

На правах рукописи



Олейникова Елена Михайловна

**СТЕРЖНЕКОРНЕВЫЕ ТРАВЫ ЮГО-ВОСТОКА
СРЕДНЕЙ РОССИИ**

Специальность 03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Воронеж – 2015

Работа выполнена на кафедре биологии и защиты растений ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный аграрный университет имени императора Петра I»

Официальные оппоненты: **Османова Гюльнара Орудж кзы**, доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», кафедра экологии, профессор;

Курченко Елена Ивановна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБОУ ВПО «Московский педагогический государственный университет», Учебно-научный Центр Экологии и Биоразнообразия МПГУ, зав. сектором;

Полуянов Александр Владимирович, доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВПО «Курский государственный университет», кафедра общей биологии и экологии, профессор.

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Орловский государственный университет».

Защита состоится 22 апреля 2015 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.038.05, созданного на базе ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный университет», по адресу: 394006, г. Воронеж, Университетская площадь, д.1, аудитория 59.

С диссертацией можно ознакомиться в зональной научной библиотеке ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный университет» и на сайте [http:// www.science.vsu.ru](http://www.science.vsu.ru)

Автореферат разослан « » февраля 2015 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Барабаш Галина Ильинична

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Сохранение биологического разнообразия растений, решение вопросов их охраны и естественного возобновления требует изучения всех аспектов, в которых проявляется многоликость растительных организмов – таксономических, биоморфологических, онтогенетических, экологических, половых и т.п. Поскольку видовой состав флоры многих регионов России изучен достаточно полно (Александрова и др., 1996; Еленевский и др., 2000, 2004; Казакова, 2004; Полуянов, 2005; Григорьевская, Прохорова, 2006; Буланый, 2010), полагаем, что важнейшей ботанической задачей, которую следует решать далее, является изучение жизненных форм растений. Изучение биогеоценоза невозможно без экологического анализа представленных в нем жизненных форм растений и животных (Правдин, 1986). Помимо установления общих закономерностей строения растительных организмов, анализ жизненных форм необходим для разработки классификации растительного покрова, познания структуры фитоценозов и закономерностей развития последних, а также важен для прикладных исследований по интродукции растений, созданию устойчивых искусственных фитоценозов, борьбы с сорняками. Многие признаки жизненных форм имеют таксономическое значение и используются в систематике и филогении (Борисова, 1960; Зиман, 1976; Юрцев, 1976; Шафранова и др., 2009).

Актуальность биоморфологических исследований обусловлена не только тем, что они расширяют представления о биоразнообразии растений, но и возможностью установить общие закономерности строения и выявить основные адаптационные механизмы видов. В рамках данной работы для комплексного анализа была выбрана разнообразная по биоморфологической структуре и значительная по видовому составу группа стержнекорневых травянистых растений. Исследования были проведены в Воронежской области, которая, согласно сложившимся в последние десятилетия представлениям (Тихомиров и др., 1998; Губанов и др., 2002), является крайним юго-восточным регионом Средней России, включающей 22 области и 4 республики европейской части нашей страны. Виды стержнекорневой биоморфы составляют более трети флоры Воронежской области (Олейникова, 2013а) и обладают многими хозяйственно-значимыми свойствами, среди них много лекарственных, кормовых, медоносных, пищевых, пряных и сорно-рудеральных растений; значительную группу составляют редкие растения, в том числе узкой экологической амплитуды. Поэтому изучение их биоморфологии, особенностей онтогенетического развития и структуры популяций приобретает важное народно-хозяйственное и природоохранное значение.

Воронежская область, располагаясь на рубеже двух ботанико-географических зон – лесостепной и степной, характеризуется значительной площадью (52,4 тыс. км²), богатым флористическим составом и гетерогенностью ландшафтно-экологических условий; это обстоятельство позволило анализировать группу стержнекорневых видов через призму конкретных условий – географических, почвенно-климатических и эколого-ценотических. Проведение подобных исследований наиболее эффективно при использовании популяционного подхода, охватывающего несколько уровней организации живых систем: органический, организменный, популяционный и ценотический.

Целью настоящей работы была комплексная оценка обширной биоморфологической группы – стержнекорневых травянистых растений, произрастающих на территории Воронежской области. Для достижения этой цели решались следующие **задачи**:

- 1) выявление и классификация структурного разнообразия видов стержнекорневой биоморфы;
- 2) анализ таксономического состава и эколого-ценотического статуса стержнекорневых растений;
- 3) изучение хода онто- и морфогенеза модельных видов и анализ поливариантности развития особей;
- 4) исследование структуры ценопопуляций (ЦП) видов, включая онтогенетический состав, жизненность и пространственное размещение особей;
- 5) оценка типов популяционного поведения стержнекорневых растений;
- 6) анализ биологических адаптаций, на основании которых формировалась жизненная стратегия видов.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту.

1. Флора Воронежской области включает 660 видов стержнекорневых трав, отличающихся значительным структурным разнообразием. На основе анализа данной биоморфологической группы предложена иерархическая классификация, содержащая 11 моделей структурной организации (МСО) корневой и побеговой систем; к каждой МСО относится от 6 до 188 стержнекорневых видов области.

2. Особи стержнекорневой биоморфы характеризуются широким спектром биологических адаптаций, включающим структурное разнообразие побеговой и корневой (в пределах указанного типа) систем, размерную дифференциацию особей, поливариантность онтоморфогенеза, пластичность структуры их популяций в зависимости от видоспецифических и эколого-ценотических условий. Совокупность биологических адаптаций в конечном итоге складывается в жизненную стратегию стержнекорневых видов, позволяющую им осваивать значительные и разнообразные территории.

3. На примере отдельного региона – Воронежской области – обоснована методология изучения жизненных форм растений на основе комплексного подхода, базирующегося на синтезе биоморфологического и популяционно-онтогенетического направлений.

Научная новизна. Впервые для крупнейшей области ЦЧР осуществлен всесторонний анализ обширной биоморфологической группы, составляющей более 30% от всей флоры области. Разработана иерархическая классификация стержнекорневых травянистых растений с учетом структурного разнообразия в строении корневой и побеговой систем. Предложены МСО, позволяющие унифицировать строение особей данной биоморфологической группы; у всех стержнекорневых видов области выявлен тип МСО. Приведен аннотированный список стержнекорневых травянистых видов с учетом их эколого-ценотической приуроченности и встречаемости. Проанализирована систематика стержнекорневых растений, выявлены черты таксономического сходства и отличия флористической структуры данной биоморфы, области и ЦЧР в целом. Впервые для Средней России описан онтогенез 18 моно- и поликарпических стержнекорневых видов всех типов МСО, разработаны диагнозы онтогенетических состояний

и выявлены особенности морфогенетического развития. Расширено представление о поливариантности онтогенетического развития стержнекорневых растений, охарактеризовано VI типов и 15 возможных вариантов хода онтоморфогенеза. Получены оригинальные данные о сопряженности биоморфологии и популяционных характеристик растений; изучена онтогенетическая, виталитетная и пространственная структура ЦП модельных видов. Описана жизненная стратегия и экологическая пластичность видов, предпринята попытка выделения различных фитоценотипов у видов стержнекорневой жизненной формы. Тема диссертационной работы включена в план НИР кафедры биологии и защиты растений ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I».

Теоретическая и практическая значимость работы. Обоснованы концептуальные подходы к изучению жизненных форм растений на нескольких уровнях организации живых систем – органном, организменном, популяционном и ценотическом, что вносит вклад в методологический и методический аспекты теоретической биоморфологии и популяционной биологии растений. Предложенная авторская классификация МСО стержнекорневых трав может быть экстраполирована при проведении биоморфологических исследований в различных регионах России. Изучение биоморфологического, таксономического, популяционно-онтогенетического состава и оценка адаптивных стратегий стержнекорневых травянистых растений Воронежской области существенно расширяет представление о биологическом разнообразии флоры региона; результаты исследований необходимо включать в ботаническую и экологическую справочную литературу для Средней России. Приведенные в диссертационной работе сведения широко используются в учебном процессе Воронежского государственного аграрного университета им. императора Петра I при чтении лекций и проведении учебной практики по ботанике со студентами агрономических специальностей и научной работе со студентами и аспирантами. По результатам многолетних экспедиций на кафедре биологии и защиты растений ВГАУ создан гербарий, включающий более 800 листов, отдельные виды редких растений переданы на хранение в Зональный научный гербарий ВГУ (VOR).

Проведенные исследования могут служить научной базой для практического использования и реконструкции растительных сообществ в условиях возрастающего антропогенного стресса, позволяют разработать конкретные рекомендации по их сохранению. Кроме того, знание приспособительных свойств и специфики поведения дикорастущих видов в конкретных местообитаниях крайне важно и для работы с культурными растениями, при изучении их интродукции, селекции, механизмов устойчивости и т.п.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены и представлены на ежегодных научно-практических конференциях профессорско-преподавательского состава ВГАУ им. императора Петра I (Воронеж, 1995-2014); заседаниях Воронежского отделения Русского ботанического общества (1997, 1999, 2008); научных конференциях: I Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению (Санкт-Петербург, 1996), Всеросс. научн. конф. «Научное наследие П.П.Семенова-Тян-Шанского и его роль в развитии современной науки» (Липецк, 1997, 2002); межрегион. науч. чтениях, посвящ. 10-ю организации госзаповедника «Оренбургский» (Оренбург, 1999); Всеросс. научно-практ. конф. «Химико-лесной комплекс – проблемы и решения» (Красноярск, 2002), «Пути

сохранения биоразнообразия и биологическое образование» (Елабуга, 2005); I, II, III, IV Всеросс. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004, 2006, 2008, 2010); X, XI, XVII межреспубл. научно-практ. конф. «Актуальные вопросы экологии и охраны природы южных регионов России и сопр. территорий» (Краснодар, 1997, 1998, 2004); «Антропогенное влияние на флору и растительность» (Липецк, 2001), «Флора и растительность Центрального Черноземья» (Курск, 2002, 2004, 2010, 2014), «Вопросы региональной экологии» (Тамбов, 2002), «Эколого-биологические проблемы Приазовья на современном этапе» (Славянск-на-Кубани, 2004, 2005), «Проблемы и перспективы экологической безопасности» (Воронеж, 2010); VII и IX Всеросс. популяционных семинарах (Сыктывкар, 2004; Уфа, 2006); III Всеросс. школе-конф. «Актуальные проблемы геоботаники (Петрозаводск, 2007); II Всеросс. школе-семинаре «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012); IV межд. конф. по медицинской ботанике (Киев, 1997); межд. симпозиуме «Степи северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI в.» (Оренбург, 2000); междунар. научн. конференциях: «Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития» (Донецк, 1998), «Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации» (Москва, 1998), «Роль охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия (Канев, 1998), «Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии» (Санкт-Петербург, 2000), «Биологические аспекты развития растений» (Воронеж, 2001), II междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 2002), «Приспособления организмов к действию экстремальных экологических факторов» (Белгород, 2002), «Растительный мир и его охрана» (Алматы, 2007), «Биоморфологические исследования в совр. ботанике» (Владивосток, 2007), «Растительный мир в Красной книге Украины: реализация Глобальной стратегии сохранения растений» (Киев, 2010), «Каразинские естественнонаучные студии» (Харьков, 2011), «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011), «Modern Phytomorphology» (Lviv, 2013), «Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана» (Пенза, 2013), «Мониторинг и оценка состояния растительного покрова» (Минск, 2013), «Агротехнологии XXI века: концепции устойчивого развития» (Воронеж, 2014); на XI и XIII делегатских съездах Русского ботанического общества (Новосибирск–Барнаул, 2003; Тольятти, 2013).

Публикации. По результатам исследований опубликовано 101 научная работа (авторский вклад – 42,93 п.л.), в том числе 1 монография, 1 учебное пособие с грифом Учебно-методического объединения вузов РФ по агрономическому образованию и 15 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом многолетних исследований автора. Все полевые исследования и камеральная обработка полученного материала выполнены лично в период с 1993 по 2013 г. Автором самостоятельно сформулирована проблема, поставлены цель и задачи, разработана программа исследований и определены методы, запланированы и осуществлены многократные ботанические экспедиции по территории Воронежской области (в том числе включая организацию 2 международных экспедиций в 2003 и 2006 гг.), сделан анализ результатов собственных исследований

и сформулированы выводы. Вклад автора в подготовку и написание совместных публикаций составляет 25-80%.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, списка цитированной литературы (819 наименований, из них 114 – на иностранных языках) и 7 приложений. Работа иллюстрирована 39 таблицами и 56 рисунками. Объем работы 452 страницы (из них 67 страниц – приложения).

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своим учителям: д.б.н., проф. Артюхову В.Г., д.б.н., проф. Никулину А.В. и ныне покойному д.б.н., проф. Хмелеву К.Ф. за формирование научных взглядов и ценные советы. Автор глубоко признательна академику РАЕН, д.б.н., проф. Маркову М.В., д.б.н., проф. Агафонову В.А., д.г.н., проф. Григорьевской А.Я., д.б.н., проф. Поповой Н.Н. за методическую помощь, постоянную моральную поддержку и совместные экспедиции; всему коллективу кафедры биологии и защиты растений ВГАУ им. императора Петра I за многолетнюю совместную работу; М.В.Ушакову за ценные консультации. Автор сердечно благодарит свою семью за безграничное терпение и поддержку на протяжении всех этих лет.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** обосновывается актуальность исследования, его практическая и теоретическая значимость; сформулированы основная цель и задачи исследования, а также пути их реализации.

Глава 1. Краткий очерк природных условий Воронежской области. Воронежская область расположена на юго-западе европейской части России между 49° 34' и 52° 06' северной широты и 38° 09" и 42° 55' восточной долготы. Она находится в центральной части Восточно-Европейской (Русской) равнины, на стыке Среднерусской и Калачской возвышенностей и Окско-Донской равнины. Протянувшись с севера на юг на 277,5 км, а с запада на восток на 352 км, область занимает пространство в 52,4 тыс. км² (Атлас Воронежской области, 1994), что составляет около трети площади всего ЦЧР.

Очерк природных условий написан по основополагающим источникам, характеризующим геоморфологические, гидрографические, почвенные, климатические и фитоценотические условия Воронежской области (Камышев, 1948, 1952, 1953, 1961, 1963, 1965, 1978; Мильков, 1950, 1952; 1957, 1961; Адерихин, 1952, 1963, 1974; Ежов, 1952; Лесостепь и степь, 1953; Физико-географическое районирование..., 1961; Грищенко, 1963; 1970; Раскатов, 1969; Агроклиматические ..., 1972; Ахтырцев, 1976, 1982, 1985; Михно, 1976, 1985; Камышев, Хмелев, 1976; Курдов, 1984; Ахтырцев и др., 1985; Кунаева, 1985; Хмелев, 1985; Тихомиров, 1987; Агрометеорологический..., 1993 – 1996; 2004-2008; Атлас ..., 1994; Мильков и др., 1994; Хлызова, 1997, 1999; Чернобылова, 1997; Хмелев, Кунаева, 1999; Агафонов, 2000, 2002, 2003, 2004, 2006; Григорьевская, 2000; Хлызова, Агафонов, 2001, 2003; Хмелев, Хлызова, 2002; Григорьевская и др., 2004; Григорьевская, Прохорова, 2006; Агафонов и др., 2012; Паршутина, 2012). Оценивая в целом природные условия и растительность области, следует прежде всего выделить их неоднородность, обусловленную геологической древностью территории, географическим положением и пролегающей границей между лесостепью и степью.

Глава 2. Объекты и методы исследования

2.1. Объекты исследования. Объектами настоящей работы являются стержнекорневые травянистые растения, произрастающие на территории Воронежской области. На рис. 1. показаны основные пункты сбора материала, при этом следует учитывать, что приуроченность места сбора к населенному пункту условная и определялась в зависимости от того, какой населенный пункт был максимально приближен к участкам исследований. Материалом для исследований послужили сборы автора за 1993-2013 гг. на территории Воронежской области, а также гербарные образцы кафедры ботаники и микологии (VOR) и кафедры геоэкологии и мониторинга окружающей среды (VORG) Воронежского государственного университета и заповедника «Галичья гора» (VU).

В зависимости от целей и задач конкретных разделов работы среди объектов исследования были выбраны модельные виды, биоморфология, экология и популяционные параметры которых изучались наиболее подробно. Всего различными исследованиями было охвачено 308 видов стержнекорневых трав.

2.2. Методы исследования. Изучение биоморфологических и эколого-ценотических особенностей различных видов, а также современного состояния их ЦП требует применения разнообразных подходов и методов. При выполнении данной работы исследования проводились на различных уровнях организации растительных систем: органном, организменном, популяционном и ценотическом с применением методов современной биоморфологии, популяционной биологии, фитоценологии и статистики.

Органный уровень. Для изучения подземных органов растений в экспедиционных и полустационарных условиях были использованы: метод сухой раскопки по ходу корней, траншейный метод Уивера, метод горизонтальной раскопки, метод проб (Шалыт, 1949, 1960; Тарановская, 1957; Weaver, 1958; Kutschera, 1960; Slavonovsky, 1968; Taerum, Gwynne, 1969; Schuurman, Goedewaagen, 1971; Колесников, 1972; Vöhm, 1979; Красильников, 1983).

Организменный уровень. Главным методом в изучении жизненных форм являлся анализ становления биоморфы в онтогенезе, фаз морфогенеза и изучению моделей побегообразования (Серебрякова, 1971а,б). Жизненную форму характеризовали по концепции Варминга – Серебрякова – Курченко (Серебряков, 1954, 1964; Курченко, 2006а) по особям зрелого генеративного онтогенетического состояния.

Для характеристики жизненных форм, онтогенеза, сезонного развития особей в работе использовали общепринятые методики биоморфологии (Серебряков, 1952, 1962, 1964; Юрцев, 1976; Серебрякова, 1980; Шафранова, 1980, 2001; Хохряков, 1981, 1994; Гатцук, 1994, Шафранова, Гатцук, 1994; Шафранова и др., 2009). Исходя из задач исследования, нами была разработана оригинальная классификационная схема основных типов моделей структурной организации для стержнекорневых травянистых растений Воронежской области (Олейникова, 2010а). Уточним, что травами в сезонном климате вслед за Т.И. Серебряковой (1973, 1977) и Л.Е. Гатцук (1976) мы считаем такие растения, у которых не бывает многолетних ортотропных надземных осей, все многолетние части побегов располагаются подземно или приземно, в подстилке или дернине, так, что почки возобновления не возвышаются над уровнем субстрата.

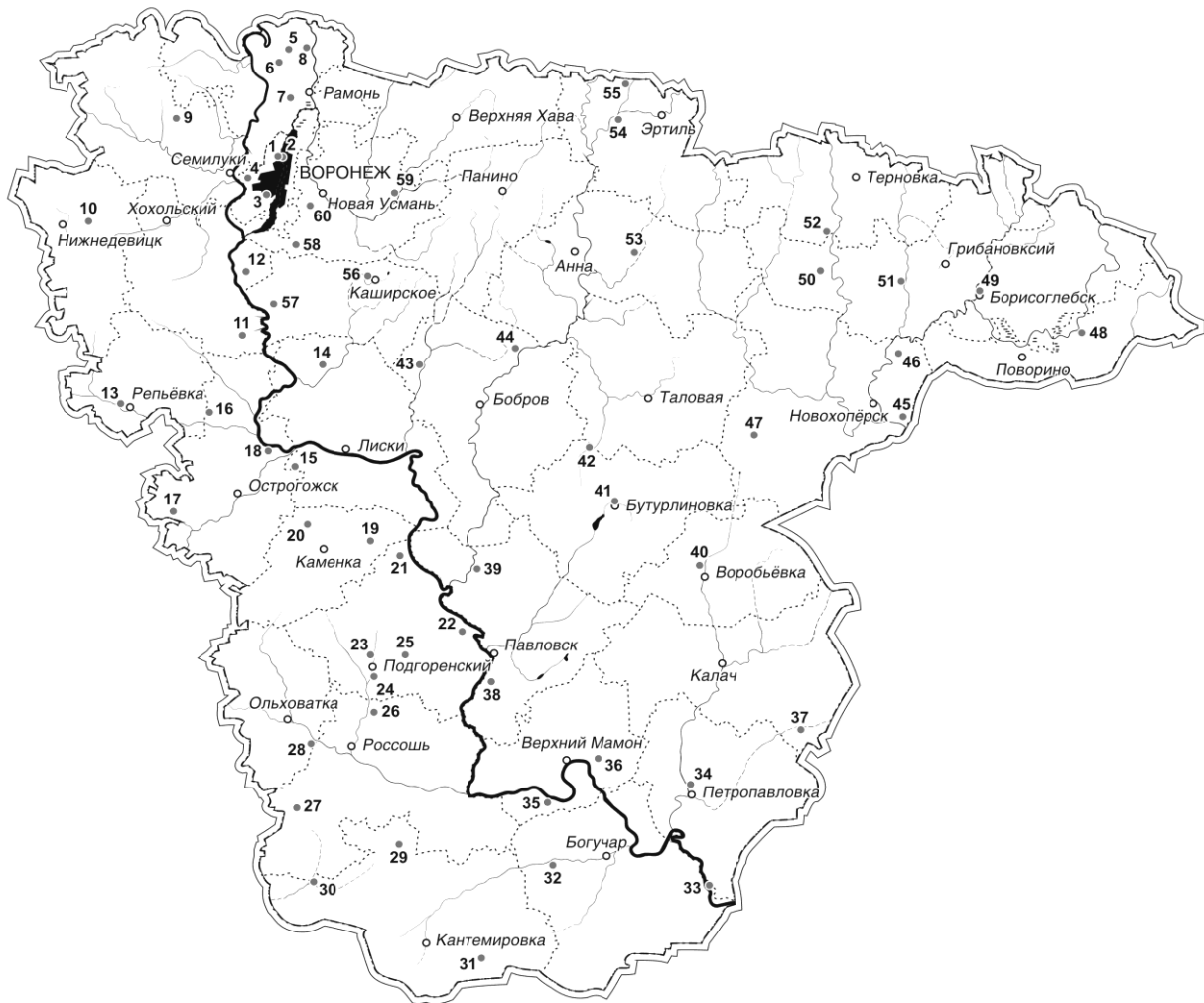


Рис. 1. Карта-схема основных пунктов сбора материала (стационарные пункты подчеркнуты). 1. – г. Воронеж, Опытная станция ВГАУ. Участки, прилегающие к Воронежской нагорной дубраве. 2. – г. Воронеж, набережная водохранилища в районе санатория им. М. Горького, урочище «Лысая гора». 3. – г. Воронеж, лесопарковая зона Советского района. 4. – г. Воронеж, п. Придонской. 5 – Рамонский район, п. Комсомольский. 6. – Рамонский район, с. Солнце-Дубрава. 7. – Рамонский район, 484 километр федеральной трассы М-4 «Дон». 8 – Рамонский район, с. Карачун. 9. – Семилуковский район, с. Богоявленовка. 10. – Нижедевицкий район, с. Вязноватовка. 11. – Хохольский район, с. Оськино. 12. – Хохольский район, с. Костенки. 13. – Репьевский район, с. Бутырки. 14. – Лискинский район, с. Давыдовка. 15. – Лискинский район, х. Дивногорье. 16. – Острогожский район, с. Солдатское. 17. – Острогожский район, с. Хохол-Тростянка. 18. – Острогожский район, с. Коротояк. 19. – Каменский район, с. Верхние Марки. 20. – Каменский район, п. Евдаково. 21. – Подгоренский район, с. Костомарово. 22. – Подгоренский район, с. Белогорье. 23. – Подгоренский район, с. Подгорное. 24. – Подгоренский район, х. Голубин. 25. – Подгоренский район, с. Сергеевка. 26. – Россошанский район, с. Поповка. 27. – Россошанский район, с. Шекаловка. 28. – Ольховатский район, с. Шапошниковка. 29. – Кантемировский район, с. Митрофановка. 30. – Кантемировский район, с. Волоконовка. 31. – Кантемировский район, с. Гатмашевка. 32. – Богучарский район, с. Луговое. 33. – Богучарский район, с. Монастырщина. 34. – Петропавловский район, с. Петропавловка. 35. – Верхнемамонский район, с. Дерезовка. 36. – Верхнемамонский район, с. Нижний Мамон. 37. – Калачеевский район, с. Новая Криуша. 38. – Павловский район, с. Русская Буйловка. 39. – Павловский район, с. Лосево. 40. – Воробьевский район, с. Воробьевка. 41. – Бутурлиновский район, г. Бутурлиновка. 42. – Бутурлиновский район, с. Озерки. 43. – Бобровский район, с. Верхний Икорец. 44.

– Бобровский район, с. Шишовка. 45. – Новохоперский район, с. Половцево. 46. – Новохоперский район, с. Васильевка. 47. – Новохоперский район, Краснянские степи. 48. – Поворинский район, с. Пески. 49. – Борисоглебский район, г. Борисоглебск. 50. – Борисоглебский район, с. Листопадовка. 51. – Грибановский район, с. Верхний Карачан. 52. – Терновский район, с. Костино-Отделец. 53. – Аннинский район, с. Хлебородное. 54. – Эртильский район, с. Ячейка. 55. – Эртильский р-н, с. Большой Самовец. 56. – Каширский район, с. Каширское. 57. – Каширский район, с. Олень-Колодезь. 58. – Новоусманский район, п. Масловский. 59. – Новоусманский район, с. Рождественская Хава. 60. – Новоусманский район, с. Никольское.

Определение онтогенетических состояний особей проводили с использованием концепции дискретного описания онтогенеза Т.А. Работнова (1950а), А.А. Уранова (1967, 1975) и их последователей (Ценопопуляции ..., 1976, 1977, 1988; Диагнозы ..., 1983; Динамика ..., 1985; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Онтогенетический ..., 1997, 2000, 2002, 2004, 2007). Фазы морфогенеза предложены в соответствии с представлениями И.Г. Серебрякова (1962) и А.П. Хохрякова (1981), также использованы подходы Т.И. Серебряковой (1972) и Л.Е. Гатцук (1974), примененные ранее для растений других типов биоморф.

Таксономический анализ стержнекорневых трав проведен на основе качественно-количественного метода М.А. Бухало (1989).

Популяционный уровень. В качестве методической основы исследований был выбран метод детального анализа ценопопуляций (ЦП) по образующим их элементам и онтогенетическим состояниям (Уранов, 1973, 1975; Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Хмелев, Скользнева, 1997). Основной счетной единицей выступала особь семенного происхождения, которую принимали как физически обособленное, морфологически целостное и физиологически независимое образование (Ценопопуляции ..., 1976). Онтогенетическую структуру ЦП изучали по общепринятым в популяционной биологии методам (Работнов, 1950а; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Изучение структуры..., 1986; Подходы к изучению.... 1987). При анализе структуры ЦП вычисляли индекс восстановления (I_v) (Жукова, 1987) и индекс старения (I_c) (Глотов, 1998). Тип ЦП определяли, используя классификации Т.А. Работнова (1950а), Л.А. Жуковой (1967а), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). Оценку жизненности ЦП осуществляли в широком диапазоне эколого-фитоценологических условий на трансектах общей площадью 50 м² (5 трансект размером 1x10 м, которые затем разбивались на площадки по 0,25 м²). Предварительно было проведено определение жизненности особей по методу многобалльной оценки (Ермакова, 1976, 1987). При исследовании пространственной структуры ЦП был использован метод, основанный на составлении подробных карт в пределах трансект, пересекающих участки с различной плотностью особей (Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971; Заугольнова, 1974а, 1976а, 1982а,б; Григорьева и др, 1977).

Ценотический уровень. Для характеристики сообществ с участием стержнекорневых травянистых растений были сделаны геоботанические описания на площадках по 100 м² с применением классических методов описания фитоценозов (Алехин, 1938; Полевая геоботаника, 1964; Рысин, Казанцева, 1975;

Ипатов, Кирикова, 1997). Для стационарных площадок составлен полный флористический список. Ценотическая значимость каждого вида оценена в баллах по шкале обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995).

Статистические методы. Полученные в процессе работы морфометрические данные обрабатывали статистически: определяли среднее арифметическое, его ошибку, минимальные и максимальные значения признака, дисперсию, коэффициент вариации (Лакин, 1990). Статистические характеристики получены при помощи пакета программ «EXCEL».

Глава 3. Биоморфологический анализ стержнекорневых трав Воронежской области

3.1. Критический анализ классификаций 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, 1964; Зозулин, 1959, 1961, 1968; Борисова, 1960, 1961; Голубев, 1960, 1972; Серебряков, Серебрякова, 1967, 1972; Хохряков, 1979).

Поскольку предлагаемая нами в разделе 3.2. классификационная схема стержнекорневых травянистых растений базируется на понятиях и терминах, складывающихся на протяжении как минимум последнего столетия, в разделе 3.1. приведен краткий ретроспективный обзор существующих в настоящее время систем жизненных форм растений (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1922, 1926, 1928; Лавренко, 1935; Прозоровский, 1936, 1940; Серебряков, 1952, 1954, 1955, 1962, 1964; Шалыт, 1955; Голубев, 1957а,б, 1959, 1960, 1962, 1965, 1968а, 1972, 1981а; Зозулин, 1959, 1961; Борисова, 1960, 1961; Нечаева и др., 1973; Зиман, 1976; Шулькина, 1977, 1983; Нухимовский, 1980, 1986, 1987, 1988, 1997, 2002; Крылов, 1984; Марков, 1989, 1990, 1992, 2012; Байкова, 1998, 2006; Цуцупа, 2003; Безделев, Безделева, 2006; Гончарова, 2006; Курченко, 2006а,б). Несмотря на большое количество опубликованных работ, выявлены недостаточно изученные вопросы, касающиеся строения подземных органов растений, обоснована их новизна.

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 корневых и побеговых систем.

3.2. Классификационная схема и характеристика основных типов биоморф. В разделе приведен обзор понятий «жизненная форма», «биоморфа», «экобиоморфа», «архитектурная модель». (Шалыт, 1955; Лавренко, 1964; Hallè, Oldeman, 1970; Hallè, 1975; Зозулин, 1976а; Серебрякова, 1976, 1979, 1983, 1985; Юрцев, 1976; Голубев, 1977, 1981б; Хохряков, 1978, 1981; Серебрякова, Богомо-

лова, 1984; Богомолова, 1985; Марков, 1989, 1992; Борисова, 1991; Курченко, 2006а; Шафранова и др., 2009). В рамках эколого-биологической концепции И.Г. Серебрякова (1952, 1962) термины «жизненная форма» и «биоморфа» трактуются нами как синонимы.

Изучение жизненных форм растений тесно сопряжено с выделением в их теле соподчиненных структурно-биологических единиц, взаимосвязанных между собой и имеющих определенную временную последовательность возникновения (Серебряков, 1959, 1962; Голубев, 1960, 1965; Серебрякова, 1971б, 1977; Нухимовский, 1970, 1971, 1997, 2002; Коллегова, Черемушкина, 2012; Марков, 2012). Развивая эти идеи, многие авторы в дальнейшем рассматривали растение как пространственно-временную метамерную структуру, сформированную в результате роста и формообразования (Гатцук, 1974, 1994; Савиных, 2000, 2002, 2006, 2013). Поскольку у вегетативно подвижных растений в качестве метамерных единиц выделяются побеги с собственной корневой системой – ризокормы или ризокормусы (Нухимовский, 1970, 1971; Заугольнова и др., 1989), представляется наиболее логичным в качестве базового модуля особой стержнекорневой биоморфы выделить структуру, состоящую из стержневого корня и надземного побега определенного типа. Корнепобеговая функциональная связь рассматривается как главнейшая из всех существующих коррелятивных связей (Казарян, 1969; Михайловская, 1981; Байтулин, 1987; Марков, 1989), так как она обуславливает целостность автотрофного растения.

На основе анализа 660 видов стержнекорневых трав, произрастающих на территории Воронежской области, составлена классификационная схема, подразделяющая виды данной биоморфы на отдельные группы (табл.1). Нами также предлагается термин «модели структурной организации» (Олейникова, 2010а) для обозначения основных низших морфологических единиц данной классификационной схемы. Понятие «модель структурной организации» (МСО) используем как инструмент для инвентаризации разнообразия типов строения подземных органов стержнекорневых травянистых растений и рассматриваем в узком значении – как уровень сложности строения и конструкцию корнепобеговой системы, выделенные у растений различных видов. Это такие модели строения корневых и побеговых систем, в рамки которых нам удалось вместить все разнообразие травянистых поли- и монокарпических растений Воронежской области. Полученный фактический материал представлен в виде унифицированной системы. Подобное разделение позволило в полевых условиях по возможности более быстро и четко выделять интересующие нас виды для дальнейших популяционных и геоботанических исследований. Считаем, что выделение отдельных МСО поможет глубже понять особенности поведения видов в различных условиях обитания.

На основании изучения морфогенеза и биологических особенностей стержнекорневых трав области в работе приводится характеристика их основных жизненных форм (МСО).

Таблица 1 – Классификационная схема стержнекорневых травянистых растений

Тип	Класс	Модель структурной организации (МСО) ¹
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

Тип I. Поликарпические стержнекорневые травы. Многолетние растения, плодоносящие на протяжении жизни много раз. Основной структурной единицей особи является (Серебряков, 1959; Зиман, 1976) монокарпический побег, одно- и многолетний, после плодоношения отмирающий. Обязательно наличие первичного главного корня, который развивается из зародышевого корешка и сохраняется на протяжении всей жизни растения.

Класс 1. Длинностержнекорневые. Хорошо развита система главного корня, обычно имеется достаточное количество боковых корней нескольких порядков. Длина главного корня превышает 1 м, нередко достигая 2 м и более. Помимо видовых особенностей (Котт, 1961), длина и толщина корней зависят от типа почвы и глубины залегания грунтовых вод. Наши наблюдения показывают, что в целом длина корня является консервативным, генетически детерминированным признаком (в пределах нормы реакции), что позволяет нам использовать данную характеристику для типизации МСО внутри стержнекорневой биоморфы. В конце первого года генерации цветonoсный побег постепенно отмирает, а ось ограниченной базальной части побега с заложившимися почками (зона возобновления) втягивается в почву. Происходит формирование каудекса, служащего вегетативной основой для возобновления надземных побегов в предстоящем году. Каудекс молодых особей чаще одноглавый, в результате многократного образования монокарпических побегов в течение жизни он обычно становится многоглавым и наряду с побегами несет резиды и почки возобновления. Диаметр каудека увеличивается за счет работы камбия, внизу он постепенно переходит в долгоживущий и утолщенный многолетний корень. Граница между этими органами обычно четко не выражена (Васильев и др., 1988; Нухимовский, 1997).

¹ Условные обозначения 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.

Безрозеточная МСО. У безрозеточных растений (Голубев, 1957а; Борисова, 1960) все побеги удлиненные – и вегетативные, и генеративные – и имеют двухфазный цикл развития: почка – ортотропный олиственный побег. Так как фаза розетки выпадает, монокарпические побеги генеративных особей являются моноциклическими. Подобная МСО отмечена у *Gypsophila altissima*, *G. paniculata*, *Phlomis pungens*, *Nepeta pannonica*, *N. parviflora*, *Euphorbia stepposa*, *E. seguieriana*, *Medicago romanica*, *Lotus ucrainicus*, *L. corniculatus*, *Astragalus austriacus*, *A. asper*, *A. sulcatus*, *Oxytropis pilosa*, *Stachys recta*, *Marrubium praecox*, *Ononis arvensis*. Всего во флоре области выявлено 39 видов данной МСО.

Полурозеточная МСО. Из почечки зародыша формируется укороченный главный побег с более или менее многочисленными листьями, образующими розетку. Нарастая моноподиально, побег может пребывать в этой фазе несколько лет. Размеры розетки, площадь ее листовой поверхности в значительной степени определяют выживаемость особей, возможность перехода к цветению и величину репродуктивного вклада (Harper, 1977; Gross, 1981; Maddox, Antonovics, 1983; Farris, Lechowics, 1990; Марков, 1990, 2001; Holderegger, 2000; Трубина, 2005). Переход полурозеточных растений в генеративный период знаменуется образованием удлиненного ортотропного олиственного побега, которые развиваются по ди- или полициклическому типу в зависимости от условий. По признакам морфогенеза такие растения имеют (Голубев, 1957а) трехфазный цикл развития: почка – розеточный побег – ортотропный олиственный побег. Им также свойственно образование каудекса, причем обычно более мощного, чем у растений первой модели структурной организации. Это *Onobrychis arenaria*, *Cephalaria uralensis*, *C. litwinowii*, *Erysimum cretaceum*, *Knautia arvensis*, *Bunias orientalis*, *Amoria montana*, *Pimpinella saxifraga*, *P. tragioides*, *Salvia pratensis*, *S. stepposa*, *Echinops ruthenicus*, *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Centaurea ruthenica*, *C. orientalis*, *Crepis pannonica*, *Oberna behen*, *Trifolium pratense*, *Silaum silaus*, *Falcaria vulgaris*, *Rumex crispus*, *R. stenophyllus*, *R. obtusifolius*, *Cichorium intybus* (72 вида).

Розеточная МСО. Из главной почечки зародыша развивается укороченный вегетативный розеточный побег, который выполняет основную ассимилирующую функцию; ортотропные генеративные побеги высокоспециализированные, почти или вовсе не имеют листьев, их верхушка может быть представлена как соцветием, так и одиночными цветками. Поскольку даже при их наличии (иногда в виде чешуй) роль стеблевых листьев в образовании органического вещества и физиологической активности растения минимальна, мы считаем возможным объединение растений с подобным строением в особую группу поликарпических длинностержнекорневых розеточных видов. Указанная МСО отмечена у *Pulsatilla patens*, *Goniolimon tataricum*, *Limonium bungei*, *L. sareptanum*, *L. tomentellum*, *Verbascum phoeniceum*, *Salvia nutans*, *Plantago urvillei*, *P. salsa*, *P. cornutii*, *Trommsdorffia maculata*, *Taraxacum serotinum*, *T. officinale* (28 видов).

Класс 2. Короткостержнекорневые. Подобно классу 1, имеют каудекс и хорошо выраженный главный корень, но его длина не превышает 1 м даже у особей с высокой жизненностью.

Безрозеточная МСО. Сходна с аналогичной длинностержнекорневой МСО у многолетних видов с общей поправкой на глубину проникновения главного корня. Особи развиваются по двухфазному циклу: почка – олиственный генератив-

ный побег. Среди стержнекорневых трав Воронежской области это *Alisum sarvanicum*, *A. gmelinii*, *A. gymnopodium*, *Polygala comosa*, *P. sibirica*, *P. podolica*, *P. cretacea*, *Linum nervosum*, *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. flavum*, *Linaria cretacea*, *Lithospermum officinale*, *Dracocephalum ruyschiana* (23 вида).

Полурозеточная МСО. Трехфазный цикл развития особей с длиной корня менее 1 м отмечен нами у *Vupleurum falcatum*, *Dracocephalum nutans*, *Silene artemisetorum*, *Dianthus polymorphus*, *D. borbasii*, *D. leptopetalus*, *Clausia aprica*, *Matthiola fragrans*, *Potentilla argentea*, *P. humifusa*, *Helichrysum arenarium*, *Anchusa ochroleuca*, *Chondrilla juncea*, *Ch. graminea* (43 вида).

Розеточная МСО. Вся листовая поверхность собрана в розетку одного или нескольких побегов с укороченными междоузлиями; цветоносные побеги безлистные. Данную МСО мы наблюдали у *Jurinea ledebourii*, *J. arachnoidea*, *Plantago media*, *P. lanceolata* и еще трех видов флоры области.

Тип II. Монокарпические стержнекорневые травы. Малолетние и однолетние растения, цветущие и плодоносящие только один раз в жизни, после чего сразу отмирают. В их морфогенезе отмечены те же типы МСО, что и у многолетних растений с безусловной поправкой на меньшую мощность вследствие более короткой продолжительности онтогенеза. Однако следует уточнить, что любое сравнение относительно и в данном случае мы наблюдали большое количество видов и отдельных особей, наследственные задатки или условия произрастания которых способствовали образованию крупных особей с мощной корневой системой. Различия в глубине проникновения главного корня позволили и в данном случае выделить классы длинно- и короткостержнекорневых растений.

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

Безрозеточная МСО. Все побеги удлиненные, олиственные. Растения развивается по двухфазному циклу: почка – олиственный цветоносный побег. (*Melilotus wolgicus*, *M. officinalis*, *M. albus*, *M. dentatus*, *Atriplex sagittata*, *A. prostrata*, *A. tatarica*, *Chenopodium strictum*, *Amaranthus retroflexus*, *Cyclachaena xanthifolia* и др., всего 35 видов).

Полурозеточная МСО. В жизненном цикле большинства розеточных и полурозеточных малолетних растений розеточный рост выступает как вполне обособленная фаза роста и развития особей, в процессе которой формируется практически вся вегетативная ассимилирующая сфера растения (Марков, 1990; Трубина, 2005). Развитие таких растений происходит по трехфазному циклу: почка – розеточный побег – олиственные цветоносный побег, однако в зависимости от общей продолжительности онтогенеза выделяем собственно однолетние и двулетние растения. У однолетних все перечисленные фазы могут протекать за один вегетационный сезон, при этом прорастание семян может быть как осенним (озимые формы), так и весенним (яровые формы) – *Reseda lutea*, *Lapsana communis*, *Papaver somniferum*, *Aethusa cynapium*. У двулетних в первый год жизни из почечки зародыша формируется прикорневая розетка листьев, с которой особь зимует. На втором году жизни наступает генеративный пе-

риод – из терминальной почки розетки возникает ортотропный олиственный цветоносный побег. После цветения и плодоношения растение полностью засыхает, завершая свой онтогенез по укороченному циклу, минуя сенильный период. Это *Onosma tinctorium*, *O. polychromum*, *Hesperis tristis*, *Oenothera biennis*, *Isatis tinctoria*, *Erucastrum armoracioides*, *E. cretaceum*, *E. gallicum*, *Verbascum thapsus*, *V. densiflorum*, *V. lichnitis*, *V. nigrum*, *Tragopogon dubius*, *T. major*, *T. ruthenicus*, *T. pratensis*, *Conium maculatum*, *Heracleum sibiricum*, *Echium rubrum*, *E. vulgare*, *Cirsium serrulatum*, *C. polonicum*, *Seseli libanotis*, *Pastinaca sylvestris*, *Cynoglossum officinale*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Carduus crispus*, *C. acanthoides*, *C. nutans*, *Onopordum acanthium*. Отдельные представители данной МСО (*Seseli libanotis*, *Verbascum nigrum* и *V. orientale*) могут при благоприятных условиях продолжать развитие и плодоношение еще 1-2 года, то есть являются факультативными поликарпиками. Всего для флоры области отмечен 71 вид данной МСО.

Розеточная МСО. Во флоре Воронежской области в настоящее время не обнаружено видов подобной морфоструктуры.

Класс 2. Короткостержнекорневые. Главный корень сохраняется на протяжении всей жизни, его длина не превышает 1м; у особой мелких видов корни расположены в приповерхностном слое почвы на уровне 15-20 см.

Безрозеточная МСО. Сходна с аналогичной длинностержнекорневой МСО у однолетних видов с общей поправкой на глубину проникновения главного корня (*Trifolium arvense*, *Chrysaspis spadicea*, *Xeranthemum annuum*, *Alyssum calycinum*, *A. hirsutum*, *Orthanthella lutea*, *Thymelaea passerina*, *Euclidium syriacum*, *Ceratocarpus arenarius*, *Kochia laniflora*, *Salsola australis*, *Sideritis montana*, *Meniocus linifolius*, *Centaureum pulchellum*, *Erysimum cheiranthoides*, *Odontites vulgaris*, *Rhinanthus minor*, *Medicago lupulina*, *Polycnemum arvense*, *Radiola linoides*, *Atriplex patens*, *A. patula*, *Suaeda prostrata*, *Plantago arenaria*, *Bidens cernua*, *Polygonum arenastrum*, *P. neglectum*, *Chenopodium botrys*, *Ch. rubrum*, *Corispermum orientale*, *C. marschalii*, *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Anthemis ruthenica*, *Consolida regalis*, *Galeopsis ladanum*, *G. tetrahit*, *Stachys annua*, *Elsholzia ciliata*, *Fumaria officinalis*, *Fagopyrum tataricum*, *Galinsoga parviflora*, *Descurainia sophia*, *Matricaria recutita*, *Xanthium spinosum* и др., всего 188 видов).

Полурозеточная МСО. Также, как и в случае монокарпических длинностержнекорневых, короткостержнекорневые развиваются по трехфазному циклу и подразделяются нами на собственно однолетние и двулетние. К первым относятся: *Lycopsis arvensis*, *L. orientalis*, *Myosotis ramosissima*, *M. micrantha*, *M. arvensis*, *Caucalis platycarpus*, *Filago arvensis*, *Draba nemorosa*, *Geranium rotundifolium*, *G. divaricatum*, *G. pusillum*, *Glaucium corniculatum*, *Crepis tectorum*, *Arabidopsis thaliana*, *Raphanus raphanistrum*, *Tripleurospermum perforatum*, *Chorispora tenella*, *Erodium cicutarium*, *Sisymbrium officinale*, *S. loeselii*, *Thlaspi arvense*, *Lepidium ruderales*, ко вторым – *Centaurea majorovii*, *Cerithe minor*, *Geranium robertianum*, *Centaureum erythraea*, *Diploaxis cretacea*, *Seseli annuum*, *Erysimum hieracifolium*, *E. canescens*, *Syrenia cana*, *Artemisia scoparia*, *Arabis pendula*, *A. gerardii*, *Lappula squarrosa*, *Turritis glabra*, *Poterium sanguisorba*, *Berteroa incana*, *Sisymbrium altissimum*, *Capsella bursa-pastoris*. Всего выявлено 148 видов подобной биоморфологической структуры.

Розеточная МСО. Весьма немногочисленная группа мелких растений эфемероидного типа – *Androsace septentrionalis*, *A. maxima*, *A. elongata*, *Plantago tenuiflora*, *P. minuta*, *Erophila verna*.

Резюмируя вышеизложенное, отмечаем, что во флоре Воронежской области нами выделено 660 видов (более 30% от общего количества) травянистых стержнекорневых поли- и монокарпических растений, которые можно распределить среди 11 типов МСО их корневой и побеговой систем. Это весьма многочисленная группа степных, луговых, рудеральных и сегетальных видов, играющих большую роль в формировании растительного покрова области. Структурное разнообразие стержнекорневых растений достигается наличием трех типов побегов: безрозеточных (удлиненных), розеточных (укороченных) и полурозеточных. Сообразно представлениям И.Г. Серебрякова (1952, 1959, 1962), мы рассматриваем их как элементарные метамеры, которые наряду со стержневым корнем формируют особи данной биоморфы.

На основе материалов многолетних полевых исследований составлен аннотированный список стержнекорневых трав Воронежской области с указанием для каждого вида типа МСО. В список включены виды, наличие которых подтверждено личными наблюдениями и гербарными сборами автора, гербарными материалами (VOR, VORG, VU) и литературными данными, не вызывающими у автора сомнений (Камышев, Хмелев, 1976; Хмелев, Кунаева, 1999; Агафонов, 2006; Григорьевская, Прохорова, 2006; Маевский, 2006). Учитывая современный этап интродукции и натурализации растений на территории области, в список включены адвентивные виды в официально зафиксированном на настоящий момент объеме (Григорьевская и др, 2004). Отдельно выделены виды различного статуса, указанные в списке Красной книги Воронежской области (Постановление администрации Воронежской области № 561 от 01.07.2008 г., Красная книга..., 2011).

Глава 4. Таксономический и эколого-ценотический анализ травянистых стержнекорневых растений

4.1. Таксономическая структура. Таксономический анализ в нашей работе явился тем инструментом, который позволил показать общие и специфические черты рассматриваемой биоморфологической группы травянистых растений и соотношение систематического спектра видов данной морфоструктуры с флористическим спектром исследуемой области и региона. Для территории Воронежской области было последовательно составлено три монографические сводки флоры (Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Григорьевская, Прохорова, 2006), причем следует отметить, что за 30 лет, прошедшие к моменту составления последней сводки, список видов существенно расширился (с 1922 до 2187) прежде всего за счет адвентивного компонента (Григорьевская и др., 2004). Проведенные исследования позволили установить (Олейникова, 2013а), что стержнекорневые травы Воронежской области включают 660 видов из 275 родов, входящих в состав 40 семейств из класса *Magnoliopsida*, что составляет 30,18 % от всей флоры региона и 31,06% от флоры цветковых растений. Наиболее богато в исследуемой биоморфологической группе представлены 10 семейств, в состав которых входит 505 видов (23,76% от флоры области и 76,52% от флоры стержнекорневых видов) и 209 родов (табл. 2).

Таблица 2 – Количественное распределение видов и родов стержнекорневых растений класса *Magnoliopsida*

№ п/п	Название семейства	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	% от общего числа родов	Родовой коэффициент
1.	<i>Asteraceae</i>	100	15,15	39	14,08	2,57
2.	<i>Brassicaceae</i>	87	13,18	36	13,36	2,42
3.	<i>Fabaceae</i>	558	8,80	22	7,94	2,64
4.	<i>Apiaceae</i>	54	8,18	36	13,36	1,5
5.	<i>Chenopodiaceae</i>	48	7,27	15	5,42	3,20
6.	<i>Caryophyllaceae</i>	45	6,83	19	6,86	2,37
7.	<i>Scrophulariaceae</i>	30	4,55	10	3,61	3,00
8.	<i>Boraginaceae</i>	29	4,39	17	6,15	1,71
9.	<i>Lamiaceae</i>	29	4,39	11	3,97	2,64
10.	<i>Polygonaceae</i>	27	4,09	5	1,81	5,40
11.	<i>Rosaceae</i>	14	2,12	2	0,72	7,00
12.	<i>Ranunculaceae</i>	12	1,82	5	1,81	2,40
13.	<i>Solanaceae</i>	11	1,67	8	2,89	1,38
14.	<i>Malvaceae</i>	9	1,37	5	1,81	1,80
15.	<i>Plantaginaceae</i>	9	1,37	1	0,36	9,00
16.	<i>Dipsacaceae</i>	8	1,21	4	1,44	2,00
17.	<i>Linaceae</i>	8	1,21	2	0,72	4,00
18.	<i>Campanulaceae</i>	7	1,06	3	1,08	2,33
19.	<i>Cucurbitaceae</i>	7	1,06	6	2,17	1,17
20.	<i>Geraniaceae</i>	7	1,06	2	0,72	3,50
21.	<i>Amaranthaceae</i>	6	0,90	1	0,36	6,00
22.	<i>Limoniaceae</i>	6	0,90	2	0,72	3,00
23.	<i>Euphorbiaceae</i>	5	0,76	1	0,36	5,00
24.	<i>Onagraceae</i>	5	0,76	2	0,72	2,50
25.	<i>Papaveraceae</i>	5	0,76	3	1,08	1,66
26.	<i>Violaceae</i>	5	0,76	1	0,36	5,00
27.	<i>Polygalaceae</i>	4	0,61	1	0,36	4,00
28.	<i>Gentianaceae</i>	4	0,61	2	0,72	2,00
29.	<i>Primulaceae</i>	4	0,61	2	0,72	2,00
30.	<i>Fumariaceae</i>	3	0,45	1	0,36	3,00
31.	<i>Santalaceae</i>	3	0,45	1	0,36	3,00
32.	<i>Rubiaceae</i>	2	0,30	2	0,72	1,00
33.	<i>Cannabaceae</i>	2	0,30	1	0,36	2,00
34.	<i>Hydrophyllaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
35.	<i>Hypericaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
36.	<i>Molluginaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
37.	<i>Portulacaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
38.	<i>Resedaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
39.	<i>Thymelaeaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
40.	<i>Urticaceae</i>	1	0,15	1	0,36	1,00
Всего:		660	100,00	275	100,00	2,40

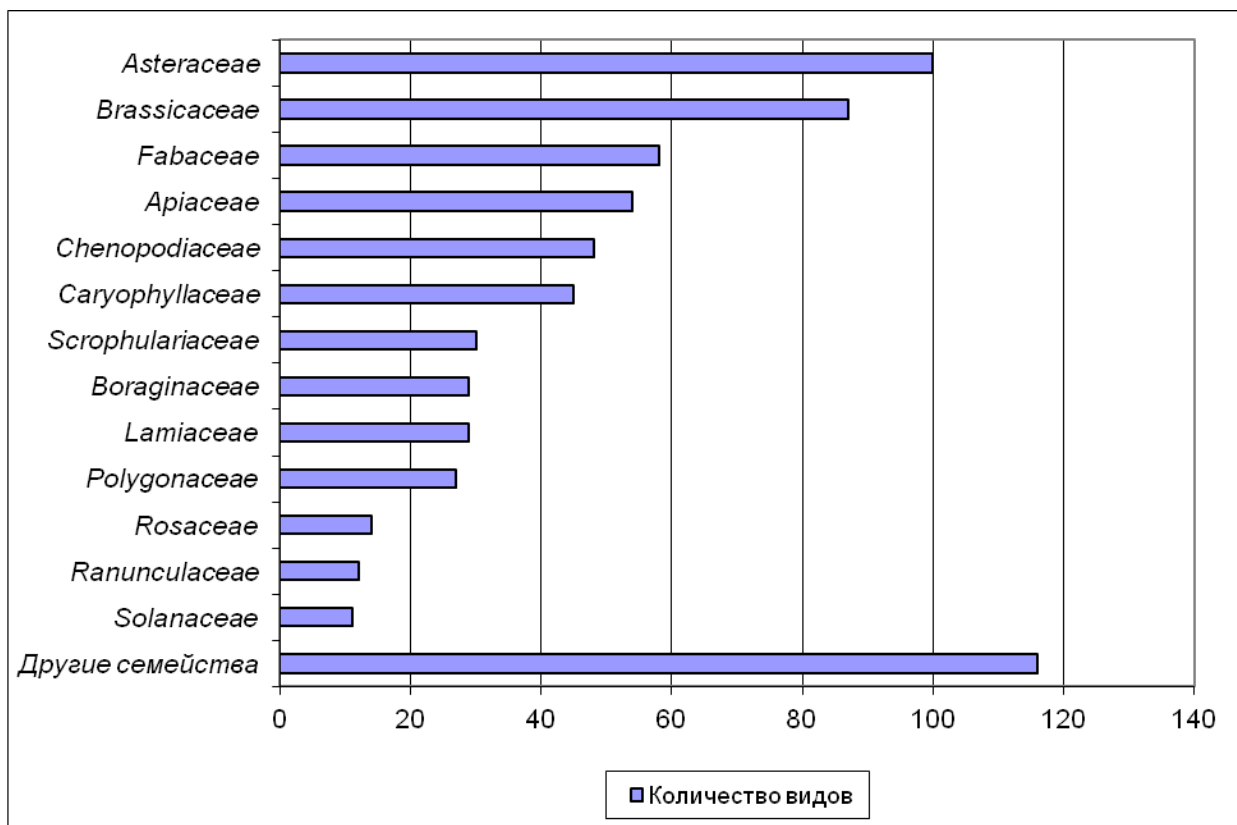


Рис. 2. Доля участия отдельных семейств класса *Magnoliopsida* в сложении таксономической структуры стержнекорневых видов

Среди ведущих семейств (рис. 2) лидирует *Asteraceae*, что типично как для флоры ЦЧР, так и для флоры России в целом (Толмачев, 1970; Малышев, 1972; Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Бухало, 1989; Стародубцева, 1999; Казакова, 2004; Агафонов, 2006).

Исключая по понятным причинам следующие далее *Poaceae* и *Cyperaceae*, отметим, что в целом в рамках класса *Magnoliopsida* наблюдается практически полное сходство таксономической структуры флоры региона и области (Бухало, 1989; Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Григорьевская, Прохорова, 2006) с выявленным нами составом стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Так, далее в порядке убывания видов идут *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Boraginaceae*, *Lamiaceae* – все, за исключением Маревых, из ведущих десяти семейств, тогда как последнее занимает высокое 14 место в общем систематическом списке для ЦЧР (Бухало, 1989) и 15 место – в структуре флоры Воронежской области (Камышев, Хмелев, 1976).

Несколько ниже доля семейства *Rosaceae* (14 видов) – с 5 места в общих списках до 11 в нашем, что объясняется отсутствием среди объектов наших исследований полукустарниковых, кустарниковых и древесных видов, а также особенностями биологии травянистых видов данного семейства, в составе которых преобладают вегетативно-подвижные и (или) корневищные виды.

Особенностями биологии и большим количеством однолетних и двулетних видов также можно объяснить более высокие позиции семейств *Apiaceae*, *Chenopodiaceae* и *Boraginaceae* в нашем списке по сравнению с общими (для

флоры Воронежской области Сельдерейные стоят на 10, а Бурачниковые – на 14 месте). Среди других семейств следует отметить *Ranunculaceae* – 12 видов и *Solanaceae* – 11 видов. 27 семейств имеют в своем составе менее чем по 10 стержнекорневых видов, но в сумме к ним относится 49 родов и 116 видов (5,5 % от флоры области и 17,6 % от флоры стержнекорневых видов), 6 семейств представлены лишь одним видом.

Анализ на родовом уровне показал, что всего насчитывается 51 род с числом видов от 4 до 14 в каждом. Высокое родовое разнообразие у семейств *Solanaceae*, *Ariaceae*, *Boraginaceae*, *Malvaceae*, имеющих значения родового коэффициента менее 2. Напротив, в семействах *Plantaginaceae*, *Rosaceae*, *Amaranthaceae*, *Euphorbiaceae*, *Polygonaceae*, *Violaceae* наиболее высокие значения родового коэффициента – от 9 до 5. Среди полиморфных родов следует выделить два рода из семейства Маревые – *Chenopodium* (14 стержнекорневых видов) и *Atriplex* (11 видов), которые полностью представлены однолетними видами со стержневым корнем. Род *Tragopogon* (9 видов) представлен исключительно двулетними видами, в составе *Centaurea* (13 видов), *Silene* (10 видов) и *Scorzonera* (9 видов) отмечены как двулетние, так и многолетние виды. Преимущественно многолетние стержнекорневые виды составляют роды *Potentilla* (13 видов), *Rumex* (11 видов), *Astragalus* (11 видов), *Dianthus* (10 видов), *Plantago* (9 видов) и др. Еще 32 рода представлен тремя видами (*Fumaria*, *Pulsatilla*, *Matthiola*, *Erucastrum*, *Hedysarum*, *Oenothera*, *Pimpinella*, *Anchusa*, *Marrubium*, *Scabiosa*, *Anthemis*, *Xanthium* и др.). 52 рода имеет по 2 вида (*Cannabis*, *Fagopyrum*, *Suaeda*, *Cerastium*, *Syrenia*, *Diploaxis*, *Onobrychis*, *Vupleurum*, *Ferula*, *Echium*, *Stachys*, *Solanum*, *Cephalaria*, *Echinops* и др.), в состав 140 родов входит лишь по одному виду (*Bassia*, *Mollugo*, *Stellaria*, *Moehringia*, *Aquilegia*, *Descurainia*, *Bunias*, *Reseda*, *Poterium*, *Amoria*, *Erodium*, *Lavatera*, *Falcaria*, *Silaum*, *Goniolimon*, *Asperugo*, *Phlomis*, *Hyoscyamus*, *Orthanthella*, *Knautia*, *Cyclachaena*, *Cichorium* и др.) .

Известно, что сочетание различных морфологических структур, типов годичного ритма, продолжительности жизни и экологических условий приводит к формированию значительного многообразия конкретных жизненных форм (Гатцук, 1968; Жукова, 1986, 1995; Безделева, 1991, 2010; Османова, 1999, 2000, 2007, 2009; Безделев, Безделева, 2008; Калинин, 2010). Однако биоморфологическое разнообразие не всегда коррелирует с таксономическим. Нами выявлены как биоморфологически константные таксоны (роды *Atriplex*, *Chenopodium*, *Tragopogon*, *Alissum*, *Linum*, *Salvia*, *Verbascum*, *Jurinea*, *Limonium*, *Malva* и др.), так и биморфологически пластичные, образующие разнообразные жизненные формы (роды *Campanula*, *Rorippa*, *Veronica*, *Linaria*, *Euphorbia*, *Viola*, *Geranium* и др.).

В целом, учитывая высокую сопряженность данных по таксономической характеристике флоры региона и области с данными по систематическому составу стержнекорневых травянистых растений Воронежской области, считаем нужным резюмировать, что проявление общих закономерностей в частных вопросах как нельзя лучше подчеркивает значимость подобных исследований для выявления биологического разнообразия конкретных экологических групп. Полученные данные могут быть весомым дополнением для анализа таксономической структуры флоры области.

4.1. Эколого-ценотические группы видов. Выделение эколого-ценотических групп в составе региональных флор позволяет характеризовать видовой состав основных экотопов исследуемой территории. В свою очередь, сведения фитоценотического характера служат общим фоном, показывающим разнообразие и особенности видов, слагающих флору (Иванов, 1998; Казакова, 2004). У 660 стержнекорневых видов, включенных в аннотированный список, был оценен эколого-ценотический статус, результаты анализа представлены в таблице 3. Учитывая степень приуроченности вида к конкретному типу фитоценоза, были выделены ценотипно верные и ценотипно пластичные виды.

Ценотипно верные (244 вида) включают лесные, луговые и степные растения, в том числе приуроченные к засоленным лугам и степям, меловым и песчаным субстратам и сильно увлажненным лугам. Среди них 133 вида являются облигатными, поскольку обладают низким экологическим диапазоном и обитают лишь на перечисленных выше субстратах. Учитывая географическую, климатическую и эдафическую неоднородность Воронежской области, подчеркнем, что наличие узколокальных флороценотипов существенно расширяет видовой состав и самобытность региональной флоры. К ценотипно пластичным (255 видов) отнесены растения, встречающиеся в двух-трех и более типах фитоценозов, включая антропогенно-трансформированные местообитания. Сорно-рудеральные растения включают 91 вид, выделение культивируемых растений (70 видов), в той или иной степени натурализовавшихся в естественных природных условиях, в отдельную группу, объясняется наличием всех этих видов в современной флористической сводке Воронежской области (Григорьевская, Прохорова, 2006).

Таблица 3 – Фитоценоэкологический спектр стержнекорневых растений

Ценотическая группа ²										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Кол-во видов	8	24	12	6	29	9	25	16	24	39
Процент от общего числа	1,21	3,63	1,81	0,9	4,39	1,36	3,78	2,42	3,63	5,90
Ценотическая группа										
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Кол-во видов	35	40	54	23	69	31	55	70	50	41
Процент от общего числа	5,30	6,06	8,18	3,48	10,45	4,69	8,33	10,60	7,58	6,21

Нами отмечены две разновекторные тенденции, во многом обуславливающие ценотическую разнородность исследуемой группы – с одной стороны, многие виды обладают экологической пластичностью, что позволяет им произрастать по всей территории области в составе различных сообществ – от лугово-степных до вторично-разнотравных и нарушенных; с другой стороны, отдельные виды характеризуются высокой экологической специфичностью и локально распространены лишь в климаксовых сообществах или в фитоценозах определенной эдафической приуроченности.

² Цифрами обозначены: 1- лесные, 2 – опушечно-лесные, 3 – опушечно-луговые, 4 – опушечно-болотно-луговые, 5 – сорно-опушечно-луговые, 6 – сорно-опушечно-лесные, 7 – луговые, 8 – галофитно-луговые, 9 – прибрежно-луговые, 10 – сорно-луговые, 11 – сорно-лугово-степные, 12 – степные, 13 – псаммофитно-степные, 14 – галофитно-степные, 15 – кальцефитно-степные, 16 – опушечно-степные, 17 – сорно-степные, 18 – культивируемые, 19 – рудеральные, 20 – сегетальные.

Глава 5. Большой жизненный цикл и поливариантность развития особей в онтогенезе

В главе коротко охарактеризованы основные этапы развития популяционно-онтогенетического направления в современной популяционной биологии растений. Проведен анализ терминов и понятий «онтогенез», «большой жизненный цикл», «простой и сложный онтогенез», «полный, сокращенный, частный онтогенез» «морфогенез», «поливариантность развития» (Козо-Полянский, 1937; Тахтаджян, 1943; 1947; Работнов, 1945, 1949, 1950а,б,в; Толмачев, 1951; Серебряков, 1952, 1954, 1955, 1959, 1962, 1964; Чайлахян, 1958; Левин, 1963, 1964; Сабинин, 1963; Скрипчинский, 1963; 1977; Серебряков, Серебрякова, 1965, 1967, 1969, 1972; Серебрякова, 1965, 1967, 1971а,б, 1972, 1973, 1974, 1977, 1981; Уранов, 1967, 1975; Гупало, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Хохряков, 1973, 1981; Чайлахян и др., 1973; Киршин, 1975; Скрипчинский, 1977; Жукова, 1983в, 1995; Смирнова, 1987; Ермакова и др., 1995; Нухимовский, 1997, 2002; Восточноевропейские ..., 2004 а,б).

В работе обобщены сведения по изучению онтогенеза у растений разных жизненных форм – деревьев, кустарников, полукустарников, трав различной продолжительности жизни (Шафранова, 1964; Смирнова, 1967а; Шорина, 1967а, 1994; Былова, 1968, 1974, 1997; Гатцук, 1968; Заугольнова, 1968; Егорова, 1972, 1973; Ермакова, 1972, 2000а,б,в; Курченко, 1972, 1974, 1979, 1991; Матвеев, 1972; Серебрякова, Кагарлицкая, 1972; Заугольнова, 1974б; Старостенкова, 1974; Гуленкова, 1977; Чистякова, 1979; Жукова, 1983а,б, 1997; Мазуренко, Москалюк, 1989; Барышникова, 1991; Гуреева и др., 1992; Марков, 1992, 2007; Обидов, 1993; Балахонов, 1997; Ведерникова, Османова, Файзуллина и др., 1997; 1997; Олейникова, 1997, 1999, 2007, 2013; Головенкина, Файзуллина, 2000; Дорогова, Прокофьева, 2000; Закамская и др., 2000; Нозирова, 2004; Савиных, 2004; Черемушкина, 2004; Недосекина, Агафонов, 2006; Олейникова, Ильичева, 2007, 2008а; Османова, 2007, 2009; Тетерюк, Илюшечкина, 2007; Мухаметвафина, Ишмуратова, 2007; Мяделец и др., 2007; Карнаухова и др., 2008; Кобозева, 2009).

Исходя из задач исследований, нами был изучен онтогенез отдельных модельных видов, относящихся к различным типам МСО. По результатам исследований описано развитие 18 моно- и поликарпических видов. Выбор объектов исследования был обусловлен как их широким распространением на территории области, так и малой степенью изученности биоморфологических особенностей и онтогенеза в целом.

5.1. Становление жизненной формы в онтогенезе поликарпических стержнекорневых травянистых растений. Впервые для Средней России описан онтогенез 11 многолетних видов: *Lavatera thuringiaca* (ПДБ), *Gypsophila paniculata* (ПДБ), *Cichorium intybus* (ПДП), *Salvia verticillata* (ПДП), *S. nutans* (ПДР), *Eryngium campestre* (ПДП), *Pimpinella tragioides* (ПДП) (рис.3), *Pulsatilla patens* (ПДР), *Polygala comosa* (ПКБ), *Helichrysum arenarium* (ПКП), *Jurinea arachnoidea* (ПКР); приведены диагнозы онтогенетических состояний и результаты статистической обработки значений основных морфопараметров особей. В онтогенезе всех модельных поликарпических видов было выделено 4 периода и 9 онтогенетических состояний: эмбриональный (*se*); прегенеративный (*p*, *j*, *im*, *v*); генеративный (*g*₁, *g*₂, *g*₃); постгенеративный (*s*). Полагаем, что для биоморфы

стержнекорневых травянистых поликарпиков нет объективной необходимости подразделять постгенеративный период на субсенильное и сенильное состояния, поскольку основным критерием, служащим для выделения и характеристики любых возрастных групп особей, служат качественные изменения в структуре и функциональной активности растительного организма (Ценопопуляции..., 1976). Массовый просмотр фактического материала позволяет нам утверждать, что в силу особенностей структурной организации особей (прежде всего компактности расположения центров разрастания даже по мере наступления постгенеративной вегетации) и относительной краткости данного периода в общей продолжительности онтогенеза трудно обнаружить хорошо различимые и сколько-нибудь значимые качественные отличия этих двух состояний. На основании сходного морфологического строения и типа постгенеративной вегетации особей было выделено только одно – сенильное – онтогенетическое состояние у старческих особей.



Рис. 3. Онтогенетические состояния *Pimpinella tragium*

5.2. Онтоморфогенез и онтогенетические состояния монокарпических стержнекорневых травянистых растений. Впервые для Средней России описан онтогенез и приведены характеристики основных морфопараметров 7 одно- и малолетних видов: *Cyclachaena xanthiifolia* (МДБ), *Melilotus albus* (МДБ), *Arctium lappa* (МДП), *Angelica archangelica* (МДП), *Bidens tripartita* (МКБ), *Diploxys cretacea* (МКП), *Erophila verna* (МКР). В онтогенезе монокарпических видов были выделены 3 периода и 8 онтогенетических состояний: эмбриональный (*se*); прегенеративный (*p*, *j*, *im*, *v*); генеративный (*g1*, *g2*, *g3*); постгенеративный период отдельно не описан.

5.3. Типы онтоморфогенеза стержнекорневых трав Воронежской области. В процессе становления и развития стержнекорневой жизненной формы выявлено VI основных типов прохождения растениями большого жизненного цикла с различными вариантами взаимных переходов (рис. 4). Соотношение этих изменений с основными периодами онтогенеза позволило выделить внутри каждого типа несколько качественно различных фаз морфогенеза.

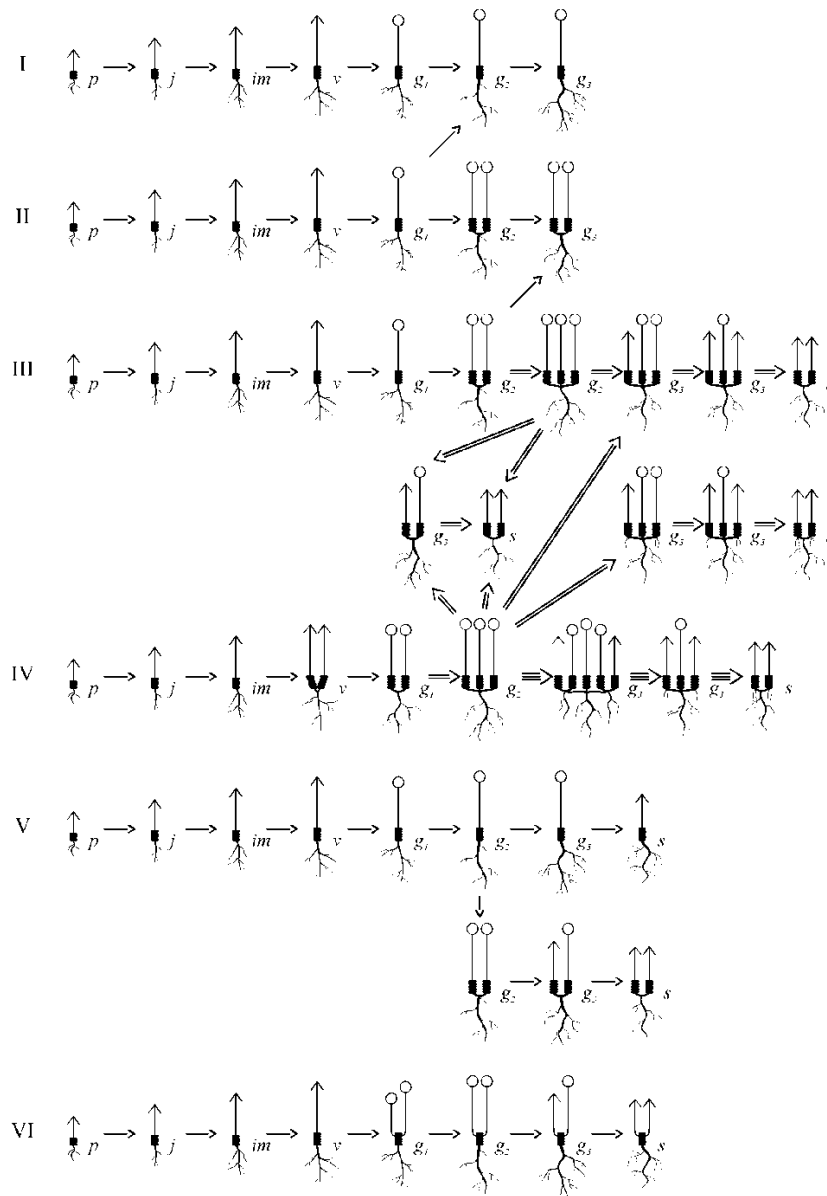


Рис. 4. Основные пути хода онтоморфогенеза стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Фазы морфогенеза, в которых не отмечается дезинтеграция, соединены одинарной стрелкой; фазы с частичной дезинтеграцией соединены двойной стрелкой; фазы, в которых возможно вегетативное размножение, соединены тройной стрелкой.

I тип. 1). Первичный побег – ось первого порядка (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. Нарастание моноподиальное, тип биоморфы – моноцентрический. 2). Главная ось – генеративный побег оси первого порядка (g_1 – g_2) – от начала генерации до старения и гибели растения. В течение всей жизни сохраняется моноподиальное нарастание и моноцентрический тип

биоморфы. Дезинтеграция отсутствует. Подобное развитие отмечено у большого количества монокарпических одно- и двулетних видов, способных формировать тонкий конодий и один ортотропный побег, из семейств *Cruciferae*, *Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Solanaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Papaveraceae*, *Cucurbitaceae*, *Amaranthaceae* и др.

II тип. 1). Первичный побег (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы представлены однопобеговыми особями с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. 3). Первичный куст (g_2 – g_3) – от начала ветвления до старения и гибели. Особи двух и более побеговые с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. Характерен для двулетних, в том числе факультативных, и малолетников без постгенеративного периода. Каудекс расположен компактно. Особи низшего уровня жизненности развиваются по I типу онтогенеза. Отмечен у *Carlina biebersteinii*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Falcaria vulgaris*, *Echium russicum*, *E. vulgare*, *Poterium sanguisopba*, *Medicago lupulina*, *Melandrium album*, *Oenothera biennis*, *Carduus acanthoides*, *C. hamulosus*, *C. nutans*, *Onopordum acanthium*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum* и др.

III тип. 1). Первичный побег (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы представлены однопобеговыми особями с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. 3). Первичный куст (g_2 или g_2 – g_3) – от начала симподиального нарастания до возможного окончания генерации или появления неспециализированной дезинтеграции. Особи двух- и многопобеговые с симподиальным типом нарастания. Тип биоморфы – моноцентрический. Каудекс расположен компактно. Далее в течение III типа онтогенеза стержнекорневых растений нами выявлено четыре варианта развития особей.

При первом варианте окончание генерации совпадает с гибелью особи, т.е. фаза первичного куста является заключительной. Обычно такое развитие наблюдается у особей низшего уровня жизненности или в нетипичных для вида условиях обитания. При втором – четвертом вариантах наступает 4 фаза морфогенеза – рыхлый куст (g_3 –s или s) – от образования вторичных вегетативных розеточных побегов до гибели; при этом в случае второго варианта развития старое генеративное возрастное состояние не наблюдается, особи сразу вступают в краткий постгенеративный период. Обычное подобное развитие отмечалось у особей малой мощности. В случае третьего варианта отмечается g_3 –состояние, но не очень продолжительное. Особи многопобеговые с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Тип биоморфы – моноцентрический. Многоглавый каудекс разрыхляется за счет обособления отдельных глав. Четвертый вариант развития особей так же предполагает наступление IV фазы морфогенеза – рыхлого куста, но более длительной во времени и сопровождающейся еще большим разрыхлением каудекса. Высота глав может увеличиваться до 5–8 см, однако в течение всей жизни особи сохраняется целостность структуры, что позволяет говорить о частичной поздней неспециализированной дезинтеграции, под которой, применительно к стержнекорневым видам, мы понимаем частичную партикуляцию особи, выраженную в обособлении отдельных глав каудекса. Тип биоморфы – моноцентрический. Все перечисленные варианты, одновременно у различных особей одного и того же вида в зависимости от фитоценологических и экологических условий,

отмечены у многочисленной группы поликарпических растений: *Thesium arvense*, *Rumex thyrsoiflorus*, *R. crispus*, *R. confertus*, *Arenaria serpyllifolia*, *Silene chlorantha*, *S. multiflora*, *S. sibirica*, *Gypsophila paniculata*, *G. altissima*, *Dianthus arenarius*, *Pulsatilla patens*, *P. pratensis*, *Potentilla argentea*, *Amoria montana*, *Anthyllis macrocephala*, *Lotus corniculatus*, *Astragalus dasyanthus*, *A. austriacus*, *A. onobrychis*, *Oxytropis pilosa*, *Ononis arvensis*, *Onobrychis arenaria*, *Polygala sibirica*, *P. cretacea*, *Euphorbia semivillosa*, *E. stepposa*, *Pimpinella tragium*, *Eryngium planum*, *Xanthoselinum alsaticum*, *Marrubium vulgare*, *Nepeta cataria*, *N. pannonica*, *Phlomis pungens*, *Salvia verticillata*, *S. nutans*, *Stachys recta*, *Asperula cynanchica*, *Cephalaria litwinowii*, *Knautia arvensis*, *Scabiosa ochroleuca*, *Cichorium intybus*, *Echinops ruthenicus*, *E. sphaerocephalus*, *Jurinea cyanooides*, *J. arachnoidea*, *Centaurea ruthenica*, *C. scabiosa*, *Taraxacum serotinum*, *T. bessarabicum* и др.

IV тип. 1). Первичный побег (p–im) – от начала прорастания до начала симподиального ветвления. Вегетативные однопобеговые особи с моноподиальным типом нарастания. 2). Первичный куст (v–g₂) – от начала симподиального ветвления особей до начала постгенеративной вегетации. Особи преимущественно многопобеговые с компактным каудексом и моноцентрическим типом биоморфы. Далее возможно наступление еще одной или нескольких фаз морфогенеза в пяти различных вариантах. Первый, второй и третий варианты уже описаны нами как возможное развитие особей III типа онтогенеза. Эти варианты предполагают наступление 3 фазы морфогенеза – рыхлого куста (g₃–s или s), который в зависимости от особенностей развития особей может иметь различный морфологический облик. Подчеркнем, что переход от моноподиального к симподиальному ветвлению у одних видов может происходить только после начала репродукции, тогда как у других – и в прегенеративном, и в генеративном периодах. Соответственно для многих стержнекорневых трав третий и четвертый типы онтогенеза могут протекать параллельно, в частности, нами отмечено подобное развитие у *Limonium tomentellum*, *L. platyphyllum*, *L. sareptanum*, *Goniolimon tataricum*, *Pulsatilla patens*, *P. pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *P. tragium*, *Echinops ruthenicus*, *E. sphaerocephalus*, *Helichrysum arenarium* и др.

Четвертый вариант развития особей IV типа онтогенеза предполагает вслед за фазой рыхлого куста наступления еще 2 фаз морфогенеза. 4). Кустящаяся партикула (g₃). От начала постгенеративной вегетации до окончания генерации. Особи многопобеговые, с многоглавым рыхло расположенным каудексом. Возможно усиленное разрастание боковых скелетных корней вследствие полного или частичного отмирания главного корня. Тип биоморфы – неявнополицентрический с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Центры разрастания особи находятся очень близко и обычно не обособляются друг от друга в течение всего онтогенеза. В редких случаях было отмечено отделение дочерних партикул от материнской особи вследствие перегнивания тканей в месте присоединения главы каудекса. Сама партикула при этом не разрасталась и сохраняла возрастной уровень материнского растений. 5). Некустящаяся партикула – от завершения генерации до гибели растения. Все структурные характеристики сохраняются с учетом морфологических изменений, свойственных постгенеративному периоду. Подобный вариант развития отмечался у отдельных особей *Salvia verticillata*, *S. tesquicola*, *S. nutans*, *Pulsatilla patens*, *P. pratensis* и др.

Наиболее нетипичным для объектов нашей работы является пятый вариант развития особей внутри IV типа онтогенеза, при котором возможно возникновение явнополицентрического типа биоморфы. Следует отметить, что облигатно корнеотпрысковых растений со стержневым корнем в природе существует достаточное количество, однако, исходя из поставленных задач, такие виды не рассматривались в качестве объектов наших исследований. Но по мере изучения особенностей биологии стержнекорневых видов области и знакомства с литературными данными (Исайкна, 1974; Зиман, 1976; Рысин, Рысина, 1987; Жукова, 1995; Османова, 2007, 2009 и др.) мы все больше убеждались в факультативной корнеотпрысковости отдельных видов. Поскольку она проявлялась лишь в определенных случаях и зависела от эдафических и фитоценологических условий, мощности особей и т.п., было решено включить данные виды в объекты исследования, а формирование явнополицентрической биоморфы рассмотреть как один из вариантов развития, подчеркнув тем самым поливариантность онтогенеза стержнекорневых трав. В этом случае вслед за фазой рыхлого куста наступает 4 фаза морфогенеза – система парциальных кустов – от начала вегетативного возобновления до полного укоренения дочерних партикул. Особи многопобеговые с симподиальным типом нарастания и частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Тип биоморфы – явнополицентрический. 5). Парциальный куст – от полного отделения дочерних партикул до окончания генерации. Особи многопобеговые с симподиальным типом нарастания и полной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Тип биоморфы – моноцентрический, поскольку отделившиеся партикулы легко принять за обособленные взрослые особи. Каждая из этих особей, в свою очередь, может развиваться по первым трем вариантам данного IV типа онтогенеза. 6). Некустящаяся партикула – от завершения генерации до гибели растения. Подобное развитие особей отмечено у *Helichrysum arenarium* на рыхлых песках (тогда как на каменистых и меловых почвах развитие вида идет по первым трем вариантам IV типа онтогенеза), у *Salvia verticillata*, *Nonea rossica* и *Rumex confertus* при развитии на обработанных почвах агроценозов.

V тип. Первичный побег (p-v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы представлены однопобеговыми особями с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. 3). Первичный куст (g_2-s) – от начала симподиального нарастания до естественной гибели особи. Тип нарастания – симподиальный, но на протяжении всей жизни особи сохраняют наличие лишь одного побега, в генеративном состоянии – ортотропного полурозеточного, в постгенеративном – розеточного. Особи с симподиальным типом нарастания. Тип биоморфы – моноцентрический. Каудекс очень компактный. Второй вариант развития особей предполагает более непродолжительную фазу первичного куста (представленную лишь однопобеговыми особями g_2), вслед за которой начинается 4 фаза морфогенеза – компактный куст (g_3-s) – от начала постгенеративной вегетации до естественной гибели. В этом случае у g_3 -особей одновременно с ортотропным присутствуют 1-2 розеточных побега, многоглавость каудекса сохраняется и в сенильном состоянии. В отличие от рыхлого куста, у компактного не бывает более 2 генеративных побегов. Ветвление симподиальное, тип био-

морфы – моноцентрический. Дезинтеграция отсутствует. V тип онтогенеза характерен для *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Verbascum phoeniceum* и др. видов.

VI тип отмечен у видов, сохраняющих моноподиальный тип ветвления и моноцентрический тип биоморфы на протяжении всей жизни. 1). Первичный побег (p–v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков в пазухах листьев вегетативных побегов. 2). Главная ось (g_1) – начало генерации. Вегетативные побеги продолжают нарастать моноподиально, а из пазух их листьев появляются олиственные или безлистные цветоносные побеги. После плодоношения они отмирают и не принимают участия в образовании каудекса. Формирование последнего происходит за счет развития осевой части моноподиальных побегов. 3). Первичный куст (g_2 –s) – от начала ветвления каудекса до отмирания особи. Среди стержнекорневых трав области к ним относятся: *Amoria montana*, *Trifolium pratense*, *Plantago media*, *P. lanceolata*, *P. maxima*, *P. urvillei* и др.

Сравивая представленную классификацию типов онтогенеза с предложенной ранее Л.А. Жуковой (1983в, 1995) для травянистых растений и полукустарничков, отметим, что выявленные варианты развития особей вписываются в I надтип, А- и Б-типы, которые характеризуют развитие одного поколения особи семенного происхождения, как с наличием постгенеративного периода, так и без него, с возможностью старческой партикуляции, которая не приводит к омоложению, а заканчивается естественной гибелью особи.

Глава 6. Организация популяций видов стержнекорневой биоморфы

Опираясь на принципы, лежащие в основе системного подхода, ЦП стержнекорневых видов были использованы для оценки онтогенетического состава, мощности и особенностей пространственного размещения особей. Всего было выбрано 55 ЦП модельных видов в различных типах фитоценозов; в работе приводится их эколого-ценотическая характеристика и геоботаническое описание. Анализу структуры ЦП модельных видов предшествует литературный обзор, обобщающий сведения по современному состоянию данного вопроса.

6.1. Онтогенетическая структура. Модельными видами явились: *Eryngium campestre*, *E. planum*, *Salvia nutans*, *S. tesquicola*, *Pimpinella tragium*, *Helichrysum arenarium*, *Phlomis pungens*, *Cichorium intybus*, *Falcaria vulgaris*. Для каждого вида было выбрано по 5 ЦП в разных фитоценозах, географически неоднородных; для *Cichorium intybus*, характеризующегося наибольшей лабильностью онтогенетического состава, проанализировано 23 ЦП. В работе приводятся спектры онтогенетических состояний и основные демографические параметры (средняя плотность, индексы восстановления и старения) ЦП модельных видов; все варианты онтогенетических спектров проанализированы на основе соотношения признаков «молодость-старость» (Уранов, Смирнова, 1969) и классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001). Полученные результаты наглядно иллюстрируют общеизвестный тезис (Заугольнова, 1994; Жукова, 1995), согласно которому онтогенетический состав ЦП в наибольшей степени обусловлен жизненной формой и характером онтогенеза вида. Нами отмечены общие черты возрастной организации ЦП видов стержнекорневой биоморфы.

Для большинства ЦП растений с преобладанием пациентных черт в жизненной стратегии (*Eryngium campestre*, *E. planum*, *Salvia nutans*, *Phlomis pungens* и др.) характерен левосторонний онтогенетический спектр; локальный максимум

в основном приходится на средневозрастные генеративные особи (рис. 5). Левосторонний характер спектров обусловлен, прежде всего, семенным типом самоподдержания ЦП, при этом динамичность прегенеративной фракции объясняется как непродолжительным развитием особей отдельных возрастных групп, так и неравномерностью инспермации и приживаемости всходов.

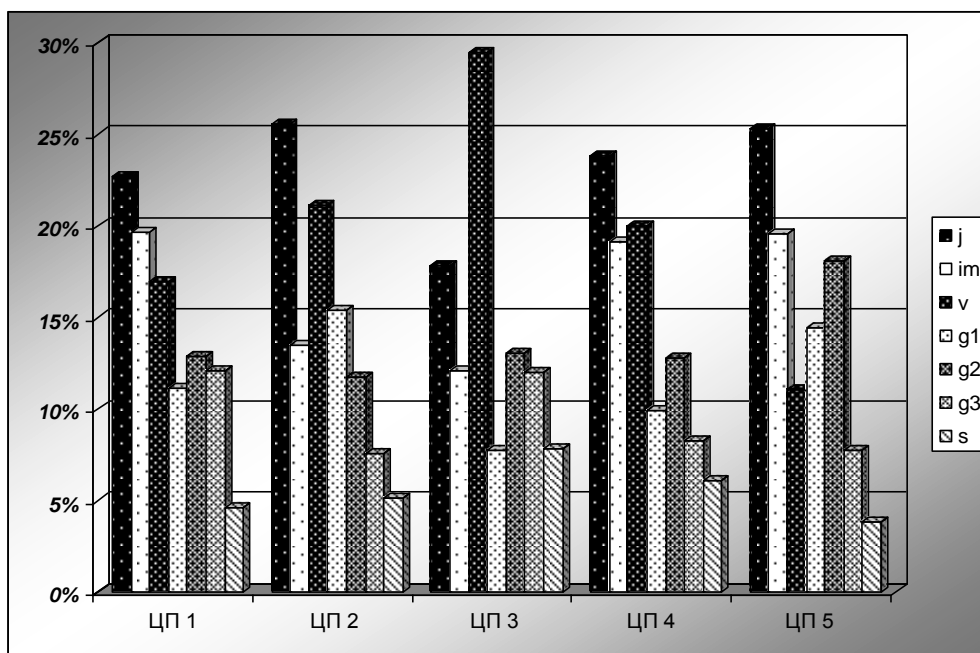


Рис. 5. Онтогенетическая структура ЦП *Eryngium planum*

Незначительные колебания демографических параметров в генеративной фракции зависят от продолжительности отдельных онтогенетических состояний и темпов развития особей. Одновременно на наличие и продолжительность развития растений всех возрастных групп оказывают существенное влияние приживаемость проростков, метеорологические условия конкретных лет, соответствие экологических требований условиям экотопа, антропогенные факторы и т.п. На формирование онтогенетической структуры ЦП видов с узкой экологической амплитудой (*Pimpinella tragioides*, *Helichrysum arenarium*) наряду с особенностями онтогенеза накладывают существенный отпечаток физиологические особенности растений, которые определяют их приуроченность к определенному типу субстрата. В свою очередь, физические свойства субстрата оказывают влияние на наличие, длительность развития и мощность особей всех возрастных групп.

Онтогенетические спектры ЦП видов с преобладанием эксплерентных и эксплерентно-патентных черт в жизненной стратегии (*Cichorium intybus*, *Falcaria vulgaris*) имеют адаптивный характер, заметно меняются в зависимости от условий внешней среды и антропогенного воздействия и отражают флуктуационный характер динамических процессов в фитоценозах. ЦП подобных видов, расположенные в сходных экологических и фитоценологических условиях, характеризуются аналогичной онтогенетической структурой и сходными популяционными характеристиками. Для характеристики онтогенетической структуры ЦП видов с чертами эксплерентности в жизненной стратегии понятие базового спектра не применимо; мы выделяем определенный тип возрастного спектра, харак-

терный для конкретного диапазона условий, в котором находится ЦП. В целом, несмотря на различия в эколого-биологических свойствах модельных видов, отметим их способность сохранять свои ЦП в течение длительного времени – за двадцатилетний период наблюдений ни один из указанных видов не выпал из состава фитоценозов и не ослабил существенно своих позиций.

6.2. Виталитетная структура. Модельным объектом выбран *Cichorium intybus* – вид, крайне интересный по своим биоморфологическим, онтогенетическим и эколого-ценотическим характеристикам. Нами отмечена поливариантность онтогенеза и достаточно широкие адаптивные стратегии, позволяющие сочетать в популяционном поведении ярко выраженные черты эксплерентности и умеренной патиентности (Олейникова, 1999, 2004). Исследования вели стационарно в тех же 23 ЦП, в которых одновременно изучали онтогенетическую структуру вида.

6.2.1. Размерная дифференциация особей. На основе анализа размерной дифференциации особей всех онтогенетических состояний получена модификационная 8-мибалльная шкала жизненности, характеризующаяся широким спектром биоморфологических отличий.

6.2.2. Оценка жизненности ЦП. Составлены виталитетные спектры всех 23 ЦП, проведена их градация по уровням жизненности. Показана взаимосвязь между виталитетом и количественным распределением особей разных возрастных групп, а также темпами их развития. В оптимальных для вида условиях доля участия особей с высоким баллом жизненности может составлять 80-100%. Гетерогенность ЦП цикория по мощности развития является следствием преобладания черт эксплерентности в популяционном поведении вида, тогда как наличие малочисленных ЦП в широком диапазоне эколого-ценотических условий и длительный период их развития свидетельствует о наличии выраженных черт патиентности; на количественное соотношение особей разных уровней развития заметный отпечаток накладывают условия произрастания. В конечном итоге условия жизни в фитоценозе определяют адаптационную стратегию вида в данный момент времени. Т. о., виталитетный анализ явился информативным диагностическим инструментом, позволяющим не только определить жизненность особи на момент наблюдения и более дифференцированно судить о влиянии среды на жизненность ЦП, но и предположить ее прошлое развитие и спрогнозировать будущее. В частности, при сравнении мощности особей разных фракций (пре-, генеративной и постгенеративной) в конкретных ЦП можно оценить, как происходило развитие популяции за последние несколько лет.

6.3. Особенности пространственного размещения особей. Модельными объектами послужили стержнекорневые виды особой морфобиологической формы «перекати-поле» – *Gypsophila paniculata*, *Eryngium campestre* и *Phlomis pungens*. Наблюдения вели в трех районах области, для анализа были выбраны участки с наиболее типичным размещением данных видов. Картирование особей осуществляли на трансектах шириной 12 и длиной 20 м., разбитых на метровые площадки; на основе учета всех особей внутри каждой площадки получены трехмерные модели, наглядно иллюстрирующие пространственную организацию ЦП (рис. 6).

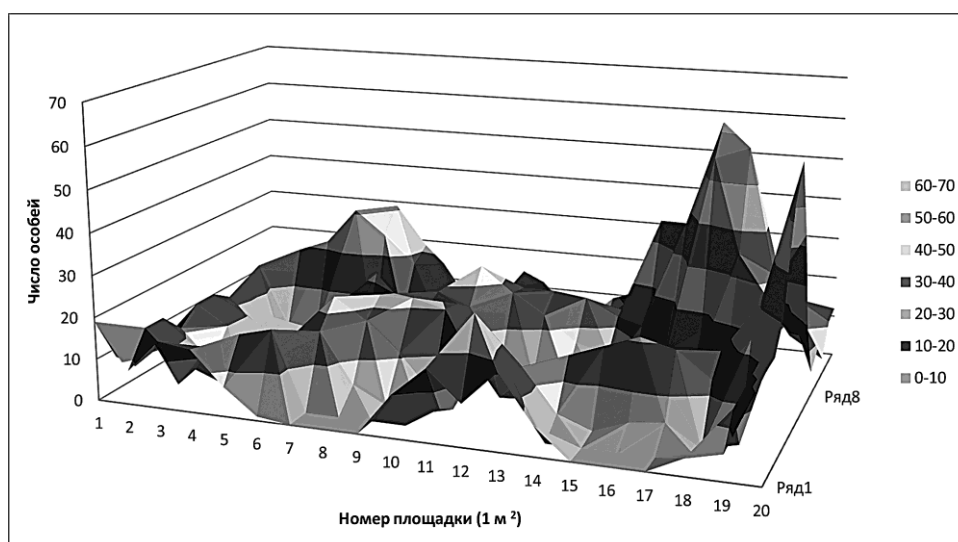


Рис. 6. Пространственная модель распределения особей *Gypsophila paniculata*

В работе показана гетерогенность горизонтального размещения особей, проявляющаяся в чередовании участков высокой плотности (скопления) и крайне низкой, вплоть до полного отсутствия модельных особей (промежутки между скоплениями) (табл.4). Первичными элементами пространственной структуры являются популяционные локусы, которые могут быть более или менее сомкнуты в надземной части и хорошо выделяться при визуальном осмотре, картировании и построении рядов численности особей. Степень дискретности скоплений связана с траекторией перемещения особей «перекати-поле» после отделения от корня.

Таблица 4 – Параметры скоплений разного уровня на отдельных участках ЦП

Уровень скоплений	Основные параметры ³		
	S_c	S_n	D_c
<i>Eryngium campestre</i>			
I	11,37±1,03	0,94±0,10	0,92±0,06
II	23,89±3,31	2,46±0,45	0,90±0,11
III	68,85±12,9	12,00±2,13	0,83±0,76
<i>Gypsophila paniculata</i>			
I	15,87±0,88	0,84±0,13	0,95±0,08
II	57,22±5,38	10,00±1,67	0,83±0,81
III	188,33±24,7	–	–
<i>Phlomis pungens</i>			
I	2,04±0,12	0	0
II	7,04±0,56	1,00±0,18	0,86±0,07
III	20,10±2,37	5,40±1,51	0,73±0,37

Анализ размещения и математическая обработка результатов позволили выявить три уровня агрегированности особей у *Eryngium campestre* и *Phlomis pungens* и два – у *Gypsophila paniculata*. Значение коэффициента агрегации ($A > 1$) указывает на групповой тип размещения особей во всех исследуемых ЦП. Нами

³ S_c – плотность особей в пределах скоплений, S_n – плотность особей в промежутках между скоплениями, D_c – дискретность скоплений.

показан однотипный характер пространственной структуры ЦП стержнекорневых видов «перекати-поле», обусловленный сходными биологическими свойствами видов, в том числе наличием анемогеохории. Общие черты пространственной организации проявляются вне зависимости от численности и плотности ЦП.

Глава 7. Эколого-ценотические стратегии и механизмы биологической адаптации стержнекорневых растений

7.1. Типы популяционных стратегий. Одной из ключевых задач современной популяционной биологии растений остается оценка стратегий жизни, как на уровне отдельных видов (Асташенков, 2008, Ишбирдин и др., 2006) или типов биоморф (Тищенко, 2010), так и целых таксонов (Блинова, 2010). Абсолютно обоснованно ряд авторов полагают (Ипатов и др., 2010), что одной из центральных проблем фитоценологии является выявление механизмов интеграции растений в сообществе. В диссертации рассмотрены теоретические аспекты учения об эколого-ценотической стратегии видов (Работнов, 1975; Grime, 1979; Stearns, 1980; Миркин, 1983; Смирнова, 1987; Усманов, Мартынова, 1988; Усманов и др., 1991; Восточноевропейские ..., 1994, 2004а,б). Типы популяционного поведения видов, основные термины и понятия приведены в соответствии с системой Раменского-Грайма (Раменский, 1935; Grime, 1974, 1978, 1979; Grime et al., 1988; Rabotnov, 1978; Работнов, 1980; Schimpf, Baun, 1983; Смирнова, 1987; Grabherr et al., 1987; Ценопопуляции ..., 1988; Миркин, 1983, 1989; Миркин и др., 1989, 1999; Онипченко и др., 1991). Акцентируется внимание на большом количестве работ (Лопатин, 1963; Работнов, 1966; 1980; Пианка, 1981; Миркин, 1983; Смирнова, 1987; Марков, 1991б, 2012; Миркин и др., 1999; Восточноевропейские ..., 2004а,б; Ишбирдин и др., 2006, Блинова, 2010), в которых на фактическом материале показана возможность существования не только исходных, но и промежуточных типов жизненных стратегий растений.

Анализ типов поведения целесообразно проводить у растений близких жизненных форм, занимающих одну пространственно-временную нишу и/или относящихся к одному трофическому уровню, то есть принадлежащих одной синузии (Ценопопуляции ..., 1988). В нашей работе акцент сделан на сходстве биоморфологических и биологических характеристик видов на фоне различий экологических свойств и широком спектре фитоценозов, в сложении которых возможно участие стержнекорневых травянистых растений. В качестве основных дифференциальных (частных) свойств поведения стержнекорневых растений были выбраны: продолжительность жизни, тип онтоморфогенеза вида, темпы развития, репродуктивная способность, абсолютная биомасса в период массового цветения, энергобюджет особи, способность находиться в состоянии вторичного покоя, тип онтогенетической структуры и максимальная экологическая плотность ЦП, возможность участия в рудеральном, вторично-разнотравном или климаксовом сообществе; каждому свойству соответствуют определенные количественные или качественные показатели. Учитывая особенности биологии стержнекорневых трав, следует подчеркнуть, что в той или иной мере все они обладают реактивностью как основным интегральным свойством. Однако было бы слишком очевидно и просто отнести всю данную биоморфологическую группу видов к эксплерентам. Нами был проведен анализ проявления основных признаков поведения видов в конкретных сообществах, на основе ко-

того предпринята попытка составить классификацию типов поведения стержнекорневых видов по основным интегральным показателям – конкурентоспособности, толерантности или реактивности.

Проведенные исследования позволяют заключить, что дифференциация стержнекорневых видов по показателям их популяционной стратегии выражена достаточно ярко, а выявленные закономерности прослеживаются в различных типах фитоценозов. Среди изученных видов хорошо выраженными чертами эксплерентности обладают, прежде всего, одно- и двулетние монокарпические виды: *Cyclachaena xanthifolia*, *Sisymbrium loeselii*, *Lepidium ruderae*, *Xanthium spinosum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Thlaspi arvense*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *Onopordum acanthium*, *Cirsium vulgare*.

Смешанный тип адаптивной стратегии, сочетающий черты ярко выраженной эксплерентности с достаточно заметными чертами пациентности, способен проявлять целый ряд стержнекорневых видов, как монокарпического, так и поликарпического циклов развития. Поскольку эксплерент-пациентность имеет различную экологическую амплитуду, в зависимости от того, являются ли фитоценотические условия или эдафические факторы определяющими при распространении указанных видов, в данной работе оказалось возможным поделить виды с эксплерентно-пациентным типом жизненной стратегии на фитоценотически (*Medicago lupulina*, *Dracocephalum thymiflorum*, *Alyssum calycinum*, *Polygonum arenastrum*, *Consolida regalis*, *Myosotis micrantha*, *Falcaria vulgaris*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Bunias orientalis*, *Echium vulgare*, *Cichorium intybus*, *Rumex confertus*, *R. crispus*, *Melandrium album*, *Oberna behen*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*, *Salvia verticillata*, *Echinops sphaerocephalus*) и экотопически (*Filago arvensis*, *Sideritis montana*, *Meniocus linifolius*, *Polycnemum arvense*, *Chaenorhinum minus*, *Polygonum neglectum*, *Arenaria serpyllifolia*, *Odontites vulgaris*, *Chenopodium acerifolium*, *Ch. glaucum*, *Ch. polyspermum*, *Ch. rubrum*, *Atriplex oblongifolia*, *A. patula*, *A. prostrata*, *Atriplex sagittata*, *A. tatarica*, *Lithospermum officinale*, *Lappula squarrosa*, *Chorispora tenella*, *Euclidium syriacum*, *Glaucium corniculatum*, *Plantago arenaria*, *Xeranthemum annuum*, *Corispermum declinatum*, *C. hyssoifolium*, *C. orientale*, *Kochia laniflora*, *Thymelaea passerina*, *Cirsium polonicum*, *Oenothera biennis*, *Reseda lutea*, *Diplotaxis cretaceae*, *Erucastrum gallicum*, *Marrubium praecox*, *Echinops ruthenicus*) приуроченные.

Черты пациентности присущи также большой группе монокарпических и поликарпических стержнекорневых видов. Как и виды предыдущей группы, пациенты дифференцированы на фитоценотически (*Seseli annuum*, *S. libanotis*, *Verbascum lychnitidis*, *V. nigrum*, *V. orientale*, *V. phoeniceum*, *Scabiosa ochroleuca*, *Lavatera thuringiaca*, *Phlomis pungens*, *Gypsophila paniculata*, *Eryngium campestre*) и экотопически (*Verbascum densiflorum*, *Centaurea adpressa*, *C. majorovii*, *Erucastrum armoracioides*, *E. cretaceum*, *Erysimum canescens*, *E. cretaceum*, *Hesperis tristis*, *Pimpinella tragioides*, *Gypsophila altissima*, *Vupleurum falcatum*, *Matthiola fragrans*, *Plantago salsa*, *Cephalaria uralensis*) приуроченные.

Полагаем, что одно из значимых отличий алгоритма популяционного поведения эксплерентных и пациентных видов заключено в механизме реализации свойств поведения: эксплерентные виды **внедряются** на определенную территорию или в сообщество, тогда как пациентные виды **находятся** в составе фи-

тоценоза неопределенно длительное время, существуя в составе популяций различного состава, структуры и плотности. Соответственно, виды смешанного типа поведения обладают определенными преимуществами, поскольку сочетают ключевые проявления обоих типов стратегий, что и реализуется ими через распространение в широком экологическом, фитоценотическом и эдафическом пространстве.

7.2. Реализация адаптивного потенциала особей стержнекорневой биоморфы. На заключительном этапе исследований решено проанализировать арсенал адаптивных возможностей стержнекорневой биоморфы на организменном и популяционном уровнях. Отдельно каждый из перечисленных ниже признаков является биологическим свойством тех или иных видов и родов растений, однако, комбинируясь в различных вариантах, они создают адаптивные преимущества, способствующие, применительно к объектам данной работы, значительному участию стержнекорневых видов во флоре Воронежской области.

Организменный уровень. 1. Структурная организация растений (МСО). Широкие адаптивные возможности стержнекорневых видов во многом определяются особенностями строения побеговой и корневой систем: типом побега (безрозеточный, полурозеточный, розеточный) и длиной главного корня (длинностержнекорневые и короткостержнекорневые). В главе 3.2 рассмотрены возможные варианты комбинаций типа побега и длины корня у стержнекорневых травянистых растений области, выраженные в 11 видах МСО. Сочетание данных элементов формирует в конечном итоге не только общую морфологическую конструкцию растения, но и особенности его метаболизма. Стержневой корень прочно закрепляет растение в почве и использует ресурсы, слабо доступные видам других биоморф. Ряд авторов (Шалыт, 1950; Голубев, 1965; Марков, 2012) высказывают уверенность, что длинностержнекорневые растения, имея возможность охлаждать корень в почве и поглощать грунтовые воды, мало зависят от метеоусловий года. Длина корня во многом определяет конкурентные возможности и объем поступающих минеральных веществ, а объем ассимилирующей поверхности – накопление органических веществ, скорость роста и энергобюджет особи. У отдельных видов в течение онтогенеза тип побега может меняться (так, для полурозеточной МСО – *Cichorium intybus*, *Eryngium campestre*, *Pimpinella tragium* и др. – особи пре- и постгенеративного периода имеют розеточные побеги, а генеративные – полурозеточные, у безрозеточного вида *Lavatera thuringiaca* в прегенеративный период возможно образование розеточного побега и т.п.).

К адаптивному потенциалу структурной организации также относим компактность расположения стержнекорневой особи. Даже при значительной мощности и длине надземных и подземных органов (*Bunias orientalis*, *Gypsophila paniculata*, *Eryngium campestre*, *Silaum silaus*, *Angelica sylvestris*, *A. archangelica*, *Xanthoselinum alsaticum*, *Phlomis pungens*, *Lavatera thuringiaca*, *Cichorium intybus*) площадь, которую растение занимает в субстрате, невелика. Так, средний диаметр каудекса g_2 – растений составляет: у лаватеры – $12,78 \pm 0,4$ см, у качима – $7,32 \pm 0,29$ см, у цикория – $4,74 \pm 1,06$ см, у синеголовника – $2,16 \pm 0,07$; диаметр конодия у дудника лекарственного – $6,85 \pm 0,35$. Тогда как высота надземной части, ее проективное покрытие и фитогенное поле значи-

тельны, что не может не оказывать существенное влияние на близлежащие особи и структуру фитоценоза, а значит, и на позиции самих видов.

2. Семенное возобновление. Все объекты нашего исследования размножаются исключительно семенами, случаи вегетативного размножения отмечены лишь как проявление поливариантности развития (глава 5.3) и представляют собой старческую партикуляцию. Исследование семенной продуктивности отдельных монокарпических (Олейникова, Ильичева, 2008а,б; Ильичева, 2009) и поликарпических (Олейникова, 1999) стержнекорневых видов указывает на высокие значения как потенциальной, так и реальной семенной продуктивности (у мощных особей циклахены дурнишникилистной может созреть до 18 000 семян, у цикория обыкновенного – до 3 500–6 500 семян за вегетационный сезон). Всхожесть только части этих семян и выживание только небольшой части появившихся особей неизменно приводит к сохранению популяций этих и многих других стержнекорневых видов. Отдельно отмечаем различные способы десеминации, способствующие распространению семян на большие расстояния

3. Поливариантность онтогенеза и темпы развития особей. Нами описано (глава 5.3) VI типов и 15 вариантов прохождения онтоморфогенеза отдельными видами стержнекорневой биоморфы. Развитие всех возможных вариантов происходит на базе особи семенного происхождения, как с наличием постгенеративного периода, так и без него, темпы развития могут существенно варьировать. Кроме нормального, отмечено замедленное и ускоренное развитие особей, пропуски онтогенетических состояний, состояние вторичного покоя. У двулетних монокарпиков выявлена факультативная поликарпичность (*M. officinalis*, *M. albus*, *Bunias orientalis*, *Falcaria vulgaris* и др.). Складываясь как ответная реакция растения на проявление внешних условий, в конечном итоге такое многообразие возможных вариантов развития во многом способствует сохранению популяций видов и закреплению их позиций в ценозе.

4. Размерная дифференциация особей. В главе 6.2.1 показана фенотипическая пластичность морфопараметров *Cichorium intybus* как внутри одной популяции, так и в ЦП, расположенных в отличных эколого-ценотических условиях. Снижение мощности «в угоду» выживанию во многом способствует сохранению ЦП цикория в широком экологическом диапазоне, а развитие особей высокой мощности в экологическом оптимуме позволяет виду занимать в подобных сообществах лидирующие позиции. Таким образом, формирование ЦП цикория с различным уровнем мощности (в том числе и низким) значительно повышает реализацию адаптационного потенциала вида.

5. Ритмы сезонного развития особей. Свойства растений наиболее полно использовать время вегетационного периода мы также рассматриваем как реализацию адаптивного потенциала. У малолетних видов отметим способность развиваться по озимому и яровому типу (*Thlaspi arvense*, *T. perfoliatum*, *Capsella bursa-pastoris*, *C. orientalis*, *Reseda lutea*, *Lapsana communis*, *Papaver somniferum*, *Aethusa cynapium*), у многолетников – способность образовывать весеннюю и осеннюю (позднелетнюю) генерацию листьев и/или вторичных побегов (*Lotus corniculatus*, *Onobrychis arenaria*, *Dracocephalum ruysciiana*, *Stachys recta*, *Cichorium intybus*) и вторичное цветение (*Salvia verticillata*, *S. pratensis*, *Scabiosa ochroleuca*, *Knautia arvensis*, *Cichorium intybus*, *Carduus hamulosus*, *Tragopogon orientalis*), которое при

благоприятных метеорологических условиях пополняет запас семян в популяции. У многих поликарпических видов осенью формируются зачаточные побеги возобновления, которые позволяют в следующем сезоне максимально быстро приступить к росту и ассимиляции. Также нами отмечено заметное варьирование длительности фенофаз в зависимости от метеорологической обстановки.

Популяционный уровень. 1. Структура и динамика ЦП. Многолетний мониторинг ЦП поликарпических стержнекорневых видов позволяет говорить о вариабельности онтогенетического состава, уровня жизненности и пространственного размещения особей в зависимости от климатических, ценотических, эдафических факторов среды, а также биологических свойств самих видов. В главе 6 проанализирована структура популяций модельных видов и рассмотрены механизмы, позволяющие отдельным стержнекорневым видам существовать в широком диапазоне эколого-ценотических условий. Полагаем, что пластичность структуры ЦП является действенным адаптивным механизмом на популяционном уровне.

2. Эколого-ценотические стратегии видов. В главе 7.1. нами выделены следующие типы эколого-ценотической стратегии стержнекорневых видов: эксплерентный, пациентный, эксплерентно-пациентный; виды двух последних типов разделены на фитоценотически и экотопически приуроченные.

Таким образом, в пределах стержнекорневой биморфы разные виды демонстрируют различные адаптационные механизмы организменного и популяционного уровня, их арсенал достаточно широк. Адаптивные эколого-ценотические стратегии закреплены генетически и в конечном итоге существенно влияют на формирование фенотипического спектра ЦП стержнекорневых видов и укрепляют их ценотические позиции.

ВЫВОДЫ

1. В результате полевых исследований и анализа гербарного материала во флоре Воронежской области выявлено 660 видов стержнекорневых моно- и поликарпических травянистых растений, характеризующихся значительным разнообразием в строении корневых и побеговых систем. Их структурные отличия достигаются варьированием длины главного корня и наличием побегов трех типов – безрозеточных (удлиненных), розеточных (укороченных) и полурозеточных. У отдельных видов в течение онтогенеза тип побега может меняться.

2. На основе сравнительного биоморфологического анализа, включающего тип побега и длину главного корня, разработана иерархическая классификация, представленная 11 МСО стержнекорневых трав Воронежской области. Предложенная классификация стержнекорневой биморфы в пределах Средней России может служить справочным материалом для дальнейших региональных исследований и одновременно характеризует биоразнообразие растительного покрова.

3. Сравнительный таксономический анализ показал, что данная биоморфологическая группа составляет более 30% от всех высших растений и является органичной составляющей флоры Воронежской области, лежащей на границе лесостепной и степной зон. В рамках класса *Magnoliopsida* наблюдается практически полное сходство систематической структуры флоры региона с таксономическим составом стержнекорневых растений области.

4. Эколого-ценотическое разнообразие стержнекорневых видов (как и всей флоры региона) обусловлено значительной географической, эдафической и климатической неоднородностью Воронежской области. Спектр флороценотивов достаточно широк, наибольшее количество стержнекорневых видов относится к степному флороцено типу. Нами выделено 244 цено типно верных (лесные, луговые, степные) и 255 цено типно пластичных (лугово-лесные, лугово-степные, опушечно-степные и др.) видов.

5. Для видов стержнекорневой биоморфы характерна поливариантность онтогенетического развития, описано VI типов и 15 вариантов прохождения онтоморфогенеза отдельными растениями. Основными критериями при выделении типа онтоморфогенеза явились: моно- и поликарпичность, наличие постгенеративной вегетации, тип ветвления побегов, количество центров разрастания; при выделении вариантов онтоморфогенеза обращали внимание на темпы развития, последовательность наступления онтогенетических состояний, наличие партикуляции и дезинтеграции у особей. В целом развитие одно- и малолетних растений имеет более жесткую программу и может идти по одному–двум вариантам, тогда как программа развития многолетних видов более лабильна и может реализовываться по нескольким вариантам (от двух до четырех-пяти) онтоморфогенеза в зависимости от биологии вида, эколого-ценотических условий, уровня жизненности и других внешних и внутренних факторов.

6. Структура ЦП стержнекорневых растений сопряжена с особенностями биологии и морфологической конструкции видов: ходом онтоморфогенеза, семенным размножением, отсутствием вегетативной подвижности, темпами развития. Нами отмечена однотипность онтогенетической, виталитетной и пространственной структуры ЦП видов данной биоморфы. Одновременно показана высокая пластичность структуры ЦП в зависимости от меняющихся условий среды.

7. ЦП стержнекорневых видов свойственна гетерогенность различного характера. При организации онтогенетической структуры ЦП гетерогенность проявляется в разных количественных соотношениях возрастных групп, их наличии или отсутствии. Гетерогенность виталитета возможна как на уровне особей (вариабельность мощности развития отдельных растений), так и на популяционном уровне (значительное изменение жизненности ЦП в различных эколого-ценотических условиях). Пространственная гетерогенность выражается в мозаичном расположении особей вида в границах ЦП. Одновременное проявление всех вариаций структурной организации ЦП значительно повышает их устойчивость и адаптивный потенциал видов.

8. Особям стержнекорневой биоморфы присущ широкий арсенал биологических адаптаций: структурное разнообразие побеговой и корневой (в пределах указанного типа) систем, поливариантность онтоморфогенеза, размерная дифференциация особей и лабильность структуры их популяций в зависимости от видоспецифических и эколого-ценотических условий. Именно совокупность биологических адаптаций в конечном итоге складывается в жизненную стратегию видов, позволяющую им осваивать значительные и разнообразные территории.

9. Проявление черт эксплерентности в популяционном поведении демонстрирует большое количество стержнекорневых трав, прежде всего одно- и малолетних; однако реактивность чаще сочетается с толерантностью, выраженной в большей или меньшей степени. Соответственно, виды смешанного типа пове-

дения обладают определенными преимуществами, поскольку сочетают ключевые проявления обоих типов стратегий, что и реализуется ими через распространение в широком экологическом, фитоценотическом и эдафическом пространстве. Успешная адаптация особей в широком эколого-ценотическом диапазоне и определяет значительную долю относительного участия стержнекорневых трав во флоре Воронежской области и долю их абсолютного участия во всех типах сообществ – от начальных этапов первичных сукцессий до климаксовых.

10. При проведении ботанических исследований, направленных на расширение представлений об эколого-морфологическом аспекте флоры региона, нами предлагается следующий методологический алгоритм действий: постоянный мониторинг флористического состава → анализ жизненных форм и характеристика основных типов биоморф → оценка структурного разнообразия видов → описание онтоморфогенеза видов → исследование структуры и динамики ЦП модельных видов → анализ адаптивных стратегий видов и основных принципов формирования растительности региона.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография, учебное пособие

1. Олейникова Е.М. Онторморфогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова. Воронеж: ВГАУ, 2014. – 366 с (21 п.л.).
2. Верзилина Н.Д. Практикум по физиологии растений с основами биохимии / Н.Д.Верзилина, Е.М.Олейникова Е.М., А.Н.Рубцов. Учебное пособие. Рекомендовано Учебно-методическим объединением вузов РФ по агрономическому образованию в качестве учебного пособия для студентов по агрономическим специальностям. Воронеж: ВГАУ, 2003. – 152 с (8/2,7 п.л.).

Статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК РФ

3. Хмелев К.Ф. Онтогенез *Cichorium intybus* L. в Русской лесостепи / К.Ф. Хмелев, А.В.Никулин, Е.М. Олейникова // Растительные ресурсы. – 2002. – Вып. 4. – С. 42-48 (0,44/0,31 п.л.).
4. Хмелев К.Ф. Сезонная и погодичная динамика численности и возрастного состава ценопопуляций *Cichorium intybus* L. в Русской лесостепи / К.Ф. Хмелев, А.В.Никулин, Е.М. Олейникова // Растительные ресурсы. – 2003. – Вып. 1. – С. 3-11 (0,56/0,44 п.л.).
5. Олейникова Е.М. Популяционная биология *Cichorium intybus* L. (*Asteraceae*) бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Экология. – №6. – 2004. – С. 423-429 (0,44 п.л.).
6. Олейникова Е.М. Онтогенез и структура ценопопуляций *Cyclachaena xanthifolia* (*Asteraceae*) в окрестностях города Воронежа / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичёва // Растительные ресурсы. – 2008. – т. 44, вып. 3. – С. 66-74 (0,56/0,38 п. л.).
7. Никулин А.В. Таксономическая структура стержнекорневых травянистых растений Воронежской области / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Фундаментальные исследования. – № 7. – 2009 г. – С. 16-17 (0,12/0,06 п.л.).
8. Олейникова Е.М. Пространственная структура ценопопуляций *Chondrilla juncea* (*Asteraceae*) / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичёва // Вестник ВГУ. Серия: Биология. Химия. Фармация. – № 2. – 2009 г. – С. 110-115 (0,38/0,25 п.л.).

9. Олейникова Е.М. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Eryngium campestre* (*Apiaceae*) бассейна Среднего Дона (Воронежская область) / Е.М. Олейникова // Растительные ресурсы. – 2010. – т. 46, вып. 3. – С. 33-43 (0,69 п.л.).
10. Олейникова Е.М. Классификация моделей структурной организации стержнекорневых травянистых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова // Вестник ВГУ. Серия: Биология. Химия. Фармация. – № 1. – 2010 г.– С. 99-106 (0,5 п.л.).
11. Олейникова Е.М. Эндемичный кальцефит *Pimpinella tragioides* Vill. (*Apiaceae*) на мелах Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. – № 1. – 2011 г. – С. 179-183 (0,31 п.л.).
12. Олейникова Е.М. Онтоморфогенез и структура ценопопуляций *Salvia verticillata* L./ Е.М. Олейникова // Вестник Воронежского ГАУ. – 2012. – № 4 (35) . – С. 61-67 (0,44 п.л.).
13. Олейникова Е.М. Таксономический анализ стержнекорневых травянистых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова // Научные ведомости БелГУ. Серия: Естественные науки. – 2013. – № 10 (153), вып. 23. – С. 21-25 (0,31 п.л.).
14. Олейникова Е. М. Ритм сезонного развития и продуктивность некоторых пряно-ароматических интродуцентов в Центрально-Черноземном регионе/ Е.М. Олейникова, О.В. Гладышева // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. – 2014. – № 4. – С. 45 (0,06/0,03 п.л.).
15. Олейникова Е.М. Особенности пространственной организации ценопопуляций стержнекорневых трав / Е.М.Олейникова // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. Основной выпуск. – 2014. – Т. 20, № 5. – С. 17-20 (0,25 п.л.).
16. Олейникова Е.М. Биоморфологический анализ стержнекорневых кальцефитов (на примере Воронежской области) / Е.М. Олейникова // Проблемы региональной экологии. – 2014. – № 5. – С. 126-131 (0,38 п.л.).
17. Гладышева О.В. Онтогенез и семенная продуктивность *Satureja montana* при его интродукции в ЦЧР / О.В. Гладышева, Е.М. Олейникова // Вестник Воронежского ГАУ. – 2014. – № 3-4 (42-43). – С. 58-63 (0,38/0,19 п.л.).

Статьи в научных изданиях, материалах конференций различного уровня, региональных сборниках научных статей

18. Олейникова Е.М. Морфогенез и ритм сезонного развития цикория обыкновенного/ Е.М. Олейникова // Труды I Всерос. конф. по ботан. ресурсоведению. – СПб: БИН им. Комарова РАН, 1996. – С.90 (0,06 п.л.).
19. Олейникова Е.М. Онтогенез и возрастные группы цикория обыкновенного / Е.М. Олейникова // Экология и интродукция растений Центрального Черноземья: межвуз. сб. науч. трудов. – Воронеж: ВГУ, 1997. – С.124-129 (0,31 п.л.).
20. Никулин А.В. Экспресс-оценка степени нарушенности пригородных фитоценозов /А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Актуальные вопросы экологии и охраны природы южных регионов России и сопр. территорий: тез. докл. X межреспубл. научно-практ. конф. – Краснодар: КГУ, 1997. – С. 96-97 (0,12/0,06 п.л.).
21. Никулин А.В. Запасы сырья цикория обыкновенного в бассейне Среднего Дона / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Четвертая межд. конф. по медицинской ботанике: тез. докл. – Киев: Центр. ботан. сад НАН Украины, 1997. – С. 117-118 (0,12/0,06 п.л.).
22. Олейникова Е.М. Антропогенная трансформация ценопопуляций цикория обыкновенного / Е.М. Олейникова // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития: матер. III межд. конф. – Донецк: Донецкий БС НАН Украины, 1998. – С.65-66 (0,13 п.л.).
23. Никулин А.В. Некоторые аспекты ритмологических исследований цикория обыкновенного в лесостепи Подонья / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Научно-

- методические проблемы преподавания спец. дисциплин в направлении проф. обучения: межвуз. ученые записки. – Липецк: ЛПГУ, 1998. – С. 108-113 (0,31/0,19 п.л.).
24. Никулин А.В. Анализ возрастной структуры ценопопуляций цикория обыкновенного в условиях заповедного и неохраняемого режимов / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Роль охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия: Матер. IV межд. конф. – Канев: Каневский природный заповедник, 1998. – С. 56-60 (0, 25/0,13 п.л.).
 25. Олейникова Е.М. Анализ погодичной динамики ценопопуляций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / Е.М. Олейникова // Современные проблемы ботан. географии, картографии, геоботаники, экологии: тез. докл. межд. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения акад. Е.М. Лавренко. – СПб: БИН им. Комарова РАН, 2000. – С. 212-215 (0,19 п.л.).
 26. Олейникова Е.М. Мониторинг степени нарушенности пригородных фитоценозов / Е.М. Олейникова // Черноземы – 2000: состояние и проблемы рационального использования: сб. науч. трудов. – Воронеж: ВГАУ, 2000. – С.310-317 (0,44 п.л.).
 27. Кунаева Т.И. Оценка степени нарушенности эталонных степных склонов бассейна Среднего Дона / Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова // Состояние, изучение и сохранение заповедных природных компонентов лесостепной зоны: сб. науч. статей, посвящ. 65-летию Хоперского гос. природного заповедника. – Воронеж: ВГУ, 2000. – С. 208-210 (0,19/0,9 п.л.).
 28. Олейникова Е.М. Анализ темпов онтогенетического развития *Cichorium intybus* L. в условиях типичной и южной лесостепи / Е.М. Олейникова // Степи северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI в.: матер. межд. симпозиума. – Оренбург: Инст-т степи УрО РАН, 2000. – С. 288-290 (0,19 п.л.).
 29. Олейникова Е.М. Особенности семенного возобновления *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / Е.М. Олейникова // Биологические аспекты развития растений: матер. межд. научно-методич. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения В.Ф. Лейсле. – Воронеж: ВГАУ, 2001. – С. 75-80 (0,38 п.л.).
 30. Кунаева Т.И. Дигрессия травяного покрова и оценка степени нарушенности степных склонов бассейна Среднего Дона / Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова // Антропогенное влияние на флору и растительность: матер. конф., посвящ. памяти Н.С. Камышева. – Липецк: ЛПГУ, 2001. – С. 84-87 (0,25/0,13 п.л.).
 31. Олейникова Е.М. Темпы онтогенетического развития *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / Е.М. Олейникова // Аграрная наука в начале XXI века : матер. межд. научно-практ. конф. молодых ученых и специалистов. Часть II. – Воронеж: ВГАУ, 2001. – С. 35-38 (0,25 п.л.).
 32. Кунаева Т.И. Фитоценотическая приуроченность и распространение ономы простейшей / Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова // Флора и растительность Центрального Черноземья: матер. науч. конф. – Курск: КГПУ, 2002. – С. 16-19 (0,25/0,13 п.л.).
 33. Никулин А.В. Морфогенез и малый жизненный цикл *Cichorium intybus* L. (*Asteraceae*) / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Труды II межд. конф. по анатомии и морфологии растений. – СПб: БИН им. Комарова, 2002. – С. 76-77 (0,13/0,06 п.л.).
 34. Олейникова Е.М. Начальные этапы самозаращения покровных суглинков в границах пригородных фитоценозов / Е.М. Олейникова // Приемы повышения величины и качества урожаев луговых и полевых культур в ЦЧР: сб. науч. трудов к 100-летию со дня рождения проф. Ненарокова М.И. – Воронеж: ВГАУ, 2002. – С. 87-88 (0,12 п.л.).
 35. Кунаева Т.И. Лесные сообщества меловых обнажений Среднего Дона / Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова // Химико-лесной комплекс – проблемы и решения: сб. статей по ма-

- тер. Всеросс. научно-практ. конф. – Т. I. – Красноярск: СибГТУ, 2002. – С.85-89 (0,31/0,15 п.л.).
36. Никулин А.В. Пространственная организация ценопопуляций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Успехи современного естествознания. –2003. – № 9.– С. 70-71 (0,12/0,06 п.л.).
 37. Олейникова Е.М. Анализ видового состава первичных сукцессий в границах пригородных фитоценозов / Е.М. Олейникова // Вклад молодых ученых в развитие аграрной науки в начале XXI в.: матер. межрегион. научно-практ. конф. молодых ученых и специалистов, посвящ. 90-летию ВГАУ им. К.Д.Глинки. – Часть II. – Воронеж: ВГАУ, 2003. – с.27-29 (0,19 п.л.).
 38. Никулин А.В. Эколого-фитоценотическая приуроченность и популяционная стратегия *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / А.В. Никулин, Е.М. Олейникова // Ботанические исследования в азиатской России: матер. XI съезда РБО. 18-22 августа 2003, Новосибирск–Барнаул. Том 2. – Барнаул: Алтайский ГУ, 2003. – С. 428-429 (0,12/0,06 п.л.).
 39. Никулин А.В. Возрастной состав ценопопуляций видов разных экобиоморф бассейна Среднего Дона / А.В. Никулин, Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова, И.Г. Орловская // Успехи современного естествознания. – 2003. – № 9.– С. 38-42 (0,31/0,09 п.л.).
 40. Олейникова Е.М. Анализ фитоценотической приуроченности и популяционная стратегия *Cichorium intybus* L. / Е.М. Олейникова // Актуал. вопр. экологии и охраны природы южных регионов России и сопредельных территорий: матер. XVII межреспубл. научно-практ. конф. – Краснодар: КГУ, 2004. – С. 57-58 (0,12 п.л.).
 41. Олейникова Е.М. Погодичная динамика первичных сукцессий пригородных фитоценозов / Е.М. Олейникова // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2004: матер. науч. конф. – Курск: КГПУ, 2004. – С. 71-73 (0,19 п.л.).
 42. Никулин А.В. Структурный анализ экобиоморф флоры меловых обнажений бассейна Среднего Дона / А.В. Никулин, Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всероссийск. научн. конф. – Йошкар-Ола: Мар ГУ, 2004. С. 42-44 (0,19/0,06 п.л.).
 43. Олейникова Е.М. Репродуктивная биология цикория обыкновенного / Е.М. Олейникова // Эколого-биологические проблемы Приазовья на современном этапе: сб. материал. научно-практ. конф. – Вып. 1.– Славянск-на Кубани: Издательский центр СГПИ, 2004. С. 86-95 (0,63 п.л.).
 44. Кунаева Т.И. Эколого-ценотический анализ флоры меловых обнажений бассейна Среднего Дона / Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова // Флора и растительность Центрального Черноземья-2005: матер. науч. конф. – Курск: КГПУ, 2005. – С. 46-48 (0,19/0,09 п.л.).
 45. Кунаева Т.И. Род *Astragalus* L. на мелах Воронежской области / Т.И. Кунаева, Е.М. Олейникова // Пути сохранения биоразнообразия и биологическое образование: сб. трудов Всеросс. научно-практ. конф. – Елабуга: ЕГПУ, 2005. – С. 44-45 (0,12/0,06 п.л.).
 46. Олейникова Е.М. Онторморфогенез и популяционное поведение *Cichorium intybus* L. (*Asteraceae*) бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Эколого-биологические проблемы Приазовья на современном этапе: Сб. материал. научно-практ. конф. – Вып. 5. – Славянск-на-Кубани: Издательский центр СГПИ, 2005. С. 58-64 (0,44 п.л.).
 47. Никулин А.В. Применение эколого-ценотического анализа для оценки степени восстановления растительного покрова / А.В.Никулин, А.И.Кирик, Е.М.Олейникова // Успехи современного естествознания. – № 2. – 2006. – С. 67-68 (0,12/0,04 п.л.).
 48. Олейникова Е.М. Онтогенез циклахены дурнишника обыкновенной и дурнишника обыкновенного / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичёва // Принципы и способы сохранения био-

- разнообразия: сб. материалов II Всероссийск. научн. конф. – Йошкар-Ола: Мар ГУ, 2006. С. 43-45 (0,19/0,13 п.л.).
49. Олейникова Е.М. Эколого-ценотические подходы к изучению структуры популяций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи / Е.М. Олейникова // Особь и популяция – стратегии жизни: сб. матер. IX Всеросс. популяц. семинара. – Вып. 2. – Уфа: Изд. дом ООО «Вилли Окслер», 2006. – С. 262-267 (0,38 п.л.).
 50. Олейникова Е.М. Онторморфогенез и возрастные группы *Arctium lappa* L. бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичёва // Растительный мир и его охрана: труды межд. конф., посвящ. 75-летию Института ботаники и фитоинтродукции. – Алматы, Казахстан, 2007. – С. 324-327 (0,25/0,19 п.л.).
 51. Олейникова Е.М. Анализ дигрессивных смен растительности степных склонов бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Актуальные проблемы геоботаники: матер. III Всерос. школы-конф. – Часть 2. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. – С. 106-109 (0,19 п.л.).
 52. Олейникова Е.М. Онтогенез лопуха большого (*Arctium lappa* L.) / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичёва // Онтогенетический атлас растений. – Т.5. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – С. 101-104 (0,31/0,25 п.л.).
 53. Олейникова Е.М. Онторморфогенез и возрастные группы *Eryngium campestre* L. бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова // Биоморфологические исследования в совр. ботанике: матер. межд. конф. – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. – С. 327-330 (0,25 п.л.).
 54. Олейникова Е.М. Анализ структуры и сезонной динамики ценопопуляций малолетних стержнекорневых растений семейства *Asteraceae* бассейна Среднего Дона / Е.М. Олейникова, О.В. Ильичёва // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. матер. III Всерос. научн. конф. – Йошкар-Ола – Пушкино: Мар ГУ, 2008. С. 363-365 (0,19/0,13 п.л.).
 55. Олейникова Е.М. Анализ онтогенетической структуры ценопопуляций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2010: матер. науч. конф. Курск: КГУ, 2010. – С. 66-67 (0,12 п.л.).
 56. Олейникова Е.М. Онторморфогенез и структура популяций видов рода *Eryngium* L. / Е.М. Олейникова // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи: труды биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново». – Вып. XXIV. – Воронеж: ВГУ, 2010. – С. 115-119 (0,31 п.л.).
 57. Олейникова Е. М. Многообразие типов онторморфогенеза стержнекорневых травянистых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: матер. IV Всеросс. конф. с межд. участием. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. С. 74-77 (0, 25 п.л.).
 58. Олейникова Е.М. Биоморфологический анализ стержнекорневых кальцефитов Воронежской области / Е.М. Олейникова // Каразинские естественнонаучные студии: матер. научн. конф. с межд. участием. – Харьков: Харьковск. нац. университет им. В.Н. Каразина, 2011. – С. 321-324 (0,25 п.л.).
 59. Олейникова Е.М. Онтогенез качима метельчатого (*Gypsophila paniculata* L.) / Е.М. Олейникова, Е.И. Горелова // Онтогенетический атлас растений. – Т.6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. – С.90-93 (0,25/0,19 п.л.).
 60. Олейникова Е.М. Онторморфогенез и онтогенетические состояния монокарпических стержнекорневых травянистых растений / Е.М. Олейникова // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: матер. межд. научн. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова. – Кострома: КГУ, 2011. – С. 169-171 (0,19 п.л.).

61. Олейникова Е.М. Постгенеративный период онтогенеза как заключительный этап развития растений / Е.М. Олейникова // Организация и регуляция физиол.-биохим. процессов. Вып. 14. – Воронеж: Центрально-Черноземное книжн. изд-во, 2012. – С. 141-145 (0,31 п.л.).
62. Олейникова Е.М. Биоморфологический анализ стержнекорневых травянистых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова // Modern Phytomorphology: 2nd International Scientific conference on Plant Morphology «Modern Phytomorphology». – V. 4. – P. 139-142 (0,25 п.л.).
63. Олейникова Е.М. Особенности онтогенеза пряно-ароматических растений при их интродукции в ЦЧР / Е.М. Олейникова, О.В. Гладышева // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана: матер. межд. научн. конф., посвящ. 140-летию со дня рождения И.И. Стрыгина. – Пенза: Из-во ПГУ, 2013. – С. 239-240 (0,12/0,06 п.л.).
64. Олейникова Е.М. Опыт оценки структурного разнообразия травянистых растений Воронежской области / Е.М. Олейникова // Глинковские чтения: матер. межд. научно-практич. конф., посвящ. 100-летию факультета ААЭ ВГАУ. – Воронеж: ВГАУ, 2013. – С. 66-70 (0,31 п.л.).
65. Олейникова Е.М. Онтогенез шалфея мутовчатого (*Salvia verticillata* L.) / Е.М. Олейникова // Онтогенетический атлас растений. – Т.7. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 196-201 (0,38 п.л.).
66. Олейникова Е.М. Оценка адаптивных стратегий стержнекорневых растений / Е.М. Олейникова // Мониторинг и оценка состояния растительного покрова: матер. IV межд. научн. конф. – Минск: ГУ «БелИСА», 2013. – С. 205-207 (0,19 п.л.).
67. Олейникова Е.М. Онтогенетическое развитие эфиромасличных растений при их интродукции в ЦЧР / Е.М. Олейникова, О.В. Гладышева // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2014: матер. межрегион. науч. конф. Курск: КГУ, 2014. – С. 201-204 (0,25/0,13 п.л.).
68. Олейникова Е.М. Род *Eryngium* L. в Воронежской области / Е.М. Олейникова // Агротехнологии XXI века: концепции устойчивого развития: матер. межд. научной конф., посвящ. 100-летию кафедры ботаники, защиты растений, биохимии и микробиологии. – Воронеж: ВГАУ, 2014. – С. 368-373 (0,38 п.л.).

Подписано в печать . . . г. Формат 60x80 1/16

Бумага кн.-журн. П.л. 2. Гарнитура Таймс.

Тираж 100 экз. Заказ №

Типография ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ. 394087, Воронеж, ул. Мичурина, д.1