* (Blume) Hassk. во флоре РДВ представлен тремя видами: *R. excisa* (Maxim.) Nara, *R. glaucocalys* (Maxim.) Probat. u *R. serra* (Maxim.) Nara. Наши исследования показали, что биологической особенностью этих видов является то, что их корневища на ранних этапах развития одревесневают, в то время как надземные побеги остаются травянистыми и никогда не одревесневают.



Рис. 22. *Agrimonia striata* -основание побега с почкой возобновления (август 2008)



Рис. 23. *Agrimonia striata* (1 ноября 2008 г.)

Жизненная форма этих видов короткокорневищный симподиально нарастающий полутравянистый поликарпик с удлиненными моноциклическими монокарпическими побегами (рис. 24, рис. 25).

Годичный побег восходящий - вначале несколько метамеров, длиной до 5 мм, нарастают плагиотропно, а затем побег переходит к ортотропному росту. Годичный монокарпический побег удлиненный, в основании несет несколько чешуевидных листьев, в которых закладываются почки возобновления, дающие начало побегам следующего года развития. Часть почек возобновления в рост не трогаются и остаются спящими, располагаясь на корневище. Выше чешуевидных листьев находится несколько пар ассимилирующих листьев. В пазухах ассимилирующих листьев развиваются боковые побеги, в результате чего материнский побег бывает обильно разветвленным. Заканчивается побег верхушечным соцветием (рис. 26).



Рис. 24. *R. excisa* - общий вид



Рис. 25. Корневище *R. excisa*

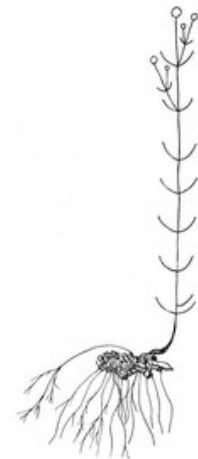


Рис. 26. Морфологическая структура особи *R. excisa*

Корневище симподиально нарастающее, образуется основаниями отмирающих годичных побегов, резидов. Длина резидов очень мала и составляет несколько миллиметров. Исходя из структуры корневища, можно предположить, что нарастание у него происходит очень своеобразно. В связи с тем, что, начиная с ранних этапов развития, особи формируют значительное число побегов (рис.24), в конце вегетации, после отмирания побегов, остается также значительное число резидов, и. корневище нарастает не только в длину, но и в толщину. Получается многоглавое корневище, с очень короткими, сросшимися своими основаниями, главами. От корневища отходят тонкие до 20см длиной, ветвящиеся придаточные корни. Одревесневшее корневище располагается в субстрате горизонтально (рис. 24-26).

Структурная организация длиннокорневищных растений

Многие виды флоры ДВР развивают в подземной сфере длинные гипогенные корневища. Почка, трогаясь в рост, некоторое время растет плагиотропно и формирует корневище. Корневище может нарастать моноподиально и развивать надземные побеги из пазушных почек,

формирующихся на корневище, либо нарастать симподиально, развивая надземные побеги из верхушечной почки.

Chloranthus japonicus Siebold – Хлорант японский, представитель монотипного рода, обитающий в хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока.

Это длиннокорневищный симподиально нарастающий травянистый поликарпик с удлинненным моноциклическим монокарпическим побегом. Образует куртины, занимающие значительные площади. Корневища у этого вида обильно ветвятся и представляют многоярусные образования. Корневище симподиально нарастающее, ветвящееся за счет почек возобновления, развивающихся в пазухах чешуевидных листьев в основании годичного побега и на корневищах. Почка, трогаясь в рост, первый год нарастает плагиотропно и формирует гипогеогенное корневище с удлинненными междуузлиями и 1-2 (3) придаточными корнями, отходящими от узлов. Весной следующего года почка переходит к ортотропному росту и дает начало надземному удлинненному годичному побегу, несущему в своей верхней части мутовку из 4 крупных ассимилирующих листьев. Закачивается побег кистевидным соцветием (рис.27). Корневище 1,5-4 мм толщиной в междуузлиях и до 5 мм - в узлах. Годичные приросты до 3,5-4, иногда – 6 см. Придаточные корни до 23(25) см длиной и до 1,5-2 мм толщиной, слабо ветвящиеся. Боковые корешки нитевидные, расположены в основном близ верхушки корня. И корни, и корневища светлые. Самые крупные придаточные корни располагаются по 2, как правило, в средней части годичного прироста корневища. Чешуевидные листья на корневище располагаются супротивно, и часто дочерние корневища также формируются супротивно.



Рис. 27. *Chloranthus japonicus* - генеративный побег

Galium

kamtschaticum

Stell. ex Schult. Fil. – Подмаренник камчатский, один из 18 дальневосточных видов рода *Galium* L., большинство из которых тонко-длиннокорневищные поликарпики с удлинненными моно-дициклическими монокарпическими побегами.

G. kamtschaticum также тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий травянистый поликарпик с удлинненными дициклическими монокарпическими побегами (рис. 28).

Корневища у рассматриваемого вида очень тонкие ветвящиеся, в узлах с тонкими светлыми придаточными корнями. Корневище достигает длины 17-20см при диаметре 0,5мм. Почки возобновления, расположенные в основании побега или на корневище, трогаясь в рост, первый год нарастают плагиотропно и дают начало новым

корневищам. На следующий год почка переходит к ортотропному росту и дает начало надземному удлинненному побегу. В основании побега располагается несколько чешуевидных листьев, в пазухах которых развиваются боковые почки, дающие начало новым корневищам. Выше этих чешуевидных листьев располагается 2 пары супротивных чешуевидных листьев, в пазухах которых почки не закладываются. Выше чешуевидных листьев находится несколько метамеров, в узлах которых развивается по 4 мутовчато расположенных ассимилирующих листа. Из пазухи верхних листьев выходят цветоносы, которые ветвятся, и ветви заканчиваются одиночными цветками (рис.28).

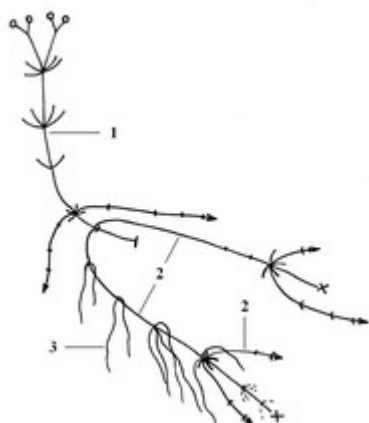


Рис. 28. Схема жизненной формы *Galium kamtschaticum*: 1 – генеративный побег; 2 – корневище; 3 – придаточный корень.

У выше описанных видов корневища симподиально нарастающие. Однако встречаются длиннокорневищные виды (*Chorisis repens*, *Viola kusnezovii* и др.), у которых корневища нарастают моноподиально, а от их узлов отходит по одному ассимилирующему листу. У *Chorisis repens*, произрастающей на супралиторали морского побережья, листовые пластинки, выходящие на дневную поверхность, почти стелются по субстрату.

Структурная организация кистекорневых растений

Род *Geranium* L. на ДВР представлен 17 видами, обитающими в разных экотопах и формирующими отличные жизненные формы. Ряд видов имеют кистекорневую жизненную форму.

Geranium eriostemon Fisch. - герань волосистотычинковая, имеет жизненную форму кистекорневого травянистого поликарпика с полурозеточным монокарпическим побегом.

Корневище нарастает моноподиально, формируясь из укороченных ортотропных годовичных приростов полициклического монокарпического побега. Вегетативный годовичный побег розеточный, стеблевая часть годовичного прироста составляет 2-3 мм и несет 1-2 чешуевидных и 3 ассимилирующих листа. Заканчивается побег верхушечной почкой, которая со всех сторон окружена прилистниками самого верхнего, розеточного листа. В основании побега видны зачатки придаточных корней в виде коротких светлых бугорков или выростов. Придаточные корни на приростах предыдущих лет утолщенные, причем утолщение уменьшается от основания корня к его середине, а далее корень вовсе не утолщен. Вероятно, эти части корня выполняют разные функции: утолщенная часть - запасную, а тонкая, разветвленная - всасывающую. Кроме того, придаточные корни выполняют и втягивающую контрактильную функцию, т.к. годовичный побег растет ортотропно, а корневище располагается плагиотропно. Корни растут вертикально вниз или слегка наклонно.

После первого цветения моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. В ходе онтогенеза формируется короткое, членистое, утолщенное, плагиотропное корневище с длинными утолщенными придаточными корнями. Между годовичными приростами видны четко выраженные перетяжки, по которым можно определить собственный возраст особи.

Генеративный побег в основании несет 2 сухих бурых чешуи, вероятно, выполняющих функцию почечных чешуй, 3 зеленых ассимилирующих листа, в пазухе верхнего из которых развивается боковой побег с 1 ассимилирующим листом. В средней части побега располагается 1 ассимилирующий лист, а на верхушке - 2 прицветника, из пазухи которых выходят боковые цветоносы. И побег 1-го порядка, и пазушные цветоносы заканчиваются зонтиковидными соцветиями, в основании которых находится по 2 прицветника.

Род *Viola* L. на территории РДВ формируют несколько жизненных форм.

Для *Viola mandshurica* W. Beck. и *V. patrinii* Ging. характерна жизненная форма короткочорневищно-кистекорневого травянистого поликарпика с розеточной моноподиальной моделью побегообразования. Главный побег розеточный моноподиально нарастающий, одиночные цветки выходят из пазухи ассимилирующих листьев. Главный корень отмирает на ранних этапах онтогенеза. Годовичные же приросты розеточных побегов формируют корневище. Корневище вертикальное, и от него отходит несколько придаточных корней. Придаточные корни слегка утолщенные и растут параллельно поверхности субстрата. Корневище очень короткое (несколько миллиметров длиной), т.к. с одного конца оно нарастает, а с другого отмирает и поэтому определить абсолютный возраст особи невозможно, можно определить только относительный возраст.

Структурная организация травянистых лиан

Codonopsis ussuriensis (Rupr. et Maxim.) Hemsl. - Колокольник уссурийский - представитель рода *Codonopsis* Wall., который насчитывает во флоре РДВ три вида, имеющие жизненную форму травянистой лианы (лианоида).

C. ussuriensis - травянистая лиана с удлиненным вьющимся моноциклическим монокарпическим побегом и клубнем корневого происхождения. В основании побега располагается 2 чешуевидных листа, окружающих стебель со всех сторон. В пазухах этих листьев закладываются почки возобновления, одна, из которых даст начало новому удлиненному годовичному побегу. Выше расположено несколько метамеров с чешуевидными листьями, в пазухах

которых также закладываются почки. Далее на побеге развиваются удлиненные метамеры, на узлах которых развиваются укороченные побеги, несущие мутовку из 4 листьев и заканчивающиеся одиночным цветком. Главный побег заканчивается верхушечной почкой, за счет которой происходит длительное нарастание побега в длину. Основания отмерших побегов формируют слабо выраженный каудекс, расположенный на верхушке клубня.

Строение травянистых растений во многом зависит от эколого-ценотических условий произрастания. По мнению И.Г.Серебрякова (1962) общий облик или габитус растения есть итог и внешнее выражение процессов его жизнедеятельности в определенных условиях среды, и что понять специфику воздействия внешних условий на организм можно через морфологические признаки вегетативных органов и вегетативного тела в целом. В ходе изучения онтогенеза растений в разнообразных эколого-ценотических условиях конкретно выясняется какие именно факторы среды и каким образом влияют на ростовые процессы, обуславливающие характер жизненной формы.

Изучение жизненных форм растений, произрастающих на супралиторали морского побережья, вторичного широколиственного леса, водных и прибрежно-водных растений показало определенные закономерности в приспособлении растений к данным эколого-ценотическим условиям, выявлены особенности строения растений, а также определен набор жизненных форм, характерных для данных местообитаний.



Рис. 29. *Mertensia maritima*

Супралитораль - это открытое пространство морского побережья, которое характеризуется довольно суровыми условиями обитания для растений произрастающих на данном участке морского побережья. Для супралиторали характерны сильные ветра во время шторма, забрызгивание соленой воды, подвижный субстрат, недостаток пресной воды и т.д. Все эти факторы вырабатывают у растений определенные жизненные формы, характерные для супралиторали. Для некоторых растений отмечается

суккулентность надземных органов, многие растения либо прижимаются, стелются по субстрату (рис. 29, 30), либо закапываются в него. На супралиторали преобладают стержнекорневые и длиннокорневищные растения. Причем у стержнекорневых растений корень уходит далеко вглубь субстрата. У ряда видов формируется от 2 до 6 придаточных корней, которые некоторое время растут параллельно субстрату, а затем резко переходят к вертикальному росту, закоривая растение (Безделева, Пименова, 1998).

Также своеобразно и слабо изучено строение и направление роста побегов у водных растений. Многие виды формируют удлиненные моноподиально нарастающие побеги. Подводные листья многократно рассечены на тонкие доли. У видов рода *Тгара* рассеченными оказываются прилистники. Некоторые виды не укореняются и свободно плавают в воде. Однако у них все-таки формируются тонкие придаточные корни, отходящие от узлов побега. Ряд видов формирует толстые мощные корневища, на которых развиваются розеточные побеги с надводными длинночерешковыми листьями. Некоторые водные растения зимуют в виде турионов – клубневидно утолщенных почек, которые плавают в воде. Побеги, столоны и корни у данных видов в конце вегетации полностью отмирают.



Рис. 30. *Honkenya oblongifolia*

Широколиственный лес отличается своим определенным набором экологических условий, и в данных эколого-ценотических условиях большинство видов представлено короткокорневищными и длиннокорневищными жизненными формами, в то время как практически отсутствуют стержнекорневые виды. Побеги прямостоячие, удлиненные и полурозеточные (Безделева, Москалюк, 2007).

Для полного познания структурной организации растений очень важно изучать ритм сезонного развития растений, в чем мы убедились при рассмотрении структуры особей *Agrimonia striata*. Интересные данные дают наблюдения за развитием одного и того же вида в разных условиях обитания: многие виды в зависимости от экологических условий формируют по

несколько жизненных форм, отличающихся по структуре и положению подземных и наземных органов

Результаты этих наблюдений помогут в решении таких важных теоретических проблем как происхождение травянистых форм в различных систематических группах высших растений, классификация и эволюция жизненных форм травянистых растений, возникновение монокарпичности у растений и развитие монокарпических жизненных форм до образования однолетников.

В данной статье мы рассмотрели многообразие структурной организации жизненных форм травянистых растений в пределах ряда таксонов флоры Дальнего Востока России. Исследования жизненных форм растений некоторых фитоценозов показали, что в различных фитоценологических условиях доминируют различные биоморфы. Так на супралиторали преобладают стержнекорневые и длиннокорневищные виды, в то время как в широколиственном лесу – длиннокорневищные и короткокорневищные растения.

ЛИТЕРАТУРА

Баркалов В.Ю. Сем. Спаржевые – *Asparagaceae* Juss. //Сосудистые растения советского Дальнего Востока Л: Наука, 1987. Т.2. С. 398-414.

Бездева А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2008. 295с.

Бездева Т.А. Новый способ вегетативного размножения у представителей секции *Pes-Gallinaceum* Irmsch. рода *Corydalis* Medic. // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 3. С. 356-361.

Бездева Т.А. Морфогенез жизненной формы *Corydalis buschii* Nakai и ритм ее сезонного развития // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 56-67.

Бездева Т.А. Морфогенез жизненной формы хохлатки гигантской (*Corydalis gigantea* Trautv. et Mey.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1976б. Т. 81, вып. 2. С. 118-131.

Бездева Т.А. Хохлатка расставленная - *Corydalis remota* Fisch. ex Maxim. // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. - Владивосток, 1991. С. 99-115.

Бездева Т.А. Сем. Дымянковые - *Fumariaceae* //Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т.1-8 (1985-1996) Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 67-71.

Бездева Т.А., Качура Н.Н. Род *Corydalis* Vent. на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 1988. Вып. 35. С. 123-146.

Бездева Т.А., Пименова Е.А. Биоморфологические особенности прибрежно-морских растений //Растения в муссонном климате; Материалы конф., посвященной 50-летию Ботанического сада-института ДВО РАН, Владивосток: Дальнаука, 1998. С.91-93

Бездева Т.А., Москалюк Т.А. Жизненные формы и парцеллярная структура вторичных широколиственных лесов южного Приморья // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Материалы международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике». (Владивосток, 18021 сентября 2007г.). Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 39-50.

Белостоков Г.П. Морфогенез кустовидного подростка сосны обыкновенной //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т.83. Вып. 1. С. 72-84.

Михайлова Т.Д. Побегообразование и жизненная форма *Astragalus macropodium* Lipsky // Научные докл. высшей школы. Биол. науки, 1972. №6. С.49-54

Михайлова М.А. Критический обзор хохлаток (*Corydalis* Vent., *Fumariaceae*) секции *Archaeocarpus* M.Pop. // Новости сист. высш. раст. М.; Л.: Наука, 1982. Т.19. С.98-105.

Попов М.Г. Семейство *Papaveraceae* // Флора СССР, М.; Л.: АН СССР. 1937. Т. 7. С. 573-716.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. Изд-во Советская Наука, 1952. 387с.

Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений. Уч. зап. МГПИ им. В.П.Потемкина. Т. 100. 1959. кафедра ботаники, Вып.5. С. 3-27.

Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М., 2009. 85с.

Якубов В.В., Недолужко В.А., Шанцер И.А., Тихомиров В.Н., Румянцев С.Д. Сем. Розовые – *Rosaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб: Наука, 1996. Т. 8. С. 125-246.