

A close-up photograph of a plant with several bright pink flowers. The flowers are in various stages of bloom, with some fully open and others as buds. The background is a soft, out-of-focus light brown color, suggesting a natural outdoor setting. The text is overlaid on the image in a bold, black, sans-serif font.

ТРУДЫ ИНСТИТУТА
БОТАНИКИ И ФИТОИНТРОДУКЦИИ

КОКОШЕВА ИРИНА ИВАНОВНА

**Адаптационные стратегии
поликарпических видов
растений
Северного Тянь-Шаня**

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РЕСПУБЛИКИ
КАЗАХСТАН

ТРУДЫ ИНСТИТУТА
БОТАНИКИ И ФИТОИНТРОДУКЦИИ

КОКОРЕВА ИРИНА ИВАНОВНА

Адаптационные стратегии поликарпических
видов растений Северного Тянь-Шаня

Том 1 (17)

Алматы 2011

ББК

УДК 581.522.4:577.95:574.3 (253.22)

Адаптационные стратегии поликарпических видов растений Северного Тянь-Шаня / Кокорева И.И. Алматы. 2011.. 208 с. (русск. яз.)

ISBN 7654-4714-7-1

В монографии обобщены результаты многолетних популяционно-онтогенетических исследований поликарпических растений разных жизненных форм в разных высотных поясах в диапазоне от 900 до 3500 м хребта Заилийский Алатау (Северный Тянь-Шань). Охарактеризованы возрастные состояния клубневых, стрелково-корневых, корневищных травянистых поликарпических видов растений и полукустарников, в том числе пяти редких видов, занесенных в Красную книгу. Определена изменчивость основных морфологических органов изучаемых видов в разных условиях обитания и в разном возрастном состоянии, а также возрастная и фенотипическая структура популяций поликарпических видов при разных инсоляционных условиях местообитаний. Впервые выявлены особенности фенологической адаптации при интродукции травянистых видов разных высотных поясов Заилийского Алатау. Предложена новая точка зрения использования растениями энергоресурсов на разных этапах онтогенеза и адаптационная стратегия поликарпических видов в условиях Заилийского Алатау.

Монография предназначена для научных работников, экологов, преподавателей и студентов биологических ВУЗов.

Ответственный редактор академик И.О. Байтулин

Рецензенты

доктор биологических наук Э.В. Кузьмин;
доктор биологических наук Н.М. Мухитдинов

Одобрена к публикации решением Ученого Совета
Института ботаники и фитоинтродукции МОН РК

Библиогр. 387 назв., ил. 58, табл. 28.

Оглавление

Введение	4
Глава 1. Физико-географические условия района исследований	6
Глава 2. Объекты и методика исследований	13
Глава 3. Изученность объектов исследований	15
Глава 4. Адаптационные особенности поликарпических видов в онтогенезе	26
4.1. Возрастные состояния видов разных жизненных форм.	26
• Возрастные состояния клубневых эфемероидов	39
• Возрастные состояния стержнекорневых многолетних травянистых видов	58
• Возрастные состояния коротко-корневищных многолетних травянистых видов	70
• Возрастные состояния полукустарников	94
4.2. Адаптационная стратегия изучаемых видов к энергоресурсам в онтогенезе.	102
Глава 5. Адаптивность популяций изучаемых видов в условиях Заилийского Алатау	106
Распределение популяций по склонам с разным инсоляционным режимом	106
Изменчивость возрастной структуры популяций:	118
• Зависимость возрастной структуры популяций от освещенности мест обитания	121
• Изменчивость возрастной структуры популяций в разных высотных поясах	127
• Изменение возрастной структуры популяций в зависимости от инсолируемости склонов	128
• Изменение возрастной структуры популяций в зависимости от субстрата	134
Изменчивость репродуктивных органов. Внутривидовые формы.	139
Глава 6. Адаптационные особенности видов Заилийского Алатау в интродукции	152
Глава 7. Адаптационные стратегии поликарпических видов Заилийского Алатау	168
Сохранение редких видов	178
Литература	180

Введение

В последнее время при глобальных изменениях климата на первый план выдвигается проблема сохранения биоразнообразия Земли, одним из узловых вопросов которой является сохранение растительных сообществ в горных районах, формирующих региональные погодные условия. Растительный покров гор оказывает влияние на гидрологический режим, интенсивность эрозионных процессов сопредельных территорий, и что более важно – на чистоту атмосферного воздуха. Разрушение растительного покрова горных хребтов вызывает глобальные изменения климатических процессов регионов, увеличение эрозионных явлений в горах и, как их следствие, возникновение селей и оползней.

Изучение особенностей жизнедеятельности горных растений в крайне специфических условиях обитания и пути их адаптации к меняющимся факторам среды позволит решить ряд теоретических вопросов, а также разработать конкретные меры по сохранению биоразнообразия горных экосистем, предотвратить исчезновение популяций редких видов и пополнить ассортимент декоративных растений для озеленения.

Сохранение растительного покрова горных систем, и в частности, Заилийского Алатау, расположенного около крупнейшего мегаполиса страны и испытывающего все возрастающий антропогенный прессинг на природные экосистемы, имеет огромное значение для поддержания природного равновесия и влияния окружающей среды на жизнедеятельность и здоровье населения.

Нанесение ущерба растительному покрову вызывает уничтожение популяций видов и целых экосистем, не говоря уже об уничтожении редких видов растений. Для решения вопросов сохранения растительности необходимо знание основных аспектов организации популяций, особенностей возобновления видов и направления их адаптации как при изменениях условий обитания в природных экосистемах, так и при интродукции, что диктует необходимость проведения многофакторных исследований прежде всего в местах естественного обитания видов.

Труднодоступность горных районов, особенно высокогорий, кратковременность вегетационного периода в горах и другие факторы ограничили проведение ботанических исследований горных видов растений. На сегодняшний день известны единичные работы по эколого-

морфологическим особенностям горных растений и отсутствуют исследования по популяционной структуре и адаптивности высокогорных видов.

Уникальные природные условия Заилийского Алатау, являющегося центральным хребтом системы Северного Тянь-Шаня и наиболее представительного отражающего флору этой горной страны, определили новый подход к изучению популяций растений в разных высотных поясах и в местообитаниях с разными, зачастую контрастными, условиями обитания растений, что позволило с новых позиций осветить закономерности онтогенетических и популяционных особенностей адаптации видов и предложить свой взгляд на адаптационные стратегии растений.

Глава 1. Физико-географические условия района исследований

Орография

Заилийский Алатау является наиболее северным хребтом Тянь-Шанской горной страны. Географически Северный Тянь-Шань включает такие хребты, как Киргизский Алатау, Кунгей-Алатау, Заилийский Алатау и Кетмень Алатау (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Н.И. Рубцов (1956) относит к Северному Тянь-Шаню также Джунгарский Алатау, Кетмень, Заилийский Алатау вместе с Чу-Илийскими горами, северные склоны Кунгей Алатау и Киргизского хребта.

Хребет Заилийский Алатау тянется в широтном направлении на 380 км, от реки Чарын на востоке до реки Чу на западе. На юге ограничен глубокими ущельями рек Чилик и Чон Кемин. Наиболее высокие вершины расположены в центральной части хребта, где насчитывается 22 вершины, высота которых более 4500 м. Наивысшая точка Заилийского Алатау - пик Талгар (5017 м) - является центром этого горного узла (Рыбин, 1952; Жандаев, 1978 и др.).

Собственно хребет Заилийский Алатау доходит до реки Чилик на востоке, где он разветвляется на три отрога. Северный отрог длиной 120 км начинается с гор Караш и Бакай и переходит в два массива Сюгаты и Бугуты, средний отрог общей длиной 90 км, объединяющий горы Сарытау и Торайгыр, и плоскогорье Далашик, ограничивающие Сюгатинскую, Жаланашскую, Асынскую и Женишкенскую межгорные впадины. Северный макросклон хребта имеет две предгорные ступени, называемые «прилавками», представляющие собой грядовые низкогорья, местами с плоской поверхностью. Ниже прилавков расположена обширная предгорная равнина с незначительным уклоном в сторону Илийской впадины (Рыбин, 1952; Жандаев, 1978).

Чу-Илийские горы являются северо-западным продолжением хребта Заилийский Алатау и состоят из ряда отдельных массивов, связанных друг с другом. Отроги Чу-Илийских гор представляют собой типичный массив низкогорья с абсолютными отметками 1000-1500 м. Высшая точка – гора Кызыл-Саран (около 1800 м) находится в массиве Анракай (Рыбин, 1952).

От долин рек Чу и Или эти горы отделены песчаными пустынями.

На северо-западе они, постепенно понижаясь, затухают в обширных пространствах пустыни Бетпак-Дала. В рельефе Чу-Илийских гор значительную роль играют выровненные поверхности. Окраины их сильно расчленены в результате водно-эрозионной деятельности, характерны ущелья и сухие каньонобразные долины. Водораздельные поверхности ровные и иногда пересекаются логами. Широкие, обычно плоские равнинные участки доступны даже для автотранспорта (Рыбин, 1952).

Реки

Основным источником большинства рек Заилийского Алатау являются современные ледники. Реки северного склона принадлежат Балхаш-Илийскому бассейну, на юг стекает несколько небольших рек, впадающих в реки Чу и Малый Кемин. Реки с ледниковым типом питания имеют два хорошо выраженных максимума: первый в конце мая, возникающий в результате весеннего таяния снегов и второй, больший, в июле и августе после таяния альпийских снежников и ледников. В летний период максимум воды в реках падает на вечер, минимум на утро.

В Заилийском Алатау девять наиболее крупных рек, формирующих ущелья разной длины и глубины и расположенных по мере продвижения с востока на запад: Чилик, Тургень, Иссык, Талгар, Малая Алмаатинка, Большая Алмаатинка, Аксай, Каскелен и Чемолган (Жандаев, 1978).

По северным склонам Чу-Илийских гор текут пересыхающие летом или теряющиеся у предгорий речки: Копалы, Чолак, Тесик, Бота-Борол и др. (Рыбин, 1952).

Климат

Общий климат для Заилийского Алатау определяется как резко континентальный с большой амплитудой суточных и годовых температур, преобладанием теплого периода года над холодным, особенно в предгорной зоне. Склоны предгорий подвержены влиянию влажных северо-западных масс. Лето не слишком жаркое, среднемесячные температуры июля - $+24^{\circ}\text{C}$. Зима мягкая, среднемесячные температуры составляют $9-10^{\circ}\text{C}$ (Справочник по климату СССР, 1967). Самым теплым месяцем в предгорьях и в горах до высоты урочища Медео (1529 м) является июль, температура которого постепенно повышается от гор к равнине: от 18.1°C (Медео) до 22.4°C (аэропорт). Выше Медео наиболее теплым месяцем является август (13°C , Верхний Горельник, 2254 м). В ледниковой зоне ночные морозы возможны даже летом (Жандаев, 1978).

На всех высотах самая низкая температура отмечена в январе $-11,9^{\circ}\text{C}$ (Мынжилки, 3036 м), наиболее теплым в январе является район Каменского плато (1350 м) - $+3,7^{\circ}\text{C}$. В целом среднегодовая температура в горах ниже, чем на равнине. Зима несколько мягче, часто отмечены оттепели. В горах хорошо выражены радиационно-орографические инверсии, обуславливающие рост температуры до определенной высоты. Из-за низкой температуры осадки в высокогорном поясе выпадают только в твердом виде (крупа, снег), вследствие чего здесь скапливаются постоянные снега и ледники. Большая амплитуда температур вызывает усиление физического выветривания и разрушения горных пород, поэтому склоны гор покрыты щебнем. Суточное колебание температуры летом составляет в горах $9-11^{\circ}\text{C}$, на предгорьях $10-15^{\circ}\text{C}$ (Жандаев, 1978).

Снеговая линия в Заилийском Алатау колеблется в пределах 3800-4100 м, причем на северных склонах она спускается ниже (3800-3900 м) и на южных склонах доходит до 4000-4100 м. Снеговая линия в Чу-Илийских горах отсутствует (Утешев, 1952).

В распределении водного и теплового режимов в горных условиях огромную роль играют крутизна и экспозиция склонов. Проведенные исследования микроклимата подпояса плодовых лесов, выполненные А.Д. Джангалиевым (1969), выявили зависимость микроклимата от экспозиции и крутизны склонов.

Разница температур на склонах разных экспозиций весьма существенна: самая высокая температура наблюдается на юго-западном склоне и бывает на $1,6^{\circ} - 4,5^{\circ}$ выше, чем на северо-восточном. Разница максимальных температур на склонах разных экспозиций составляет $3-4^{\circ}\text{C}$. Так, южные склоны крутизной $20-25^{\circ}$ имеют среднесуточную температуру воздуха выше на $1,0-1,5^{\circ}$, чем северные.

Аналогичная зависимость прослеживается и для влажности воздуха на разных склонах. На высоте 1100 м разница среднесуточной относительной влажности воздуха между северным и южными склонами составила при максимальной влажности - 5%, при минимальной - 4% (Маликова, 1972; Джангалиев, 1973).

По режиму температуры почвы самый теплый южный склон, затем следует юго-западный, северо-восточный и северный. Различия в температуре поверхности почвы между южными и северными склонами летом составляет 15° и более (Джангалиев, 1969).

На всех высотах самая низкая температура отмечена в январе $-11,9^{\circ}\text{C}$ (Мынжилки, 3036 м), наиболее теплым в январе является район Каменского плато (1350 м) - $+3,7^{\circ}\text{C}$. В целом среднегодовая температура в горах ниже, чем на равнине. Зима несколько мягче, часто отмечены оттепели. В горах хорошо выражены радиационно-орографические инверсии, обуславливающие рост температуры до определенной высоты. Из-за низкой температуры осадки в высокогорном поясе выпадают только в твердом виде (крупа, снег), вследствие чего здесь скапливаются постоянные снега и ледники. Большая амплитуда температур вызывает усиление физического выветривания и разрушения горных пород, поэтому склоны гор покрыты щебнем. Суточное колебание температуры летом составляет в горах $9-11^{\circ}\text{C}$, на предгорьях $10-15^{\circ}\text{C}$ (Жандаев, 1978).

Снеговая линия в Заилийском Алатау колеблется в пределах 3800-4100 м, причем на северных склонах она спускается ниже (3800-3900 м) и на южных склонах доходит до 4000-4100 м. Снеговая линия в Чу-Илийских горах отсутствует (Утешев, 1952).

В распределении водного и теплового режимов в горных условиях огромную роль играют крутизна и экспозиция склонов. Проведенные исследования микроклимата подпояса плодовых лесов, выполненные А.Д. Джангалиевым (1969), выявили зависимость микроклимата от экспозиции и крутизны склонов.

Разница температур на склонах разных экспозиций весьма существенна: самая высокая температура наблюдается на юго-западном склоне и бывает на $1,6^{\circ} - 4,5^{\circ}$ выше, чем на северо-восточном. Разница максимальных температур на склонах разных экспозиций составляет $3-4^{\circ}\text{C}$. Так, южные склоны крутизной $20-25^{\circ}$ имеют среднесуточную температуру воздуха выше на $1,0-1,5^{\circ}$, чем северные.

Аналогичная зависимость прослеживается и для влажности воздуха на разных склонах. На высоте 1100 м разница среднесуточной относительной влажности воздуха между северным и южными склонами составила при максимальной влажности - 5%, при минимальной - 4% (Маликова, 1972; Джангалиев, 1973).

По режиму температуры почвы самый теплый южный склон, затем следует юго-западный, северо-восточный и северный. Различия в температуре поверхности почвы между южными и северными склонами летом составляет 15° и более (Джангалиев, 1969).

Осадки

Годовое количество атмосферных осадков колеблется в зависимости от высоты местности над уровнем моря от 300-600 мм/год в предгорьях до 800-900 мм/год в горной части. Наибольшее количество осадков отмечается на высоте 1500 м (843 мм/год). С понижением высоты количество осадков резко падает. Большая часть осадков приходится на I половину теплого периода года, максимум – на май и июнь (Соколов с соавт., 1962).

Атмосферные осадки неравномерно распределены и по подрайонам хребта: их минимум (198 мм/год) отмечен в восточной части хребта (Чилик), на западе этот показатель выше. Характерен рост количества осадков при подъеме в горы (табл. 1).

Таблица 1 Среднегодовое количество осадков на разных абсолютных высотах, мм (Жандаев, 1978).

Метеостанции	Высота над уровнем моря, м	Осадки, мм
Чилик	605	198
Алма-Ата (аэропорт)	674	420
Алма-Ата (обсерватория)	848	557
Каменское плато	1350	779
Медео	1529	843
Верхний Горельник	2254	881
Большое Алмаатинское озеро	2511	753
Мынжилки	3036	743

Почвы

В центральной части Заилийского Алатау проявляется четко выраженная вертикальная зональность почв. На предгорной равнине до высоты 600 м залегают сероземы, сменяющиеся каштановыми почвами на высотах 850-900 м нум. Под кустарниковыми степями формируются горные черноземы, под разнотравно-злаковыми степями – типичные

и выщелоченные черноземы. Последние почвы типичны для северных склонов, занятых плодовыми лесами, и отличаются глубоким залеганием карбонатного горизонта до 90-100 см. Под небольшими участками осиново-березовых лесов формируются своеобразные горные темно-серые лесные почвы, под еловыми лесами – горные лесные почвы, характеризующиеся резким убыванием гумуса с глубиной и отсутствием ясно выраженного подзолистого горизонта.

Под субальпийскими и альпийскими лугами формируются горно-луговые субальпийские и альпийские почвы, содержащие очень высокое количество гумуса- до 15-16% (Соколов с соавт., 1962).

Все типы почв Заилийского Алатау отличаются от равнинных аналогов полным отсутствием засоленности, высокой карбонатностью, которая усиливается с глубиной. Почвенный покров Чу-Илийских гор представлен обыкновенными сероземами, большей частью щебневатыми, но в долинах имеются значительные площади мелкоземистых суглинистых почв (Глазовская, 1946; Соколов с соавт., 1962; Дурасов, Тазабеков, 1981).

Флора и растительность Заилийского Алатау.

Хребет Заилийского Алатау испытывает влияние с севера Балхашской низменности, с юга – горных массивов Тянь-Шаня. Сложный рельеф, почвенно-климатические условия на разных гипсометрических уровнях, обуславливают дифференцировку природно-климатических комплексов, состава и распределения растительного покрова, который носит резко выраженный поясной характер.

В центральной части Заилийского Алатау последовательность высотных поясов представлена наиболее правильно. П.П. Семенов-Тянь-Шанский (1958) выделил пять вертикальных зон: степная, культурная или садовая, область хвойных лесов, альпийская и область вечных снегов. Н.В. Павлов (1949) разработал высотные градации каждого пояса, отмечая пустынный пояс до высоты 600 м, смешанный или кустарниково-разнотравную степь - в пределах 600 -1600 м (1800); пояс хвойных лесов 1800-2500 м (2700); гемикриптофитный строго субальпийский пояс 2500-2800 (3000) м и альпийский эукриптофитный пояс в пределах 2800-3000м.

В.П. Голоскоков (1949) выделяет субальпийский пояс с высот 2600 (2800) до 3100 (3300) м. Этот пояс характеризуется значительным развитием субальпийских лугов, представленных альпийскими криофильными видами.

Расположение хребта в центре Северо-Тянь-Шанской горной системы обусловило и распределение флористических элементов, и именно поэтому флора Заилийского Алатау является самой богатой из северо-тяньшанских хребтов.

Р.В. Камелин (1973) отмечает, что «флора Заилийского Алатау – типичная флора Северо-Тянь-Шанской флористической провинции, где присутствует ещё значительное число видов, общих с горно-среднеазиатскими флорами, в частности, с Западным Тянь-Шанем». Н.И. Рубцовым (1956) для всего Заилийского Алатау приводится 572 вида, общих с флорой Алтая.

Общий состав флоры Заилийского Алатау составляет не менее 1800-2000 видов, даже несколько больше. Из 80 эндемичных видов Заилийского Алатау представляют особый интерес такие, как монотипный род *Pastinacopsis glacialis*, а также *Kaufmannia semenovii* и *Ikonnikovia kaufmanniana*, являющиеся эндемиками для всего Северного Тянь-Шаня. Во флоре Заилийского Алатау присутствуют также эндемики полиморфных родов, такие как *Allium kasteki*, *Gagea michaelis*, *Silene tianschanica*, *Astragalus kasteki*, *Oxytopis talgarica*, *Nepeta transiliensis*, *Saussurea excalsa* (Камелин, 1973).

По мнению Н.И. Рубцова (1967) большинство эндемичных родов и видов свойственно предгорьям и низкогорьям или средним поясам гор. Однако имеется немало эндемичных родов, приуроченных исключительно или главным образом к высокогорным субальпийскому и альпийскому поясам, которые составляют группу высокогорных родовых эндемиков и представляют особый ботанический интерес. Их происхождение Н.И. Рубцов связывает с новейшими фазами орогенеза, с последними этапами формирования среднеазиатских горных систем.

В.П. Голоскоковым (1949) для высокогорий Заилийского Алатау приводится 470 видов. По данным М.С. Байтенова (1985) высокогорная флора Заилийского Алатау насчитывает 634 вида, в том числе 22 эндема, из которых 8 занесены в Красную Книгу (Красная Книга Казахской ССР, 1981). В высокогорной флоре хребта присутствует большое число горно-центрально-тяньшанских видов, преимущественно тибетских, отсутствующих во флорах горной Средней Азии, или встречающихся редко: *Rhodiola coccinea*, *Adonis chrysocyathus*, *Anemone obtusiloba* и др. Для еловых лесов Р.В. Камелиным (1973) выделяется комплекс горно-таежных видов: *Corallorhiza trifida*, *Listera ovata*, *Hepatica falconeri*, *Alfredia acantholepis*, *Corydalis semenovii* и др.

Заилыйский Алатау является южной границей палеоарктических видов, редких в горной Средней Азии: *Populus tremula*, *Padus racemosa*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Bupleurum aureum*, *Aegopodium podagraria* и др. (Камелин, 1973).

Для флоры Чу-Илийских гор А.П. Гамаюновой и В.П. Голоскоковым (1949) приводится около 900 высших растений, в том числе примерно 80 южных видов, у которых здесь проходит северная граница ареала. В этом регионе присутствуют немало эндемиков, такие редкие виды, как недзвецкия семиреченская, тюльпан Регеля, наголоватка мощная (Камелин, 1973; Винтерголлер, 1976; Байтенов, 1978 и др.).

Глава 2. Объекты и методика исследований

Объектами исследований являлись природные популяции многолетних поликарпических видов разных жизненных форм, относящиеся к 9 семействам и 10 родам. Жизненные формы классифицировались по И.Г.Серебрякову (1952):

клубневые эфемероиды: *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach (*Berberidaceae*) и *Eminium lehmannii* (Bunge) O.Kuntze (*Araceae*), занесенные в Красные книги Казахской ССР (1981), СССР (1981) и Перечень редких видов... (2006); *Corydalis ledebouriana* Kar.et Kir , *C.glaucescens* Regel (*Fumariaceae*);

стебне-корневые виды: *Dracocephalum stamineum* Kar. et Kir. (*Lamiaceae*), *Chorispora bungeana* Fisch. et C.A.Mey (*Brassicaceae*), *Gentiana algida* Pall. (*Gentianaceae*); *Adonis chrysocyathus* Hook.fil.et Thoms. (*Ranunculaceae*) и *Euphorbia yaroslavii* Poljak. (*Euphorbiaceae*). Два последних вида занесены в Красную книгу Казахской ССР (1981), СССР (1981) и Перечень редких ...видов (2006).

коротко-корневищные виды: *Dracocephalum altaense* Laxm. (Син. *Dr.grandiflorum* L.), *Dr. imberbe* Bunge (*Lamiaceae*), *Gentiana tianschanica* Rupr., *Gentiana kaufmanniana* Regel et Schmalh. (*Gentianaceae*); *Corydalis gortschakovii* Schrenk (*Fumariaceae*);

полукустарники: *Incarvillea semiretschenskia* (B.Fedtsch.) Grierson (*Bignoniaceae*) – реликтовый эндемик Чу-Илийских гор, занесен в МСОП и Перечень редких ...видов (2006); *Scutellaria transiliensis* Juz. (*Lamiaceae*).

Исследования проводились в Заилийском Алатау и его северном отроге Чу-Илийских горах (Северный Тянь-Шань) с 1995 по 2004 год полевыми и стационарными методами. Изучение возрастных состояний и сезонного ритма развития *Eminium lehmannii* проводилось в условиях культуры.

Определение возрастной структуры популяций проводилось после выявления диагностических признаков возрастных состояний изучаемых видов. Возрастной спектр популяций составлен на основе комплекса качественных и количественных характеристик особей (Работнов, 1950, 1975; Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции ... 1976, 1977). Сравнительный анализ морфологических признаков особей разновозрастных групп проводился согласно общепринятым методикам (Методические разработки по определению возрастных состояний травянистых

растений, 1983; Сикура, Сырица, 1990).

В каждой достаточно большой популяции рендомизированным способом закладывались не менее трех метровых учетных площадок, на которых собирался материал для статистической обработки. В небольших популяциях проводился подсчет и обмер всех особей. Математическая обработка фактического материала осуществлялась общепринятыми методами (Зайцев, 1990).

Семенная продуктивность определялась по методике Н.В. Храмцовой (1974) на пяти учетных метровых площадках в популяциях.

Глава 3. Изученность объектов исследований

Гимноспермиум *Gymnospermium* Spach

Род *Gymnospermium* Spach представлен в Казахстане двумя видами, распространение которых приурочено к горным широколиственным лесам: *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach, в горных лесах Северного Тянь Шаня и Алтая и *Gymnospermium alberti* (Regel) Takht. в Сырдарьинском Каратау и Западном Тянь-Шане. Оба вида занесены в Красную книгу Казахской ССР (1981), а *Gymnospermium altaicum* - в Красную книгу СССР (1981).

Род *Gymnospermium* Spach был описан французским ботаником Э.Спашем (1839, цит. по Тахтаджян, 1970) по единственному известному ему растению *Leontice altaica*. Однако в дальнейшем новый род не был признан как самостоятельный, и был оставлен лишь как секция. Как самостоятельный род *Gymnospermium* принимается во «Флоре Европы» (цит. по Тахтаджян, 1964:1191) и подтверждается А.Л. Тахтаджяном (1970) и другими авторами (Архангельский, Тахтаджян, 1972; Тахтаджян, Меликян, 1972) после выявления ряда анатомо-морфологических признаков, отличающих его от *Leontice* и других близких родов семейства *Berberidaceae*.

Несколько больше имеется данных по видам *Leontice*. Так, изучение близкородственного вида, а возможно, и синонима, *Leontice odessana*, позволило проследить развитие их особей от проростков разного возраста до имматурного растения, и изменение формы клубня от цилиндрической до шаровидной по мере развития особей (Гольд, 1965). У *Leontice smirnowii* клубень также удлинённый в первый год жизни, на 2-3 год приобретает шаровидную форму. У взрослых генеративных особей клубни сплющены, ширина превышает высоту (Штрюмберг, Джорбенадзе, 1971).

Формирование прикорневых листьев и репродуктивных побегов кавказского эндемика *Leontice smirnowii* Trautv. происходит в почке возобновления, расположенной в центре небольшого углубления апикальной части клубня. Почка трогается в рост уже в середине сентября, к концу декабря формируются репродуктивные побеги с сформировавшейся осью соцветия, бутонами и листовыми пластинками. У генеративных особей *Leontice smirnowii* первыми начинают вегетацию репродуктивные органы, опережая вегетативные побеги на 6-8 дней. Раскрытие

стеблевых листьев и их рост, а также появление на поверхности почвы и развитие прикорневых листьев происходит в период массового цветения. Почти одновременно происходит созревание семян и отмирание надземной массы (Штромберг, Джорбенадзе, 1971).

А.Я. Штромберг и А.М. Джорбенадзе (1971) отмечают, что клубень *Leontice smirnowii* имеет гипокотильное происхождение, а клубневое утолщение является утолщенной базальной частью первичного корня. Формирование клубеньков *Leontice smirnowii* начинается уже в первый год. В течение первого года особи этого вида находятся в стадии проростков, на второй год переходят в ювенильное состояние, о чем свидетельствует появление цельнокрайнего трехлопастного листа. На 3й год – в имматурное: образуется тройчато-рассеченный лист. В генеративное состояние особи леонтицы Смирнова вступают на 5-6- год, образуя помимо генеративных побегов 2 прикорневых листа.

По данным Т.М. Гольд (1965) у генеративных особей *Leontice odessana* из одного клубня образуется от 1 до 6 побегов. У *Leontice smirnowii* также образуется 1-6 генеративных побегов и до 25 прикорневых листьев, в среднем на 10-летний клубень приходится 3-4 генеративных побега и 6-8 прикорневых листьев (Штромберг, Джорбенадзе, 1971).

Известны работы по изучению особенностей онтогенеза и морфоанатомического строения генеративных органов близкородственных видов *Podophyllum emodi* и *P.peltatum* (Барыкина, 1971, 1972), описано анатомическое строение клубней и стебля у *Leontice ewersmannii* (Эркенова, 1977).

Популяционно-морфологические исследования *Gymnospermium altaicum* в условиях Маркакольской котловины Южного Алтая проводила Т.Р. Утяшева (2005).

Эминимум *Eminium* (Blume) Schott

Согласно флористическим сводкам, где *E.regelii* выделен как самостоятельный вид (Кузнецова, 1935; Меркуловы, 1941; Доброхотова, 1958; Веденский, 1963; Иллюстрированный определитель..., 1969) для территории Казахстана приводятся два вида рода *Eminium*: *E.lehmannii* и *E.regelii*. Однако во «Флоре Таджикистана» (1963) видовая самостоятельность эминиума Регеля ставится под сомнение. В сводке «Растения природной флоры Казахстана в интродукции» (1990) название "*Eminium regelii*" также приводится лишь как синоним *E.lehmannii*. Под этим же названием - *E.lehmannii* - вид включен в Красную книгу Казахской ССР (1981).

Авторами при флористических описаниях этого растения упоминается о содержании ядовитых алкалоидов в клубнях (Кузенева, 1935; Доброхотова, 1958; Введенский, 1963). А.И. Введенским (1963), а следом за ним и И.А. Грудзинской (1982), отмечается наличие 95-97% влаги в придаточных корнях, используемых чабанами для утоления жажды. В сводке «Растения природной флоры Казахстана в интродукции» (1990) приводятся краткие сведения по основным фазам вегетации этих растений.

Хохлатки *Corydalis* Vent.

Род *Corydalis* Vent. подразделяется на два подрода на основании строения корневых систем: подрод *Capnites* включает виды, формирующие клубни, подрод *Capnoides* – стрежнекорневые и корневищные виды (Флора СССР, 1937). Для флоры Республики приводится 19 видов, из них 2 вида однолетники (Флора Казахстана, 1961). В Заилийском Алатау встречаются представители обоих подродов и пяти секций. Наиболее распространены клубневые эфемероиды *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir. (секц. *Leonticoides*) и *C. glaucescens* Regel (секц. *Pes-gallinaceus*), формирующие достаточно большие популяции в нижнем поясе хребта. Многолетние виды представлены также широко распространенным в субальпийском поясе корневищным *Corydalis gortschakovii* Schrenk, и редким видом *Corydalis semenovii* Regel, встречающимся в лесном поясе единично или небольшими куртинами из нескольких особей.

Фотографии 17и видов хохлаток, в том числе *Corydalis ledebouriana* и *C. glaucescens*, с кратким описанием их местообитаний, районов распространения и времени цветения приводятся R. Phillips и M. Rix в сводке «Bulbs» (1989).

Онтогенез и другие биологические особенности европейских видов хохлаток *C. marrschaliana*, *C. bulbosa*, *C. cava*, *C. intermedia*, *C. solida*, из которых хохлатка плотная относится к той же секции *Pes-gallinaceus*, что и хохлатка сизоватая (*C. glaucescens*), достаточно хорошо изучены (Смирнова, 1974; Смирнова, Черемушкина, 1975; Смирнова, 1980). У хохлатки Галлера в конце жизненного цикла наблюдается вегетативное размножение, что приводит к обособлению дочерних клубней в сенильном состоянии и возникновению зачаточных клонов (Смирнова, 1968). *C. solida* и *C. marrschaliana*) также образуют клон (Смирнова, 1974).

У растений *C. solida* в ювенильном состоянии верхушечная почка поднята над поверхностью на 2-3 см. Растение переходит к симподиальному нарастанию после окончания вегетации, почка возобновления формируется в пазухе одного из нижних чешуевидных

листьев. Придаточные корни *Corydalis solida* сосредоточены в базальной части клубня. (Смирнова, Черемушкина, 1975). Происходит ежегодная смена клубней (Смирнова, 1974; Смирнова, Черемушкина, 1975). У клубневых хохлаток как вегетативно неподвижных морф, вегетативное размножение отсутствует или представляет старческую папкуляцию (Смирнова, 1980).

Подробное изучение морфогенеза и сезонного ритма развития проведено для своеобразного клубнестолонного эфемероида *Corydalis buschii* Nakai (Безделева, 1975).

Некоторые среднеазиатские виды (исключая казахстанские) были интродуцированы в Киеве (Сикура, 1982), дальневосточные, сибирские и европейские виды испытывались в ГБС (Москва) (Трулевич, 1991). Краткие данные для шести казахстанских хохлаток в условиях Алматы приводятся в сводке «Растения природной флоры Казахстана в интродукции» (1990).

В подземных частях высокогорной хохлатки Горчакова выделены алкалоиды (Юнусов, 1974), в надземных частях хохлатки сизовой – алкалоиды, жирные масла и органические кислоты (Растительные ресурсы СССР, 1985).

Змееголовник *Dracocephalum* L

В Казахстане род *Dracocephalum* L. представлен 21 видом, из них 13 произрастает в Заилийском Алатау. Это травянистые многолетники, за исключением однолетнего *D. moldavica*, растущие преимущественно в верхнем поясе гор (Ролдугин, 1962). Змееголовники крупноцветковый и безбородый доминируют в некоторых растительных ассоциациях (Быков, 1965). Эти виды имеют крупные яркие соцветия и представляют интерес как декоративные растения (Die Frieland- Schmuckstauden, 1985, Foerster, 1989).

Многие виды змееголовников являются эфиромасличными растениями, в том числе *D. stamineum* (Буданцев, Шеварда, 1987). В надземных частях змееголовников (*Dracocephalum nutans*, *Dr. stamineum*, *Dr. nodulosum*, *Dr. bipinnatum*) обнаружены эфирные масла, дубильные вещества, флавоноиды, кумарины (Растит. ресурсы СССР, 1991). Исследованные 7 видов змееголовников разделены на три группы по общности терпеноидного состава и эфирных масел и особенностям ультраструктуры железистых волосков (Шеварда, Телепова, Буданцев, 1990).

Однако биология растений этого рода практически не изучена,

большинство имеющихся публикаций рассматривают вопросы систематики (Шишкин, 1954; Ролдугин, 1962; Махмедов, 1991). Наиболее полным таксономическим анализом рода является работа А.Л. Буданцева (1989, 1990), согласно которой род разделен на 7 секций и представлен 73 видами.

Некоторые особенности морфологии и онтогенеза змееголовников фрагментарно изучались как в природных условиях, так и в культуре. Е.Бородин (1968) изучал побегообразование, фенологию, сроки прохождения малого цикла онтогенеза для змееголовника разнолистного в условиях Ташкента. Изучены морфологические особенности генеративных особей, структура популяций и возобновление для змееголовника иноземного на Алтае (Котухов, Ануфриева, Данилова, 2002). Описаны морфологические особенности проростков и ювенильных растений, особенности надземной части на начальных этапах развития, сроки прорастания 17 видов змееголовников, в том числе 9 казахстанских (Алексеева, 1990). А.Кучерявым с соавторами (1992) приводятся особенности онтогенеза змееголовника австрийского в условиях Киева.

Дана краткая характеристика корневых систем змееголовника безбородого (Нестерова, 1988) и змееголовника поникшего (Айтакова, 1994) в условиях Заилийского Алатау; И.О. Байтулиным и В.Г. Сеницыной (1993) – змееголовника поникшего на Алтае.

Шлемник *Scutellaria* L.

Род *Scutellaria* L. наиболее широко представлен во флорах Средней Азии и Кавказа, большинство видов относится к секции *Lupulinaria* A.Namilt. С.В. Юзепчуком (1951, 1954) описано 60 новых видов, 19 видов для флоры Казахстана, в том числе *Scutellaria transiliensis*. Вид характеризуется как многолетник с деревянистым отвесным корнем с плотным головчатым, удлиняющимся впоследствии соцветием (Юзепчук, 1951).

В Казахстане произрастают 32 вида шлемника, *Scutellaria transiliensis* Jus. - считается единственным видом этого рода для Заилийского Алатау (Гамаюнова, 1964).

За последнее время возрос интерес к представителям этого рода, как декоративным растениям. Наиболее известный вид, широко используемый в садоводстве – *Scutellaria alpina*, несколько менее известны *Sc.baicalensis*, *Sc. orientalis*, *Sc.altissima*, *Sc.scordiifolia*, краткое морфологическое описание которых приводится в крупнейших

сводках декоративных растений «Die Freiland-Schmuckstauden» (1985) и «Gardener's Encyclopedia» (1994).

Многие виды *Scutellaria* находят применение в народной медицине, некоторые в традиционной (китайской и тибетской). Только один вид (*Scutellaria baicalensis*) является официальным сырьем и используется для приготовления настойки из корней в качестве гипотензивного и седативного средства (Растит. ресурсы СССР, 1991). В последнее время для изучения фармакологических свойств привлекаются и другие виды этого рода (Удинцев с соавт., 1990, и др.). И.И. Чемесова (1993) приводит данные компонентного состава флавоноидов для 27 видов шлемника. Из видов казахстанской флоры изучались флавоноиды у *Scutellaria przewalskii* (Деникеева с соавт., 1970), приводятся данные по содержанию алкалоидов и карденолидов у *Scutellaria transiliensis* (Растит. ресурсы СССР, 1991).

Горечавки *Gentiana* L.

Род *Gentiana* L. является одним из обширных, широко распространенных родов, включающих по разным сводкам от 400 (Гроссгейм, 1952; Brickell, Sharman, 1988; Ingwersen, 1991) до 800 видов (Goritz, 1982; Klammer, 1985). Систематические сводки по этому роду приводились Н.Г.Кузнецовым (1894), А.А. Гроссгеймом (1952), Н.Семиотрочевой (1964), А.Nicholas, Н.Baunath (1994), Н.Ting-nong, L.Shang-Wu., L.Xue-feng (1996).

Согласно Флоре Казахстана на территории республики насчитывается 31 вид горечавок, из них 14 многолетних. Для Заилийского Алатау отмечается 11 видов, в том числе 5 многолетних и 8 однолетних (Семиотрочева, 1964). Однако в последней сводке по флоре Средней Азии и Казахстана М. Пахомова (1986) приводит для Заилийского Алатау только 4 вида многолетних горечавок, почему то исключая *G.tianschanica*, и 9 видов однолетних. Большинство многолетних горечавок растут в среднем и верхнем поясах Заилийского Алатау, кроме *Gentiana olivieri* Griseb., ареал которой приурочен к нижнему поясу гор и предгорьям.

Некоторые особенности структуры подземных органов были изучены для европейских видов горечавок (Борисова, 1958, 1961; Ивашин, 1960; Храмцова, 1974; Серебрякова, 1979). Н.А. Борисова (1961) относит изученную ей горечавку желтую к растениям с архаичным морфологическим строением цветков и вегетативных органов и имеющим необычайно длинный для травянистых растений жизненный цикл, длящийся 40-60 лет. Подземная часть у этого вида представлена короткостержневой корневой системой с сильно развитыми боковыми

корнями и многоглавым каудексом.

Данные изменчивости морфологических признаков *Gentiana algida* и её участие в растительных сообществах приводятся в статье Н.С. Алянской (1967), где автор отмечает увеличение количества генеративных побегов и цветков в более благоприятных местообитаниях. Так у растений горечавки холодной в оптимальных условиях формируется 5-6 генеративных побегов, несущих до 43 цветков, на крайних пределах ареала в экстремальных условиях – по 1 цветоносу с 2-3 цветками.

Аномальность цветков *Gentiana cruciata* L. описана С.А. Туманян (1972).

Изучение анатомических признаков для разных видов горечавок проводились А.А. Автандиловой (1976), Л.К. Шабес (1976), Г.Н. Агафоновой (1991, 1995).

Имеются работы по особенностям семенного размножения для европейского вида *Gentiana lutea* (Ивашин, 1960; Бучь, Крысь, 1975).

Горечавки наиболее известны как декоративные растения для использования в садоводстве, особенно в Альпинариях и Рокариях (Die Freiland-Schmuckstauden, 1985; Brickell, Sharman, 1988; Grey-Wilson, 1989; Ingwersen, 1991).

Горечавки помимо высоких декоративных качеств обладают и большим лекарственным эффектом. Обнаружено содержание алкалоидов в надземной массе горечавки Кауфмана (Рахматуллаев, Акрамов, Юнусов, 1969; Тайжанов, 1977). Химический состав и других казахстанских видов горечавок достаточно хорошо изучен, разработано применение в фармакопее *Gentiana algida*, *G. cruciata*, *G. decumbens*, *G. grandiflora*, *G. macrophylla*, *G. olivieri*, *G. pneumonante* (Растит. ресурсы СССР, 1991).

Горицвет *Adonis* L.

Род *Adonis* L. включает 20 видов, растущих в Европе и Азии (Die Freiland-Schmuckstauden, 1985). В Казахстане произрастает 8 видов, из них в Заилийском Алатау распространены два многолетних, обитающих в высокогорных поясах, и один однолетний (Флора Казахстана, 1961).

Классическими работами по изучению многих биологических особенностей горицветов, особенно по онтогенезу и морфогенезу побеговой системы, являются монография А. Пошкурлат «Горицветы СССР» (1952), а также ряд её работ для горицвета весеннего (1969, 1975, 1976) и амурского (1984).

Горицвет золотистый - один из редких видов высокогорья,

произрастает в субальпийском поясе в Северном и Центральном Тянь-Шане. Основные биологические особенности вида в природных условиях и интродукции изучались Н.В. Трулевич (1970, 1974), в работах которой описаны морфологические характеристики по возрастным состояниям и соотношение особей разного жизненного состояния в природных местообитаниях Центрального Тянь-Шаня. И.И. Кокоревой (2003) приводится описание популяции *Adonis chrysocyathus* в Заилийском Алатау, её численность и возрастной спектр.

И.О. Байтулиным и А.Б. Бегеновым (1973) отмечается, что корневая система этих растений в субальпийском поясе Заилийского Алатау достигает 90 см.

Краткие данные фенологии в условиях интродукции приводятся для горлицевых весеннего, пушистого и волжского в сводке «Растения природной флоры Казахстана...» (1990).

Горицвет золотистый представляет интерес как редкий вид, занесенный в Красную книгу Казахской ССР (1981) и СССР (1981), как лекарственное растение (Абубакиров, Яматова, 1959) и как эффектный декоративный многолетник (Трулевич, 1991). Места произрастания этого вида малочисленны, численность и структура популяций практически не изучена.

Хориспора *Chorispora* R.Br.ex DC.

В Казахстане распространены 6 видов рода *Chorispora* R.Br.ex DC, в Заилийском Алатау два многолетних вида, растущие в альпийском поясе, и 2 однолетних (Васильева, 1961; Байтенов, 1985). Описаны морфологические особенности разновозрастных особей *Chorispora bungeana* (Кокорева, 2002).

Данных по особенностям онтоморфогенеза, размножения и структуре популяций не обнаружено.

Инкарвиллея (*Niedzwezkia*) *Incarvillea* Grierson

Род *Incarvillea* Grierson насчитывает 14 видов, произрастающих в Тянь-Шане, Тибете, Гималаях и Северо-Восточном Китае (Die Freiland-Schmuckstauden..., 1985).

Вначале *Niedzwezkia semiretschenskia* была отнесена Б.А. Федченко (1915) к семейству Кунжутовых (*Pedaliaceae*), в дальнейшем при составлении Флоры СССР А.И. Введенский отнес вид уже к семейству *Bignoniaceae*, но выделил как самостоятельный род *Niedzwezkia*.

Систематическое положение этого растения в разное время интересовало многих известных ботаников: М.Г. Попова (1927), И.Т. Васильченко (1957), Н.В. Павлова (1959), Г.П. Яковлева (1961), Б.А. Быкова (1966) и других.

Под первоначальным названием, данным Б.А. Федченко, вид числится в региональных Флорах и Красной книге Казахской ССР (1981). Однако сейчас вид отнесен к роду *Incarvillea* и как *Incarvillea semiretschenskia* (В.Федтш.) Grierson. внесен в Красную книгу СССР (1981) и МСОП. Это самый северный и самый ксерофильный вид из восточно-азиатского рода *Incarvillea*, распространение других видов приходится на более южные регионы Памира, Гималаев и Тибета (Die Freiland-Schmucksstauden..., 1985).

Описание ценозов с участием недзвецкии приводится в статьях Н.И. Суворова, З.А. Шилиной (1955), Ф.Н. Русанова (1961) и В.В. Фисюн (1982). Данные о состоянии популяции недзвецкии и её примерной численности приводятся в работах Б.А. Винтерголлера (1976 а), И.О. Байтулина, Б.А. Винтерголлера (1988).

Впервые недзвецкия была интродуцирована семенами в 1925 г., вторично в 1937 году Ф.Н. Русановым в ботанический сад Среднеазиатского Университета (Ташкент), а в 60-е годы недзвецкия впервые интродуцирована в ботанический сад Алма-Аты. Результаты интродукции этого реликтового вида были обобщены в отдельных статьях (Русанов, 1949; Ляшенко, 1974, 1979; Белолипов, 1976, 1980; Турсунов, 1979). Цитологическое изучение недзвецкии предпринято И. Райковой и З.Пашенко (1977). Подробно изучены динамика предгенеративного состояния, особенности опыления и плодоношения, вегетативного размножения недзвецкии в условиях культуры Е.И. Уваровой (1983а, 1983б, 1983в, 1984, 1987).

Достаточно подробно описаны онтогенетические состояния недзвецкии в условиях культуры в Алма-Ате (Ляшенко, 1974; Байтулин, Сеницына, 1991) и Караганде (Мынбаева, 1996).

В Алма-Атинском ботаническом саду некоторые вопросы биологии *Incarvillea semiretschenskia* планомерно изучались с 1975 года (Ляшенко, 1974, 1979; Байтулин, Бессчетнова, Ляшенко, 1981). Вегетация этих растений приходится на апрель – октябрь. Цветение в условиях Алматы растянутое - с конца апреля по август, пик цветения приходится на май, наблюдается вторичное цветение. Созревание плодов – в июле. Дает самосев. (Растения природной флоры Казахстана..., 1990).

В условиях Алматы отдельные экземпляры недзвецкии зацветают на первый год (Ляшенко, 1979). В Центральном Казахстане (Караганда)

цветение однолетних особей наступает на 130 день (24 августа), но семена не успевают созреть. На второй год цветение проходит в третьей декаде мая на 10 дней позже, чем в Алматы (Мынбаева, 1996). Коэффициент завязывания плодов у двухлетних растений составляет 29%, у трехлетних – 50% (Куприянов, Мынбаева, 1991).

Большинство опубликованных работ не затрагивают многих важных аспектов существования недзвецкии в природных условиях популяциях, и часто являются лишь морфологическим описанием особей с некоторыми данными по фенологии (Винтерголлер, 1976 б; Растения природной флоры Казахстана, 1990).

В последние годы определен возрастной состав популяции недзвецкии, дана морфометрическая характеристика особей разных возрастных состояний (Кокорева, Данилов, 2006).

Тем не менее изучение таких важных адаптационных параметров популяций, как численность и плотность популяций, внутривидовое разнообразие, семенное возобновление и состояние семян из природных популяций, возрастная структура самих популяций, особенности большого жизненного цикла для недзвецкии не проводилось.

Молочай *Euphorbia* L.

Род *Euphorbia* L. один из крупных родов, насчитывающий около 1800 видов разных жизненных форм – кустарников, суккулентов, многолетников и однолетников (Gardener's Encyclopedia..., 1994). В Казахстане 50 видов, для флоры Заилийского Алатау приводится 16 видов, в том числе 2 эндемика – молочай Ярослава и молочай Проханова (Гамаюнова, 1963).

Молочай Ярослава впервые был описан П.П. Поляковым (1953). В настоящее время известен лишь из двух местообитаний Заилийского Алатау – ущелья Каскелен и ущелья Чемолган (Уразова, 1985; Ракитянская, 1992; Кокорева, 2003). Подробно описаны возрастные состояния этого эндемика в природных популяциях Т.А. Ракитянской (1992), которая характеризует популяции молочая Ярослава как полночленные, нормального типа. Однако проведенное изучение возрастного спектра Каскеленской популяции в 2001-2002 г. показало выпадение некоторых возрастных групп в этой популяции (Кокорева, 2003). Размножение исключительно семенное (Растения природной флоры Казахстана..., 1990, Ракитянская, 1992).

Почка возобновления находится на глубине 2-3- см от поверхности почвы. Особи прегенеративного состояния и молодые генеративные

имеют по одному побегу, два и более побегов характерны для средневозрастных генеративных особей (Ракитянская, 1992; Кокорева, 2003).

Виргинильный период в природных условиях длится 14-17 лет, в условиях культуры сокращается до 6-8 лет (Ракитянская, 1992).

В условиях интродукции цветет в мае 8-12 дней, плодоносит почти сразу после цветения в середине мая (Растения природной флоры Казахстана..., 1990). Ритм сезонного развития в культуре запаздывает на 7-10 дней (Ракитянская, 1992).

Привлекался живыми растениями в ботанический сад, однако в сводке «Растения природной флоры Казахстана...» (1990) отмечается недостаточная изученность биологических особенностей этого растения в культуре и природе.

Глава 4. Адаптационные особенности поликарпических видов в онтогенезе

4.1. Возрастные состояния видов разных жизненных форм.

На сегодняшний день изучены особенности онтоморфогенеза у огромного количества видов преимущественно равнинных местообитаний, поэтому проанализировать весь имеющийся материал, не представляется возможным. Однако онтогенез растений горных, и особенно высокогорных, местообитаний изучен недостаточно, в обзор включены работы, имеющие параллели с нашими исследованиями или по жизненным формам, или по сходным местообитаниям.

Основная морфологическая адаптация, происходящая в онтогенезе, - это изменение жизненной формы растений, как надземной части, так и корневой системы, причем корневая система зачастую гибче реагирует на меняющиеся условия обитания, чем надземная часть. Начало формирования жизненных форм отмечается уже на ранних стадиях онтогенеза (Серебряков, 1952; Культиасов, 1967).

Онтогенетические изменения надземной части

Исследованиями установлено, что многие виды растений проходят возрастные состояния от проростков до взрослых вегетативных особей уже на первом году (Рысина, 1973; Темирбеков, 1977; Фомина, 1992).

В имматурном состоянии происходит изменение формы листьев от цельных к листьям, типичным для данного вида (Культиасов, 1969; Темирбеков, 1977; Пошкурлат, 1984; Комир, 1992; Тарасенко, Кучерява, 1992 и др.). У эспарцета прямого это состояние приходится на конец первого вегетационного периода и характеризуется появлением тройчатых листьев, причем у молодых особей эспарцета прямого форма листочков более узкая, чем у старых особей (Культиасов, 1969). Для имматурного состояния горечавки ластовневой характерно появление побега с настоящими листьями и начало формирования каудекса. (Сенчина, Сапожникова, 1992).

Основная масса однолетних особей копеечника альпийского, не достигшая вегетативного состояния в первый год жизни, при перезимовке погибает. На второй и последующие годы у перезимовавших растений копеечника альпийского отрастают листья, характерные для

более молодого состояния, чем то, в котором они уходили под зиму: у перезимовавших имматурных особей появляются вначале ювенильные листья, у взрослых вегетативных особей - имматурные (Фомина, 1992).

Формирование подушкообразной жизненной формы *Potentilla glaucescens* по данным Л.Б. Заугольной (1974) начинается в имматурном возрасте при образовании побегов 2 и 3 порядков.

Имматурные особи полевицы тонкой отличаются от ювенильных началом кущения, увеличением высоты побегов и величины листовых побегов (Курченко, 1974).

В благоприятных условиях ускоряется переход от виргинильного к стареющему генеративному состоянию у *Aconitum septentrionale* (Федоров, Мартянов, 1993),

В старом генеративном состоянии у рыхлокустовой жизненной формы полевицы тонкой происходит уменьшение всех основных биометрических показателей, характеризующих возрастное состояние: уменьшается интенсивность побегообразования, что ведет к снижению количества вегетативных и генеративных побегов (Курченко, 1974)

Сенильное состояние у разных видов характеризуется по-разному, особенно морфология сенильных особей зависит от жизненной формы вида. Для сенильного состояния зеленчука желтого характерны один, реже два ортотропных побега, которые по размерам и количеству листьев не отличаются от побегов ювенильных растений (Смирнова, Торопова, 1972). Такие особи заканчивают цикл развития, лишены плагиотропных побегов, вследствие чего растение теряет способность захватывать новые территории. У сенильных особей чабреца Маршалла разрушение куста преобладает над нарастанием, в центре куста образуются пустота вследствие отмирания побегов. Побеги разрастания уже не образуются (Цибанова, 1977).

Отмирание надземных побегов корневищного многолетника *Carex bigelowii* в альпийских условиях Норвегии начинается с 4 года жизни, однако корневища продолжают рост и остаются физиологически активными. Отмирание у клонов наблюдается в течение всего жизненного цикла, но автор разделяет его на преждевременное отмирание и отмирание вследствие старения (Callaghan, 1976)

Характерными признаками сенильного состояния горлицы амурского А.Пошкурлат (1984) отмечает отмирание и разрушение старых участков корневища, деление особи на отдельные партикулы, появление стерильных побегов, уменьшение длины побегов и числа метамеров на них. Слабые мелкие партикулы в середине клона отмирают первыми, на более отдаленных от центра участках клона находятся

более крупные жизнеспособные партикулы.

Возрастные изменения чабреца Маршалла зависят от условий произрастания. Растение является полукустарничком с обильно разветвленной корневой системой стержневого типа и наличием большого количества приповерхностных корней. Каждый возрастной период жизни куста и клона чабреца Маршалла характеризуются своими особенностями: у особей второго поколения интенсивность вегетативного размножения меньше, а по мере старения клона все более уменьшается (Цибанова, 1977).

Изменение корневой системы в онтогенезе

На изменение типа корневой системы от стержневого до других типов в процессе онтогенеза указывают многие исследователи (Голубев, 1956; Ильина, 1963; Культиасов, 1969; Пошкурлат, 1969; Михайловская, 1972; Рысина, 1973; Темирбеков, 1977; Мухитдинов, Айтакова, 1992, Байкова, 2006 и др.).

Корневая система всех видов растений на ранних стадиях онтогенеза представлена стержневым корнем, который либо сохраняется в течение всей жизни особей, либо изменяется по мере развития растения (Голубев, 1956; Донскова, 1968; Рысина, 1973; Гуленкова, 1974; Пошкурлат, 1984 и др.).

Степень развития главного корня зависит от вида и условий обитания. У клубневых видов *Anemone* утолщается гипокотильная часть проростка, образуя клубень. Первичный корень отмирает в первых числах мая, клубень к этому времени утолщается до 0,5-0,7 см. (Залевская, 1970).

Видовые различия корневой системы проявляются в имматурном состоянии у растений и в пределах одного рода: *Adonis vernalis* характеризуется полным разрушением стержневого корня и гипокотилия, а к концу стадии начинается и разрушение корневища (Пошкурлат, 1975); для горицвета амурского отмечается наличие хорошо выраженного корневища (Пошкурлат, 1984); у адониса золотистого образуется моноподиальный розеточный побег; подземная часть представлена коротко-стержне-кистекорневым корнем, который ветвится на глубине 3-5 см. (Трулевич, 1991).

У однолетних проростков *Orobus vernus* на рыхлой супесчаной влажной почве формируется довольно длинный главный корень с

боковыми ответвлениями. На уплотненном грунте главный корень недоразвит и преобладающее развитие получают придаточные корни (Голубев, 1956). По данным Е.Я. Ильиной (1975) образование боковых корней на стержневом корне у люцерны посевной начинается при разворачивании простого листа в ювенильной стадии.

На первом году жизни у проростков многих кистекорневых растений широколиственных лесов (*Trilolius europaeus*, *Betonica officinalis* и др.) в благоприятных условиях появляется большое количество придаточных корней, которые формируются на образованном к этому времени коротком корневище, а также и на гипокотиле. Главный корень не развивается и к концу вегетативного периода не отличается от придаточных корней. У других видов (*Geum urbanum*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Ranunculus cassubicus*, *Geranium palustre*) главный корень в стадии проростка хорошо выражен, но в дальнейшем не развивается и быстро отмирает. Главный корень *Thalictrum aquilegifolium* отмирает уже в ювенильной стадии (Голубев, 1956; Рысина, 1973).

По мнению В.Н. Ворошилова (1960) придаточные корни представляют особые образования, напоминающие разнокачественные побеги и имеют ряд отличий от настоящих корней: 1 - придаточные корни способны образовываться лишь у некоторых растений, при этом более примитивные формы менее способны к образованию придаточных корней, чем более прогрессивные; 2- придаточные корни у травянистых растений не долговечны и носят сезонный характер развития. Система главного корня образуется один раз в жизни особи и существует до конца её жизни, а если отмирает раньше, то больше не возобновляется.

Наличие корневищ, длина и характер ветвления их ризом Н.А. Ковалевой (1973) характеризуется как экологический признак, закрепленный в филогенезе.

При моноподиальном нарастании корневищем становится весь главный побег, у растений с симподиальным ветвлением побегов в корневище превращается базальная плагиотропная часть главного побега, тогда как ортотропная часть развивается надземно. У некоторых видов с возрастом моноподиальное возобновление корневищ сменяется симподиальным (Серебряков, 1952; Пошкурлат, 1969).

Характер ветвления корневищ определяется особенностью расположения и развития почек (Голубев, 1956, 1971; Пошкурлат, 1969). У горлицы весеннего моноподиальное ветвление корневища происходит только у двухлетней особи за счет развития терминальной

почки, в дальнейшем ветвление проходит по симподиальному типу (Пошкурлат, 1969). Аналогичное ветвление описано и для ряда других травянистых растений (Хохряков, 1963; Райкова, 1965; Смирнова, 1967; Гращенкова, 1972; Матвеев, 1972 и др.). В частности на примере горлицы весеннего А.Пошкурлат (1969) очень подробно описала последовательность формирования корневища из многолетних участков ежегодно нарастающих побегов. Первый участок возникает из эпикотилия моноподиально в трехлетнем возрасте. Последующие нарастания осуществляются симподиально за счет базальной многолетней части побега. Первые симподиальные ветви корневища 2 порядка образуются из многолетней базальной части побегов, возникших из семядольной почки. Далее возникают членики более высокого порядка симподиальных ветвей за счет базальных частей побегов, развившихся из очередных боковых почек.

А.Пошкурлат (1969) считает, что различное анатомическое строение корневищ не может служить диагностическим признаком для определения общего возраста растений вследствие разновозрастного возникновения члеников корневища, однако, по мнению других исследователей, возможно определение календарного возраста по анатомическому строению как корней, так и корневищ (Донскова, 1968; Михайловская, 1972).

На основании наблюдений за развитием *Succisa pratensis* В.Н. Голубевым (1956) установлено, что розетка листьев развивается весной из почки возобновления, а стеблевая часть почки становится корневищем текущего года. Вновь образовавшееся корневище оказывается целиком погруженным в почву, вследствие чего появляется возможность формирования новых придаточных корней.

Исследования В.Н. Голубева (1956) показали, что корневища кистекорневых растений развиваются из главного зародышевого побега. В соответствии с этим по окончании моноподиального прироста главного побега корневище формируется за счет базальных частей симподиально возникающих годичных побегов, большая часть которых развивается надземно. При изучении высокогорных видов И.М. Культиасовым (1955) отмечено развитие миниатюрных корневищ у *Poligonum nitans*, наличие сильно разветвленной корневой системы у *Geranium saxatile*, *Myosotis suaveolens* уже в фазе проростков.

У горлицы весеннего (Пошкурлат, 1969) первый участок корневища (ось 1 порядка) образуется в конце второго вегетационного

периода после отмирания надземного побега из эпикотилия. В дальнейшем многолетняя часть каждого нового побега создает участок корневища более высокого порядка, что хорошо заметно в первые 3-4 года.

Первое звено будущего корневища лабазника камчатского эпигеогенное. На втором году прорастают почки возобновления, заложенные на корневищной части и моноподиальный рост сменяется симподиальным, и в дальнейшем корневище формируется по гипогеогенному типу (Качура, 1974).

Каудекс у клевера сходного формируется в имматурной стадии с началом ветвления эпикотильной части главной оси и утолщением основных осей 2 порядка. (Донскова, 1968). И.М. Культиасов (1969) также указывает на формирование каудекса у эспарцета высокого в имматурном состоянии как на результат образования боковых розеток из боковых пазушных почек и нарастания базальной части розеток Igo и следующих порядков.

У стареющих генеративных растений люцерны желтой каудекс и основание главного корня партикулирует по первичным сердцевидным лучам, что начинается с надземной части каудекса и его веточных следов и приводит к распаду каудекса, а затем и к партикуляции главного корня. При разрушении корневищ, связывающих материнское растение с партикулами, последние имеют такой же возраст, как и материнская особь, даже если переходят на самостоятельное существование. Корневищная партикула, отделяясь от материнской особи, доживает до предельного возраста целого растения, так как при отделении партикулы не происходит омоложения тканей (Михайловская, 1972).

Сенильное состояние стержнекорневых растений характеризуется образованием дупел в стержневом корне и неполной партикуляцией. (Былова, 1968; Темирбеков, 1977).

Ряд работ показал сходность у некоторых видов формирования системы плагиотропных корневищ в генеративном состоянии. Так, характерной чертой средневозрастных генеративных особей клевера сходного А.Донскова (1968) считает способность развивать плагиотропные гипогеогенные корневища, что проявляется на 9-10 год жизни особей. В узлах корневищ разного порядка образуются крупные вторичные стержневые корни, уходящие вглубь. В это же время формируются первые парцеллярные кусты клевера сходного. При переходе в генеративное состояние люцерны желтой начинает

формировать специализированные подземные плагиотропные побеги-корневища с многочисленными пазушными почками и придаточными стеблевыми корнями, которые интенсивно симподиально нарастают и образуют новые зоны кущения. Все пазушные почки формируют многочисленные генеративные побеги, которые после плодоношения отмирают в год своего возникновения (Михайловская, 1972; Григорьева, 1974).

Корневище горлицы амурского начинает ветвиться только при наступлении генеративной стадии (Пошкурлат, 1984). У корневищных форм полевицы гигантской образование корневищ начинается одновременно с началом кущения (Кривошапкина, 2004).

Молодое вегетативное растение зеленчука желтого представляет собой куртину: первичный куст, соединенный ползучими побегами с одним или несколькими парциальными побегами или кустами. Вегетативное размножение зеленчука желтого, по данным О.Смирновой и Н. Тороповой (1972), начинается уже в молодом вегетативном состоянии. Дочерние парциальные кусты разрастаются, развивают собственную корневую систему, а при разрушении плагиотропной плети, связывающей материнской и дочернее растение, переходят на самостоятельное существование, формируя клон.

В генеративном состоянии корневищный многолетник *Vicia tsydenii* образует столоны в стеблевых узлах, которые растут плагиотропно и образуют надземные побеги, зацветающие уже в первый год (Семенова, 1992).

Вегетативное размножение змееголовника чужеземного отмечено только у мощно развитых взрослых генеративных особей: за счет подземных удлинённых ветвей корневищ, направленных вниз по склону. Отдельные побеги укореняются в узлах и формируют клоновые особи (Котухов, Ануфриева, Данилова, 2002).

При изучении корневищ эремуруса мощного П.А. Гомолицкий (1965) отмечает формирование искривленных укороченных питающих корней на той стороне корневища, где находится цветонос. Отмирание старого корневища эремуруса мощного и формирование нового происходит одновременно с засыханием цветоноса.

В таблице 2 приводятся обобщенные литературные данные по основным морфологическим признакам для разных возрастных стадий растений.

Таблица 2 - Основные морфологические признаки возрастных состояний у поликарпических видов разных жизненных форм

Возрастные состояния	Морфологические признаки	Источники
Проростки	<p>Стержневой корень для большинства видов</p> <p>Появление миниатюрных корневищ у <i>Polygonum nitans</i></p> <p>Образование короткого корневища у кистекорневых видов</p> <p>Формирование большого количества придаточных корней на корневище и гипокотиле</p>	<p>Голубев, 1956; Донскова, 1968; Рысина, 1973; Гуленкова, 1974; Темирбеков, 1977; Пошкурлат, 1984</p> <p>Культиасов, 1955</p> <p>Голубев, 1956, Рысина, 1973</p> <p>---“---</p>
Ювенильное	<p>Моноподиальный рост корневища сменяется симподиальным</p> <p>Прорастание почек возобновления, заложенных на корневищной части. Надземные части занимают плагитропное положение вследствие контрактильности придаточных корней</p> <p>Отмирание главного корня у кистекорневых видов</p> <p>Формирование клубнелуковицы, симподиальное нарастание и ежегодная смена клубнелуковиц и клубней</p>	<p>Голубев, 1956; Хохряков, 1963; Райкова, 1965; Смирнова, 1967; Гращенкова, 1972; Матвеев, 1972; Качура, 1974</p> <p>Качура, 1974</p> <p>Голубев, 1956, Рысина, 1973</p> <p>Шорина, 1967; Смирнова, 1974; Смирнова, Черемушкина, 1975</p>

Имматурное	Начало формирования жизненных форм	Райкова, 1965; Культиасов, 1967; Заугольнова, 1974
	Изменение форм листьев от цельных к типичным для вида	Культиасов, 1969; Темирбеков, 1977; Пошкурлат, 1984; Комир, 1992; Тарасенко, Кучерява, 1992
	Образование первичного куста, появление придаточных корней на многолетних базальных частях ортотропных побегов, усиление главного корня у стржекорневых видов	Смирнова, Торопова, 1972
	Начало формирования каудекса	Донскова, 1968; Культиасов, 1969; Сенчина, Сапожникова, 1992
	Начало кущения, увеличение высоты побегов и величины листовых пластинок	Курченко, 1974
	Наличие хорошо выраженного корневища	Пошкурлат, 1984
	Наличие моноподиального розеточного побега	Трулевич, 1991
Виргинильное	Закладка репродуктивных побегов	Фомина, 1990

<p>Генеративное</p>	<p>Образование генеративных органов</p> <p>Формирование специализированных плагиотропных побегов-корневищ с многочисленными пазушными почками и придаточными стеблевыми корнями, образование новых зон кушения</p> <p>Образование столонов в стеблевых узлах</p> <p>Вегетативное размножение клубнелуковичных видов</p> <p>Ветвление корневища</p>	<p>Михайловская, 1972, Григорьева, 1974, Ракитянская, 1992 и др.</p> <p>Михайловская, 1972, Григорьева, 1974</p> <p>Семенова, 1992</p> <p>Шорина, 1967; Фельбаба-Клушина, 1993</p> <p>Пошкурлат, 1984</p>
<p>Сенильное</p>	<p>Прекращение цветения и семенного воспроизводства</p> <p>Уменьшение и прекращение образования побегов</p> <p>Разделение особи на отдельные партикулы</p> <p>Образование пустот и дупел в стержневом корне, разрушение и отмирание корневищ</p> <p>Партикуляция каудекса</p> <p>Прекращение ежегодного увеличения клубнелуковицы</p> <p>Уменьшение количества зеленых листьев вдвое-втрое</p> <p>Обособление дочерних клубней, возникновение зачаточных клонов</p>	<p>Пошкурлат, 1984</p> <p>Смирнова, Торопова, 1972, Цибанова, 1977</p> <p>Пошкурлат, 1984</p> <p>Былова, 1968; Темирбеков, 1977; Пошкурлат, 1984</p> <p>Михайловская, 1972</p> <p>Шорина, 1967</p> <p>Шорина, 1967</p> <p>Смирнова, 1968</p>

Разновозрастность особей и побегов у растений одного возрастного состояния

Исследователями отмечается, что система связанных между собой первичного и парциальных кустов состоит из разновозрастных образований, причем собственный возраст первичного куста превышает собственный возраст каждого их парцеллярных кустов (Серебрякова, 1966; Донскова, 1968; Хохряков, 1973).

Первичные и парциальные кусты гетерогенны и по возрастному состоянию могут быть как генеративные, так и вегетативные. «Каждая парциальная особь у корневищных трав, каждый их годичный прирост играет в природе роль самостоятельного организма, активно, хотя и медленно перемещающегося в пространстве» (Хохряков, 1973:68).

При обособлении парциальных кустов с собственными корнями растения существуют самостоятельно, однако не достигают мощности семенных особей, и образующаяся система парциальных кустов не достигает размеров таких систем семенного происхождения (Курченко, 1974; Покровская, 1974). Такие отделившиеся особи проходят весь цикл развития от одного вегетативного побега до старения и отмирания гораздо быстрее, чем растения семенного происхождения. Отделение вегетативных кустов не является вегетативным размножением, а распадом особи в связи с её старением, т.к. возрастное состояние таких кустов сенильное (Донскова, 1968; Михайловская, 1972; Курченко, 1974; Покровская, 1974).

Многолетнее формирование корневищ обусловило и неодновременное развитие почек, что отразилось в разном возрастном состоянии побегов и различном анатомическом строении почек (Пошкурлат, 1969). Корневые отпрыски *Viola mirabilis*, образующиеся на придаточном корне или системе таких корней, оказываются связанными с материнским растением и друг с другом в течение ряда лет и представлены разновозрастными отпрысками. Каждый корневой отпрыск проходит определенный путь развития, который сопоставим с жизненным циклом растения, развивающегося из семени. (Смирнова, Кагарлицкая, 1972).

У вегетативных побегов наблюдается сильное варьирование в развитии второй генерации, зависящее как от условий обитания, так и от жизненного состояния самих побегов и особей: вегетативные побеги второй генерации закладываются и трогаются в рост только у наиболее сильных побегов и особей (Голубев, 1971). По мнению А.Пошкурлат (1976) у горлицы весеннего более сильные побеги, расположенные на конечных, более молодых участках корневища раньше завершают рост, что обуславливает разновременность в

цветении и созревании плодов в зависимости от порядка побегов.

Разнокачественность многолетних бобовых растений по времени образования генеративных органов, цветения и плодоношения определяется С.Шайным (1961 а) как следствие разнокачественности почек из разных частей (верхних, средних или нижних) побегов. Время отрастания и продолжительность развития побегов в пределах одной особи неодинакова: наиболее сильные средние ветви, верхние – наиболее слабые, так как они самые старые в пределах побега (Кренке, 1940; Пошкурлат, 1975). Боковые розетки эспарцета высокого остаются вегетативными, тогда как розетки 1 порядка уже переходят в генеративную стадию (Культиасов, 1969).

Наблюдается разнокачественность цветения и плодоношения в пределах особи (Культиасов, 1955). Например, на одном растении змееголовника чужеземного отмечается одновременно бутонизация, цветение и плодоношение (Котухов, Ануфриева, Данилова, 2002). Н. Трулевич (1991) отмечает, что многим видам в интродукции свойственно одновременное существование вегетирующих, бутонизирующих, цветущих и плодоносящих побегов. Такие растения имеют достаточно широкий высотный ареал и часто уходят под зиму, не прекращая вегетацию (*Ranunculus gelidus*, *Papaver tianschanicum*, *Primula algida*, *Erigeron aurantiacus*)

Л. Шориной (1967) установлено, что клоны безвременника красивого сходны по ряду признаков с плотнокустовыми растениями, и клон в целом проходит свои возрастные состояния. Вследствие вегетативного размножения лук алтайский образует гнезда, состоящие из разного количества особей, в котором в зависимости от возрастного состояния также меняется соотношение вегетативных и генеративных побегов. Партикуляция начинается с центра гнезда (Данилова, 2003).

Сроки наступления онтогенетических стадий

Продолжительность и сроки наступления возрастных стадий зависят от видовой принадлежности растений и условий обитания. Как правило, длительность жизни растений в природных местообитаниях, особенно в условиях высокогорий, немного превышают длительность жизни в культуре. Соответственно растягивается и продолжительность всех возрастных стадий, генеративный период наступает значительно позже и продолжается дольше (Бородин, 1964; Заугольнова, 1980; Трулевич, 1991).

Высокогорный *Acantholimon diapensoides* образует в Ташкенте типичную для данного вида подушковидную форму, переходя к симподиальному ветвлению через 2 месяца (Райкова, 1965). Переход в

имматурное состояние растений зеленчука желтого характеризуется началом образования первичного куста на втором году жизни, когда у растения появляются придаточные корни на многолетних базальных частях ортотропных побегов и одновременно усиливается главный корень (Смирнова, Торопова, 1972).

В природных обитаниях генеративная стадия у клевера донского в субальпийском поясе наступает на 7-8 год (Донскова, 1968), борщевика Лемана наступает на 2-6 год (Темирбеков, 1977). Особи горечавки ластовневой к концу первого года достигают только ювенильной стадии, продолжающейся 12-14 месяцев, зимуют с 4-5 парами ювенильных листочков, а генеративного состояния достигают на 4 году жизни (Сенчина, Сапожникова, 1992).

Имматурное состояние у копеечника альпийского в культуре длится около 20 дней, в природе – 2-3 года (Фомина, 1990). В условиях культуры змеголовник австрийский вступает в имматурную стадию уже на 4 месяц (Кучерявый с соавт., 1992).

Большой разброс по срокам наступления генеративной стадии отмечен при интродукции памирских растений в Ташкенте Е.Бородиным (1965): у большинства испытанных высокогорных растений генеративное состояние наступает в 1-2 год против 3-5 лет в природных местообитаниях. У некоторых видов часть растений в условиях культуры вступают в генеративную стадию уже в конце первого вегетационного периода (Райкова, 1965; Булах, Сикура, 1992; Комир, 1992; Тарасенко, Кучерява, 1992; Мынбаева, 1996; Мухитдинов с соавт., 2003).

Представители семейства *Roaseae* субальпийского пояса Кавказского хребта -мятлик альпийский, м.грузинский, трищетинник желтоватый, овес опушенный в условиях Кировской области вступили в генеративное состояние на второй год жизни (Бурова, 1965), также как и кавказский эндем валериана сердечниковая в условиях Киева (Комир, 1992). Борец восточный и борец северный в условиях культуры - на 8-10 год (Барыкина, Гулагян, Чубатова, 1976).

Таким образом анализ имеющихся литературных данных, касающихся онтогенеза растений различных жизненных форм, показал фрагментарность исследований и большую изученность растений лесных и равнинных местобитания. Тем не менее выявлено огромное разнообразие адаптивных морфологических и физиологических реакций у растений разных жизненных форм, тогда как в процессе онтогенеза наблюдается некоторая однообразность в порядке формирования морфологических органов, подчиненная общему ритму для всех видов растений, независимо от жизненных форм, тому, что Г.Г.

Жиляев и И.В.Царик (1989) назвали «магистральным путем онтогенеза».

Проведенные исследования растений разных жизненных форм в естественных условиях произрастания позволили выявить закономерности формирования морфологических органов и установить их вариабельность на каждом этапе онтогенеза. Далее приводятся описания возрастных состояний изученных видов растений.

Возрастные состояния клубневых эфемероидов

Возрастные состояния гимноспермиума алтайского

Проростки. Прорастание подземное. На поверхность выносятся уже настоящие листочки длиной 7-9 мм, эллиптические, сидящие на апексе стебля, высота которого колеблется от 3,4 до 5 см. Клубни величиной 2-3 (5) мм расположены на глубине 5-7 см., шаровидные.

Ювенильная. Количество листочков 3-4. Черешки не выражены. Листочки сидят на апексе стебля, высота которого достигает 2-3 см. Длина листочков увеличивается до 8-12 мм. Листовая пластинка некоторых листочков делится на две доли, однако большинство листочков остаются цельными (рис. 1). Диаметр клубня увеличивается до 6-8 мм.

Имматурная. Характерной особенностью этой стадии является формирование черешочков длиной 1-2 мм (Im1), и последовательное образование настоящих пальчато-раздельных листьев с хорошо выраженными и достаточно длинными (1,5-2 см) листовыми черешками к концу этой стадии (рис. 1 -Im2, Im3). Три листа имеют от двух – трех в начале стадии до пяти листочков в конце. Некоторые листочки рассечены на две - три доли. Высота растений не превышает 10 см. Клубни увеличиваются до 8-9 мм в диаметре.

Виргинильные. Три пальчато-раздельных листа несут по пять (четыре) листочков, многие из которых рассечены на доли. В этой стадии уже хорошо различимы места прикрепления черешков листьев к стеблю, хотя листовые подушечки не выражены как в этой, так и в следующей стадии. У растений на открытых солнечных местах формируются сложные листья (рис. 2). Клубни увеличены до 16 мм.

Генеративные. Три листа, имеющие от пяти до семи листочков. Листочки также могут быть рассечены на доли. Соцветие – кисть, несущая от 4 до 16 цветков, расположенных очередно. Цветонос появляется из своеобразной щели, окруженной двумя листовидными стеблевыми выростами, и расположенной на стебле несколько ниже места формирования листьев. Из этой же точки появляется и одиночный цветок. Около базальной части каждой цветоножки на цветоносе имеется прицветник широко яйцевидной формы. Количество цветков

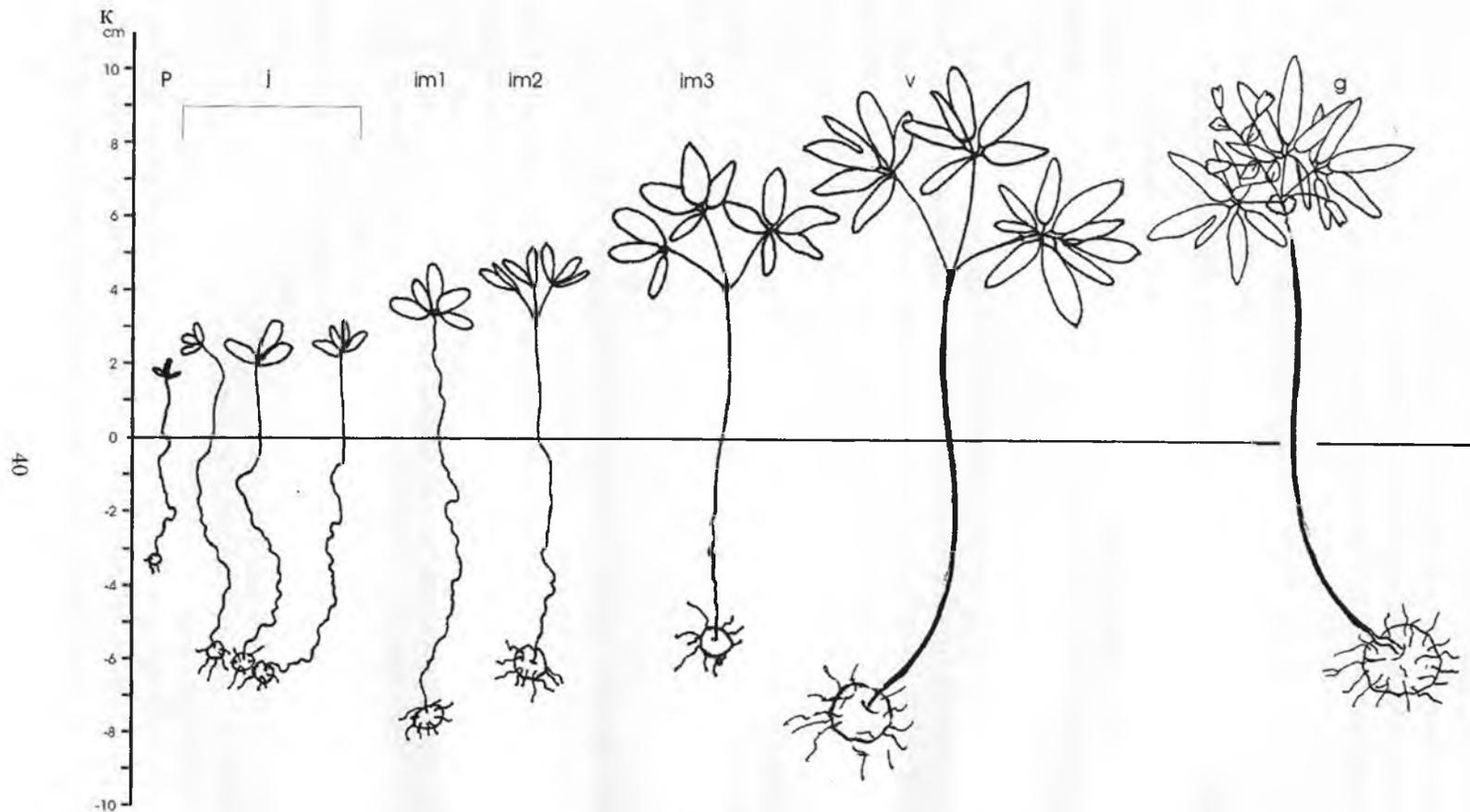


Рисунок 1 - Возрастные состояния гимноспермиума алтайского

в соцветии не зависит от возраста растения и является проявлением формового разнообразия.

Клубень достигает 20-22 мм в диаметре и приобретает сферическую форму.

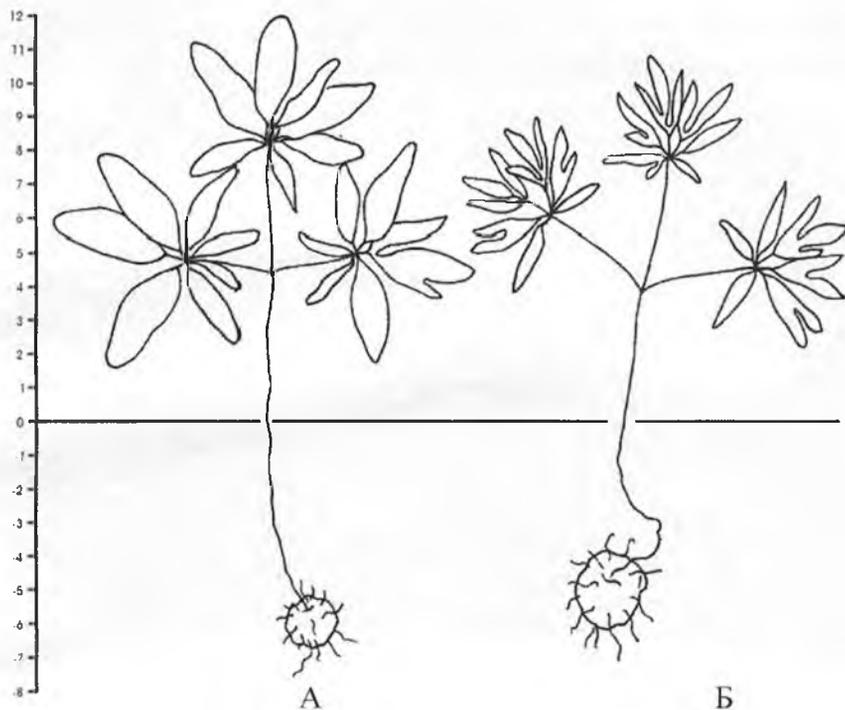
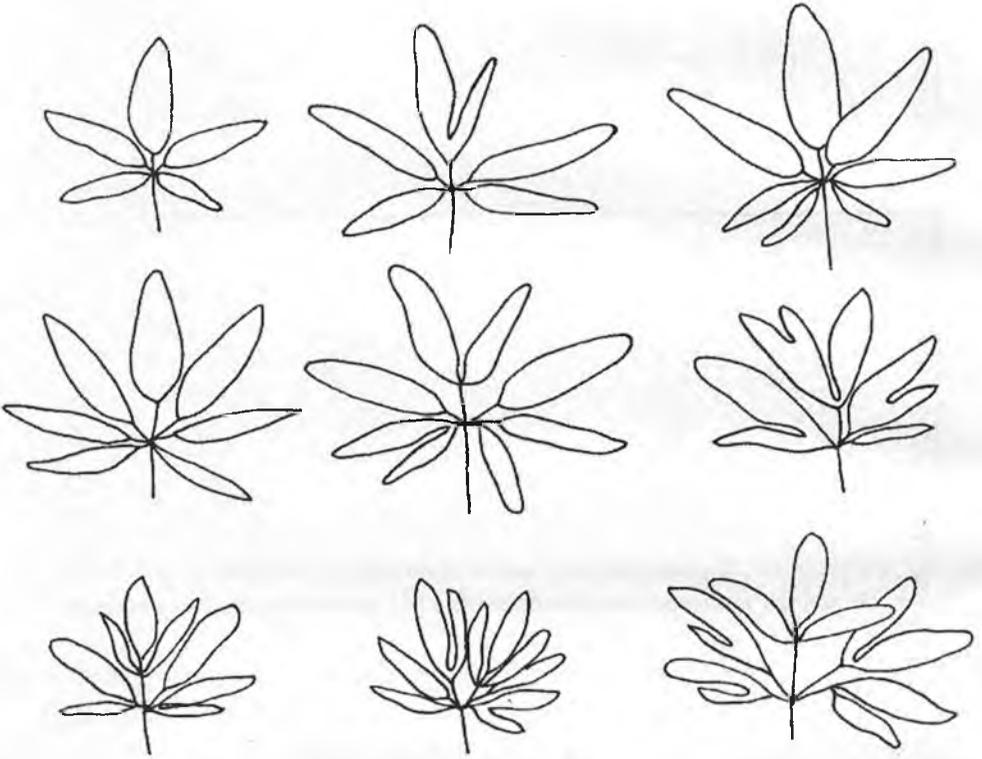


Рисунок 2 - Виргинильные особи гимноспермиума алтайского оптимального теневого местообитания (А) и открытого (Б) участка

По основным морфологическим параметрам особи гимноспермиума всех возрастных состояний, растущие в боярышниковом лесу, превышают аналогичные параметры растений открытого местообитания, что указывает на более оптимальные условия для данного вида под пологом деревьев. Вариабельность основных морфологических показателей почти вдвое ниже у растений боярышникового леса, чем у аналогичных показателей для растений открытого места (табл. 3).

В иммаатурной стадии наблюдается последовательное формирование трех настоящих пальчато-раздельных листьев, несущих, в зависимости от возраста особи и условий обитаний, разное количество листочков. Больше количество особей с увеличенным числом листочков отмечено у растений гимноспермиума алтайского в открытых местообитаниях с высокой инсоляцией. Происходит редукция листовых

пластин, проявляется у растений уже в ювенильной стадии, но чаще подобные листья встречаются у виргинильных и среднегенеративных особей. Расчленение листовой пластинки может происходить до центральной жилки, при этом одна доля может делиться на две-три самостоятельные доли, сидящих на собственных черешках (рис. 3).



**Рисунок 3 - Листовые пластинки виргинильных особей
гимноспермиума алтайского.
В каждом ряду листья одной особи, нижний ряд - растение
открытого местообитания**

**Таблица 3 - Основные морфологические показатели растений гимноспермиума
алтайского разных возрастных состояний.**

Возрастные группы	Высота растений, см		Длина центрального листочка, мм		Количество цветков в соцветии, шт		Длина соцветия, мм	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Кустарниково-разнотравная ассоциация (открытое местообитание)								
Проростки	3,44 ± 0,21	21,16	9,96 ± 0,43	14,79				
Ювенильная	3,50 ± 0,23	18,95	10,83 ± 0,99	32,80				
Имматурная	6,03 ± 0,17	9,08	17,50 ± 0,79	12,78				
Виргинильная	-		-					
Генеративная	15,91 ± 0,94	13,18	31,09 ± 1,48	16,52	7,18 ± 0,42	20,46	41,92 ± 0,99	32,98
Боярышниковый лес (под пологом)								
Проростки	4,68 ± 0,38	14,76	2,41 ± 0,057	4,14				
Ювенильная	5,01 ± 0,61	21,18	21,29 ± 2,31	18,79				
Имматурная	5,24 ± 0,22	9,45	14,00 ± 1,29	20,70				
Виргинильная	7,76 ± 0,33	14,27	35,60 ± 1,36	12,73				
Генеративная	17,36 ± 0,30	6,23	33,91 ± 0,73	7,11	10,50 ± 0,58	19,24	40,82 ± 2,04	17,29

Возрастные состояния эминиума Леманна

Найденные нами в 2001г. на берегу р.Боролдай (Сырдарьинский Каратау) единичные особи этого вида не позволили собрать материал для изучения возрастных состояний в природных условиях, поэтому особенности онтогенеза изучались в ботаническом саду, куда эминиум был впервые интродуцирован в 1959 году клубнями из Боролдайтау как *E.lehmannii*. (Растения природной флоры..., 1990).

Сезонный ритм развития эминиума Леманна

Побеги эминиума появляются на поверхности почвы 20-27 марта. Срок цветения одной особи составляет 6-8 суток. Цветение растений в клоне растягивается в зависимости от погодных условий года. В типичном по погодным условиям году цветение особей проходит с 1 декады мая до конца месяца. В 2—3 году с холодной весной и необычайно дождливым летом цветение сдвинулось на более поздний срок – 15 мая – 12 июня. Листья у особей засыхают и опадают сразу после цветения, одновременно с цветком. В условиях ботанического сада плодоношение не наблюдалось.

Начало прорастания побега из клубня отмечено в третьей декаде ноября. Побег защищен прозрачным чехлом, в нижней части побега имеются остатки пленчатого влагалища. К середине декабря длина побега составляет около 2 см и толщина - 2-2,5 мм.

В базальной части побега, отходящего от клубня, на границе с ним образуются плотные корневидные отростки в виде «воротничка», который выполняет функцию корневых образований, снабжающих растение питательными элементами и влагой на первых этапах развития нового клубня. Нижняя часть побега утолщается в виде диска и впоследствии приобретает форму луковицы (10-15 января). Происходит отмирание корневых отростков. Примерно через две недели (10 февраля) новый клубень достигает в диаметре 1-1,2 см. Побег вырастает до 3-3,2 см высоты и зеленеет. У нового клубня очень легко отделяется прошлогодний клубень, который к этому времени ссыхается и покрывает нижнюю часть клубня в виде чаши.

В первых числах марта по периферии нового растущего клубня, находящегося в центре старого, появляются корневые бугорки, свидетельствующие о начале роста новых всасывающих корней (рис. 4). Увеличение массы нового материнского клубня наблюдается до начала цветения побега (конец марта). Листья в это время уже начинают раскрываться и продолжают интенсивный рост.

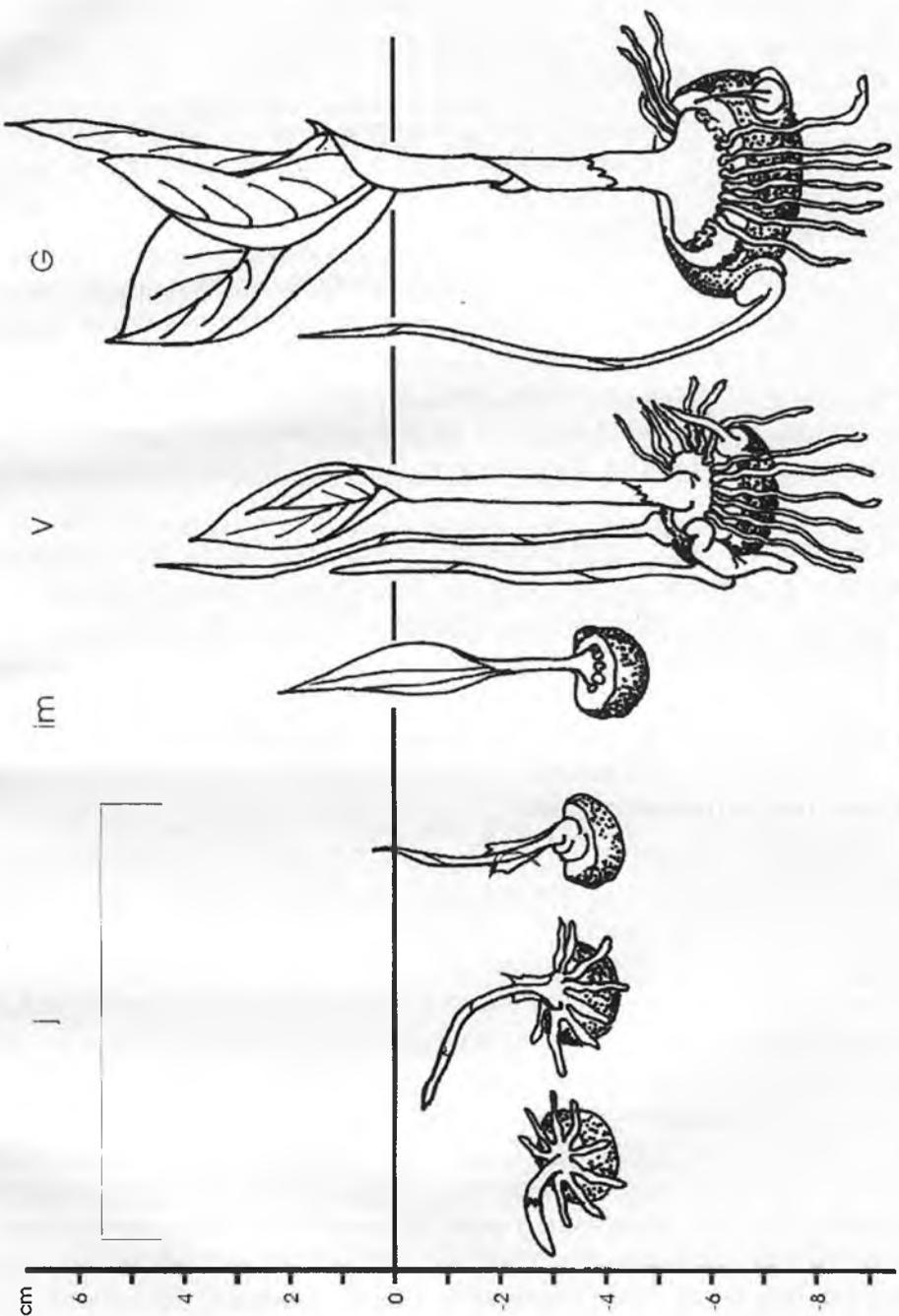


Рисунок 4 - Возрастные состояния эмбриума Лемны

Начало формирования дочерних клубней на поверхности

материнского клубня отмечено в середине марта. К концу этого месяца молодые дочерние клубни приобретают луковицеобразную форму и продолжают увеличиваться, образуя каждая вегетирующий побег. Разница во времени образования нового материнского и дочерних клубней составляет 20-24 суток. На боковых поверхностях одного материнского клубня может образоваться от 1 до 4 дочерних клубней, что продолжается до конца июня.

В это время материнский клубень несет сформированный вегетативный или генеративный побег с терминальным бутонем и четырьмя настоящими листьями в зависимости от своего онтогенетического состояния (рис. 5).

По периферии базальной части нового клубня развиваются многочисленные придаточные боковые корни, растущие горизонтально, параллельно поверхности почвы. В зависимости от возраста клубня корни располагаются в один ряд у клубней ювенильного или имматурного состояния, или в 3-4 ряда у клубней виргинильного или генеративного состояния. Длина таких корней в среднем составляет 48 мм.

Одновременно с образованием дочерних клубней на боковых поверхностях материнского клубня наблюдается интенсивный рост одного или трех придаточных корней, выходящих из-под нового материнского клубня и растущих вертикально вниз. Эти корни гладкие, белые, водянистые, толстые, достигают в диаметре 0,8 см, очень хрупкие. К концу вегетации эти корни сморщиваются и опадают. По-видимому, это временные водозапасающие корни, снабжающие растущие генеративные органы.

Отделение дочерних клубней от материнских происходит при достижении дочерними клубнями 0,8-1 см. Этот процесс происходит постоянно от начала цветения до окончания вегетации. В середине июня ещё отмечается образование дочерних клубней размером 2-4 мм, которые остаются глубоко сидящими в тканях материнского клубня до следующей вегетации. Отделение дочерних клубней происходит за счет образования пробковевшего слоя в месте прикрепления дочернего клубня внутри материнского (рис.5). Отделившиеся дочерние клубни имеют один вегетирующий лист и 2-3 собственных корешка. По месту образования пробкового слоя можно определить место прикрепления молодого клубня к старому и таким образом выявить самый старый клубень в клоне. Образование дочерних клубней происходит в основном у виргинильных и генеративных особей. Однако зафиксированы дочерние клубни и у некоторых имматурных особей.

Характеристика возрастных состояний *Eminium lehmannii*

Образующиеся на поверхности материнского клубня дочерние клубни находятся в ювенильном возрасте. Их диаметр колеблется от 1 мм до 4-6 мм в зависимости от календарного времени их образования. Как отмечалось выше, образование дочерних клубней происходит постоянно в течение всего вегетационного периода и разница в календарном возрасте клубней одного онтогенетического состояния может составлять около двух месяцев. Однако формирование дочерних клубней у эминиума проходит с разной интенсивностью в зависимости от условий года, что подтверждается разным количеством одновозрастных клубней в клоне (табл. 4). Большинство из них имеет неправильную форму вследствие расположения их на боковой поверхности материнского клубня. В этом возрастном состоянии клубни диаметром около 6-8 мм отделяются от материнского клубня и имеют самостоятельную корневую систему. К концу стадии в процессе роста клубни приобретают более правильную полусферическую форму.

Ювенильные клубни несут один лист, имеющий в зависимости от календарного возраста клубня разный размер (табл. 4). Образование второго листа указывает на переход клубня в новое возрастное состояние – имматурное. В изученном клоне отмечен только один клубень, перешедший в имматурное состояние. Диаметр клубней у особей в этом возрастном состоянии варьирует в пределах от 18 до 24 мм. Имматурные особи несут два-три листа, однако процент таких растений в клоне незначителен.

В виргинильном состоянии у растений эминиума образуется четыре листа (рис.5). Нижняя часть листовых черешков покрыта двумя прозрачными пленчатыми влагалищами. Клубень в диаметре достигает 32 мм (максимально) и образует от одного до четырех дочерних клубней. Именно в этом возрастном состоянии у клубней появляются толстые белые водозапасающие корни, о которых было сказано выше. Вероятнее всего, эти корни образуются для усиления питания растения перед переходом его в генеративное состояние, так как у клубней на более ранних стадиях развития подобные корни не обнаружены. Всосывающие корешки расположены в два-три ряда. На рисунке 4 часть таких корешков удалена и показаны места их образования.

Генеративное состояние. Обычно в клоне имеется две-три генеративные особи, несущие четыре вегетирующих листа с двумя прозрачными пленчатыми влагалищами. Высота цветоноса около 40 мм, диаметр цветоноса в базальной его части – 8-10 мм. Покрывало

фиолетовое, длиной 98-100 мм. Диаметр клубня достигает 28- 32 мм. Всасывающие корни расположены в три ряда. Прошлогодний клубень покрывает в виде чаши нижнюю часть клубня текущего года.

В пределах одного возрастного состояния особи разного календарного возраста различаются по диаметру клубня и высоте растения, что обусловлено значительной разницей в сроках формирования дочерних клубней и положения клубней в клоне.

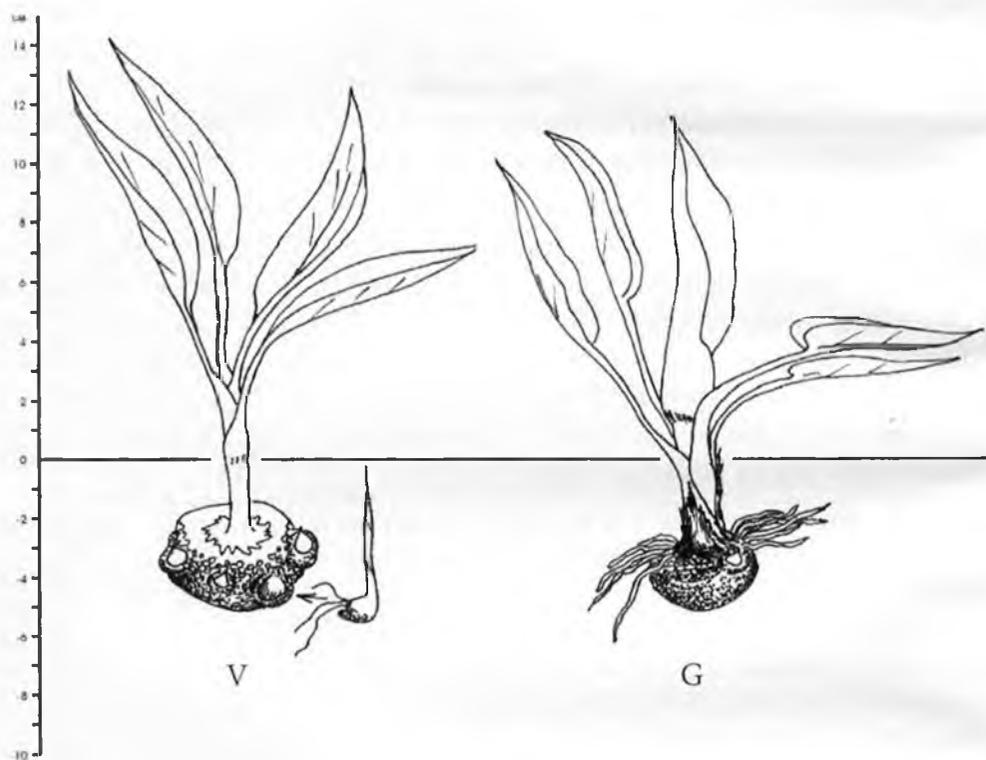


Рисунок 5 - *Виргинильная (V) и генеративная (G) особи эминиума Леманна*

Таблица 4 - Морфологическая характеристика особей эминиума Лемана одного клона

Возрастное состояние особей	Диаметр клубня, мм	Кол-во, шт		Высота растения, мм	Длина листовой пластинки, мм	Ширина листовой пластинки, мм
		клубней	листьев			
Ювенильное J						
J1	6	1	1	20	16	8
	10	1	1	25	16	4
J2	12	2	1	40	18	4
	12	1	1	70	40	12
J3	14	1	1	70	50	26
	14	2	1	78	52, 62	26, 28
J4	28	1	1	110	90	51
Имматурное Im	24	1	2	98	65	38
Виргинильное V	28 (32)	1	4	108	90	52
Генеративное G	28, 32	2	4	110	86, 90	52, 54
Всего в клоне		13				

Возрастные особенности клубневых хохлаток

Возрастные состояния хохлатки Ледебура

Прорастание подземное. На поверхность выходит одинарный широко ланцетный лист, величина которого сильно варьирует даже в пределах одной учетной площадки (табл. 5). Клубни диаметром 3-5 мм расположены на глубине 5-7 см, каплевидной формы.

В ювенильном состоянии у растений образуется один лист трижды, иногда четырежды, рассеченный на четко выраженные цельные доли. Длина центральной доли достигает 26 мм. Диаметр клубней увеличивается до 7-9 мм.

Имматурное состояние характеризуется образованием одного листа с трижды тройчато рассеченными листовыми пластинками, центральная доля выделяется наиболее крупным размером. Выделяются растения разных стадий (рис. 6), хорошо отличающиеся по размерам. Клубень сферический или слегка репообразный, достигает в диаметре 14 мм.

В этой стадии у растений наблюдается образование двух или трех листьев более молодого состояния. На поверхности почвы один лист располагается на значительном расстоянии от клубня (рис. 7).

Растения виргинильной стадии отличаются наличием двух и более листьев, и их большими размерами. Клубень приобретает овальную форму в горизонтальной проекции.

В зависимости от календарного возраста растений генеративные особи могут образовывать от одного до четырех генеративных побегов. Нарастание моноподиальное. Высота цветоноса составляет 12-14 см.

Цветки сидят на цветоножках разной длины, количество цветков в соцветии обычно 6-7. имеются прицветники, сидящие в базальной части цветоножек, широко эллиптические, зеленые, хорошо заметные после цветения.

Семена черные, шаровидные, блестящие, созревают сразу после окончания цветения (последняя декада апреля) и быстро высыпаются из коробочек. Клубни в проекции вытянутой овальной формы. Придаточные корешки сосредоточены в 2-3, иногда в 4 пучках, которые располагаются на нижней поверхности клубня.

Сенильные особи образуют листья разных возрастных состояний, чаще это сочетание ювенильных и имматурных листьев (рис. 7). Клубни покрыты отслаивающейся кожурой, образуются трещины.

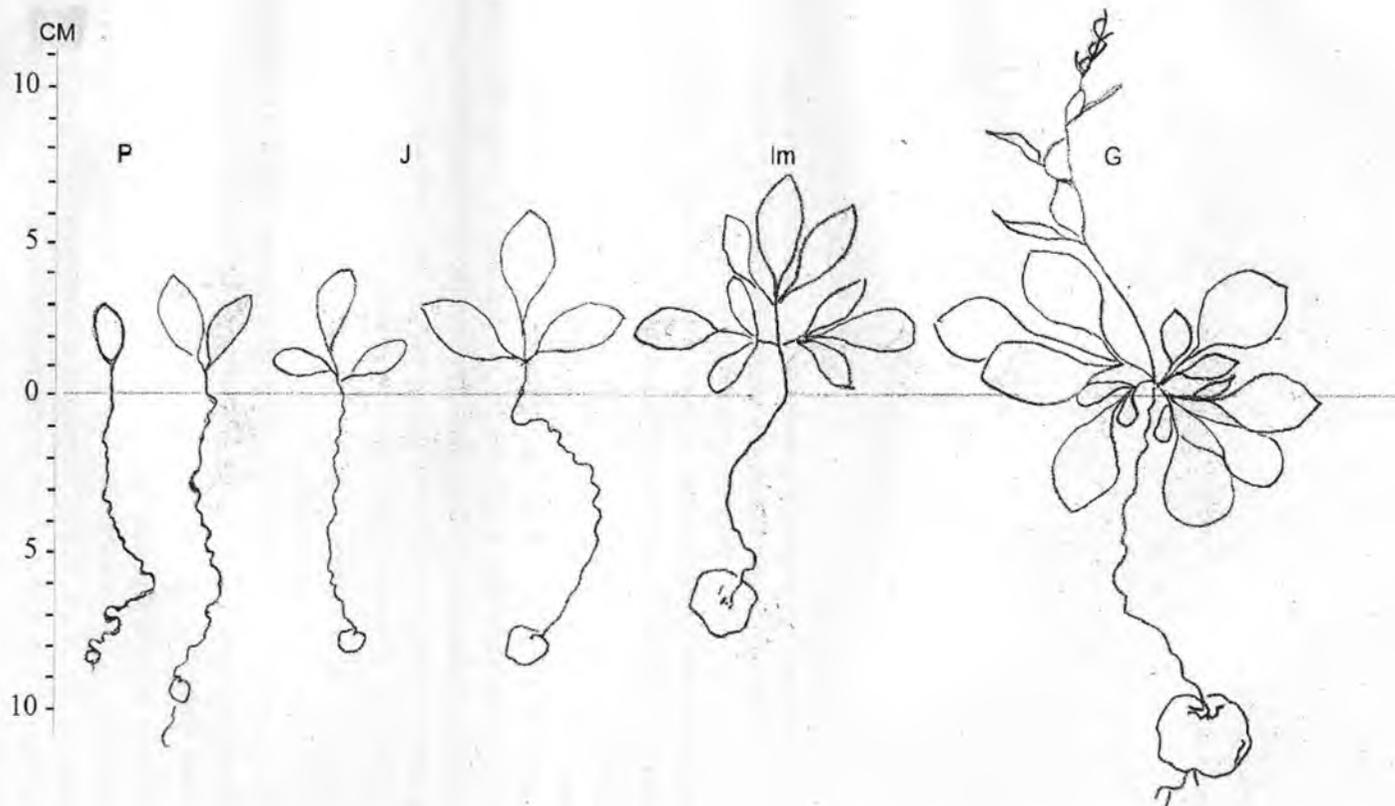
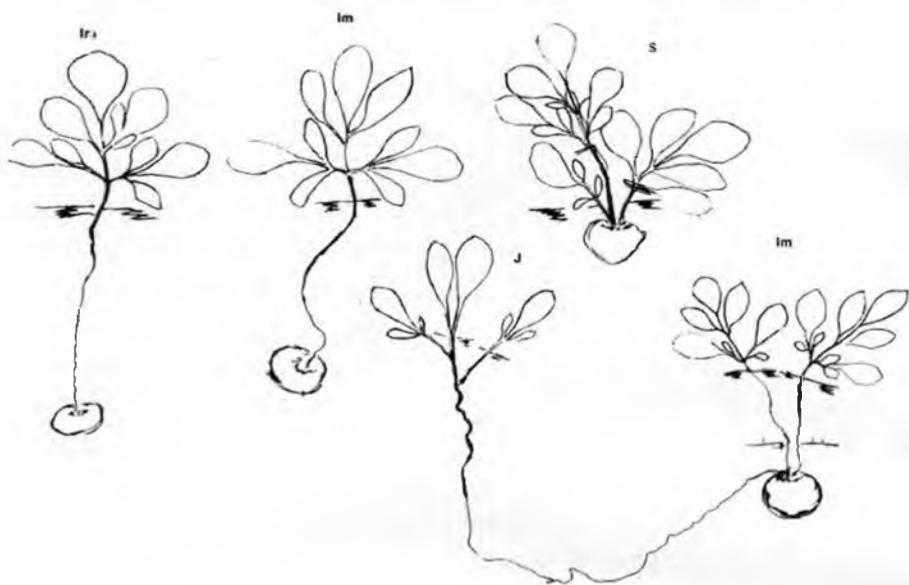


Рисунок 6 – Возрастные состояния хохлатки Ледбура



**Рисунок 7 - Разновозрастные особи хохлатки Ледебура
в оптимальном местообитании**

В этом состоянии у особей наблюдается образование дочерних клубней, соединенных с материнским клубнем корнем длиной до 7-10 см (рис. 8).

В оптимальном местообитании при хорошо развитом почвенном профиле клубни особей хохлатки Ледебура разных возрастных состояний располагаются на разной глубине от 1,7 до 30 см. Зависимость глубины расположения клубней от возрастного состояния особей не выявлена. В сухом местообитании при несформированном неглубоком почвенном профиле клубни расположены не глубже 20 см. Здесь же преобладают особи сенильного состояния.

В условиях открытых сухих местообитаний растения хохлатки Ледебура разных возрастных состояний уступают в размерах аналогичным особям оптимального местообитания (табл. 5). Характерным признаком растений сухого участка является редукция долей листовых пластинок (рис. 9).

Клубни хохлатки Ледебура имеют гипокотильное происхождение, до сенильного состояния клубни гладкие, с тонкими придаточными корнями, ветвящимися до 2 порядка в оптимальном местообитании и до 3 порядка в сухих условиях произрастания. Листья собраны в розетку, в центре которой формируется генеративный побег. Максимальное количество листьев у хохлатки Ледебура отмечено с виргинильного состояния, однако многие генеративные особи имеют только один лист.

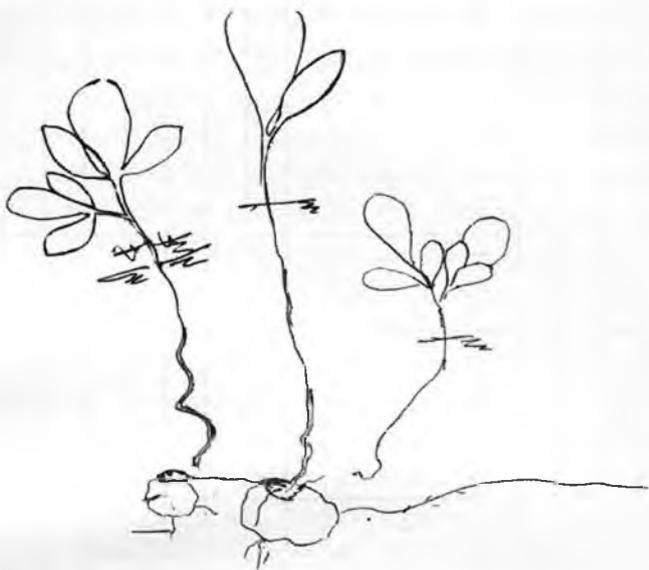


Рисунок 8 - Образование дочернего клубня у сенильной особи хохлатки Ледебура

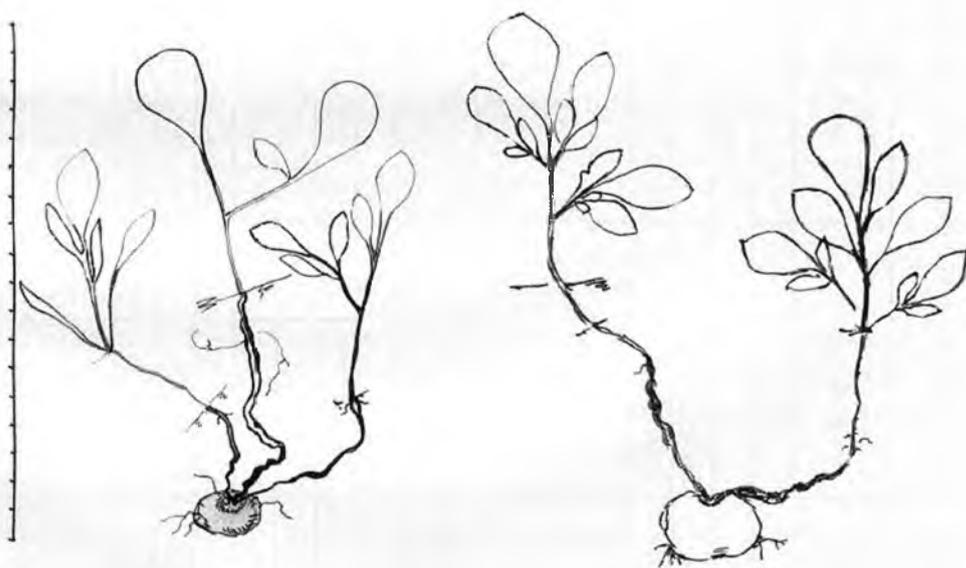


Рисунок 9 - Сенильные особи хохлатки Ледебура сухого (А) и оптимального (Б) местообитаний

Таблица 5 - Сравнительная характеристика основных органов хохлатки Ледебера разных возрастных состояний

Возрастные группы	Высота растений (Длина листа), мм		Длина центральной доли, мм		Диаметр клубня, см		Высота цветоноса, см		Количество цветков в соцветии, шт	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Боярышниковый лес (оптимальные условия)										
Проростки	21,00 ± 1,76	20,57			5,50 ± 0,18	9,09				
Ювенильная	38,30 ± 1,90	15,71	25,29 ± 1,52	19,05	7,45 ± 0,45	13,42				
Имматурная:										
Jm 1	43,32 ± 2,88	23,99	22,40 ± 2,69	43,32	14,00 ± 1,04	19,68				
Jm 2	52,32 ± 2,90	17,56	37,86 ± 2,68	22,38						
Виргинильная	72,83 ± 2,14	21,74	32,09 ± 6,86	37,05						
Генеративная	62,89 ± 5,92	33,94	32,17 ± 2,29	25,75	26,41 ± 1,60	16,06	13,38 ± 0,67	16,56	7,74 ± 0,36	15,58
Сухой склон										
Проростки	19,00 ± 0,47	6,92	12,91 ± 0,54	10,29	2,94 ± 0,25	24,05				
Ювенильная	31,36 ± 4,70	39,68	19,35 ± 2,72	37,16	6,29 ± 0,47	18,36				
Имматурная	52,48 ± 2,98	35,21	27,08 ± 3,59	32,54	10,82 ± 0,47	7,54				
Виргинильная	63,05 ± 2,49	25,24	28,58 ± 1,84	12,85						
Генеративная	31,42 ± 2,05	11,33	16,00 ± 0,94	10,20	14,92 ± 0,94	15,43	9,08 ± 3,80	7,25	5,37 ± 0,49	30,41
Сенильная	41,51 ± 5,25	33,47	28,49 ± 2,85	26,53	21,63 ± 2,74	22,01				

Возрастные состояния хохлатки сизовой

Прорастание подземное. Проростки имеют стебель не более 12 мм высоты с овальным семядольным листом. Диаметр клубней около 3 мм.

Ювенильные растения высотой не более 3 см с тремя широко овальными листочками на черешках 2-3 мм длиной. Диаметр шаровидных клубней не превышает 4,5 мм. Верхний чешуевидный лист до 4 мм длиной, нижний чешуевидный лист почти не выражен.

Переход в имматурное состояние характеризуется формированием перисто-рассеченных на продолговато-линейные доли сегментов срединного листа (рис.10). Срединный лист имеет три сегмента на тонких длинных черешках. Чешуевидные листья увеличиваются в длину и ширину. В течение имматурной стадии последовательно образуется до четырех настоящих листьев с тремя или пятью парами сегментов, причем длина черешков закономерно увеличивается у нижерасположенных сегментов. Клубни увеличиваются в диаметре по мере развития растений, но сохраняют шаровидную форму.

В виргинильном состоянии в результате интенсивного роста нижнего междоузлия одного из листьев формируется стебель с очередно расположенными листьями (рис.10). Клубни приобретают цилиндрическую форму, которая сохраняется до конца онтогенеза.

Генеративные побеги образуются из терминальной почки, нарастание моноподиальное. В изучаемом местообитании генеративные особи образуют от одного до трех цветоносов, на которых может формироваться постоянно в течение всего вегетационного периода до плодоношения до 5и очередно расположенных листьев. Количество нижних пленчатых листьев 4-5.

Цветки бледно лиловые, сидят на достаточно длинных цветоножках, удлинняющихся при плодоношении. Количество цветков в соцветии, их длина и высота цветоносов сильно варьируют (табл. 6). Прицветники широко ланцетные, слегка суженные к верхушке.

Семена созревают сразу же после цветения, как и у предыдущего вида, причем на одном растении генеративные побеги находятся в разных стадиях развития: с цветками, с начинающимися формироваться семенами и с созревшими высыпавшимися семенами.

Клубни замещаются ежегодно, нарастая в течение вегетации радиально и вниз, приобретая цилиндрическую форму. Старый клубень растрескивается, усыхает и покрывает клубень сверху. Даже при глубоком хорошо развитом почвенном профиле клубни этих растений не проникают глубже 17 см. Придаточные корни тонкие, редко рассеянные по всей поверхности клубня.

**Таблица 6 - Сравнительная характеристика морфологических признаков растений
хохлатки сизовой разных возрастных состояний**

Возрастные группы	Высота растения (Длина листа), мм		Длина стебля, мм		Длина конечного сегмента листа, мм		Диаметр клубня, мм	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Проростки								
Ювенильная	31,18 ± 3,28	23,57	14,00 ± 2,05	32,89	9,29 ± 0,79	17,75	4,50 ± 0,61	27,25
Имматурная	57,76 ± 4,95	27,73	18,11 ± 2,57	37,56	15,92 ± 0,83	13,84	9,00 ± 1,10	30,09
Виргинильная	76,29 ± 9,68	40,12	38,92 ± 5,51	34,69	23,69 ± 1,24	13,91	9,34 ± 0,73	30,63
Генеративная	128,17 ± 0,78	11,05	63,51 ± 7,48	28,87	21,31 ± 0,78	9,71	14,61 ± 1,74	33,70
Возрастные группы	Количество листьев, шт		Высота растений, см		Количество цветков в соцветии, шт		Длина цветоножки, мм	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Проростки	1							
Ювенильная	1							
Имматурная	2,33 ± 0,22	31,69						
Виргинильная	5,53 ± 0,28	13,67						
Генеративная	2,33 ± 0,22	31,69	128,17 ± 0,78	11,05	6,67 ± 0,61	27,37	11,42 ± 0,90	23,71

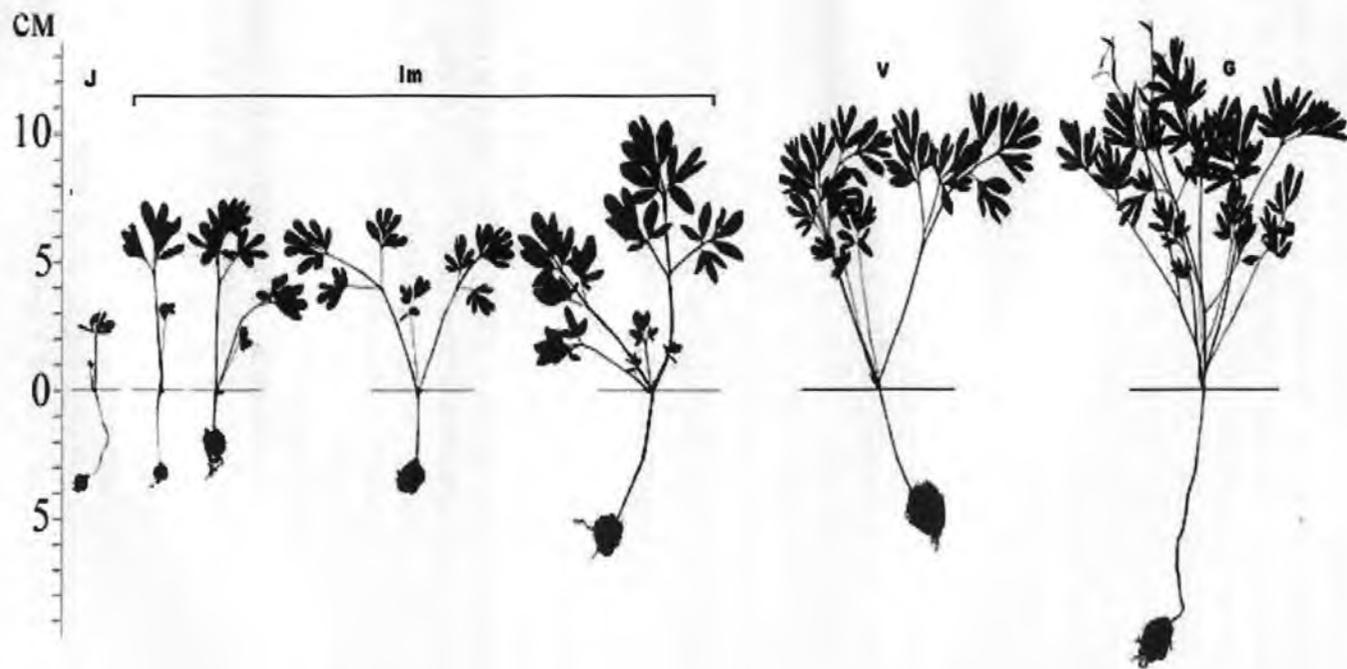


Рисунок 10 - Особи хохлатки сизоватой разных возрастных групп

Таким образом, для клубневых эфемероидов отмечены следующие закономерности.

Многолетние клубни образуются у гимноспермиума алтайского и хохлатки Ледебуря. У хохлатки сизовой и эминиума Лемана клубни ежегодно обновляются, однако наблюдаются различия в характере образования дочерних клубней.

Почки возобновления у многолетних хохлаток (*Gymnospermium altaicum*, *Corydalis ledebouriana*), а также у *Eminium lehmannii* находятся на верхушке клубня, у *Corydalis glaucescens* внутри клубня. Генеративный побег у хохлаток образуется моноподиально. У гимноспермиума генеративный побег формируется на стебле ниже точки образования листьев. У эминиума Леманна генеративные побеги образуются симподиально.

Придаточные корешки расположены у гимноспермиума и хохлатки сизовой по всей поверхности клубня, у хохлатки Ледебуря собраны в пучки на нижней стороне клубня, у эминиума располагаются по диаметру вокруг нового дочернего клубня.

Возрастные состояния стержнекорневых многолетних травянистых видов

Возрастные состояния змееголовника тычиночного

У растений змееголовника тычиночного прорастание подземное. Полевая всхожесть составляет 29%. Фаза проростков хорошо прослеживается и продолжается почти месяц – от 2 декады апреля до 3 декады мая. Растения имеют по два семядольных листа размером 2-3 мм. Первичные корни проникают на глубину до 3 см.

С момента появления настоящих листьев, приходящегося на конец мая, наблюдается переход в ювенильную стадию, что характеризуется последовательным формированием 2-6 настоящих листьев при наличии и двух семядольных. Наблюдается усиленный линейный рост корневой системы, уже через 10 суток растения имеют достаточно сформированную корневую систему хорошо выраженного стержневого типа. Корни длинные, тонкие, достигают глубины 11,2-13,4 см., несущие большую массу всасывающих корешков.

Листья у ювенильных особей имеют типичную для этого вида форму листовую пластинки, однако гораздо меньшую по размерам в 1.5-2 раза. В этой же стадии уже формируются типичные для вида тонкие длинные черешки листьев. Длина листовая пластинки составляет 5-6

мм при черешках длиной 13-20 мм. Листья сидят на верхушках побегов в пучках по 4-6 (рис. 11).

Имматурная стадия отмечена с начала образования дихотомических побегов из верхушечной почки. Центральный побег дальше не развивается, начинается интенсивный рост боковых побегов, апикальные почки которых в свою очередь дают рост новой паре побегов следующего порядка. Такой тип ветвления побегов характерен для данного вида и хорошо прослеживается даже у старых особей.

Линейный рост надземной и подземной сфер у растений первого года в имматурном состоянии достигает максимума в 1 декаде июля первого года.

В виргинильной стадии продолжается нарастание надземной массы, и ветвление побегов до 3 порядка. Длина листовой пластинки 0,8-1,0 см с черешками длиной до 2 см.

На рыхлом песчано-дресвяном субстрате змееголовник тычиночный формирует типичный сильный стержневой корень. Каудекс у всех исследованных особей выражен слабо, это скорее утолщение на верхушке корня со скоплением почек и пучком побегов. Междоузлия этих побегов увеличиваются в геометрической пропорции от основания побега до поверхности почвы: 5мм-10мм-20мм. Побеги очень тонкие у основания, постепенно утолщаются, достигая поверхности почвы, и только здесь формируется розетка со стеблем разной длины в зависимости от условий обитания (до 1 см или меньше), несущая очередно расположенные пары листьев с длинными черешками и/или апикальный генеративный побег.

Сильная разнокачественность проявляется у одной особи в развитии побегов: наиболее старые побеги могут уже образовать цветоносы, тогда как остальная часть растения будет представлена только вегетативными побегами. Для одного растения змееголовника тычиночного могут быть следующие соотношения разновозрастных розеток: 2 имматурных – 2 виргинильных; 3 генеративных-2 виргинильных-2 ювенильных.

В зависимости от качества субстрата в этой же стадии возможно формирование стелющейся формы растения. У растений, произрастающих на плотном щебнистом субстрате, уже в ювенильном возрасте может наблюдаться формирование горизонтально расположенного стебля, образующего в имматурной стадии вторичные придаточные корни. Хотя в дальнейшем растения змееголовника приобретают стелющуюся форму, сохраняется стержневой неразветвленный корень, а придаточные корни, образованные на лежащих побегах выполняют, по-видимому, в основном механическую функцию.

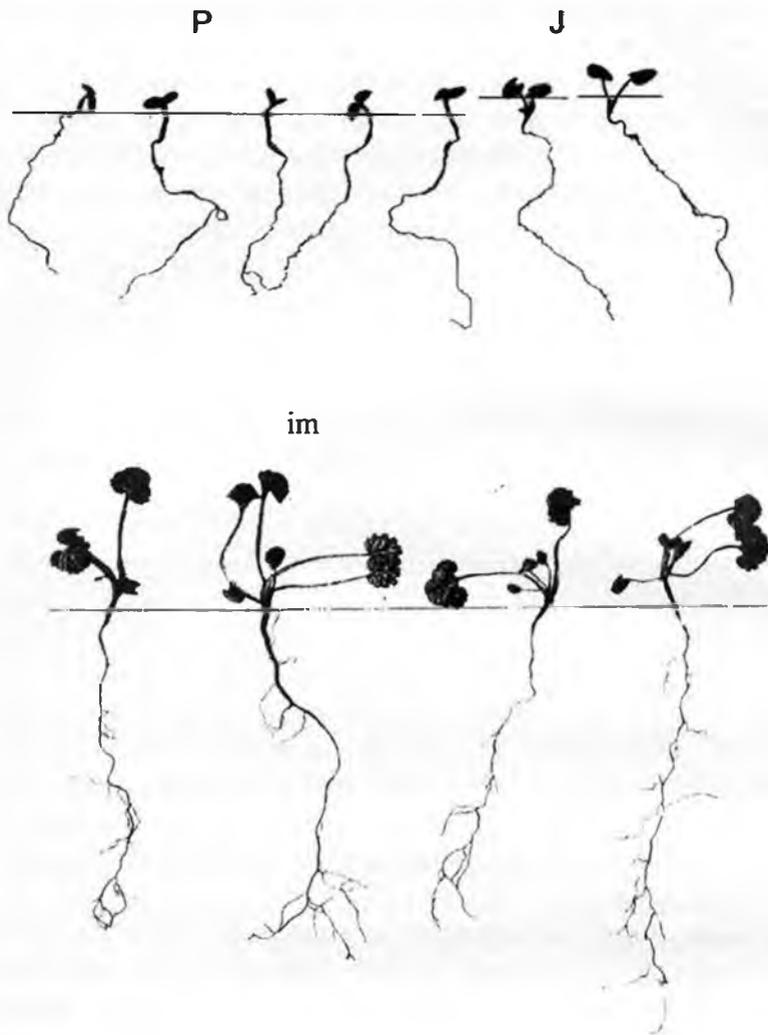


Рисунок 11 - Прегенеративные особи змееголовника тычиночного

В генеративную фазу растения змееголовника тычиночного в природных условиях ориентировочно вступают на 5-6 году. У средневозрастного растения змееголовника на одном апексе образуется до 6 центральных и 9 боковых побегов.

В результате дихотомического ветвления у растений образуются две-четыре розетки, несущих каждая по одному генеративному побегу. Помимо розеточных листьев на цветоносе имеются листовая мутовка, несущая 2-4 листа и цветочные мутовки, нижняя из которых отстоит на 1- 1,3 см от других.

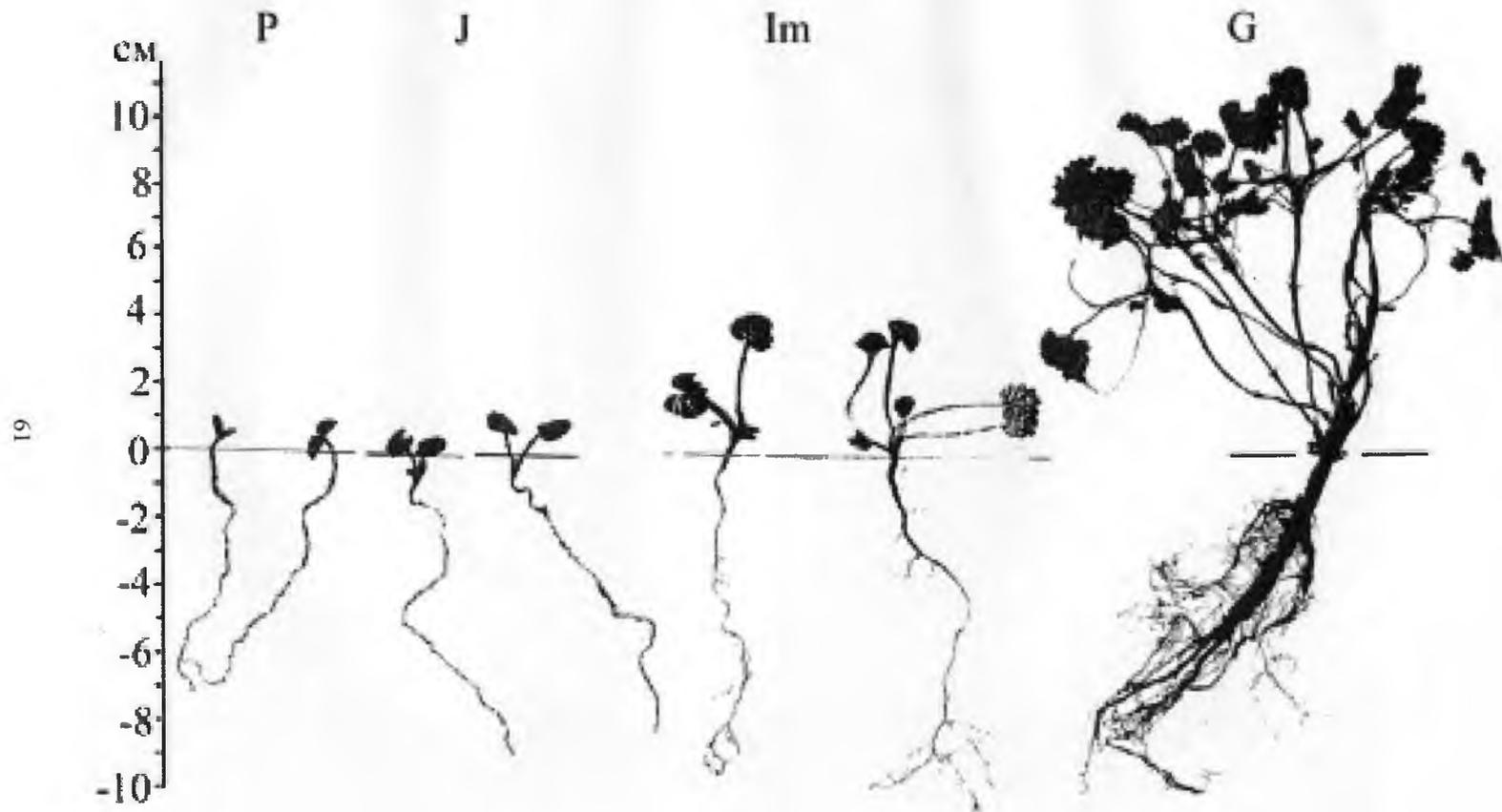


Рисунок 12 - Возрастные состояния змеголовника тычиночного

В генеративной стадии у растений змееголовника тычиночного образуется каудекс с множественными почками возобновления, причем в зависимости от возраста особи каудекс может образоваться на каждом побеге I и II порядка.

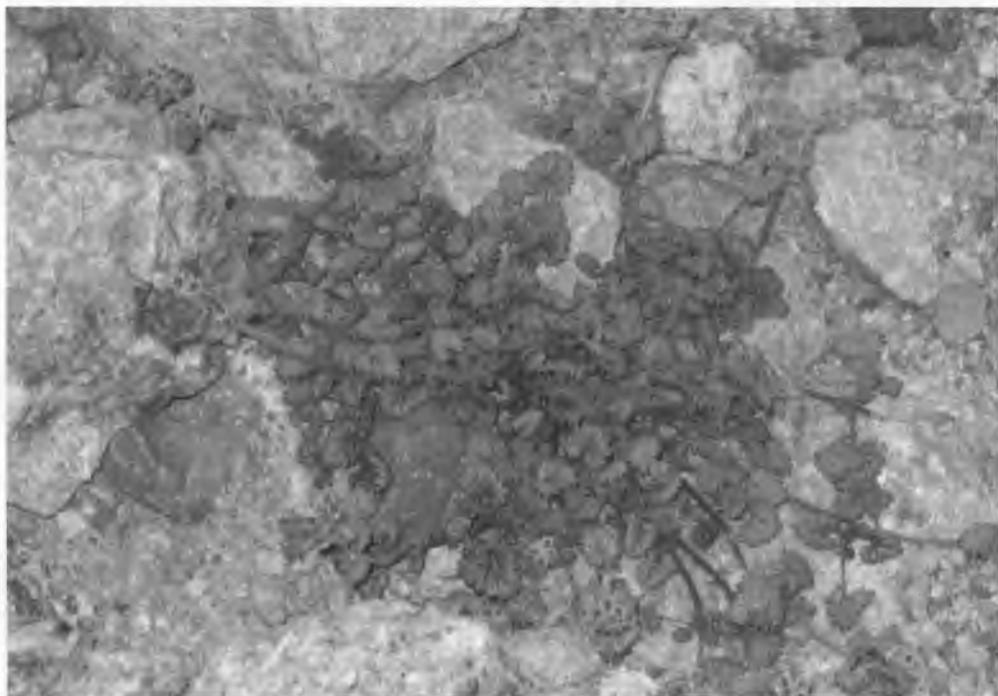


Рисунок 13 - Генеративная особь змееголовника тычиночного

Возрастные состояния хориспоры Бунге

Проростки в природных популяциях не обнаружены.

В ювенильном состоянии листья хориспоры достигают 2,5-3 см длины и имеют цельную листовую пластинку. У некоторых особей хорошо выражено очередное расположение листьев на побеге. В конце этой стадии базальная часть основного корня несколько утолщается. Центральный корень достигает глубины в зависимости от субстрата от 4,6 до 15,7 см и имеет хорошо развитый всасывающий аппарат из многочисленных тонких боковых корешков, ветвящихся до III порядка.

В имматурном состоянии на утолщенной базальной части корня образуется розетка листьев, имеющих типичную для вида изрезанную листовую пластинку. Их размер составляет 2,5-3 см длиной и 2,5-4 мм шириной. У некоторых особей на этой стадии можно различить зачатки боковых побегов. Глубина проникновения центрального корня

варьирует от 4,8 до 16,7см. Прослеживается начинающееся раздвоение центрального корня и уменьшение количества всасывающих корешков в верхней части корня (рис. 15).

Виргинильное состояние характеризуется наличием у растений дихотомического ветвления ксилоподия, раздвоением центрального корня и усиления его роста в глубину.

В конце этой стадии, которая может длиться до 6 лет, розетки, сформировавшиеся в первую очередь, закладывают цветочные почки. Листья, уже имеющие типичную для вида форму, собраны в розетки на концах плагиотропных побегов.

Молодые генеративные особи имеют 4-8 розеток листьев. Цветки одиночные (рис. 14). Ксилоподий хорошо выражен, в зависимости от субстрата достигает 1,5-2 см на каменистых осыпях и до 3 см длины на рыхлых моренных отложениях.

Старые генеративные особи могут иметь до 12-14 розеток. Корни разветвленные, большей частью шнуровидные. Всасывающий аппарат сосредоточен в нижней части корней на разной глубине от 12,7 до 34 см.

У старых генеративных особей особенно хорошо выражено одревеснение нижней трети побегов.



Рисунок 14 - Генеративные особи хориспоры Бунге

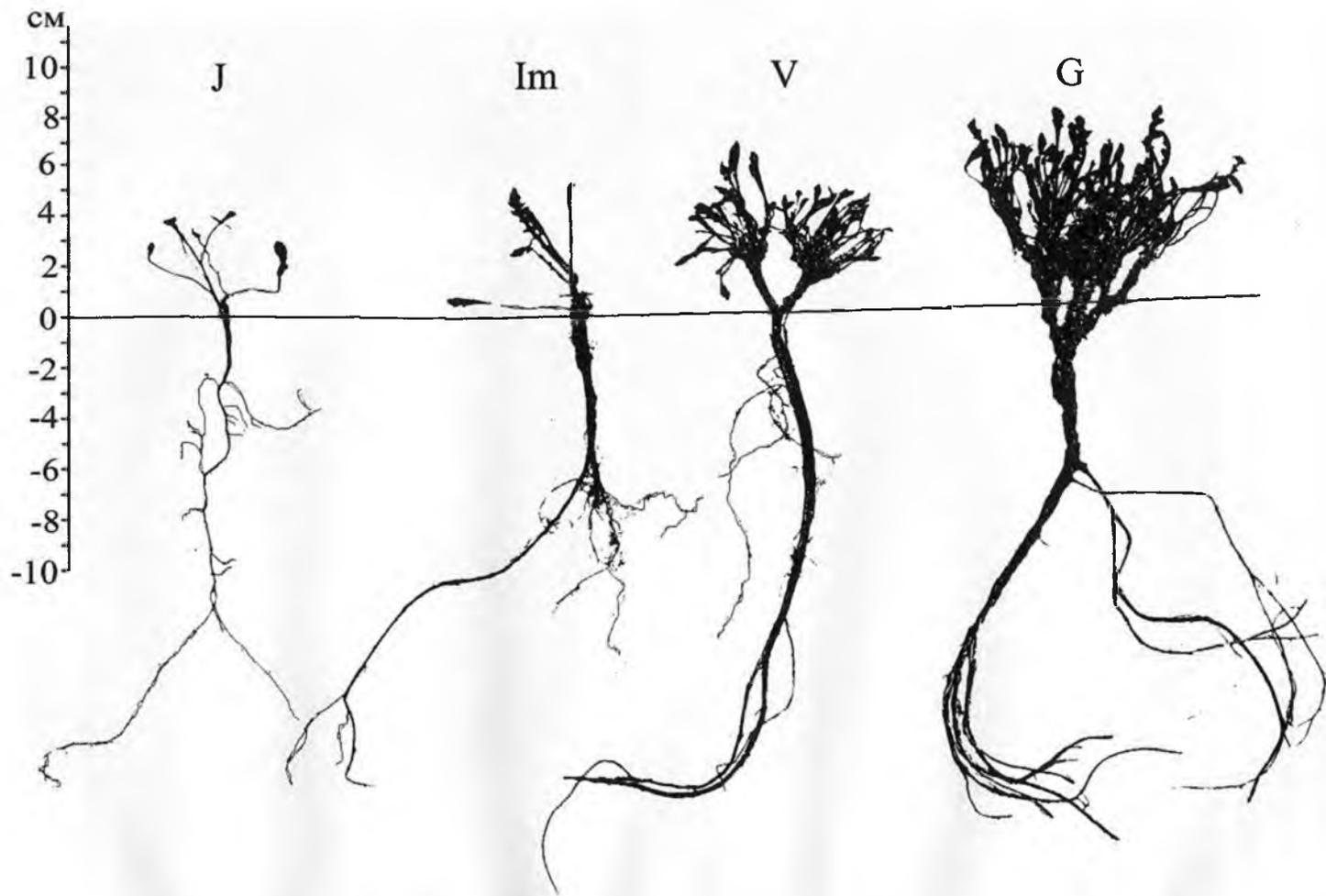


Рисунок 15 - Возрастные состояния хориспоры Бунге

Возрастные состояния горлицы золотистой

Проростки. Растения несут два продолговато-овальных листочка длиной 0,8-1 см. Высота растений 7,5-9 см. Корневая система представлена первичным корешком длиной до 12 см.

Ювенильная. Сформирован один настоящий лист длиной 35-40 мм, листовая пластинка которого образована 1 парой листочков с тремя долями и конечным листочком. Второй настоящий лист недоразвит, длиной до 15 мм, и имеет одну листовую рассеченную пластинку. Прикорневой лист один, пленчатый. Корневая система представлена вертикальным первичным корнем длиной до 32-35 мм, с боковыми корешками до 12 мм длиной, ветвление некоторых из них доходит до 2 порядка.

Иматурная. Имеются два пленчатых прикорневых листочка. Образованы два настоящих листа длиной 110-170 мм на длинных (75-85 мм) черешках и один недоразвитый лист (25-35 мм) между ними. Листья несут по две пары листочков и заканчиваются конечным, сильно рассеченным на 3 доли, листочком. В базальной части черешков настоящих листьев хорошо выражены влагалища.

Корневая система представляет короткий толстоватый стержень с густой мочкой боковых корешков длиной до 12-14 см. Глубина проникновения корневой системы составляет 60-74 мм. Ветвление боковых корешков до 3 порядка.

Виргинильная. Растения имеют по четыре настоящих листа длиной 17-19 см с хорошо выраженными крупными влагалищами. Листья несут по три пары боковых листочков и заканчиваются конечным листочком. Корневая система состоит из густой мочки, скрывающей короткий толстый стержневой корень, проникает в почву на глубину до 23 см.

Генеративная. Генеративные особи имеют от одного до 6 одноцветковых цветоносов. Средняя высота цветоносов составляет $29,08 \pm 1,6992$ при варьировании 21,86%. На цветоносе сидят очередно три листа на 40 мм ниже цветка (рис 16). Генеративные особи имеют в розетках по четыре настоящих листа длиной 160-180 мм на черешках длиной 90-110 мм. Влагалища листьев расширенные, хорошо выраженные. Пленчатые листья находятся ниже оснований черешков настоящих листьев. У растений имеются остатки старых цветоносов.

Корневая система состоит из короткого мощного вертикального стержня, сформированного из нескольких сросшихся корневых тяжей. В верхней части корней боковые корешки не образуются.

Сенильные особи не обнаружены.



Рисунок 16 - Горицвет золотистый

Возрастные состояния горечавки холодной.

Проростки. Прорастание подземное. На поверхность почвы выносятся два линейных листочка длиной 2-4 мм, сидящих на длинных черешках 1,2-1,8 см. Почка возобновления расположена на глубине 1,8-2 см. Первичный корень длиной 5-6 мм, на конце которого формируется тонкий всасывающий корешок длиной до 0,5 см.

Ювенильная. Количество листьев 3-5. На поверхность почвы выносятся зеленые листовые пластинки длиной 2,3-3 см и шириной 3 мм. Толщина базальной части розетки составляет 2-3 мм.

От основания розетки отходят три придаточных корешка длиной не более 3 см. В этом возрастном состоянии главный корень уже редуцирован и не превышает 3 мм. По всей длине придаточных корешков имеются редкие тонкие всасывающие корешки. Почка возобновления расположена на глубине 1,8-2 см.

В имматурном состоянии происходит формирование корневой системы по стержне-кистековому типу за счет образования систе-

мы придаточных корней на редуцированном главном корне. Главный корень увеличивается в диаметре до 3-4 мм и несколько удлиняется за счет образования на нем придаточных корней разной длины и разного календарного возраста. Растущие корни прямые, одинаково утолщенные по всей длине, имеют острые кончики и не образуют всасывающих корешков. Постоянное образование новых придаточных корней характерно для растений и последующих возрастных состояний.

Надземная часть особей этого возрастного состояния отличаются от ювенильных особей в основном метамерами. Толщина базальной части розетки составляет 4 мм. Почка возобновления углубляется до 3 см.

Виргинильная. Листья до 6 см длиной, 0,6 см шириной. Толщина базальной части 4 мм у однорозеточной особи и 6 мм у особи с дочерней розеткой. Дочерняя розетка ювенильного возраста. Система придаточных корней более развита, чем у растений в предыдущем состоянии.

Генеративные. Надземная часть представлена одной или двумя листовыми розетками и цветоносом. Листья до 5 см длиной и 0,7 см шириной. Толщина базальной части у генеративных особей с двумя розетками составляет 7-8 мм. Почка возобновления расположена на глубине около 3 см.

Листья розетки, этиолированные в нижней части и очень плотно свернутые, создают видимость стебля, этот «фальшивый стебель» хорошо выражен (рис.17). Настоящий стебель редуцирован и не превышает 2 мм, расположен в центре розетки в подземной части особи. Цветочные побеги формируются сбоку основания листовой розетки, как и у других видов горечавок, иногда может образовываться еще один дочерний побег и с другой стороны розетки (рис. 18).

При формировании второй листовой розетки цветонос располагается между ними. Высота надземной части цветоноса до 19 см. Количество цветков на цветоносе 1-8 шт. Вариабельность этого показателя очень высокая (табл. 7).

Главный корень темного цвета длиной 0,8-1,6 см. толщиной до 4 мм (рис. 17). Придаточные корни светлые, шнуровидные, длиной не более 13 см, несут немногочисленные всасывающие корешки. Большая часть придаточных корней сосредоточена в верхней части главного корня, но у некоторых особей они образуются и по всей его длине. Ветвление корней до 3 порядка.

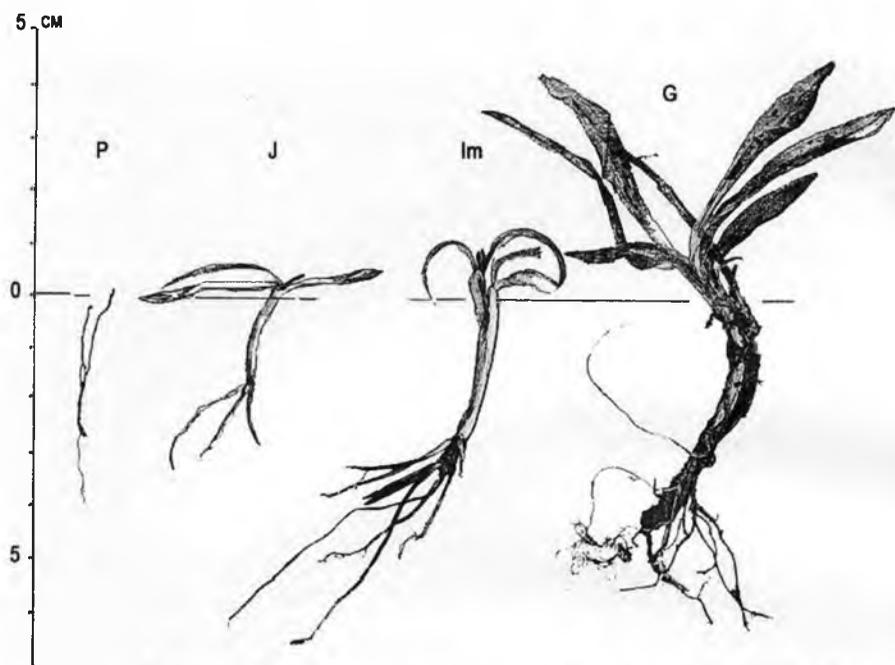


Рисунок 17 - Разновозрастные особи горечавки холодной

Сенильные особи схожи по морфометрическим параметрам с генеративными, но не образуют цветков. В условиях ботанического сада сенильные растения росли только один сезон.

По морфологическому строению корневой системы *Gentiana algida* секц. *Frigida*, относится к стержнекистекорневым растениям (Байтулин, 1987). Адаптация вида к экстремальным условиям обитания проявляется в формировании группы из нескольких разновозрастных особей. Именно такая группа на поверхности почвы воспринимается как отдельная растительная единица. Это вегетативно неподвижные растения, образующие группу из особей разного онтогенетического и календарного возраста вследствие осыпания семян в одном месте около материнской особи в течение ряда лет. Разновозрастность особей в такой группе затрудняет определение возрастной структуры всей популяции, хотя возможно примерное определение календарно более старых групп по их диаметру.

В группе горечавки холодной может быть следующее соотношение особей разных возрастных групп: ювенильные – 1; имматурные – 3; виргинильные – 2, в т.ч. одна с дочерней розеткой; генеративные – 4, из которых только одна особь цветет в данном году, остальные имеют прошлогодние цветоносы. Из 4 генеративных особей три имеют по одной

дочерней розетке, одна особь с прошлогодним цветоносом имеет только материнскую розетку.

**Таблица 7 - Характеристика генеративных органов
горечавки холодной в природной популяции**

Показатели	2900 м	
	$M \pm m$	$Cv, \%$
Высота цветоноса, см	$12,29 \pm 0,372$	10,50
Количество цветоносов в розетке, шт	1 - 2 (4)	
Количество цветков в соцветии, шт	$2,59 \pm 0,425$	56,83
Диаметр венчика, мм	$23,75 \pm 0,948$	10,56
Длина цветка, мм	$48,31 \pm 0,819$	5,08



**Рисунок 18 - Генеративная особь горечавки холодной с двумя
цветоносами**

Возрастные состояния коротко-корневищных многолетних травянистых видов

Возрастные состояния горечавок тянь-шанской и Кауфманна

Виды *G.tianschanica* и *G.kaufmanniana*, относящиеся к секции *Aptera*, имеют сходное морфологическое строение. У обоих видов хорошо выделяется редуцированный главный стебель, имеющий у первого вида длину около 1 см и у второго – не более 2 мм. Цветочные побеги у этих видов формируются по сторонам основания листовой розетки. Специфическое сетчатое корневище имеет многочисленные почки возобновления (рис.19).

Максимальное количество дочерних побегов на материнской особи отмечено для горечавки тянь-шанской –9, для горечавки Кауфманна – 8 (табл. 8).

Дочерние побеги у этих видов формируются последовательно из почек возобновления в течение ряда лет. Такие дочерние побеги, проходя каждый собственный путь онтогенеза, имеют разное возрастное состояние. На поверхности почвы разновозрастные дочерние розетки располагаются на некотором расстоянии друг от друга и воспринимаются как отдельные независимые особи. Это особенно хорошо заметно у горечавки тянь-шанской. У горечавки Кауфманна дочерние розетки располагаются одна возле другой, создавая небольшую куртину.

Настоящие корни у этих видов длинные шнуровидные, мало разветвленные. Поглощающие корни расположены в последней части таких корней.

Корневища нарастают по мере старения особей и таким образом онтогенетически более старые розетки оказываются ближе к материнской розетке. Со временем материнское растение с виргинильным дочерним побегом приобретает вид двух совместно растущих особей, соединенных общим корневищем.

Во время роста корневищных тяжей происходит скручивание всего их пучка по спирали. Начало скручивания наблюдается у некоторых особей уже при появлении двух первых дочерних розеток, но у большинства особей этот процесс наблюдается в виргинильной фазе. В этой стадии корневая система всего растения достаточно развита, имеет несколько (4 и более) шнуровидных корней.

основание розетки с
почкой возобновления



**Рисунок 19 - Разрез корневища
горечавки тьянь-шанской
(листья укорочены).
Хорошо видны просветы между
тяжами и место формирования
собственно корней.**

Скручивание корневищ и одновременное разрушение тканей между пока еще параллельными их тяжами определяют особенности формирования специфической сетчатой структуры корневищ и совпадают с появлением первой дочерней розетки.

Этот процесс характерен и для горечавки Кауфманна, но экстремальные условия обитания, и особенно неразвитость почвенного профиля, обуславливают более компактное строение корневища этих растений и близость расположения дочерних розеток к материнской.

Некоторые исследователи (Трулевич, 1960; Игнатьева, 1965; Былова, 1968), изучая онтогенез стржекорневых растений, предполагают, что образование полостей в главном корне и его партикуляция является одним из признаков старения особи наряду с отмиранием глав каудекса. Наши исследования корневой системы горечавок тьянь-шанской и Кауфманна показывают, что возникновение полостей корневой системы в виргинильном, а иногда и в имматурном, возрасте является результатом радиального разрастания базальной части корневища.

Таблица 8 - Сравнительная характеристика основных генеративных органов корневищных видов горечавок

Показатели	<i>Gentiana kaufmanniana</i>	<i>Gentiana tianschanica</i>
Высота цветоноса, см	10.0 ÷ 15.00	15.00 ÷ 39.40
Количество розеток материнского растения у	3 ÷ 8	3 ÷ 9
Количество цветоносов особи, шт у	1- 4 (10)	1 - 4 (5)
Количество цветков соцветии, шт в	1 - 2 (3)	(3 -6) 8 - 25
Диаметр цветков, см	11.0 ÷ 23.50	15.5 ÷ 17.40

Возрастные состояния горечавки тьянь-шанской

Прорастание надземное. Проростки представляют собой тонкие узкие семядоли длиной до 8 мм.

Ювенильная розетка горечавки тьянь-шанской состоит из 4 настоящих листьев. Корневая система представлена тонкими шнуровидными неразветвленными корнями длиной 7-15 см.

В имматурной стадии у растений горечавки тьянь-шанской насчитывается 6-8 листьев и возможно появление дочерней ювенильной розетки (рис. 20). Длина листа у имматурных особей горечавки тьянь-шанской почти не отличается в разных местообитаниях (табл. 9).

Таблица 9 - Длина листьев растений горечавки тьянь-шанской разных возрастных состояний

Возрастные группы	Популяция 1 Водораздел (опушка леса)		Популяция 2 Западный склон	
	М ± m	Сv,%	М ± m	Сv,%
Имматурные	10,96 ± 1,86	38,08	10,87 ± 1,84	47,82
Виргинильные	14,36 ± 1,07	24,76	16,60 ± 1,08	14,56
Генеративные	17,10 ± 0,78	22,81	19,50 ± 2,18	42,21

В виргинильной фазе растение может иметь 3-4 дочерних розетки. Материнская розетка в этой фазе насчитывает максимально 10-12 листьев, как и генеративная, однако листья отличаются меньшими размерами. С этого возраста наблюдается дифференцированная зависимость длины листьев от условий обитания.

Листья виргинильных особей открытого западного склона по размерам достигают листьев генеративных особей популяции, расположенной на опушке леса. Наибольшая вариабельность длины листьев характерна для особей ювенильного состояния, а также для генеративных особей западного склона (табл. 9).

Генеративные органы горечавки представляют собой достаточно высокий цветонос, образующийся из боковых почек листовой розетки, и они (генеративные органы) особенно резко реагируют на условия обитания. Цветки собраны в мутовчатые головки на концах цветоносов, в соцветии может быть до 25 цветков. В среднем в зависимости от условий обитания в соцветиях имеется 10-17 цветков (табл. 10).



А - Имматурные (слева) и виргинильная особи;

Б - Генеративная особь с дочерней розеткой.

Рисунок 20 – Разновозрастные особи горечавки тьянь-шанской

Для среднегенеративной особи этой горечавки соотношение ассимиляционного аппарата (листья), репродуктивных органов и корневой системы составляет: 22,2 : 17,8 : 60,0 %.

У растений в этом состоянии начинает формироваться внутренняя полость корневища (рис. 21).

В зависимости от возраста растений и условий обитания в одной генеративной розетке горечавки тьянь-шанской может сформироваться один или несколько цветоносов. Чаще всего в популяциях встречаются молодые генеративные особи с одним цветоносом (рис. 22 А). Однако цветоносы формируются у розеток с разным количеством листьев, так что количество листьев в розетке не является надежным признаком для определения возрастного состояния особи (рис. 22 Б).

В популяции на наиболее прогреваемом склоне западной экспозиции количество генеративных побегов на единицу площади, количество цветков в соцветии и длина цветоносов значительно превышают этот показатель в популяциях водораздела и восточного склона (табл.10).

Таблица 10 - Характеристика генеративных органов горечавки тьянь-шанской в природных популяциях

Показатели	Экспозиция склонов					
	водораздел		восточная		западная	
	М ± m	Cv,%	М ± m	Cv,%	М ± m	Cv,%
Встречаемость побегов на 1м ² , % генеративных вегетативных	50 50		50 50		63.2 36.8	
Высота цветоноса, см	21.15 ± 0.95	22.56	29.37 ± 1.56	18.99	39.41 ± 1.21	14.45
Количество цветков в соцветии, шт	12.80 ± 3.31	57.92	9.69 ± 1.48	53.07	16.40 ± 1.63	38.59
Длина соцветия, см	12.90 ± 2.73	7.19	10.06 ± 1.72	42.34	16.30 ± 1.59	27.51

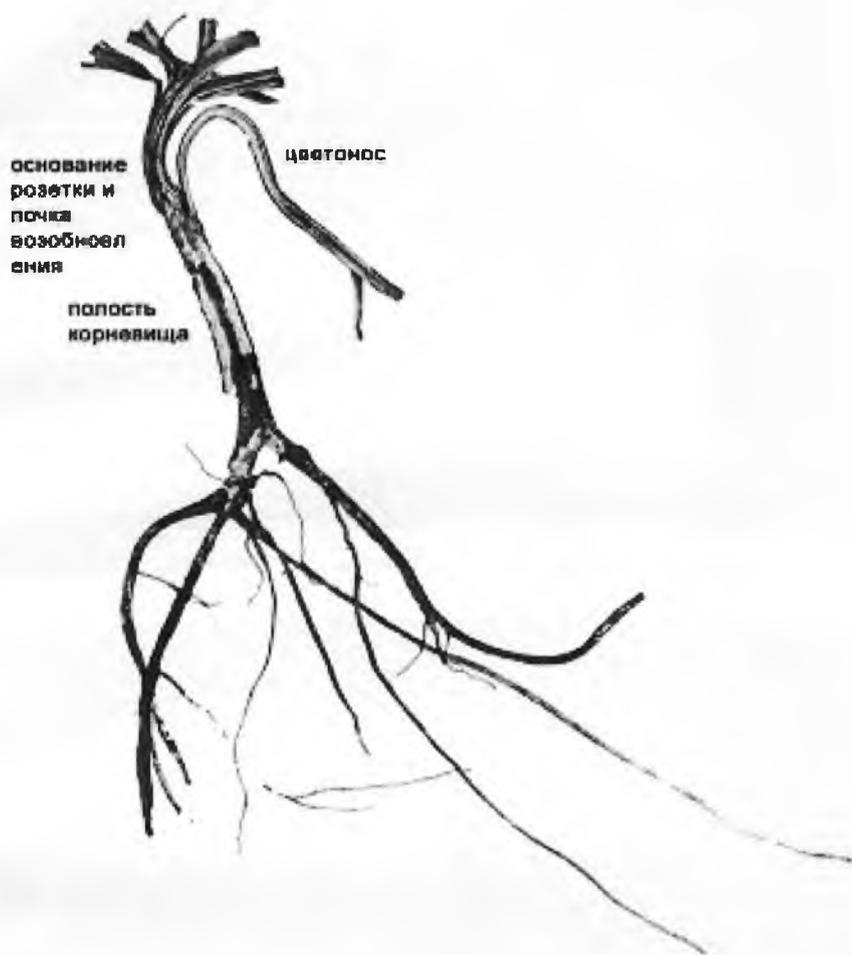
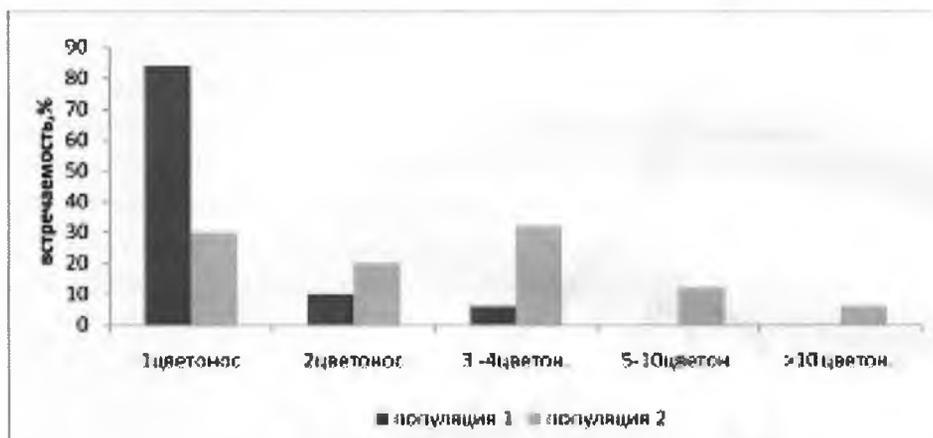


Рисунок 21 - Строение молодой генеративной особи горечавки тьянь-шанской

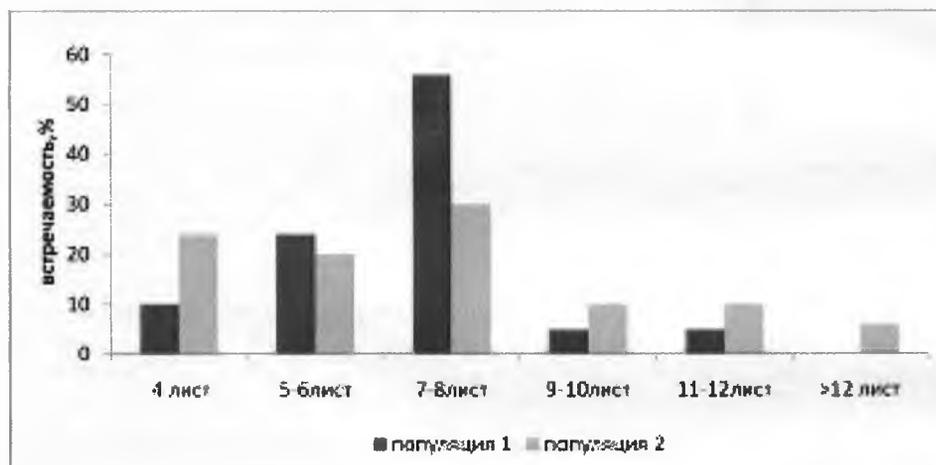
Наблюдается прямая зависимость между количеством цветков и длиной соцветия, однако длина самого цветоноса варьирует в зависимости от условий произрастания, в данном случае высота цветоноса имеет наибольшую величину на склоне западной экспозиции в наиболее теплообеспеченном обитании (табл. 10).

Закономерное увеличение длины цветоноса и количества цветков в соцветии по мере повышения теплообеспеченности местообитаний при наименьшем варьировании количества цветков в этих условиях.

У сенильных особей горечавки тянь-шанской наблюдается разрушение общего корневища, центр материнской особи оголяется. На первичных дочерних побегах с отмершими базальными розетками возникают боковые ювенильные побеги, которые оказываются на значительном расстоянии от материнской особи. Для сенильных особей горечавок обоих видов характерно отслоение коры, корневищ и корня.



А



Б

Рисунок 22 - Соотношение цветоносов (А) и листьев (Б) генеративных розеток горечавки тянь-шанской в популяциях.



A



A - *Gentiana tianschanica*; Б - *Gentiana kaufmanniana*

Рисунок 23 - Генеративные особи корневищных высокогорных горечавок

Возрастные состояния корневищных змееголовников

По морфологическим особенностям исследуемые высокогорные виды змееголовника (*Dracocephalum altaicum* и *Dr.imberbe* Bunge) относятся к многолетним корневищным поликарпикам, несущим розетки листьев и цветоносы на концах ризом. В зависимости от эдафических условий являются неявнополицентрическими или полицентрическими.

Возрастные состояния змееголовника алтайского

Проростки. Полевая всхожесть змееголовника алтайского в условиях культуры составила всего 7%. Прорастание подземное, появление семядольных листьев на поверхности почвы отмечено 24 апреля, имеются два крупных семядольных листа.

Ювенильная стадия зафиксирована с начала появления первых настоящих листьев через 18-24 суток после появления всходов. Семядольные листья сохраняются всю вегетацию. Корневая система имеет хорошо выраженный стержневой тип, центральный корень проникает в почву до глубины 80-90мм. Ветвление начинается на глубине 20 мм и идет до 2го порядка. Длина боковых корней составляет для 1го порядка – 8-20 мм, для 2го порядка – 2-8 мм. В базальной части главного корня образуется небольшое утолщение – зачаток корневища (рис. 24).



Рисунок 24 - Начальные стадии онтогенеза змееголовника алтайского семенного происхождения

Начало имматурной стадии (Im 1) приходится на 1ю декаду августа. Надземная часть характеризуется наличием 3-4 пар настоящих ли-

стьев. Более заметны изменения переходного состояния в подземной части растений. Главный корень ещё сохраняет лидирующее положение и продолжает развиваться, достигая глубины 16 см. Однако наряду с главным корнем прослеживается начало формирования корневища и системы придаточных корней. Корневище короткое неветвящееся, 12-14 мм длины, развивается из утолщения базальной части главного корня и расположено под 45° к поверхности почвы. На нижней поверхности корневища образуются несколько шнуровидных неветвящихся придаточных корней длиной до 45 мм.

В конце вегетационного периода первого года некоторые особи имеют 4 - 5 пар хорошо развитых листьев (Im 2). Величина листьев растений змееголовника в этой стадии не превышает половины величины листьев взрослого растения, и особи имматурной стадии легко отличаются по размерам от растений других возрастных состояний.

Также как и для других изучаемых видов, для растений корневищных змееголовников характерно закономерное возрастание величины листьев по мере развития особей, причем отмечается низкая вариабельность параметров листьев в разных возрастных состояниях (табл. 11).

Таблица 11 - Морфометрическая характеристика листьев у разновозрастных особей змееголовника алтайского

Возрастное состояние	Морфологические признаки					
	Длина листовой пластинки, см		Ширина листовой пластинки, см		Длина черешка, см	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Ювенильное	0,54 ± 0,333	15,09	0,41 ± 0,461	27,47	0,34 ± 0,285	22,36
Имматурное	3,16 ± 0,080	8,28	1,50 ± 0,019	4,20	5,04 ± 0,043	2,72
Виргинильное	5,07 ± 0,005	3,35	2,40 ± 0,059	7,79	7,78 ± 0,088	3,61
Генеративное	5,52 ± 0,105	9,46	2,91 ± 0,013	1,51	9,26 ± 0,349	11,91

Наряду с центральной точкой роста, на верхней поверхности корневища на 2-3 мм ниже уровня почвы формируются ещё несколько боковых почек, развивающихся симподиально. На этой стадии развития у растений уже сформировалась типичная для вида корневищная корневая система, характеризующаяся замедлением роста главного корня и развитием системы придаточных корней. Корневище короткое, утол-

щенное (рис. 25).

Большинство придаточных корней начинает ветвиться до 2го порядка и проникает в почву до глубины 13 см. Ветвление идет наиболее интенсивно на незначительной глубине от поверхности почвы (12 мм). Длина боковых корней 1го порядка сильно варьирует (3-95 мм), 2го-порядка составляет всего 2-8 мм. Наряду с ветвящимися придаточными корнями, сосредоточенными в основном в приповерхностном слое почвы, имеются и длинные шнуровидные неветвящиеся корни, проникающие до глубины 16-18 см.

Для виргинильной стадии характерны растения с шестью листьями, но достигшие размеров листьев взрослых растений. Наибольший процент встречаемости особей виргинильного состояния приходится на растения змееголовника, имеющих по 8 и 10 листьев в листовой розетке (табл.12).



Рисунок 25 - Ювенильная и имматурные особи змееголовника алтайского семенного происхождения.

Генеративная стадия. Розетка с генеративным побегом расположена на концах плагиотропных побегов и формируется в течение двух лет. У змееголовника алтайского виргинильные розетки образуются на корневищах третьего года, генеративные – на четырех-пятилетних корневищах (рис. 26).

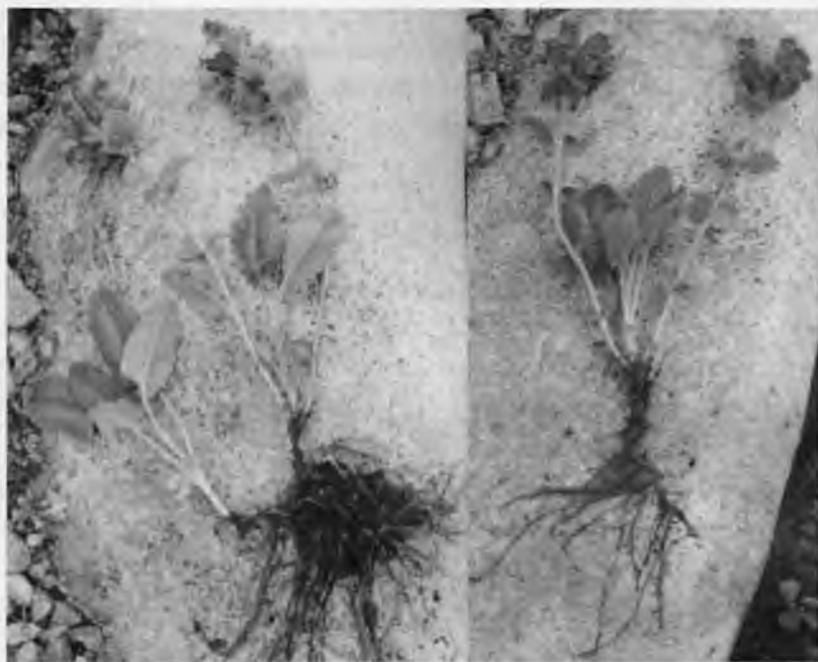
У обоих корневищных видов змееголовников показатели репродуктивной сферы и ассимиляционного аппарата в оптимальных для вида условиях превышают аналогичные показатели других местообитаний, однако варьирование их происходит на разных уровнях (табл. 13, 14). У более высокогорного змееголовника безбородого количество листьев в розетке намного превышает их число змееголовника алтайского, компенсируя таким образом их незначительный размер.

Уровень изменчивости высоты цветоносов обоих видов средний, хотя абсолютные показатели несколько меньше у высокогорного змееголовника безбородого.

Неожиданно большая разница уровня изменчивости отмечается для количества цветков в соцветии змееголовника безбородого: коэффициент изменчивости оптимального местообитания почти втрое превышает уровень у особей в верхней популяции (табл. 14). Аналогичная закономерность прослеживается и для параметров листовой пластинки.

Таблица 12 - Соотношения прегенеративных особей змееголовника алтайского с разным количеством листьев в розетке, %

Количество листьев в вегетативной розетке, шт	Встречаемость особей, %	
	Имматурные	Виргинильные
4	16.67	--
6	59.52	16.22
8	23.81	35.13
10	--	43.24
12	--	5.41



А

Б



В

А – Генеративная и дочерняя виргинильная розетки, Б - генеративная особь с двумя цветоносами; В - соцветие

Рисунок 26 – Генеративные особи змееголовника алтайского

Таблица 13 - Характеристика морфологических признаков генеративных особей змеголовника алтайского в разных экологических условиях

Признаки	Популяции					
	2300 м ССВ		2700 м Водораздел		2900 м ССВ	
	М ± m	Сv, %	М ± m	Сv, %	М ± m	Сv, %
Высота цветоноса, см	19,43 ± 0,54	15,07	18,52 ± 0,61	20,63	18,75 ± 0,92	13,88
Количество цветков в соцветии, шт	10,70 ± 0,75	28,04	6,63 ± 1,06	48,22	10,57 ± 0,82	25,82
Количество листьев в листовой розетке, шт	4,42 ± 0,26	20,65	6,70 ± 0,70	21,08	4,00 ± 0	0
Длина листовой пластинки, мм	40,4 ± 0,15	18,62	68,09 ± 2,27	14,18	47,36 ± 2,54	24,05
Ширина листовой пластинки, мм	24,0 ± 0,02	4,37	28,13 ± 1,86	26,57	20,87 ± 0,65	13,97
Длина черешка, см	5,55 ± 0,29	26,20	6,43 ± 0,66	20,63	6,12 ± 0,13	5,52
Соотношение особей на 1 м ² , %						
прегенеративных	47,85		78,00		88,00	
генеративных	52,15		21,00		12,00	

Особь змееголовника безбородого, обитающие в более экстремальных условиях высокогорья, образуют нескольких ярусов корневища в зависимости от субстрата: от двух ярусов на неразвитых почвенных профилях старых морен до восьми на более прогреваемых участках склонов с достаточно глубоким почвенным профилем. Вторичные корни проникают на глубину до 13,4 см и расположены, как правило, в один ряд на нижней поверхности корневища. Почки возобновления у этого вида в случае многоярусного корневища могут оказаться достаточно глубоко от поверхности почвы и не образовывать ортогруппных побегов. У змееголовника алтайского на нижней стороне корневища имеется густая щетка вторичных корней, длина которых, однако, не превышают 10 см. Корневища у одной особи могут быть расположены в два яруса.

Таблица 14 - Морфометрическая характеристика генеративных особей змееголовника безбородого в разных популяциях

Признаки	Популяция 1. 3500м ВВЮ		Популяция 2. 3300 м СВ осыпь	
	М ± m	Cv,%	М ± m	Cv,%
Высота цветоноса, см	14,19 ± 0,73	12,59	17,79 ± 0,85	12,20
Количество цветков в соцветии, шт	14,77 ± 0,59	9,85	21,59 ± 2,84	32,31
Количество листьев в розетке, шт	7,53 ± 0,58	25,60	10,45 ± 0,12	33,98
Длина листовой пластинки, см	1,75 ± 0,02	3,13	2,24 ± 0,12	13,06
Ширина листовой пластинки, см	2,23 ± 0,09	10,18	2,52 ± 0,21	20,81
Длина черешка, см	3,04 ± 0,13	25,78	3,24 ± 0,16	12,48
Соотношение особей на 1м ² , % прегенеративных генеративных постгенеративных	90,52 9,48		26,59 69,15 4,26	

Корневые системы змееголовника безбородого представлены расположенными на горизонтальном корневище длинными шнуровидными и вертикальными корнями разной степени развития в зависимости от

эдафических факторов и расположения в клоне. Ветвление у таких шнуровидных корней сосредоточено в нижней их части. Корни текущего года имеют более светлый оттенок, что позволяет приблизительно установить возраст ризома (рис. 27). При благоприятных почвенных условиях, например, на рыхлых осыпях, на придоточных корнях образуется большое количество всасывающих корешков по всей длине шнуровидного корня. Ветвление в этом случае может идти до 3 порядка.

Наблюдаются отличия в строении корневой системы у особей змееголовника безбородого разного возраста в зависимости от происхождения растений и характера субстрата (рис. 28). На мелкоземистых несформированных почвах или оползневых участках растения стрелневой корень, проникающий на глубину до 4 см. В имматурном состоянии такой корень достигает глубины уже 25 см и активно ветвится до 3 порядка, образуя достаточно длинные боковые корни, иногда равные главному корню. В дальнейшем такая особь образует горизонтальное корневище и начинает формирование шнуровидных корней.

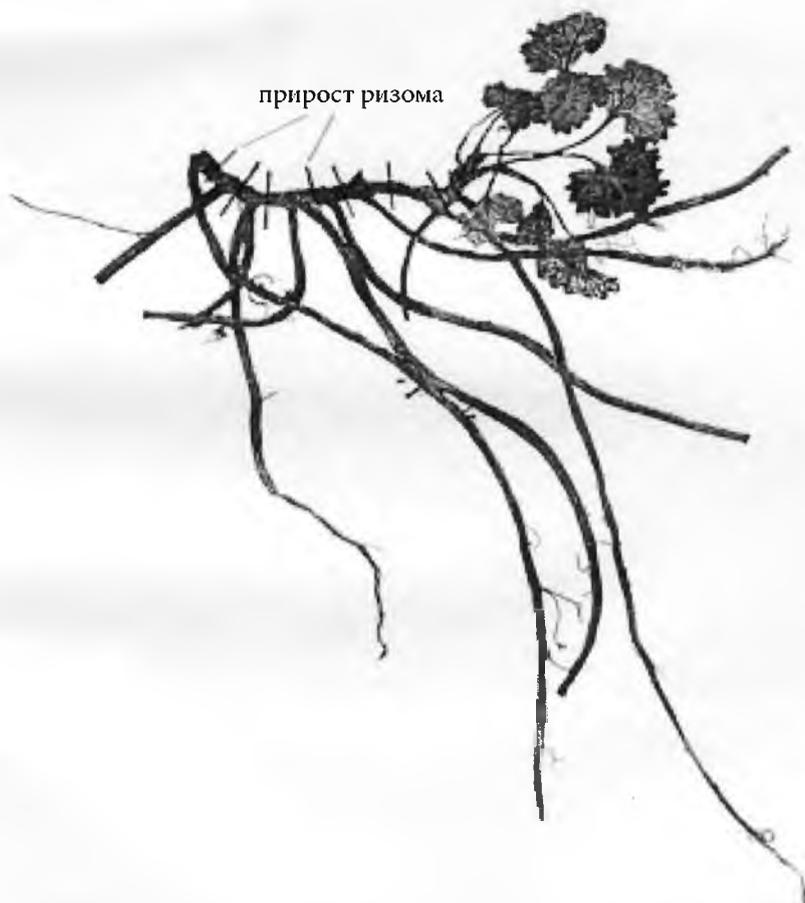


Рисунок 27 - Ризом змееголовника безбородого с виргинильной розеткой

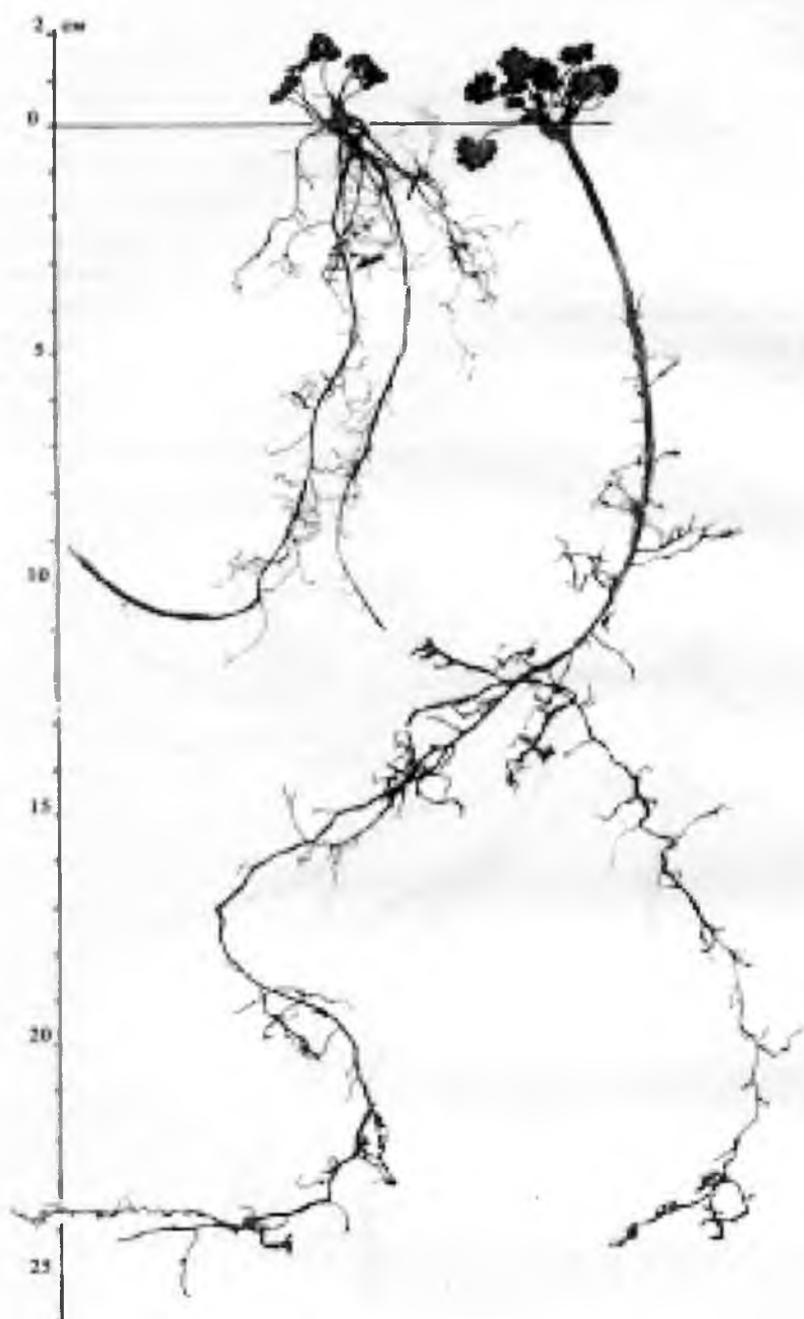


Рисунок 28 - Корневая система имматурных особей змееголовника безбородого на плотном субстрате (слева) и на осыпи

Сходство морфологического строения плагитропных органов двух видов змееголовников крупноцветкового и безбородого проявляется в некоторых параметрах (одинаковая длина междоузлий). Видовыми признаками являются расположение вторичных корней на нижней стороне корневища, длина придаточных корней, характер ветвления корневища и его ярусность. Изменчивость основных параметров корневой системы более высокогорного змееголовника безбородого намного превышает вариабельность этих же параметров у змееголовника алтайского, что свидетельствует о большей степени адаптивности этих органов (табл. 15).



Рисунок 29 – Генеративная особь змееголовника безбородого

Таблица 15 - Сравнительная характеристика основных органов растений змееголовников

Показатели	Змееголовник алтайский		Змееголовник безбородый		Змееголовник тычиночный	
	$M \pm m$	$Cv, \%$	$M \pm m$	$Cv, \%$	$M \pm m$	$Cv, \%$
Высота цветоноса, см	$19,41 \pm 0,54$	15,07	$13,52 \pm 0,62$	27,55	$17,90 \pm 1,42$	13,93
Длина соцветия, см	$4,82 \pm 0,16$	18,01			$3,15 \pm 0,28$	20,90
Количество цветков в соцветии, шт	$10,70 \pm 0,75$	28,04	$13,05 \pm 0,69$	28,73	$16,60 \pm 1,04$	13,55
Длина венчика, см	$3,34 \pm 0,02$	2,53	$1,78 \pm 0,05$	15,07	-	
Среднее количество генеративных побегов на 1 м^2	51,00		51,43		32,00	
Длина междоузлий корневища, см	$2,36 \pm 0,06$	7,41	$2,76 \pm 0,42$	68,35	Стержневой	
Длина придаточных корней, см	$9,75 \pm 0,12$	3,98	$12,90 \pm 0,96$	29,74		

Возрастные состояния хохлатки Горчакова

Возрастные состояния у растений предгенеративного периода отличаются размерами листьев и количеством пар сегментов на каждом листе (табл. 16).

У ювенильных особей в розетке формируется от 2х до 3-4х листьев, несущих по 1 паре сегментов.

На начальных этапах имматурной стадии в розетке формируется по 2- 3 листа с двумя парами сегментов. При дальнейшем развитии особи в розетках образуются 4 - 6 листьев, несущих по 4 пары сегментов. Укороченный стебель не превышает 20-24 мм.

Почка возобновления находится ниже поверхности почвы на 12-14 мм. Разветвление е корневища длиной 43-50 мм очередное. Боковые корни 8-24 мм длиной. В последующих фазах этой стадии большого различия в строении корневой системы не наблюдается.

Виргинильное. Высота растений достигает 22 см. Количество листьев в розетке 4-6. Именно с этой стадии развития наблюдается очередное расположение на листьях до 7 сегментов (рис.30).

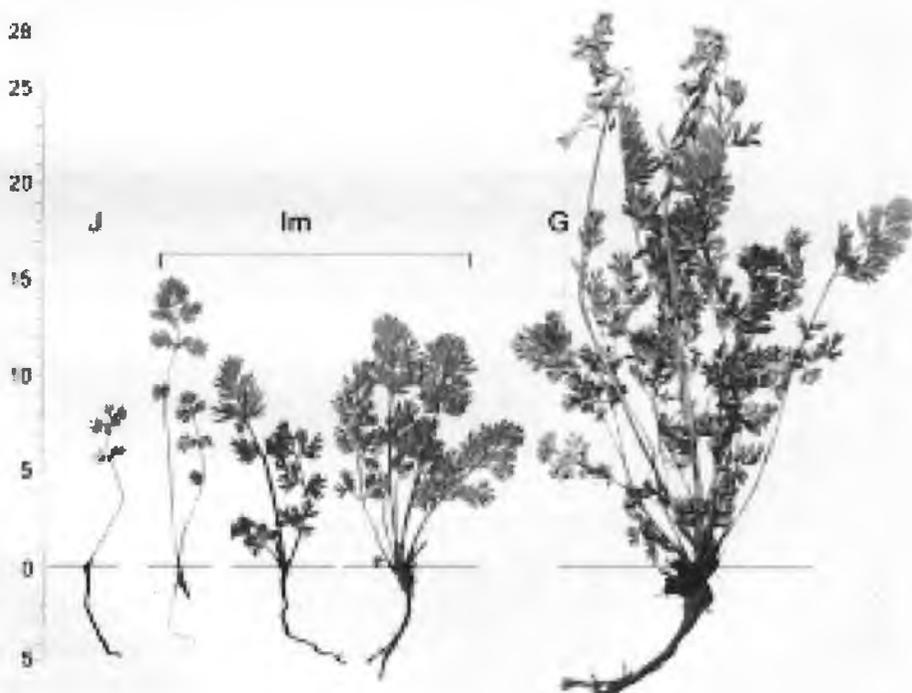


Рисунок 30 - Возрастные состояния хохлатки Горчакова

Таблица 16 - Морфологическая характеристика особей хохлатки Горчакова в популяции 2712 м, С-3

Возрастные группы	Высота растения/ цветоноса, см		Длина соцветия, см		Количество цветков в соцветии, шт		Длина цветка, мм	
	$M \pm m$	Cv,%	$M \pm m$	Cv,%	$M \pm m$	Cv,%	$M \pm m$	Cv,%
Имматурная:	$14,40 \pm 1,05$	17,01						
Виргинильная	$22,35 \pm 0,01$	10,83						
Генеративная	$36,99 \pm 2,28$	21,03	$12,15 \pm 0,03$	26,67	$20,31 \pm 1,13$	15,04	$24,65 \pm 0,42$	5,43

Таблица 17 - Сравнительная характеристика генеративных органов хохлатки Горчакова разных популяций

Популяция	Высота цветоносов, см		Количество цветков в соцветии, шт	
	$M \pm m$	$Cv, \%$	$M \pm m$	$Cv, \%$
2712 м, С-3	$36,99 \pm 2,283$	21,03	$20,31 \pm 1,113$	15,04
2900 м., В	$29,20 \pm 0,530$	5,14	$17,88 \pm 1,237$	19,57

Генеративное. Розеточные листья несут по 4 пары сегментов, из которых нижние сегменты расположены очередно. В розетке может быть до 8 листьев.

Корневая система растений *Corydalis gortschakovii* состоит из дихотомически разветвленных корневищ, несущих придаточные корни только в нижней части. Верхняя часть корневища густо покрыта остатками старых листьев. Почка возобновления расположена на глубине 10-14 мм ниже уровня почвы. Корневища располагаются под небольшим углом к поверхности почвы и уходят на глубину до 12-16 см. в хорошо сформированном почвенном профиле и глубже по трещинам коренных пород, если растения селятся на каменистых участках (рис. 30).

Генеративные розетки формируются у растений на концах корневищ предыдущего года, поэтому розетки одной особи онтогенетически разновозрастные. В одной куртине формируется от 1-4 (молодые генеративные особи) до 27-29 цветоносов (среднегенеративные особи). Высота цветоносов превышает 30 см. На цветоносах имеется по одному стеблевому листу. Соцветие - цилиндрическая кисть, несущая около 20 желтых цветков, количество которых в соцветии зависит от условий обитания (табл. 17). Длина соцветия в среднем составляет 12 см (рис. 31 А).

У особой хохлатки Горчакова, также как и у других высокогорных видов, основные параметры генеративных органов уменьшаются в экстремальных местах обитания. По высоте цветоносы практически одинаковые у растений хохлатки в популяции на 2900 м. (табл. 17).

Отмечена очень низкая вариабельность длины цветков у особой популяции, коэффициент вариации не превышает 5,8 % при минимальном значении 1,72% (табл. 18).

В популяции в незначительном количестве (0,9%) встречаются более светлые формы хохлатки (рис 31Б).



А



Б

А - типичная форма; Б - светлая форма

Рисунок 31 - Разновозрастные особи хохлатки Горчакова в природной популяции

Таблица 18 - Индивидуальная изменчивость длины цветков хохлатки Горчакова в природной популяции высоты 2712 м.

Особь хохлатки, №	Длина цветков, мм	
	$M \pm m$	$Cv, \%$
1	24,67 ± 0,444	5,41
2	23,45 ± 0,424	5,72
3	24,32 ± 0,245	3,18
4	24,68 ± 0,424	5,43
5	25,16 ± 0,460	5,80
6	24,55 ± 0,316	4,07
7	27,10 ± 0,283	3,30
8	24,61 ± 0,128	1,72
9	26,44 ± 1,380	4,14

Проведенные исследования корневищных растений высокогорья Северного Тянь-Шаня обнаружили специфичное строение корневищ у высокогорных горчачков. Расположенные на корневищах почки возобновления способны только образовать дочерние розетки разного онтогенетического возраста. У корневищных змееголовников почки возобновления расположены у поверхности почвы на апикальной части утолщенных коротких корневищ.

Листовой аппарат у высокогорных корневищных видов представляет собой розетки, сбоку которых формируются цветоносы. Количество цветоносов у особей зависит от онтогенетического и календарного возрастов растений.

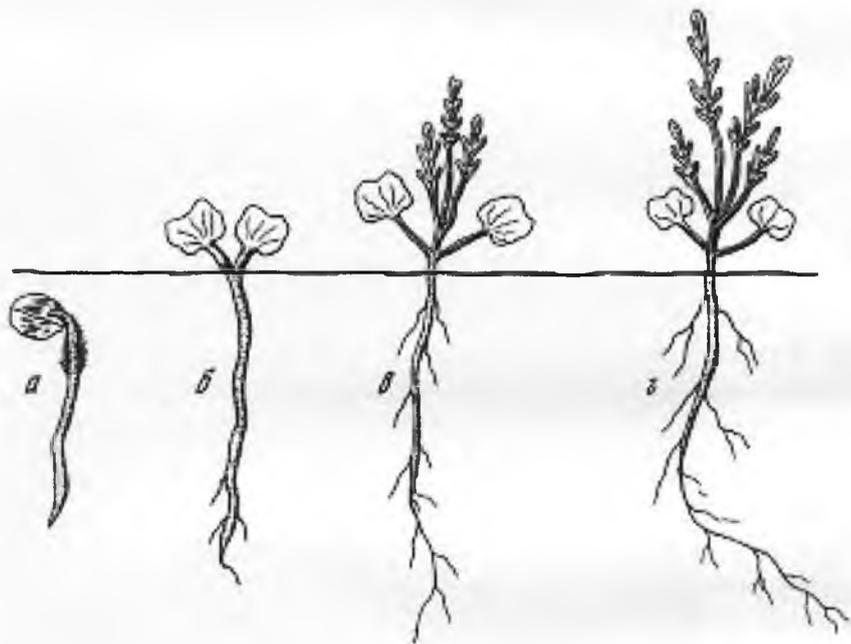
Вегетативного размножения изученных корневищных видов не наблюдается.

Возрастные состояния полукустарников

Возрастные состояния инкарвиллеи семиреченской (недзвецкии)

Популяция правосторонняя, неполночленная, не обнаружено проростков, хотя имеется некоторое количество имматурных и молодых виргинильных особей, свидетельствующих о возобновлении в предыдущие годы. Возобновление исключительно семенное.

Ювенильные особи формируют один побег высотой до 2-3 см. На побеге перисто-рассеченные листья длиной 0,3-0,6 см располагаются очередно. В последующих прегенеративных стадиях листья увеличиваются в размере до 1,2-1,6 см. Базальная часть побега и корня одревесневшие. Корень стержневой, проникающий до глубины 15-17 см.



**Рисунок 32 - Проростки (а, б) и ювенильные (в, г) особи недзвецкии
(Куприянов, Мынбаева, 1991).**

Имматурные особи отличаются по размерам и степени развития, хорошо выделяются 3 группы особей этого состояния по количеству побегов. Имматурные растения 1 группы (Im 1) имеют по 1 -2 побега, высота их не превышает 5 см, диаметр базальной части побега 1,5-2 мм. Растения второй группы (Im 2) имеют 3-5 побегов высотой не более 9 см. Диаметр базальной части 4-5 мм. У особей третьей группы (Im

3) наблюдается отчетливое дихотомическое ветвление базальной части побега, на каждой части образуется до 5-9 побегов. Высота у растений этой стадии почти не меняется, даже несколько уменьшается.

Наибольшая изменчивость высоты особей в имматурном состоянии отмечается у самых молодых растений недзвецкии с 2 побегами, наименьшая – у имматурных растений с 4-5- побегами (табл. 19). Изменчивость высоты особей этой возрастной группы варьирует на среднем и высоком уровнях.

Таблица 19 - Изменчивость высоты имматурных особей недзвецкии разного возраста.

Возрастная группа	Высота растений, мм	
	$M \pm m$	$Cv, \%$
Имматурная Im 1	31,15 ± 4,136	32,53
Im 2	69,22 ± 5,748	18,57
Im 3	63,27 ± 5,855	22,67

Характерно последовательное образование новых травянистых побегов на основном одревесневшем. По мере появления нового побега происходит отмирание предыдущих, также в последовательном порядке. Почки возобновления закладываются у особей на базальной части корня на уровне почвы. Корни некоторых особей в этом имматурном состоянии (Im 3) раздваиваются. Диаметр базальной части достигает 9 мм. Мощный стержневой корень покрыт отслаивающейся корой и легко разделяется на слои.

На юго-западном участке популяции генеративные растения представлены молодыми, средне возрастными и старыми особями, отличающимися количеством побегов и соответственно диаметром кустов (табл. 20). У молодых растений недзвецкии насчитывается 5-12 побегов, диаметр кустов не более 30 см. Старые особи достигают в диаметре 60 см.

При анализе вариабельности параметров недзвецкии в генеративном состоянии выявлена зависимость изменчивость высоты растений от инсолируемости склонов. Так наибольшая вариабельность высоты растений и количества генеративных побегов присуща особям в этом состоянии на склоне юго-западной экспозиции. Одинаковое среднее значение между генеративными особями отмечено на склонах западной и юго-западной экспозиции, однако равные величины коэффициентов вариации этого показателя относятся к склонам юго-западной и южной

экспозиции (табл. 20).

Цветение акропетальное. Незрелые плоды появляются на нижней части генеративных побегов при цветении в верхней части. На побегах растения недзвецкии молодого генеративного возраста насчитывается 15-20 плодов, на средневозрастном растении образуются в среднем 26-28, более старых особях до 42 плодов, содержащих по 18 выполненных и 2 недоразвитых семени. Все исследованные нами плоды независимо от возраста особей содержали только по 18 семян. Р. Мынбаева (1996) для условий Карагандинского сада приводит также 14 и 16 семян. Плоды отличаются как по размерам, форме - округлые или вытянутые, и особенно по форме крыльев (рис 33).



Рисунок 33 - Плоды недзвецкии

Размеры плодов варьируют на среднем уровне, несколько большая изменчивость отмечена для длины плодов на юго-западном склоне, одинаковая - у длины плодов на южном склоне и ширины плодов на юго-западном (табл. 21).

Сенильные особи выделяются большим количеством сухих побегов (до 30% от общего числа побегов), некоторые растения - отмершим центром куста.

Морфологические особенности разновозрастных растений недзвецкии в природных условиях указывают на такие адаптивные признаки вида, как формирование почек возобновления на одревесневших базальных частях побегов на уровне поверхности почвы, формирование компактного куста, быстрое образование плодов до начала летней засухи, распределение взрослых особей на значительном расстоянии друг от друга.

Наибольшая изменчивость надземной массы характерна для особей недзвецкии имматурного состояния. Репродуктивные органы меньше реагируют на изменения инсоляционного режима местообитаний, чем побеговая система.

Таблица 20 - Морфометрическая характеристика генеративных особей недзвецкии в природной популяции.

Экспозиция склона	Высота растения, см		Диаметр куста, см		Кол-во генератив. побегов на 1 особь, шт		Расстояние между генератив. особями, см	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Западная	31,56 ± 1,56	13,12	51,67 ± 1,98	8,57	48,33 ± 3,98	26,06	126,54 ± 9,98	17,64
Юго-западная	43,65 ± 2,37	18,00	24,15 ± 0,32	3,49	32,03 ± 3,63	35,87	123,32 ± 11,77	35,72
			34,07 ± 0,57	4,44				
			47,79 ± 2,23	15,54				
Южная	26,96 ± 0,94	12,11	48,62 ± 2,60	17,74	59,62 ± 5,02	22,29	96,37 ± 10,97	36,00



А



Б

*А - Популяция недзецкии семиреченской;
Б - генеративная особь недзецкии*

Рисунок 34 - Недзецкия семиреченская.

Таблица 21 - Морфометрическая характеристика плодов недзвецкии в природной популяции.

Экспозиция склонов	Среднее количество плодов на 1 особь	Длина плодов, мм		Ширина плодов, мм	
		M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Юго-западная	28,33	38,04 ± 1,5026	15,29	26,32 ± 1,787	11,77
Южный	26,48	31,56 ± 0,8605	11,57	21,45 ± 0,634	13,23

Возрастные состояния шлемника заилийского

В условиях культуры полевая всхожесть *Scutellaria transiliensis* составила 59%. Прорастание подземное, всходы появились в 3 декаде апреля. В фазе проростков, которая длилась до первой декады мая, первичная корневая система уже имела боковые ответвления и превышала надземную часть в 9-13 раз, достигая глубины 5 см.

Ювенильная фаза разделяется на две стадии: первая длится около недели, в течение которой образуются три-пять настоящих листьев, не имеющих однако характерной изрезанности листовой пластинки. Длина таких листьев составляет 4-6 мм. Вторая, более длительная, стадия продолжается более двух месяцев (до второй декады августа) и характеризуется появлением листьев с типичной для вида изрезанной листовой пластинкой длиной до 1 см, а также интенсивным линейным ростом черешков, достигающих 2-2,5 см. Формируются хорошо выраженные побеги, несущие несколько пар супротивно расположенных листьев. В это время происходит усиленный рост главного корня, у которого появляются характерные изгибистость и извилистость. Глубина проникновения корневой системы достигает 14 см (рис. 35).

Переход в имматурную фазу у большинства особей отмечен появлением боковых побегов и началом одревеснения нижней части стебля. Растения в это время достигают высоты 12-14 см, некоторые особи имеют по два стебля. Происходит нарастание диаметра корней и их активное ветвление. Продолжается активное формирование куста путем дихотомического ветвления побегов.

К концу вегетационного периода второго года в условиях культуры растения завершают переход в виргинильную фазу, имея по 4-6 побегов, и достигают высоты 23-47 см. В природных условиях растения достигают виргинильного состояния на 4-5 год в зависимости от места обитания.

В генеративную стадию растения шлемника переходят на третий год в условиях культуры и на 5-6 год в природных популяциях. Бутоны-

зация проходит в течение 4-6 суток и цветение начинается в последних числах мая – первых числах июня и продолжается 7-9 суток. Растения в этот период имеют по два-три боковых побега, несущих соцветия с 10-14 цветками (рис. 36, 37).

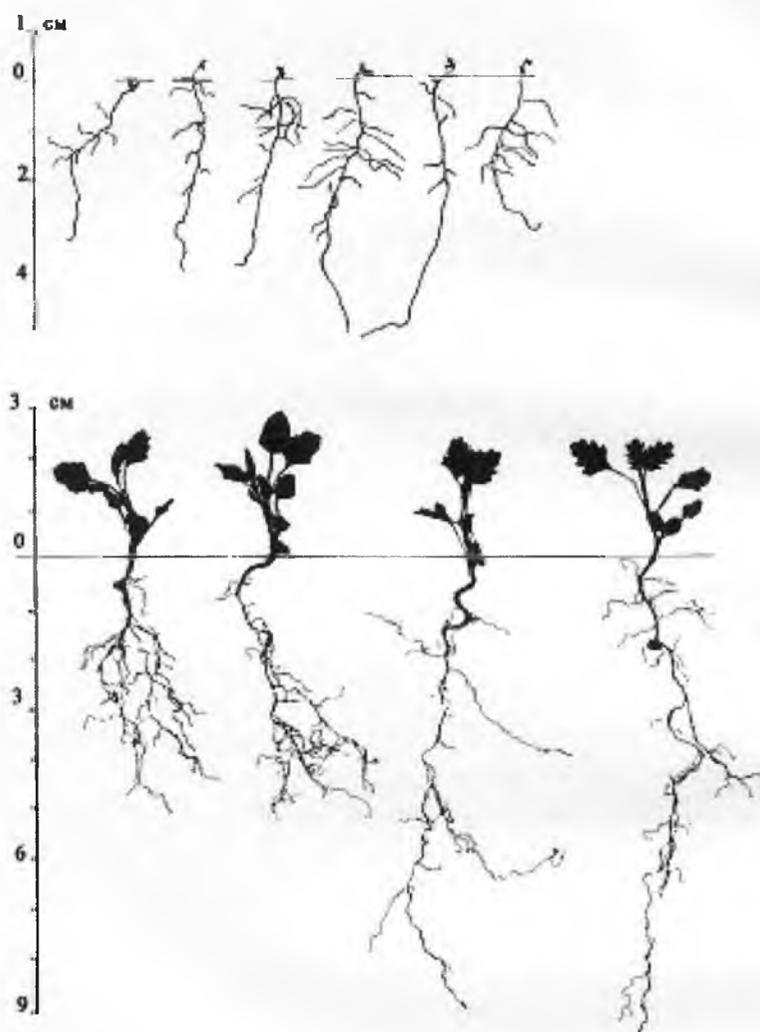


Рисунок 35 - Проростки и имматурные особи шлемника заилийского.

У обоих видов полукустарников характерным является последовательное образование новых травянистых побегов на основном одревесневшем, формирование уже в ювенильном состоянии и сохранение в течение всей жизни мощного стержневого корня.

У изученных видов полукустарников хорошо заметен переход в сенильное состояние, так как у части онтогенетически старых одревесневших побегов не происходит отрастание травянистых.

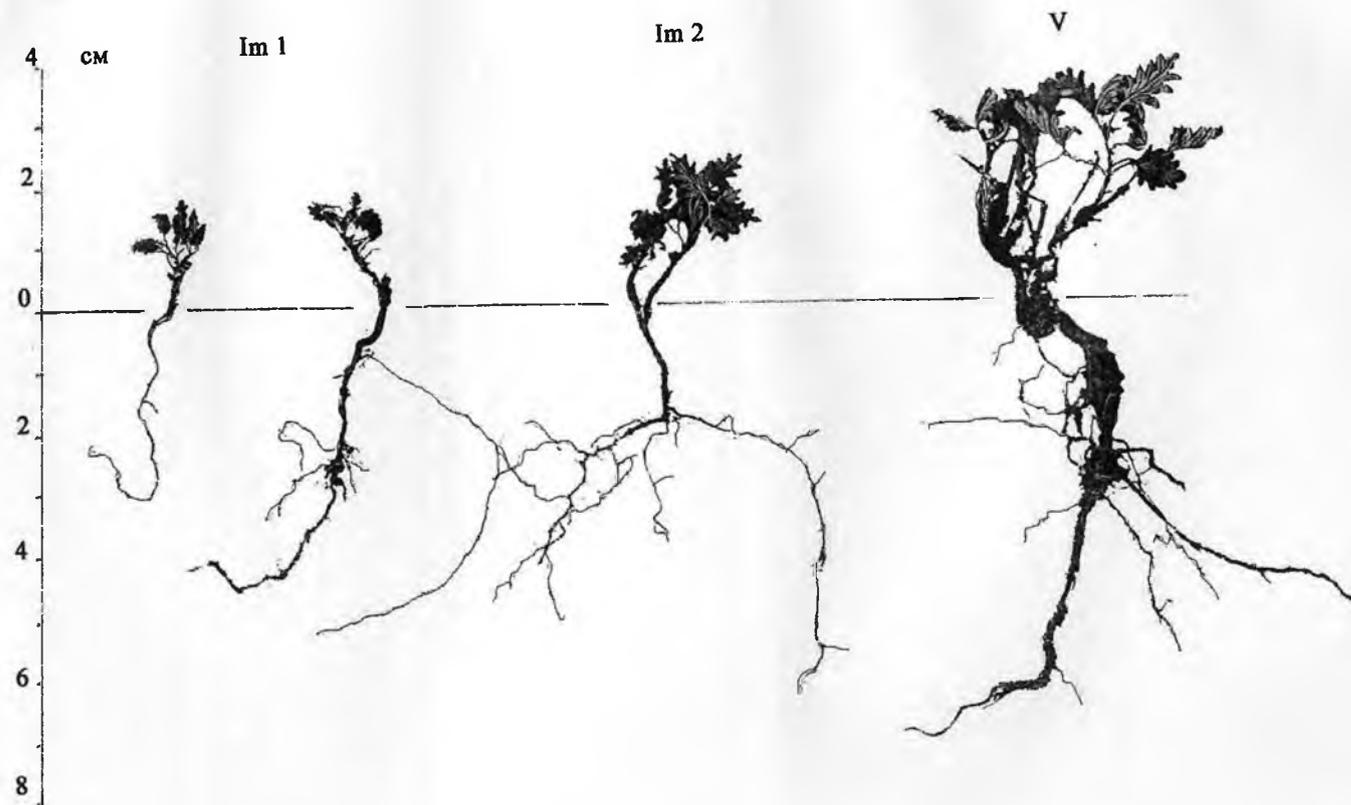


Рисунок 36 - Возрастные состояния шлемника заи́лийского.



Рисунок 37 - Генеративная особь Scutellaria transiliensis.

4.2. Адаптационные стратегии изучаемых видов к энергоресурсам в онтогенезе.

При введении новых видов растений в культуру и разработке их агротехники важно знание основных этапов развития растений и их требований к водному, световому режиму и условиям питания, т.е. к энергоресурсам, доступных растениям. Определение основных периодов потребления или расхода энергоресурсов растениями возможно при анализе морфо-биологических особенностей развития особей растений в разные периоды онтогенеза.

Процесс онтогенеза от проростков до семени представляет собой цепь последовательной утилизации растением энергоресурсов в виде солнечной энергии (фотосинтетический аппарат), водно-солевых почвенных растворов (корневая система) и последующего использования аккумулированных энергозапасов репродуктивной сферой.

А.А. Жученко (1990) выделяет “базовый период онтогенеза”, когда происходит формирование адаптивных структур растений, и “эксплуа-

тационный период”, в котором происходит реализация продуктивности и экологической устойчивости.

Наши исследования показали, что в базовом периоде онтогенеза происходит последовательное формирование ассимиляционного аппарата и корневых систем для обеспечения растений энергоресурсами: в ювенильной стадии формируется наследственно обусловленный основной тип корневой системы в зависимости от условий филогенеза.

Эксплуатационный период онтогенеза растений включает виргинильную и генеративную стадии, во время которых происходит морфогенез репродуктивных органов за счет потребления уже накопленных растением энергоресурсов (виргинильная стадия), использование накопленных энергоресурсов растения на развитие репродуктивных органов и сам процесс репродукции.

Этапы формирования фотосинтезирующей поверхности (листьев) и корневой системы являются критическими, так как, влияя на способности растений утилизировать ресурсы окружающей среды, формирование этих органов зависит от действия абиотических и биотических стрессов, особенно в ранние периоды онтогенеза. Усиление интенсивности солнечной радиации в определенные периоды развития растений является из одной из причин быстрого развития генеративных побегов и ускоренного прохождения стадий от цветения до созревания семян.

Слабая интенсивность радиации задерживает рост и развитие во время вегетации растений (Алексеев, 1967), но снижение интенсивности радиации, а следовательно и энергозапасов растения, в период формирования зачатков репродуктивных органов приводит к тому, что растения могут образовывать семян очень мало или не образовывать вообще (Куперман, 1977). Поэтому растение должно запасти максимальное количество энергоресурсов к репродуктивному периоду, что происходит в имматурной стадии.

Оптимизация процессов онтогенеза в базовом периоде (на этапах формирования фотосинтетического аппарата, корневой системы и др. адаптивных морфоструктур растений) оказывает влияние на реализацию потенциальной продуктивности и экологической устойчивости на эксплуатационном этапе онтогенетической адаптации растений.

Используя терминологию А.А. Жученко, очередность потребления и использования энергоресурсов, и в первую очередь солнечной энергии, в разных стадиях онтогенеза нам представляется по следующей схеме:

Базовый период.

Стадия проростков. Вынос первичным стеблем одной или двух “солнечных батарей” (семядолей или первичных листков) на поверхность почвы для поглощения солнечной энергии и формировании корневой системы для обеспечения названных органов. На этой стадии корень стержневой у всех видов, так как его основная функция на этой стадии – обеспечение семядолей/первичных листков водно-солевыми растворами из почвы.

Ювенильная стадия. Интенсивное формирование корневой системы за счет энергоресурсов от солнечной радиации, уже поставляемой семядолями и первыми настоящими листьями. На этой стадии формируется наследственно обусловленный основной тип корневой системы: клубни, луковицы и клубнелуковицы, запасующие энергоресурсы в условиях короткого вегетационного периода в аридных местобитаниях; корневища, сохраняющие почки возобновления в почве в условиях низких температур и обеспечивающие вынос ассимиляционного аппарата на поверхность; корни различных типов.

Самая первая адаптивная морфологическая структурная организация растения происходит у большинства видов именно в ювенильной стадии в зависимости от того, в какие условия обитания попадает растение. На этой стадии онтогенеза корневая система является основным, и пожалуй, единственным, органом, способном поставлять значительные ресурсы растению. В зависимости от типа корневой системы для каждого вида и конкретных эдафических и фитоценологических условий начинают развиваться модификации этих основных типов корневой системы: клубневые, столонообразные, коротко или длиннокорневищные, кистекорневые, мочковатые, с разветвленной системой боковых или придаточных корней и т.д.

Имматурная стадия. Происходит интенсивное формирование и увеличение объема фотосинтетического аппарата через формирование розеточной, стеблевой или стелющейся формы, а также увеличение листовой поверхности за счет образования дополнительных листочков или лопастей за счет ресурсов уже работающей корневой системы. Накопление растением энергоресурсов вследствие интенсификации фотосинтетической деятельности разросшегося листового аппарата. Одновременно увеличивается объем корневой системы для снабжения водой и питательными веществами почвы растущего объема биомассы растения. Именно поэтому имматурная стадия некоторых видов очень растянута, и именно в этой стадии растения разных жизненных форм резко увеличивают объем ассимиляционного аппарата.

Эксплуатационный период.

Виргинильная стадия. Морфогенез репродуктивных органов за счет потребления уже накопленных растением энергоресурсов. Увеличение фотосинтетического аппарата на этой стадии происходит незначительно.

Генеративная стадия. Использование накопленных энергоресурсов растения на развитие репродуктивных органов и сам процесс репродукции. Продолжение образования вегетативных побегов в молодом генеративном возрасте представляется как дополнительная возможность поглощения энергии для дальнейшего развития особи и обеспечения максимального развития генеративных органов для воспроизводства в средне генеративном возрасте. Увеличение корневой системы происходит незначительно или не происходит совсем.

Адаптационная стратегия видов растений в этом возрастном состоянии наиболее отчетливо выражается через полиморфизм репродуктивных органов для формирования максимального количества единиц репродукции (цветков, соцветий, плодов и семян) через увеличение их размеров, разнообразие внутривидовых форм по срокам цветения и плодоношения и т.п.

В старом генеративном и последующем сенильном возрасте потребление энергозапасов снижается, так как растения выполнили программу размножения, и нет необходимости их пополнять. Образование вегетативной и корневой массы не происходит.

Таким образом онтогенетическая адаптация у растений в процессе онтогенеза проявляется через изменение морфометрических параметров в каждом возрастном состоянии, модификационных изменениях основных морфологических органов в зависимости от конкретных условий внешней среды на момент прохождения растением той или иной стадии развития.

В зависимости от важности роли данного органа на конкретной стадии онтогенеза происходит увеличение степени его изменчивости. Например, в ювенильном и имматурном состояниях у растений больше варьируют размеры ассимиляционных органов и параметры корневой системы. В генеративном состоянии наиболее отчетливо происходит изменение репродуктивной сферы – варьирование размеров и количества цветков, соцветий и т.п.

Глава 5. Адаптивность популяций изучаемых видов в условиях Заилийского Алатау.

Если для индивидуальной адаптивности растений имеют значение количественные характеристики различных органов особей, то адаптивность популяций выражается в 1) приуроченности к местообитаниям с определенными инсоляционными характеристиками; 2) изменчивости структуры популяций как возрастной, так и внутривидовой (полиморфизм).

Распределение популяций по склонам с разным инсоляционным режимом

Рост и развитие растений в значительной степени зависит от условий окружающей среды – климатических, в т.ч. радиационных, теплового и водного режимов и питательных веществ почвы. Значение тепла и влаги для растений изучено достаточно полно, также как и засухоустойчивость, устойчивость к низким температурам, избыточному или недостаточному увлажнению и т.п.

Однако такой важный фактор для жизнедеятельности растений, как солнечная радиация, до сих пор изучен недостаточно. В настоящее время накоплен материал по влиянию лучистой энергии – её интенсивности, спектрального состава, продолжительности освещения - на различные стороны жизнедеятельности растений, в основном на физиологическом уровне (Шаин, 1961 б; Шахов с соавт., 1962; Алексеев, 1967; Потаевич, Грушевский, 1967; Федосеев, 1967; Шульгин, 1967; Кардо-Сысоева, Гиллер, 1967 и др.). Помимо непосредственного влияния на растения, радиация обуславливает тепловой режим местообитаний, интенсивность поглощения растениями воды из почвы и её испарение.

Сама лучистая энергия, вызывая физиологических изменения в растениях, является мощным фактором формообразования, преобразуя строение куста, побегов, соцветий и цветков, размеры и формы плодов, строение корневой системы (Шаин, 1961 б; Куперман, 1977). Соотношение между этими процессами и формируют биоморфу растений.

Часть лучистой энергии, падающей на растения и поглощаемая ими, идет на фотосинтез и запасается в виде химической энергии органических соединений и используется на разнообразные ростовые и формообразовательные процессы (Шульгин, 1967) и на стрессовые ситуации (Жученко, 1990). Часть энергии – на тепловые процессы: транс-

пирацию, теплоотдачу, повышение температуры листа, парообразование воды.

По данным И.А. Шульгина (1967) значения интенсивности света, при которых не увеличивается поглощение углекислого газа (CO_2) и максимальные значения фотосинтеза весьма варьируют в зависимости от вида растений, условий обитания, соотношения энергии интенсивности радиации в отдельных участках спектра и ряда других причин, что и определяет величину фотосинтеза. При очень высоких интенсивностях света фотосинтез снижается или даже может быть подавлен. Реакцию растений на спектральный состав радиации И.А. Шульгин (1967) считает вторичной адаптацией к интенсивности света в области ФАР.

В условиях горного рельефа на распределение растительности разных уровней организации (типы, сообщества, фитоценозы, ассоциации и т. д.) влияют множество факторов, из которых в первую очередь следует выделить ориентацию и крутизну склонов, определяющих уровень поступающей солнечной радиации, а следовательно, и температурно-водный режим местообитания.

В горных условиях пространственные различия в поступлении солнечной радиации на растительный покров на склонах одной долины в десятки и сотни раз превышают различия для равнинных сообществ, удаленных друг от друга на аналогичное расстояние (Выгодская, 1981).

Работ, посвященных радиационному режиму наклонных поверхностей, а тем более распределению растительных сообществ или видов на горных склонах, крайне мало. Известны единичные исследования, где детально и всесторонне изучалась связь между поступающей солнечной радиацией и распределением растительности. В таких работах основное внимание уделялось горным лесам, как самым крупным растительным образованиям в горах, имеющим огромное средообразующее значение (Медведев, 1975; Садовничая, 1980; Выгодская, 1981; Проскуряков, 1983).

Единственной работой, известной на сегодняшний день, в которой показана связь видов растений с определенными характеристиками солнечной радиации, является работа Н.Н.Выгодской (1981), где автор приводит количественные параметры «радиационных ниш» для древесных пород и растительных сообществ некоторых горных хребтов Тянь-Шаня, Саян и Сихотэ-Алиня. Выявлено также, что связь между видовым составом и радиацией усиливается по мере увеличения континентальности климата, что обусловлено существенной зависимостью контрастов температур от прихода солнечной радиации.

На материалах исследований М.А. Проскурякова (1983) по темно-

хвойным лесам Центрально-Заилийского лесорастительного района и Рудного Алтая, а также проведенных позже расширенных исследований по встречаемости лесообразующих и кустарниковых видов Заилийского Алатау в пределах абсолютных высот 900 -2800м. доказана зависимость расселения древесных и кустарниковых видов от инсоляционной характеристики мест обитания (Проскуряков, Пусурманов, Кокорева, 1986).

Приуроченность популяций видов в горных условиях к местообитаниям определяется строго конкретными энергетическими характеристиками для каждого вида, что обуславливается количеством солнечной радиации, поступающей на поверхность почвы и наиболее доступно выражается через соотношение экспозиции и крутизны склонов, обеспечивающее определенный температурно-водный режим данного местообитания (рис. 38). Известно, что чем меньше угол наклона поверхности по отношению к падающей радиации, тем больше радиации поступает на поверхность (Симонов, 1956; Справочник по климату..., 1967). По этому признаку самым теплым оказывается водораздел как наиболее плоская поверхность. Склоны южных и западных ориентаций более прогреваемые, чем склоны северных и восточных (Джангалиев, 1969; Выгодская, 1981; Проскуряков, 1983). Поэтому размещение популяций травянистых видов в горных местообитаниях в большей степени зависит от ориентации склонов, чем абсолютной высоты.

Мозаичность распределения видов в горных условиях соответствует микрорельефу склонов, создающего небольшие участки поверхности одинаковой крутизны и ориентации, занятые определенным видов травянистых растений, обычно доминирующим, поэтому определить границы таких популяций достаточно легко.

В отличие от растительных сообществ равнинной территории, где энергетические характеристики почти одинаковы на большой площади, в условиях молодых и высоких гор участки с аналогичными характеристиками хорошо локализованы по экспозиции и крутизне.

В Заилийском Алатау – сравнительно молодых горах с хорошо выраженными склонами и достаточно резкими переходами от одной экспозиции к другой – удастся проследить приуроченность травянистых видов к участкам склонов с однородными инсоляционными характеристиками. Популяции большинства травянистых растений, даже в оптимальных местообитаниях, занимают небольшие площади и насчитывают небольшое количество особей, что связано именно с зависимостью растений от инсоляции местообитания.

Виды строго приурочены к таким участкам и границы их популя-

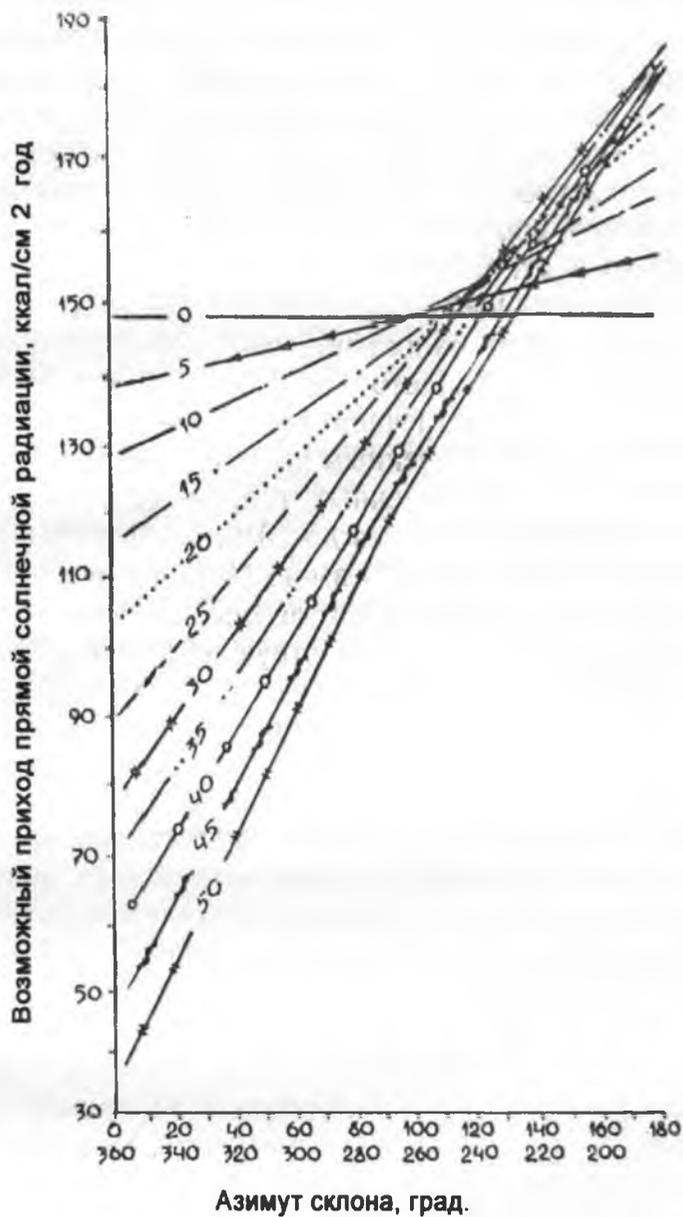


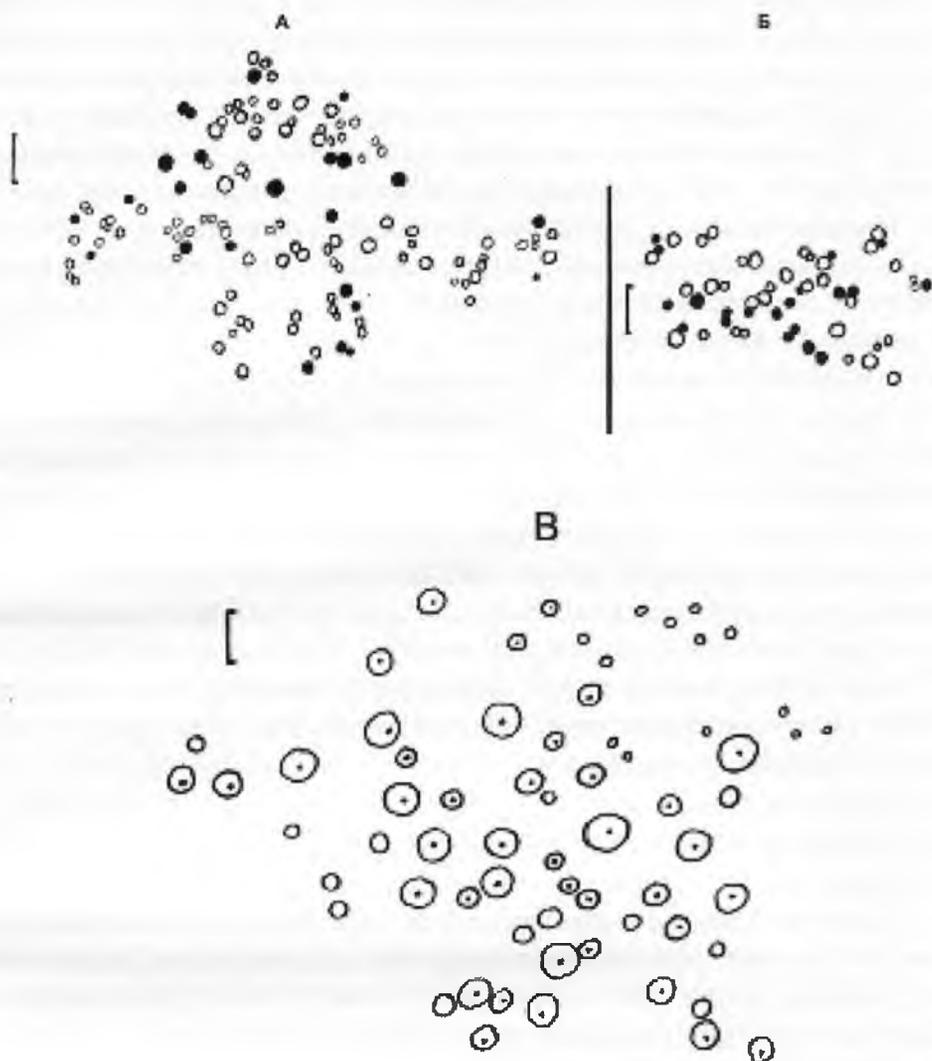
Рисунок 38 - Возможный годовой приход прямой солнечной радиации на различно ориентированные склоны для Северного Тянь-Шаня (Проскуряков, 1983).

ций совпадают с границами ценозов, где этот вид доминирует, так как даже при небольшом изменении энергетической характеристики местообитания (экспозиции и крутизны склонов) данный вид уже не растет. На участке, энергетические характеристики которого подходят для вида, вид образует популяцию с четко выраженными границами, а в ценозе этот вид является безусловным доминантом. На территории такого ценоза в незначительном количестве встречаются также виды, энергетические характеристики которых близки к доминирующему и которые образуют соседние популяции. Так популяция шлемника заилийского расположена на склоне западной (270° - 278°) экспозиции крутизной 10 - 12° . При изменении экспозиции к югу до 285° - 290° шлемник сменяется патринией средней, формирующей небольшую популяцию. В обеих популяциях присутствуют особи *Prunella vulgaris* и *Pedicularis alberti*, популяции которых четко приурочены к водоразделу на данной высоте (1800 м). При изменении крутизны склона на 5 - 8° растения черноголовки уже не встречаются.

Горечавка тянь-шанская обитает на высоте 1800-2000 м по водоразделу и склонам западной экспозиции, формирует небольшие компактные популяции на западных склонах высот 2700-2800 м, а на высоте 3450 м её популяции встречается только на южных склонах. Высокогорная горечавка Кауфманна, не спускающаяся ниже высоты 2800 м, образует небольшие компактные популяции на наиболее инсолируемых склонах западной и южной экспозиций.

На рисунке 39 показано распределение особей в популяциях двух видов разных жизненных форм: коротко-корневищной горечавки тянь-шанской и стержнекорневого шлемника заилийского, популяции небольшие с четкими границами. Характер распределения особей зависит и от видовых особенностей, что было отмечено также В.А. Черемушкиной (2003). Материнские и дочерние розетки горечавки обозначены сближенными кружочками.

Строгая приуроченность видов к энергетическим характеристикам участка также хорошо прослеживается на примере *Delphinium biternatum*, вида, встречающегося в нижнем поясе. На высоте 1000 м популяция этого дельфиниума расположена вдоль склона узкой полосой не более 1,5 м строго на участке западной экспозиции. Даже при небольшом изменении ориентации склона эти растения уже не встречаются. Популяции *Delphinium iliensis* расположены на высоте 1100 м только на северо-западных, на высотах 1800 и 2000 м на западных экспозициях. Низкогорные и среднегорные популяции *Tulipa (T.kolpakowskiana и T.oostrowskiana)* также располагаются только на определенных участках склонов, что особенно хорошо заметно во время цветения.



А - 1800 м водораздел; Б - 1800 м западная экспозиция;
 В - 1800 м западная экспозиция
 Зачерненные кружки и кружки с точкой обозначают
 генеративные особи.

Рисунок 39 - Распределение особей в популяциях горечавки
 тьянь-шанской (А, Б) и шлемника заилийского (В)

Типичным примером приуроченности вида к определенным условиям инсоляции является змееголовник алтайский, образующий огромную популяцию (самую крупную в Заилийском Алатау, занимающую несколько гектар) на восточном склоне ущелья Чим-Булак (высота 2300 м). Этот вид встречается микропопуляциями по опушкам и полянам елового леса на западном склоне и поднимается до высоты 3400 м только по южным склонам. Другой вид *Dracocephalum stamineum* предпочитает селиться на несформированных оползневых участках, моренных и речных отложениях, формируя популяции на южном (3400 м) и юго-восточном (3100 м) склонах, а также на выровненных участках моренных отложений в пределах этих высот.

Зависимость распределения популяций травянистых видов на одной экспозиции склона прослеживается и по мере изменения его крутизны при изменении абсолютной высоты. Например, на высоте 2000 м на одном склоне в состав разнотравного ценоза входят полночленные популяции, занимающие достаточно большие площади: ближе к водоразделу при крутизне склона 10-12° *Ligularia macrophylla*, несколько ниже *Aconitum soongaricum* (крутизна 25°), ниже по склону *Delphinium iliensis* (крутизна склона 25-32°), ещё ниже и немного северо-западнее на 5-7° - *Rheum wittrockii* (крутизна склона 30-35°). Некоторые участки этих популяций перекрываются, и при описании ценоза отмечается либо обильное участие вида, если пробная площадь попадает в центр популяции, либо единичное, если площадь попадает на краевой участок популяции.

На незаселенных участках после оползней, на свежих моренных отложениях хорошо прослеживается процесс формирования и дальнейшего развития первичных популяций, отличительной чертой которых является отсутствие конкуренции со стороны других видов. Наблюдается строгая последовательность заселения участков растениями. На разновозрастных участках морены ледника Молодежный (3500 м н.у.м.) выявлен следующий порядок заселения видов (по мере зарастания отложений):

1. *Chorispora bungeana*, *Cerastium lithospermifolium*, *Draba altaica*, *Waldheimia tridactylites*, *Saussurea glacialis*;

2. *Minuartia verna*, *Saxifraga macrocalyx*, *Poa alpina*, *Cerastium cerastoides*, *Dracocephalum stamineum*;

3. *Androsace lehmanniana*, *Sibbaldia tetrandra*, *Saussurea gnaphaloides*, *Angelica brevicaulis*, *Papaver croceum*;

4. *Trisetum spicatum*, *Thylacospermum caespitosum*, *Dracocephalum*

Виды первых двух групп расселяются только на выровненных участках, с максимальной инсоляцией, другие виды – на склонах в основном южной экспозиции с несколько меньшим приходом солнечной радиации. Характерные особенности популяций 1 – 2 групп – их небольшие размеры, близкое расположение особей в популяции и быстрое прохождение прегенеративных стадий. Виды 3 -4 групп образуют большие по размерам популяции, особи располагаются несколько дальше друг от друга в зависимости от размеров самих растений. Для пионерных видов свойственно развитие глубоко проникающего стержневого корня на стадии проростка, преобладание корневой системы над надземными органами в первые возрастные стадии, розеточная форма побегов (см. Возрастные состояния ...). При первичной заселенности моренных отложений за 5 лет хориспора Бунге увеличила популяцию вчетверо, при этом возрастной спектр представлен почти всеми группами, за исключением сенильной.

Первичные популяции высокогорья характеризуются небольшими размерами, близким расположением особей и быстрым проходом прегенеративных стадий. Изучение возрастного состава в таких малочисленных популяциях представляет определенную трудность, так как некоторые возрастные состояния представлены несколькими особями.

В высокогорных районах роль светового фактора в процессе развития растений более существенна, чем в нижней части гор или на равнине, где интенсивность радиации сравнительно ослаблена. Фотосинтез и процессы развития растений в высокогорных условиях, по мнению А.А. Малышева (1965), в большей мере определяются температурой тканей растений, зависящей от прямого воздействия инсоляции, чем температурой воздуха.

В высокогорье инсолируемость увеличивается за счет интенсивности прямой радиации, что отражается на распределении высокогорных видов по экспозициям склонов. В.П. Голоскоков (1949) приводит распределение видов в зависимости от крутизны и экспозиции склонов для субальпийского и альпийского поясов Заилийского Алатау, что совпадает с нашими данными.

Приспособления растений к условиям высокогорья аналогичны приспособлениям растений к условиям Крайнего Севера, особенно по отношению к температурному фактору, недаром во флорах высокогорья и Заполярья присутствует много если не тех же, то близкородственных видов (Малышев Л., 1965). Так горечавка холодная, обитающая кроме высокогорий также в тундре, в Заилийском Алатау занимает как склоны западной, так и восточной экспозиций по мере увеличения высоты мест обитания, в диапазоне высот 2800-3500 м. Типичные представители

тундровой флоры *Saxifraga cernua* и *Chrysosplenium nudicaule* встречаются только на участках склонов строго северной экспозиции на высотах 3000-3450 м.

Ниже приводятся характеристики мест обитания популяций изучаемых видов, расположенные в разных высотных поясах и на склонах разных экспозиций.

Изучение возрастного спектра популяции *Gymnospermium altaicum* проводилось в плодовом лесу ущелья Котур-Булак на высоте 1000 м н.у.м., где этот вид образует обширную популяцию, часть которой входит в ценоз боярышникового леса (*Crataegus songorica* с примесью *Armeniaca vulgaris*). На момент цветения гимноспермиума (25 марта - 1 декада апреля) из травянистых видов присутствуют *Corydalis glaucescens*, *C. ledebouriana*, *Gagea pseudoerubescence* и *Viola rupestris*, только начинают отрастание *Paeonia anomala*, *Ligularia macrophylla*, *Artemisia vulgaris*, *Fumaria* sp. Другая часть популяции гимноспермиума входит в кустарниково-разнотравную ассоциацию с *Rosa platyacantha* и единичными кустами *Spiraea hypericifolia*. Из травянистых видов присутствуют те же виды, а также *Iris kolpakowskiana*, *I. albertii*. Почвы представлены выщелоченным черноземом.

Ранне-весенние клубневый эфемероид хохлатка Ледебуря (*Corydalis ledebouriana*) имеет достаточно широкий высотный диапазон распространения (700-1800 м н.у.м.) и селится как в плодовых лесах, так и на открытых предгорных равнинах и каменистых склонах. Возрастные состояния хохлатки Ледебуря изучались в плодовом лесу (оптимальное местообитание, выщелоченный чернозем) и на сухом каменистом склоне (каштановые почвы) на высоте 850 м н.у.м. ущелья Иссык.

В отличие от хохлатки Ледебуря хохлатка сизоватая предпочитает теневые участки плодовых лесов и не выходит на открытые солнечные места. Возрастные состояния описаны в плодовом лесу на склоне восточной экспозиции высоты 1400 м н.у.м. ущелья Котур-Булак. Почвы представлены выщелоченным черноземом.

Corydalis gortschakovii Schrenk – высокогорный корневищный многолетник. Обширная его популяция занимает восточный склон на высоте 2900 м в ущелье Чим -Булак в субальпийском поясе. В состав ценоза входят также *Dracocephalum imberbe*, *Dr. altaicense*, *Erigeron aurantiaca*, *Viola altaica*, *Pedicularis* sp., *Doronicum turkestanicum* (ед.), *Carex melanantha*, *Glaucium croceum* (ед.), *Androsace lehmanniana*, *Polygonum viviparum*, *Cortusa brotherii*, *Allium atosanquineum*, *Oxygraphis glacialis* (ед.). Хохлатка Горчакова в этом ценозе является безусловным доминантом, проективное покрытие его на отдельных участках склона доходит до 40%.

Gentiana tianschanica Rupr. распространена от 1700 до 3400 м н.у.м., однако зона оптимума этого вида приходится на высоту 1800-2300 м. Изучаемые популяции этого вида расположены на высоте 1800 м н.у.м. в верховьях ущелья Котур-Булак на водоразделе и склонах восточной и западной экспозиций.

Популяция *Gentiana tianschanica* находится на водоразделе на поляне среди елового леса (*Picea schrenkiana*) с примесью *Sorbus tianschanica* (ед.), *Populus tremula*, *Rosa albertii*. Из травянистых видов присутствуют *Vupleurum aurum*, *Solidago virgaurea*, *Poa sp.* Травяной покров изрежен, проективное покрытие не более 10%. Почвы темно-серые лесные, глубина почвенного профиля 30-36 см.

На западной экспозиции горечавка тянь-шанская входит в кустарниково-разнотравную ассоциацию, которая представлена также видами *Brachipodium silvestris*, *Origanum vulgare*, *Artemisia dracunculul*, *Ziziphora bungeana*, *Dictamnus angustifolia*, *Delphinium iliense*, *Aconitum leucostomum*, *Geranium collinum*, *Achillea millefolia*, *Poa pratensis*, *Vicia cracca*, *Festuca sulcata*, *Iris albertii*, отдельными особями встречаются *Spiraea hypericifolia* и *Rosa albertii*. Проективное покрытие составляет 20-25%. Почвы - среднемоощный чернозем с глубиной почвенного профиля до 47 см.

Изучаемые популяции *Gentiana kaufmanniana* Regel et Schmalh. занимают небольшие площади на южном склоне высоты 3450 м н.у.м. около ледника Туюк-Су в и на западном склоне высоты 2900 м в Малом Алмаатинском ущелье. Состав -разнотравно-горечавковой ассоциации на высоте 3450м представлен кроме *Gentiana kaufmanniana* такими видами, как *Allium atosanguineum*, *A.amblyophyllum*, *Cerastium tianschanicum*, *C.lithospermifolium*, *Viola altaica*, *Callianthemum alatavicum*, *Poa alpina*, *Thermopsis alpina*, *Carex stenocarpa*, *Sibbaldia tetrandra*, *Oxytropis chionobia*, *Geranium collinum*. Проективное покрытие 20%. Почвенный профиль не превышает 14 -16 см, почвы неразвитые, с большим количеством каменистых включений.

Ценоз, включающий другую популяцию горечавки Кауфманна, находится на высоте 2900 м и состоит из *Geranium collinum*, *Cerastium dahuricum*, *Phlomooides oreaphyla*, *Polygonum nitans*, *Pedicularis oederii*, *P. violascens*, *Callianthemum alatavicum*, *Carex stenocarpa*. По границе популяции имеются единичные кусты *Lonicera karelinii* и *Pentaphylloides parviflorum*. Травяной покров хорошо развит, проективное покрытие около 30%.

Возрастные состояния *Gentiana algida* Pall., типичного для высокогорий вида, изучались на западном склоне высоты 2900 м н.у.м. в верховьях Малого Алмаатинского ущелья. Растительность представлена

Cobresia filiformis, *Gentiana kaufmanniana*, *Sibbaldia tetrandra*, *Pedicularis oederi*, *Anemone protracta*, *Phlomooides oreophila*, единичными кустами *Lonicera karelinii* и *Pentaphylloides grandiflorus*. Почвы горно-луговые маломощные.

Dracocephalum altaense Laxm. (Син. *Dr.grandiflorum* L.) формирует большие популяции на высоте 2300 м в поясе елового леса, но поднимается в альпийский пояс до высоты 3400 м. Изучение возрастной структуры популяции змееголовника алтайского проводилось в ущ.Чим-Булак на высоте 2300 м н.у.м. на склоне восточной экспозиции, где этот вид доминирует в разнотравно-змееголовниковой ассоциации. Проективное покрытие до 60%. Помимо змееголовника алтайского присутствуют единичные особи *Hedysarum neglectum*, *Brachipodium silvestris*, *Lathyrus pratensis*, *Aster alpinus*, *Pedicularis sp.* *Juniperus sibirica*. Почвы выщелоченные черноземы.

Dracocephalum imberbe Bunge – самый высокогорный вид змееголовников в Заилийском Алатау. Оптимальные местообитания расположены на высоте 2800- 3000 м нун, поднимается до 3600 м. Пробная площадь 1 – на высоте 3450 м н.у.м. на юго-восточном склоне около ледника Молодежный. Травянистые виды помимо змееголовника безбородого представлены *Carex sp.*, *Erigeron aurantiaca*, *Poa alpina*, *Cerastium tianschanicum*, *Pedicularis violascens*. Проективное покрытие змееголовника составляет 60-70%. Почвенный профиль неразвит, много включений щебня и мелких камней.

Пробная площадь 2 расположена на восточном склоне на высоте 3300 м. (верховья ущ. Малое Алмаатинское). Состав ценоза на участке с ненарушенным растительным покровом: *Pedicularis violascens*, *Allium amblyophyllum* *Cerastium tianschanicum*, *C.lithospermifolium*, *Papaver croceum*, *Viola altaica*, *Callianthemum alatavicum*, *Poa alpina*, *Rhodiola coccinea*, единичные особи *Gentiana algida*, *Thylacospermum caespitosum*, *Erigeron sp.* Выходы скальных пород (20%). Вторая учетная площадка популяции расположена на свежем оползне с несформированным почвенным профилем, растительность представлена только особями змееголовника.

Dracocephalum stamineum Kar.et Kir. Изучаемая популяция расположена на высоте 3020 м н.у.м. на склоне южной экспозиции Малое Алмаатинского ущелья. Популяция является достаточно большой, занимает площадь около 70 м². Структура растительного покрова не нарушена, отсутствует влияние антропогенного фактора. Субстрат представляет плотно слежавшейся конгломерат из дресвы, щебня и мелких камней с небольшими участками формирующегося почвенного профиля. Растительность помимо змееголовника тычиночного представлена единич-

ными особями *Salex alata* Kar.et Kir., *Artemisia aschurbajevii* Winkl., а также значительно представлены *Thylacospermum caespitosum* (20%) и *Allium amblyophyllum* (7%).

Scutellaria transiliensis Jus. Единственный вид из этого рода для Заилийского Алатау. Распространен по южным и западным сухим каменистым склонам и выходам скал от 1000 до 1800 м н.у.м.. Изучалась популяция на высоте 1800 м на западном склоне в поясе елового леса в ущелье Котур-Булак. Состав ценоза: единичные кусты *Rosa alberti*, *Spiraea hypericifolia*. Травянистые виды представлены доминирующей *Scutellaria transiliensis* (30%), *Tulipa* sp., *Patrinia intermedia*, *Ziziphora bungeana*, *Geranium collinum*, *Vicia cracca*, *Cares* sp., *Dianthus kuschakewiczii*, *Potentilla asiatica*, *Sesili buchtarmensis*, *Poa bulbosa*.

Chorispora bungeana Fisch.et C.F. Mey. является одним из пионерных видов на свежих моренах и разрушенных каменистых склонах высокогорий, не образует значительных популяций, число особей обычно не превышает 30-50. Изучалась популяция хориспоры Бунге на каменисто-щебнистом субстрате морены Туяк-Су (высота 3500 м н.у.м.). Учетная площадка расположена на горизонтальном выровненном участке морены. Кроме хориспоры отмечены единичные особи *Cerastium lithospermifolium*, *Saussurea glacialis*.

Популяция *Adonis chrysocyathus* находится на высоте 2800 м н.у.м. на склоне северо-западной экспозиции в верховьях ущелья Кыргаулды. Популяция небольшая, занимает не более 40 м² на заросшей старой осыпи из крупных камней. Растения горичвета селятся под камнями, где рядом с генеративными особями обнаружены проростки, ювенильные и имматурные особи. Ценоз сложен значительным количеством особей *Juniperus sibirica*, и травянистыми видами: *Trollius dschungaricus*, *Anemone protracta*, *Geranium saxatile*, *Alchimilla tianschanica*, *Saxifraga sibirica*, *Primula algida*, *Aster alpinus*. Почвы горно-луговые черноземовидные.

Изучаемая популяция *Euphorbia yaroslavii* находится в ущелье Каскеленское на высоте 1000 м на склоне южной экспозиции. Состав ценоза включает кустарники *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica*, *Caragana camilli-schneideri*, *Atraphaxis pyrifolia*. Из травянистых видов характерны *Eremurus fuscus*, *Lagophilus platycalyx*, *Tulipa ostrowskiana*, *Tragopogon rubrum*, *Achillea millefolium*, *Artemisia dracunculus*, *Geranium transversale*. Почвы светлые сероземы, глинистые, с большим процентом каменистых включений. Проективное покрытие составляет 35%.

Популяция недзвецкии (*Incarvillea semiretschenskia*) расположена на седловине гряды, тянущейся с северо-востока на юг в верховьях Коп-

лы– сай (1050 м н.у.м. Чу-Илийские горы) . Большая часть популяции спускается по каменистому северному склону, меньшая часть – по склону южной экспозиции. Имеются также небольшие участки растений на склонах южной экспозиции, предшествующих седловине. Особи недзвецкии расположены на значительном расстоянии друг от друга, на северной стороне холма растения сосредоточены вокруг кустов *Atraphaxis pyrifolia*, *Cerasus tianschanica*, *Spiraea hypericifolia*, *Ephedra intermedia*, *Cotoneaster suavis*, по-видимому, как естественной защиты от выпасаемого скота. Общее проективное покрытие основных ярусов составляет 40 – 60%. Структуру фитоценозов вместе с недзвецкией определяют полукустарники и полукустарнички предгорий и низких гор, такие как *Helianthemum songoricum*, *Artemisia juncea*, *A. sublessingiana*, *A. semiarida* и *Kochia prostrata*, а также *Festuca valesiaca*, *Botrichloe ischaemum*, *Poa bulbosa* и ковыли (*Stipa caucasica*, *St. lessingiana*, *St. kirghisorum*). Присутствуют эфемеры и эфемероиды: *Taeniatherum crinitum*, *Anisantha tectorum*, *Minuartia meyeri*, *Ziziphora tenuior*, *Ixiolirion tataricum*, *Juno caerulea*.

Таким образом распределение популяций изучаемых видов в горных условиях зависит от инсоляционного режима участков поверхности склонов, соответствующих физиологическим характеристикам видов. Размер популяции зависит от величины таких участков, обусловленных в большей степени экспозицией склона, а также уклоном их поверхности.

Изменчивость возрастной структуры популяций

Как известно, именно состояние популяций является основным критерием сохранности вида в природе. Стабильное состояние популяции зависит от определенного соотношения разных возрастных групп особей в популяциях, которое однако, варьирует в зависимости от условий произрастания, численности особей и их восстановительного потенциала (Работнов, 1964; Снаговская, 1966; Смирнова, 1967, 1968, 1974б; Шорина, 1968; Григорьева, 1974; Саурина, 1972; Заугольнова, 1974; Одум, 1975; Цибанова, 1977, 1990; Заугольнова, Смирнова, 1978; Иващенко, 1982; Сугоркина, 1987; Черемушкина, Попова, 1987; Кокорева, 2003а, 2003б; Callaghan, 1976; Arsen, Turkington, 1985; Shaffer, 1989; Schmidt, Jensen, 2000 и др.).

Для изучения популяционных явлений наиболее важным является не календарный возраст растения, а его возрастное состояние, так как при достижении определенного возрастного состояния особи, имеющие разный календарный возраст, играют одинаковую роль в популяциях. Особи разных видов и жизненных форм проходят одинаковые

возрастные состояния в разный временной период, поэтому сравнение их роли в ценозе возможно только при определении их биологического возраста (Жукова с соавт., 1976).

Однако при работе в природных популяциях практически невозможно определить календарный возраст большинства многолетних травянистых растений, тогда как установить возрастные состояния разных видов на определенный отрезок времени вполне реально.

Возрастная структура – один из главных показателей жизнеспособности популяций, особенно важный для редких и исчезающих видов. По мнению Т.А. Работнова (1950) уровень жизненного состояния популяции в разных экологических условиях определяется по выявлению возрастных спектров и численности популяций. Известно, что любая популяция, находящаяся в стабильной среде, приближается к некоторому стабильному соотношению возрастных стадий, независимо от того, возрастает ли численность популяции, сокращается или остается постоянной (Solbrig, Solbrig, 1979). В природных условиях рост численности популяций сдерживается рядом внешних факторов, но распределение по возрастным группам у большинства популяций стабильно или почти стабильно, т.е. соотношение разных возрастных групп в популяциях остается постоянным из поколения в поколение.

Численность популяции отражает стратегию возобновления вида, её изменения в первичных ценозах флюктуационные и меняется лишь насыщенность территории разновозрастными особями данного вида, что не отражается на возрастной структуре. По мнению Г. Жиляева и И. Царик (1989), подобные колебания численности у видов в первичных ценозах имеют обратимый характер и касаются главным образом нестабильной части возрастного спектра, к которой относятся пред- и постгенеративные группы.

Количество элиминированных особей зависит, кроме экологических условий и возрастного состояния растений, и от видовой принадлежности, что показано Н.И. Сауриной (1972) на примере двух видов лютиков: элиминированных особей лютика едкого больше, чем у лютика золотистого в 1,5 раза, причем у первого вида отмирали в основном вегетативные особи, а у второго вида – генеративные.

А.А.Уранов (1960) отмечал, что высокие темпы развития популяции показывают её высокую жизненность, но в этом случае развитие конкретной популяции идет не только по восходящей, но и по нисходящей кривой, так как происходит естественная элиминация старых особей, освобождающих место для более молодых.

Установлено, что динамика популяций обусловлена отмиранием

особей некоторых возрастных групп, возникновением новых особей из семян и переходом особей из одного состояния в другое (Работнов, 1950; Уранов, 1960; Донскова, 1968; Саурина, 1972; Заугольнова, 1974; Заугольнова, Смирнова, 1978; Жилаев, Царик, 1989). Значительное колебание численности популяций, отдельных возрастных групп, особенно особей прегенеративного состояния, и количества элиминировавших особей зависит от условий сезона и года, конкретных экологических условий каждой популяции (Работнов, 1950; Снаговская, 1966; Шорина, 1968; Саурина, 1972; Григорьева, 1974; Курченко, 1974; Иващенко, 1982, 1987; Цибанова, 1990 и др.).

Согласно А.А. Уранову (1960), показателем высокого жизненного состояния популяций можно считать кроме незначительного количество в популяции полувзрослых особей и большого числа генеративных, также участие сенильных особей. Подобное соотношение разновозрастных растений в популяции означает, что большинство генеративных особей завершают жизненный цикл нормально, а не выпадают из популяции в более молодом возрасте.

Изучение структуры популяций травянистых видов в первичных и нарушенных ценозах позволили выявить, что жизненность особей изменяется в процессе онтогенеза: особи переходят на высший уровень жизненности исключительно семенным путем. При вегетативном размножении только часть дочерних особей имеет жизненность на уровне материнской, у остальных она снижается, жизненность материнской особи со временем также снижается. Повышение жизненности популяций зависит от регулярности и интенсивности семенного возобновления, так как при слабом семенном омоложении и притоке семенных материнских особей высокой жизненности жизненное состояние всей популяции падает. «Функция семенного самоподдержания популяции заключается в пополнении популяций молодыми материнскими особями высокой жизненности, т.е. повышении жизненного потенциала популяции и активном захвате ею новых территорий. Вегетативное возобновление, не приводя к улучшению жизненности ни особей, ни популяций в целом, способствует продолжительному поддержанию стабильности популяционной структуры и удержанию уже занятых популяцией участков» (Жилаев, Царик, 1989:92)

При изучении возрастных спектров безвременника осеннего Л.М. Фельбаба-Клушиной (1993) выявлено, что увеличение количества виргинильных особей в популяциях прямо пропорционально высоте места обитания над уровнем моря. Увеличение плотности популяции с поднятием местности над уровнем моря автор связывает с увеличением интенсивности вегетативного размножения и образования клонов-гнезд.

Наибольшее количество сенильных особей безвременника осеннего в популяциях нижнего горного пояса Л.М. Фельбаба-Клушина (1993) связывает с тем, что здесь процессы окисления идут медленнее, чем в предгорье, и в связи с этим в середине клонов-гнезд происходит угнетение растений.

К ускорению темпов онтогенеза в интродукции приводит реакция растений на ослабление конкуренции со стороны компонентов фитоценоза, что выражается в интенсификации ростовых процессов, усилении ветвления вегетативных и генеративных побегов. Ускоренный темп онтогенеза особенно ярко выражен у криофитов и растений горных степей (более 82%), несколько в меньшей мере у растений горных лугов (77%) и горных лесов (69%). В меньшей степени он свойственен растениям горных пустынь (Трулевич, 1991).

Наблюдается определенная закономерность в изменении темпов онтогенеза у растений различных типов растительного покрова и высотных поясов. В меньшей степени они изменяются у представителей средне-горно - лесолугового пояса, в большей степени у растений альпийских и субальпийских лугов и существенно изменяются у представителей субнивального пояса и нижнего пояса – горных пустынь и сухих степей (Трулевич, 1991).

Зависимость возрастной структуры популяций от освещенности мест обитания

Виды, обитающие в нижнем ярусе леса или подлеске, вынуждены приспосабливаться к недостатку освещения, что обеспечивается комплексом анатомо- морфологических и физиологических адаптаций. В листопадных лесах пропускание лучистой энергии прямо зависит от фенологического состояния древесных растений: максимум пропускания наблюдается в безлистный период весной и осенью, минимум – летом. В течение 2-3-летних месяцев пропускание лучистой энергии остается на одном уровне (Алексеев, 1967).

Т.К. Горышина (1972) выделяет факторы, обеспечивающие жизнеспособность растений в условиях затенения:

1 – реализация подобных адаптаций при одновременном функционировании ассимиляционного аппарата растений нижнего яруса и затеняющих их пород;

2 – затенение как временный фактор, действующий в определенный промежуток времени.

Во втором случае для большинства травянистых растений нижне-

го яруса адаптация обуславливается временным фактором, выражающимся в разных сроках прохождения фенологических фаз древесных пород и травянистых видов. Основной период ассимиляции лучистой энергии травянистыми видами проходит раньше, до полного развития листьев, что осуществляется через развитие синузид ранне-весенних эфемероидов.

Влияние освещенности/затененности на возрастной состав популяций травянистых видов нижнего яруса леса, особенно ранне-весенних эфемероидов, практически не изучено. Имеются лишь единичные работы по выявлению возрастного состава популяций некоторых травянистых видов на участках с разной освещенностью. О.В. Смирнова (1968) приводит возрастной спектр популяций хохлаток Галлера и Маршалла, где преобладают генеративные и ювенильные особи, в условиях дубрав.

Н. Федоровым и Н. Мартьяновым (1993) установлено, что на полянах повышается жизнеспособность генеративных особей *Aconitum septentrionale*, способствующая увеличению численности ювенильных и виргинильных особей. Здесь же численность стареющих особей выше, чем под пологом леса, а численность среднегенеративных – ниже. Ценопопуляция герани кроваво-красной в условиях затенения представлена только виргинильными нецветущими особями вегетативного происхождения (Сугоркина, 1987).

Увеличение листовой поверхности недотроги обыкновенной, компенсирующей недостаток освещения, привело к понижению генеративности популяции в сухом местообитании и почти полному подавлению семенного размножения во влажном местообитании (Марков, 1991).

Изучаемые нами ранне-весенние клубневые эфемероиды гимноспермиум алтайский, хохлатка Ледебура и хохлатка сизоватая начинают вегетацию одними из первых в регионе в конце марта. Цветение гимноспермиума и хохлатки Ледебура начинается в 3 декаде марта до 2 декады апреля, хохлатки сизоватой в апреле – первой декаде мая. У первых двух видов цветение начинается, а у гимноспермиума оканчивается, при отсутствии листвы на деревьях, но дальнейшая вегетация проходит в условиях затененности участков. У хохлатки сизоватой вегетация проходит уже при полностью распустившейся листве. Таким образом, цветение гимноспермиума и хохлатки Ледебура происходит при максимальной освещенности местообитаний, хохлатки сизоватой в условиях сильного затенения. Семена всех трех видов созревают уже в конце цветения и сразу высыпаются из коробочек. На многих особях хохлатки сизоватой в соцветии одновременно имеются бутоны, цветки и незрелые плоды. Продолжительность надземного периода вегетации

составляет для гимноспермиума – 60-75 дней, хохлатки Ледебурра – 35-40 дней, хохлатки сизоватой – 40-48 дней.

Часть популяции гимноспермиума приходится на открытый участок. У более экологически пластичной хохлатки Ледебурра изучались две популяции - одна в плодовом лесу, другая на открытом участке предгорной зоны этой же высоты. Хохлатка Ледебурра растет и в сухих местообитаниях, где также должна пройти вегетацию до июньского повышения температур.

Основные морфологические параметры особей всех возрастных состояний гимноспермиума и хохлатки Ледебурра, растущих в боярышниковом лесу, превышают аналогичные показатели растений открытого местообитания, что указывает на оптимальные условия для данных видов под пологом деревьев (табл. 22). Аналогичные выводы сделаны Р.А.Ротовым (1976) для луковичных эфемероидов лесных и луговых ценозов.

Распределение особей разных возрастных групп *Gymnospermium altaicum* выявило преобладание проростков на открытом участке популяции. Под пологом леса, напротив, эта группа представлена всего 5%. Количество проростков гимноспермиума резко уменьшается при недостаточной освещенности, но процент виргинильных и генеративных особей теневого участка значительно превышает аналогичные возрастные группы открытого местообитания. У популяции гимноспермиума на участках разной освещенности наблюдаются разнонаправленные возрастные спектры: на открытом участке левосторонний спектр с преобладанием групп проростков и ювенилов, большинство из которых элиминируют в течение первого же сезона. Здесь генеративные особи составляют незначительный процент (рис. 40). Возрастной спектр теневого участка правосторонний с несомненным доминированием генеративной группы.

В обеих популяциях хохлатки Ледебурра ювенильные и имматурные особи составляют одинаковый или почти одинаковый процент встречаемости. Генеративная группа открытого местообитания почти вдвое превышает таковую популяции плодового леса. Хотя абсолютные значения встречаемости генеративных и сенильных особей обеих популяций сильно отличаются, разница между этими группами практически одинакова (рис.40), что свидетельствует о нормальном процессе развития и старения репродуктивных особей в обеих популяциях независимо от условий освещенности.

Таблица 22 - Сравнительная характеристика изучаемых клубневых геофитов для местообитаний с разной освещенностью.

Возрастные группы	<i>Gymnospermium altaicum</i>		<i>Corydalis ledebouriana</i>	
	Высота растений, см	Длина центр. листочка, мм	Высота растений, мм	Длина центр. доли, мм
Открытое местообитание				
Проростки	3,44 ± 0,21	9,96 ± 0,43	19,00 ± 0,46	12,91 ± 0,54
Ювенильная	3,50 ± 0,23	10,83 ± 0,99	31,36 ± 4,70	19,35 ± 2,71
Имматурная	6,03 ± 0,17	17,50 ± 0,79	52,48 ± 6,98	27,08 ± 3,59
Виргинильная	-	-	63,05 ± 6,49	28,58 ± 1,83
Генеративная	15,91 ± 0,94	31,09 ± 1,48	31,42 ± 2,05	16,00 ± 0,94
Сенильная	-	-	41,51 ± 5,25	28,49 ± 2,85
Средняя плотность, шт/м ²	59		47	
Под пологом леса				
Проростки	4,68 ± 0,38	2,41 ± 0,06	21,00 ± 1,76	20,46 ± 1,63
Ювенильная	5,01 ± 0,61	21,29 ± 2,31	38,30 ± 1,90	25,29 ± 1,52
Имматурная im 1 im 2	5,24 ± 0,22	14,00 ± 1,29	43,32 ± 2,88 52,32 ± 2,90	22,40 ± 2,69 37,86 ± 2,67
Виргинильная	7,76 ± 0,33	35,60 ± 1,36	72,83 ± 9,14	32,09 ± 6,86
Генеративная	17,36 ± 0,30	33,91 ± 0,73	62,89 ± 5,92	32,17 ± 2,29
Средняя плотность, шт/м ²	32		84	

Обращает внимание сходство распределения возрастных групп открытого участка гимноспермиума и теневого участка хохлатки Ледебура (рис. 40), образующих левосторонний спектр. На этих же участках зафиксирована и наибольшая плотность у обоих видов, что несомненно обусловлено высоким процентом проростков и ювенилов.

Сенильные особи выявлены только в популяциях хохлатки Ледебура, причем на открытом местообитании сенильных особей значительно больше, чем на теневом участке.

Возрастной спектр хохлатки сизоватой имеет двухвершинный ха-

ракти с преобладанием имматурных особей (рис. 41), что говорит о молодом возрасте самой популяции и медленном развитии растений в условиях затененности. Для хохлатки сизовой, обитающей под пологом деревьев, требуется более продолжительное время на формирование достаточной массы ассимиляционного аппарата, необходимой для фотосинтетической деятельности, чем для хохлатки Ледебура, которая растет либо на открытых участках с сильной инсолируемостью, либо получает достаточно лучистой энергии до распускания листьев деревьев. Интенсивное образование надземной части растений происходит в имматурной стадии, поэтому она является наиболее растянутой во времени. У хохлатки Ледебура выделено две стадии имматурного состояния (табл. 5), у хохлатки сизовой может быть 3-4 стадии; разновозрастные имматурные особи хохлатки сизовой хорошо различаются морфоло-

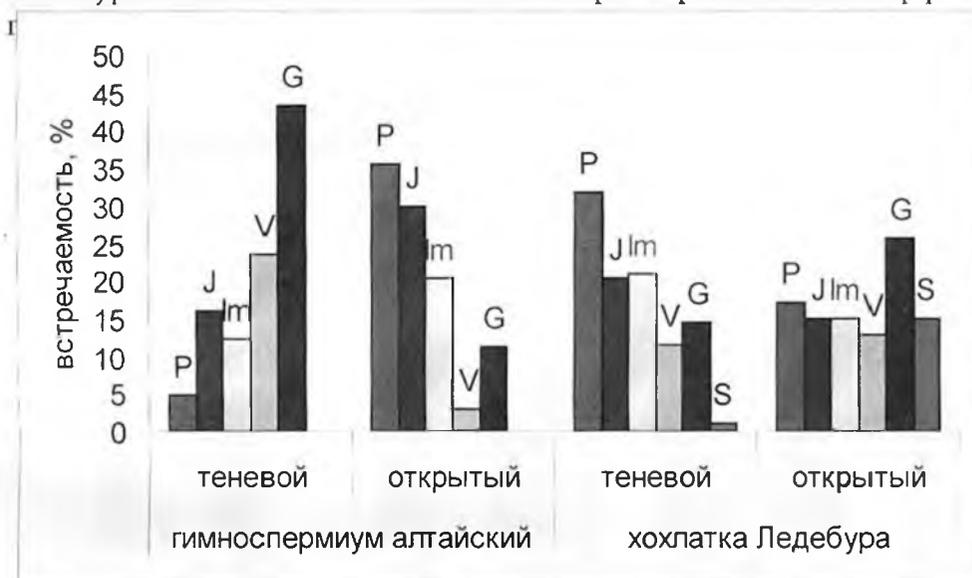


Рисунок 40 - Возрастные спектры популяций гимноспермиума алтайского и хохлатки Ледебура в местообитаниях с разными условиями освещенности

Выявлена определенная направленность изменения возрастной структуры популяций клубневых эфемероидов в зависимости от условий инсолируемости местообитаний, что выражается в правосторонних и левосторонних спектрах. Из изученных популяций нормальными полночленными являются только популяции хохлатки Ледебура, которая оказалась более чувствительна к условиям освещения на начальных стадиях онтогенеза (проростки - имматуры), и индифферентна в репродукционном и сенильном периодах.

Доминирование генеративных особей отмечено у теневой популяции гимноспермиума и популяции открытого местообитания хохлатки Ледебура, в других изученных популяциях группа генеративных особей не превышает 20%. Максимальный процент генеративных особей гимноспермиума на участке под пологом леса и хохлатки Ледебура открытого местообитания является, согласно А.А. Уранову (1973), хорошим показателем устойчивости вида и указывает на более благоприятные условия, что подтверждается и морфологическими параметрами растений этих видов.

Несмотря на сходство изученных видов (принадлежность к одной жизненной форме, семенное возобновление, ранне-весенняя вегетация) наблюдается резкое различие в соотношении возрастных групп, что, безусловно, является видовой реакцией на интенсивность процессов возобновления и дальнейшего развития видов в разных условиях освеще-

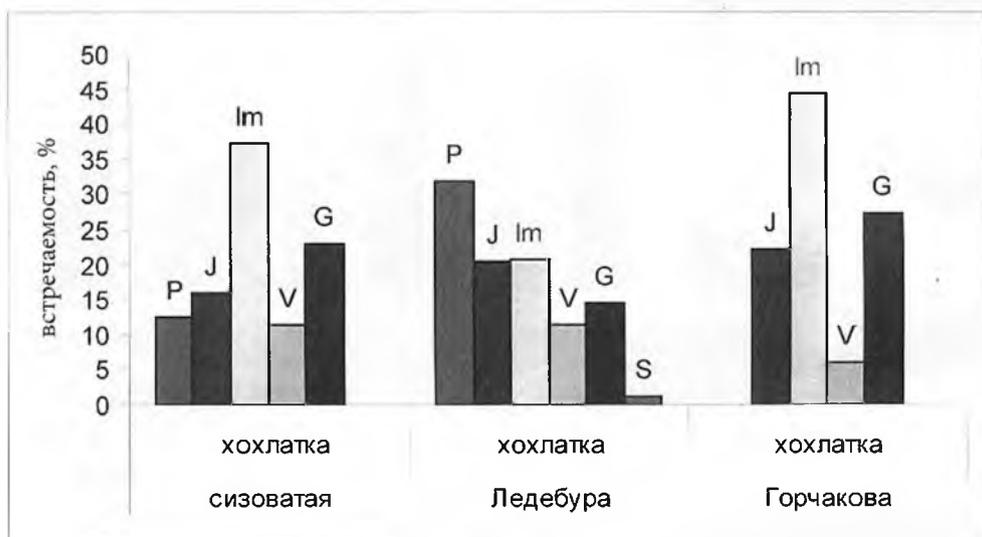


Рисунок 41 - Возрастные спектры популяций хохлаток разных жизненных форм

Изменение возрастной структуры популяций в разных высотных поясах

Стержнекорневые виды удобны для изучения возрастной структуры, так как образуют обособленные моноцентрические особи, у которых легко определяется их онтогенетический возраст. Сравнение возрастных структур в зависимости от экологических условий проводилось для популяций стержнекорневых видов, расположенных в противоположных экстремальных высотных поясах – полупустынный пояс (недзвецкия) и альпийский пояс (змееголовник тычиночный). Общими показателями возрастной структуры обеих популяций является неполный возрастной спектр и несомненное доминирование генеративной группы.

Два вида – шлемник и горицвет – представители лесного пояса, но их местообитания также резко отличаются по степени гумидности: сухой каменистый западный склон на высоте 1800 м (шлемник) и участок на высоте 2800 м также западной экспозиции субальпийского пояса (горицвет). Именно в гумидном местообитании возрастной спектр горицвета включает наибольшее количество возрастных групп, и является единственным видом из стержнекорневых растений, в популяции которого обнаружены проростки (рис. 42).

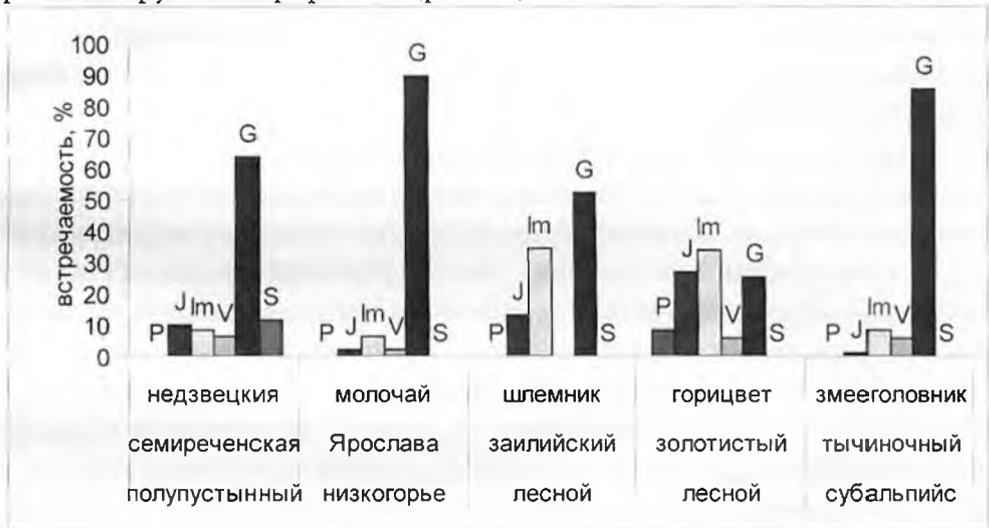


Рисунок 42 - Возрастные спектры стержнекорневых видов в разных высотных поясах.

Проростки расположены группами в таких местах, где высыпались семена из цветков на наклонившихся цветоносах. Популяция находится среди крупных валунов и редких кустов можжевельника, создающих укрытие для проростков и молодых особей горицвета. По сумме встреча-

емости прегенеративная группа популяции горицвета превышает группы этих возрастных состояний у других стержнекорневых видов. В популяции доминируют имматурные особи, по численности равные этой группе у шлемника заильского.

Наибольшее количество возрастных групп выявлено в популяциях недзвецкии и горицвета золотистого. По три возрастные группы приходится на популяции молочая, шлемника и змееголовника тычиночного. Хотя во всех трех популяциях доминирует генеративная группа, остальная часть возрастного спектра представлена разными соотношениями возрастных групп. Спектры всех популяций стержнекорневых видов – двухвершинные. Наблюдается одинаковое количество имматурных особей у шлемника и горицвета, виргинильных особей – у горицвета и змееголовника тычиночного. У изученных популяций стержнекорневых видов сенильные особи обнаружены только в популяции недзвецкии.

Изменение возрастной структуры популяций в зависимости от инсолируемости склонов

Соотношение разновозрастных особей в зависимости от инсолируемости местообитаний прослеживается особенно четко в достаточно больших популяциях, занимающих склоны разных экспозиций (недзвецкия и молочай Ярослав).)

Популяция недзвецкии расположена на седловине гряды, тянущейся с северо-востока на юг. Большая часть популяции спускается по каменистому западному склону, меньшая часть – по склону южной экспозиции. Имеются также небольшие участки растений на склонах южной экспозиции, предшествующих седловине. Особи недзвецкии расположены на значительном расстоянии друг от друга. Популяция неполноценная, не обнаружено проростков (рис. 43).

На участке западного склона отмечается наибольший диаметр среднегенеративных особей и наибольшая удаленность их друг от друга. На участке юго-западного склона, где генеративные особи составляют максимальный процент по всей популяции (рис. 43), выделяются группы генеративных особей разной возрастности, которые хорошо отличаются диаметром кустов. На участках южного и западного склонов, т.е. на наиболее инсолируемых, генеративные особи более старшего возраста, на что указывают диаметр и количество генеративных побегов (табл. 20), Здесь же отмечены и сенильные особи, которые составляют на южном склоне пятую часть всех растений.

Подсчет особей разных возрастных групп по участкам на склонах разной экспозиции выявил наиболее благоприятный для растений участок на склоне западной экспозиции, где представлены почти все возрастные группы (рис. 43).

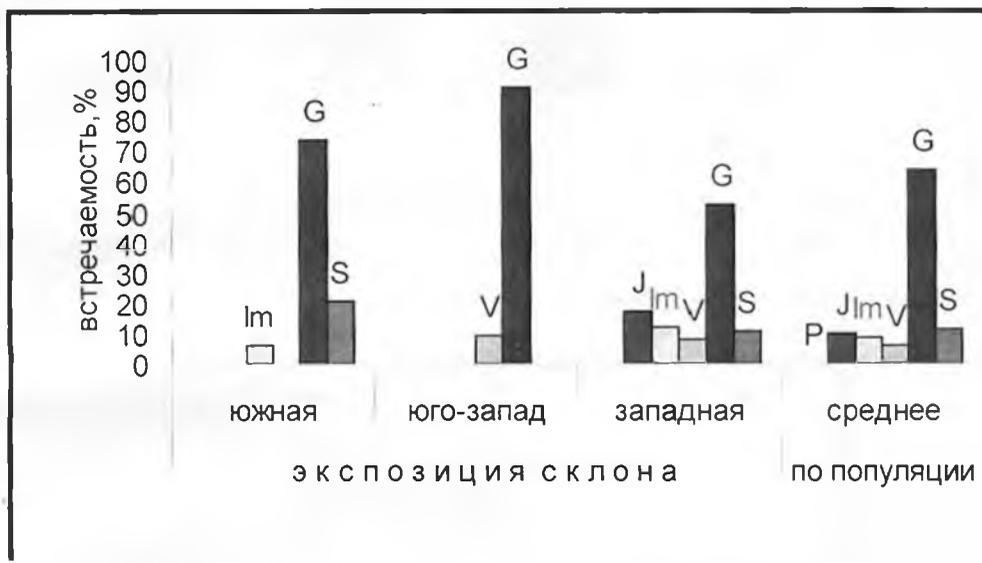


Рисунок 43 - Распределение возрастных групп в популяции недзвецкии семиреченской в зависимости от экспозиции склонов.

В целом по популяции недзвецкии преобладают среднегенеративные особи, на участках южной и западной экспозиций популяции присутствуют старые генеративные.

Прегенеративные группы в популяции недзвецкии представлены незначительно на участке западной экспозиции, на участках южной и юго-западной экспозиций отсутствуют. Наличие у генеративных особей достаточного количества хорошо выполненных семян и значительное число генеративных особей в популяции должны обеспечивать нормальное возобновление популяции.

Популяция *Euphorbia yaroslavii* находится в ущелье Каскеленское на высоте 1000 м на склонах разных экспозиций, преимущественно южных и западных. У молочая Ярослава хорошо определяется возрастность особей по количеству генеративных побегов. По всей популяции преобладают молодые генеративные особи с 1-2 генеративными побегами, особенно на склонах юго-восточной и юго-западной экспозиций (рис. 44).

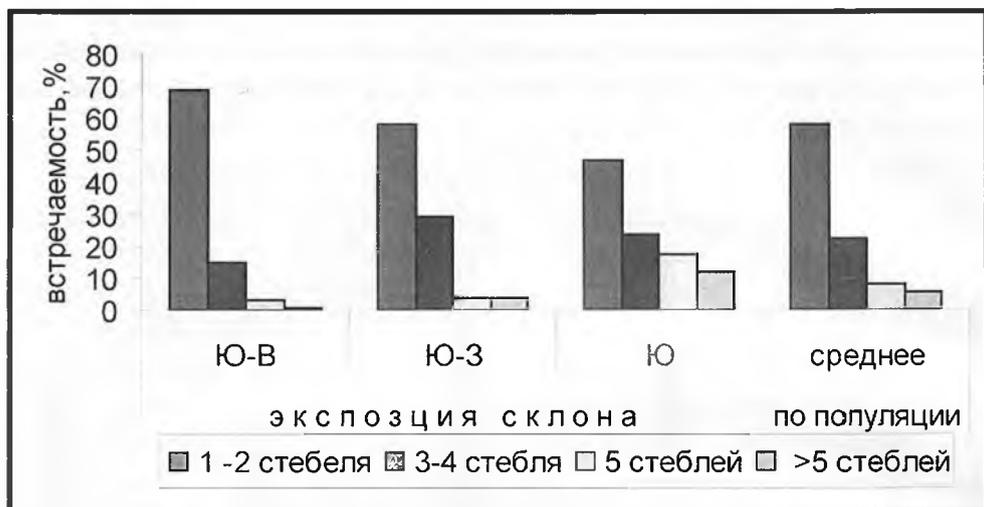


Рисунок 44 - Встречаемость генеративных особей молочая Ярославского разного возраста в популяции на склонах разных экспозиций.

На склоне южной экспозиции, где отмечены особи только генеративной группы, встречаемость растений молочая по этому признаку последовательно убывает в сторону наиболее старых особей с пятью и более генеративными побегами. Обнаружено единственное растение с девятью генеративными побегами, но без явных признаков сенильности. Отсутствие в популяции молочая Ярославского прегенеративных групп особей указывает на нарушение возобновления в течение ряда лет, что в дальнейшем может неблагоприятно сказаться на жизнеспособности популяции (рис. 45).

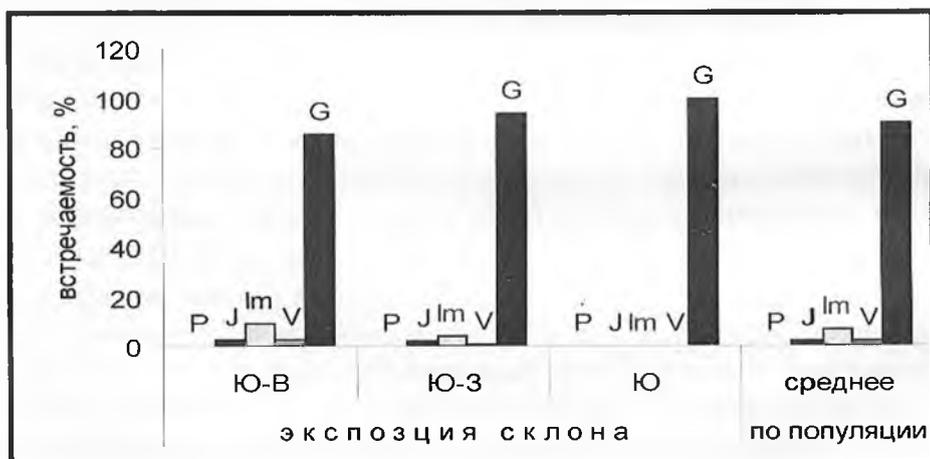


Рисунок 45 - Распределение возрастных групп в популяции молочая Ярославского в зависимости от экспозиций склонов.

Необходимо отметить, что популяции корневищных горечавок, как и стержнекорневых видов (шлемник заилийский, змееголовник тычиночный, горицвет золотистый) занимают незначительную площадь, строго приуроченную к определенному уровню инсоляции, и не переходят на склоны другой ориентации, поэтому не представляется возможным проследить изменение возрастного спектра на разно инсолированных участках одной популяции, как для предыдущих видов. Проследить у таких видов зависимость возрастной структуры от инсолируемости местообитаний можно, только сравнивая популяции, расположенные на склонах разных экспозиций, что сделано на примере горечавки тянь-шанской (рис. 46).

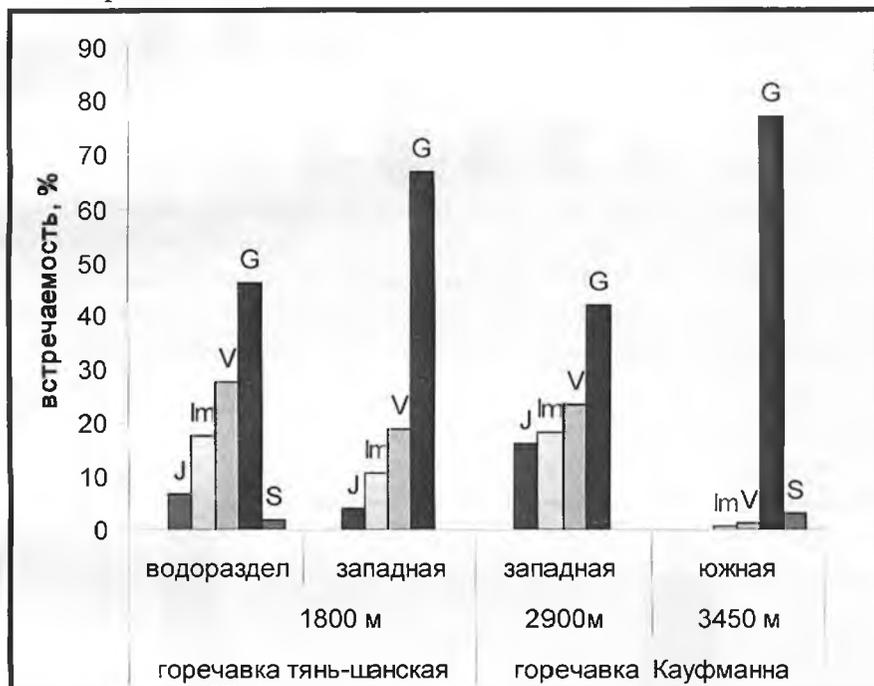


Рисунок 46 - Возрастная структура популяций корневищных горечавок

В популяциях этой горечавки независимо от ориентации склонов явно преобладает генеративная группа. На момент обследования популяций горечавки тянь-шанской часть генеративных особей не цвела, хотя их генеративное состояние легко определялось по остаткам прошлогодних цветоносов. При подсчете общего количества генеративных особей учитывались обе группы. Соотношение прегенеративных, генеративных и сенильных особей в популяциях на склонах с разной инсолируемостью на одной высоте показано на рисунке 47.

Обе популяции горечавки Кауфманна неполночленные, особенно популяция на верхней границе распространения вида, хотя в данной

популяции очень велик процент генеративных растений и присутствуют сенильные особи. Генеративные особи доминируют и в популяции этого вида в субальпийском поясе (рис. 46).

В популяции горечавки Кауфманна верхней границы преобладают молодые генеративные особи с 1-2 цветоносами, также как и в популяции водораздела горечавки тянь-шанской (рис. 48). Наблюдается различие в соотношении генеративных особей разного возраста в зависимости от условий обитания у горечавки тянь-шанской: в популяции 2 западного склона отмечается доминирование среднегенеративных особей.

Отсутствие проростков у обоих видов горечавок на момент обследования может быть объяснено переходом их в ювенильную стадию.

Сенильные особи горечавок отмечены в популяциях, получающих наибольшее количество инсоляции – для высоты 1800 м это водораздел, для субальпийского пояса – южная экспозиция склона.

В популяции горечавки тянь-шанской западного склона (популяция 2) явно выделяются два максимума, приходящиеся на особи с одним и тремя цветоносами. В этой же популяции особи горечавки образуют большее количество цветоносов, чем в популяции 1, расположенной на водоразделе, генеративные особи которой формируют не более 1-3 цветоносов. В природных условиях определить, происходит ли образование репродуктивных органов вследствие большего календарного возраста или лучших условий существования, практически невозможно.

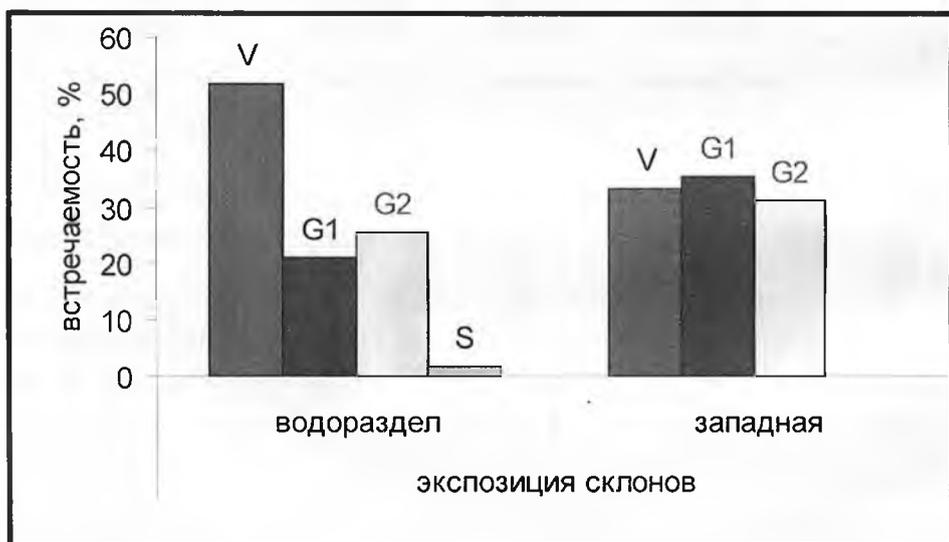
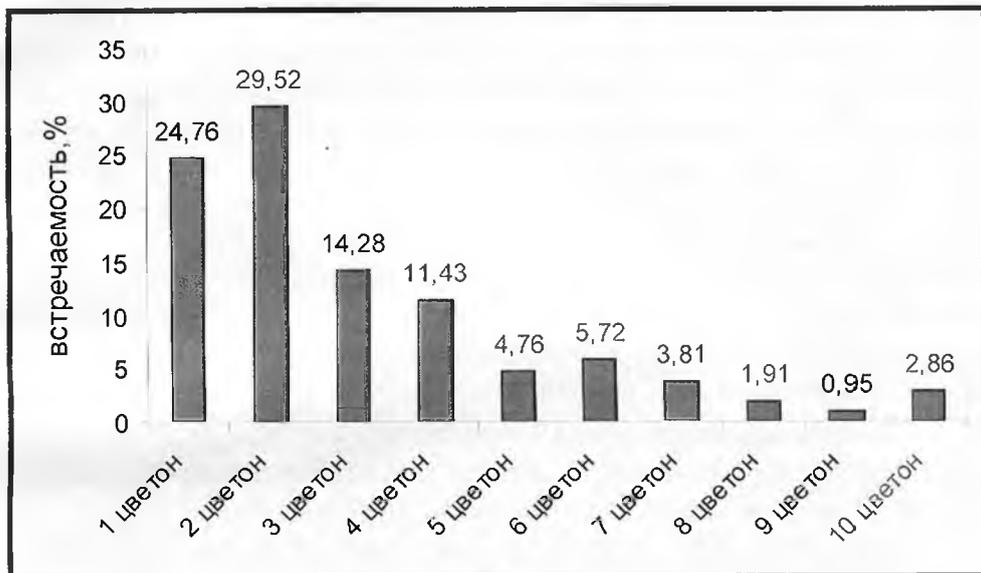
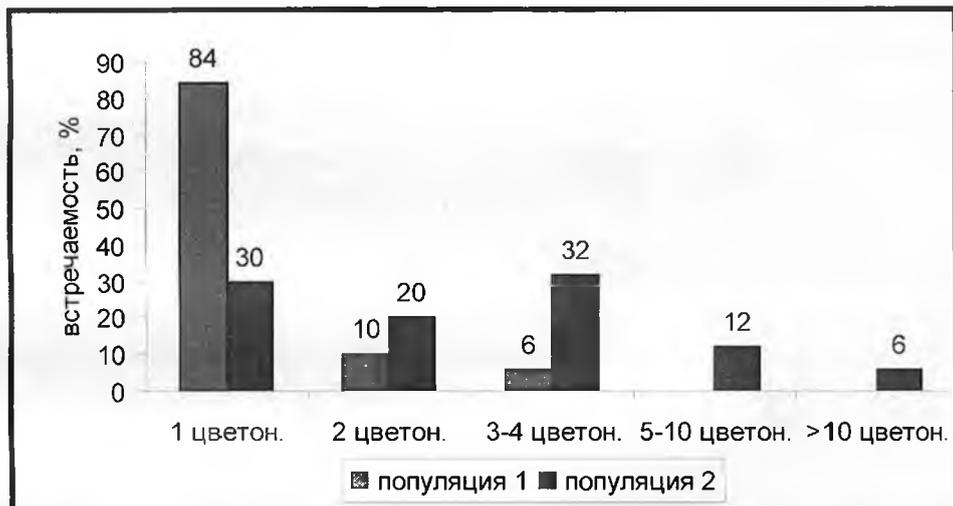


Рисунок 47 - Соотношение прегенеративных (V), генеративных цветущих (G1), генеративных нецветущих (G2) и сенильных (S) особей горечавки тянь-шанской в популяциях на высоте 1800м.

В популяции более высокогорной горечавки Кауфманна также наблюдается доминирование генеративных особей с 1-2- цветоносами, но также отмечается и два небольших пика для растений с шестью и десятью цветоносами (рис. 48 А).



А



Б

Рисунок 48 - Соотношение генеративных особей с разным количеством цветоносов в популяциях горечавки Кауфманна (А) и тьянь-шанской (Б).

Изменение возрастной структуры популяций в зависимости от субстрата

Как отмечалось ранее (Стешенко, 1965; Заугольнова, 1974), в высокогорье преобладают подушковидные и плотнодернинные формы, обеспечивающие такой температурный режим на почве и внутри растения, который благоприятствует для нормальной жизнедеятельности и сохранности почек возобновления. При улучшении условий обитания при снижении высоты (увеличение температуры, повышение влажности, формирование более глубоких почвенных профилей) у змееголовника алтайского увеличивается длина междоузлий ризом и образуются плотно-дернинные ковры. В таких же условиях формируется и корневая система с удлинненными ризомами у хохлатки Горчакова. Подобные плотно-дернинные образования затрудняют определение возрастной структуры популяций из-за огромной плотности и прорастания корневищ разных особей друг в друга.

Приведенные на рисунке 49 горизонтальные структуры популяций двух видов змееголовников в разных местообитаниях отражают особенности распределения растений на разных субстратах.

Высокогорный змееголовник безбородый в зависимости от субстрата образует две жизненные формы – компактный подушковидный куст на каменистых местах и рыхлых осыпях, и плотную дернину, иногда значительных размеров, на неразвитых почвах альпийского пояса. На осыпи змееголовник безбородый формирует плотные подушковидные кусты с преобладанием генеративных розеток, и небольшие куртинки и рассеянно расположенные отдельные иммагурные и виргинильные особи на плотном грунте (рис. 49).

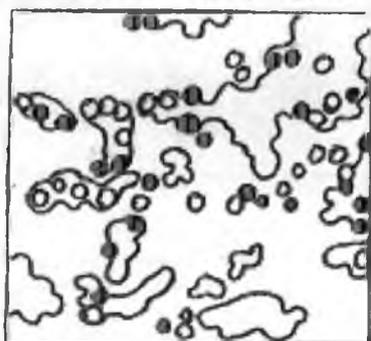
Развитие особей змееголовника безбородого в значительной степени зависит от эдафических условий, предопределяющих формирование жизненной формы и развитие корневой системы с первых этапов онтогенеза, что отражается на возрастной структуре. Из изученных популяций змееголовника этого вида доминирование генеративных особей отмечено только на участке осыпи популяции 3300м, где также имеются и сенильные растения. В этих условиях формируются компактные кусты змееголовника, быстро проходящие развитие до генеративного состояния и образующие большое число цветоносов (рис. 49).

Популяции верхней границы распространения змееголовника безбородого (3450 м) и популяции на плотном несформированном почвенном профиле имеют сходный возрастной спектр, в котором доминируют виргинильные особи (рис. 47). В отличие от змееголовника алтайского, у которого разросшиеся особи покрывают почву сплошным ковром,

2800 м ССВ



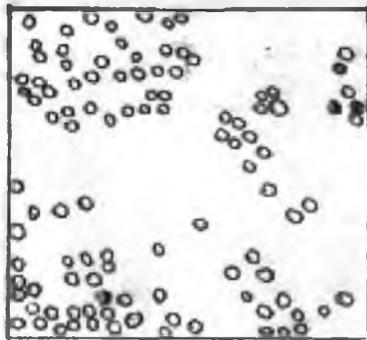
2700 м подораздел



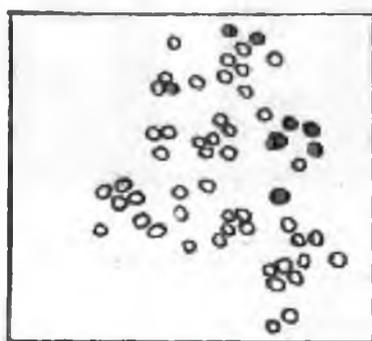
2300 м ССВ



3450 м ЮВ



3300 м ВВЮ



3300 м осыпь



Рисунок 49 - Размещение особей змееголовников алтайского и безбородого на метровых площадках. Сплошная линия показывает границы куртин, зачерненные кружки – генеративные розетки, светлые кружки – виргинильные (V) розетки.

особи змееголовника безбородого не образуют крупных куртин. В одной куртине может быть разное соотношение особей: имматурные *im* 1 - 1, *im* 2 - 4, виргинильные *v* - 2.

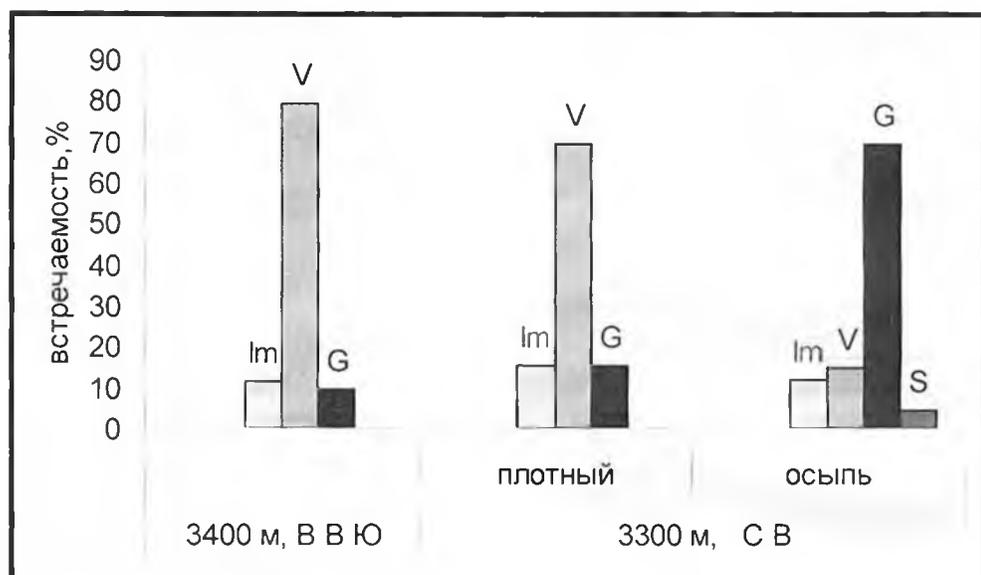


Рисунок 50 - Возрастные спектры популяции змееголовника безбородого.

Растения змееголовника алтайского в наиболее благоприятных условиях лесного пояса с глубоким почвенным профилем формируют сплошной покров в основном из ювенильных и имматурных розеток, среди которых выделяются генеративные и виргинильные розетки. При одинаковой экспозиции склона по мере повышения высоты местообитаний ухудшаются почвенные условия, куртины змееголовника алтайского занимают гораздо меньшую площадь и все больше встречаются отдельные особи в прегенеративном состоянии.

Для определения возрастного спектра популяции змееголовника алтайского в зависимости от микроусловий проведен учет возрастных групп на метровых площадках в оптимальном местообитании (2300 м ССВ), выявивший наличие растений всех возрастных групп, за исключением сенильной (рис. 51).

Помимо проростков и ювенильных особей семенного происхождения, были обнаружены и ювенильные особи вегетативного происхождения, образующиеся из почек на корневищах. Встречаемость проростков составила всего 3,83%. несколько больший процент приходится на ювенильные особи семенного происхождения - 8,51%. Все особи им-

матурного состояния, независимо от их происхождения, не превышают 21,84%. Максимальная встречаемость отмечена для генеративных особей (рис. 51). Распределение возрастных групп в популяции змееголовника алтайского показывает двухвершинный спектр с несомненным преобладанием генеративной группы.

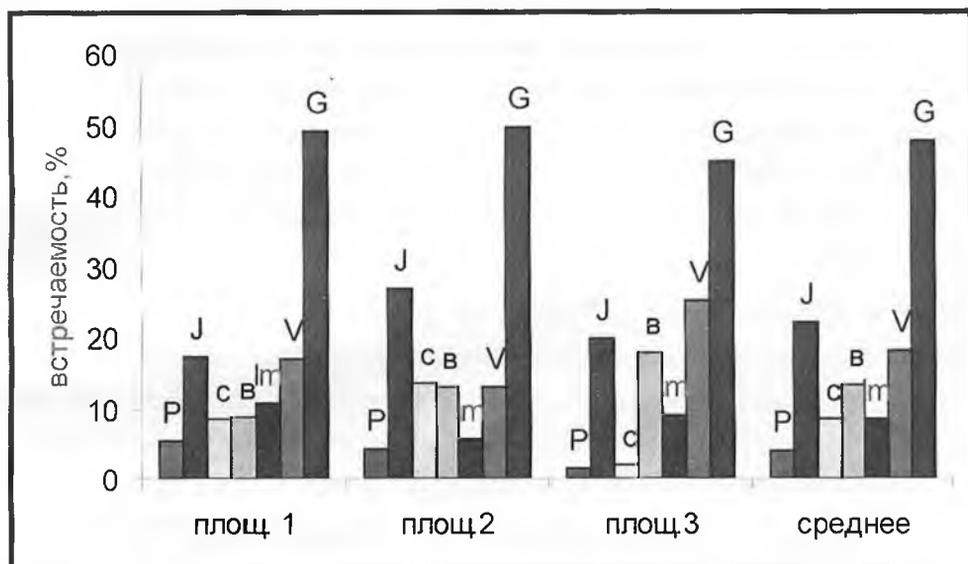


Рисунок 51 - Изменение соотношения возрастных групп змееголовника алтайского в популяции в зависимости от микроуловий. Символами «с» и «в» обозначены ювенильные особи семенного и вегетативного происхождения.

На двух первых участках встречаемость ювенильных растений семенного и вегетативного происхождения одинакова, на третьем наблюдается снижение встречаемости как проростков, так и ювенильных особей семенного происхождения, что свидетельствует о худших для семенного возобновления условиях этого участка. Небольшие различия встречаемости особей разных возрастных групп по учетным площадкам являются реакцией вида на варьирования условий обитания, связанные с микрорельефом склона.

Популяция корневищного вида хохлатки Горчакова входит в состав субальпийского луга, расположенного на довольно богатых гумусовых почвах с глубоким профилем, что способствует семенному размножению. Семена этой высокогорной хохлатки, также как и клубневых

видов низкогорья, быстро высыпаются после цветения, которое приходится на 10-15 июля. Этим объясняется большой процент ювенильных, и особенно иматурных особей на следующий год после плодоношения (рис. 41). Возрастной спектр популяции этой хохлатки неполночленный, двухвершинный, также как и клубневой хохлатки сизоватой. У обоих видов доминирует иматурная группа.

Таким образом результаты проведенных исследований выявили, что основным фактором, обуславливающим соотношение возрастных групп в популяциях и доминирование генеративных особей, является количество солнечной радиации, поступающей на поверхность почвы и обеспечивающей её температурный и водный режим, что в свою очередь зависит от экспозиции склонов, типа растительности (древесная или травянистая), от степени проективного покрытия.

Изменчивость репродуктивных органов. Внутривидовые формы

Для растений экстремальных местообитаний, особенно для высокогорий с резкими изменениями температур и возможными заморозками даже в вегетационный период, соцветие представляет наиболее оптимальный вариант адаптации репродуктивного органа для семенного возобновления. Акропетальное цветение позволяет части цветков избежать повреждения заморозками и продуцировать нормальные семена. Общеизвестно, что единичные цветки или соцветия разного типа является видовым признаком, закрепленным в генотипе, однако в зависимости от условий обитания количество цветков может варьировать даже у малоцветковых видов.

Морфологическое строение соцветий влияет на продолжительность цветения у разных видов (Беспалова, Борисова, 1963). Число цветков на побеге и число семян в одной чашечке сильно варьируют в зависимости от метеоусловий года и условий обитания, что влияет и на семенную продуктивность (Крылова, Тихонова, 1971). Например, у представителей семейства *Lamiaceae* шалфея лугового и чистеца прямо-

го, по данным Р.Е. Левиной (1963), значительное количество зачатков остаются недоразвитыми.

В оптимальных условиях у генеративных растений образуется максимальное количество генеративных побегов, соцветий и цветков и завязывается максимальное число семян (Голубева, 1968; Израильсон, 1970а). Репродуктивное усилие по массе соцветий является результатом морфогенеза, по семенной продуктивности – также и результатом популяционных процессов. (Магомедмирзаев с соавт., 1989).

Отмечено проявление фенологической разнокачественности соцветий и неравномерности созревания семян (Шаин, 1961а; Стешенко, 1967, 1974; Израильсон, 1970б; Борисова, Беспалова, Попова, 1976; Котухов, Ануфриева, Данилова, 2002).

Большинство изученных нами видов, распространенных в пессимальных условиях высокогорья и низкогорья, образует многоцветковые соцветия (табл. 23). Для клубневых видов низкогорья, имеющих кистевидные соцветия, характерен одновременный рост и развитие листьев, бутонов и распускание цветков на растущем цветоносе. Рост цветоноса прекращается к началу плодоношения.

У высокогорных видов (змееголовники, хохлатка Горчакова), образующих также многоцветковые соцветия, происходит последовательно рост цветоноса, развитие соцветия, рост бутонов до размеров цветка, и только тогда начинается цветение с нижних цветков или мутовок в соцветии.

Для видов аридных местообитаний и высокогорья средняя высота цветоносов не превышает 20 см независимо от жизненной формы. Одинаковая высота цветоносов у видов гумидных местообитаний лесного пояса (горечавка тянь-шанская, горицвет золотистый), максимальная высота цветоносов - у стержнекорневых видов аридных местообитаний недзвецкии и молочая Ярославла (табл. 23).

Высота цветоносов горечавки тянь-шанской последовательно возрастает от водораздела к сильно инсолированному западному склону, и также закономерно снижается её вариабельность. Увеличивается и длина цветков: самые крупные цветки отмечены у растений горечавки западного склона (табл. 24). Анализируя те же параметры для высокогорной горечавки Кауфманна, можно отметить уменьшение вы-

соты цветоноса в экстремальном обитании и независимость размеров цветков от условий обитания. Все параметры генеративных органов и количество генеративных побегов на единицу площади этой горечавки в популяции склона западной экспозиции значительно превышают показатели популяций в других местообитаниях (табл. 25). Наблюдается прямая зависимость между количеством цветков и длиной соцветия.

Варьирование количества цветков в соцветиях почти у всех изученных видов проявляется на очень высоком уровне. Для клубневых видов нижнего пояса и корневищных видов высокогорья наблюдается увеличение вариабельности количества цветков в соцветии в худших условиях обитания, хотя средние показатели наоборот, уменьшаются.

Вариабельность количества цветков для горечавки тянь-шанской убывает по направлению к западному склону, средний показатель этого признака минимальный у растений прохладного восточного склона. Вариабельность длины цветков минимальная и относится к низкому уровню изменчивости, тогда как вариабельность длины соцветия сильно меняется от нижнего уровня до высокого (табл. 24).

Виды с одиночными цветками, растущие в экстремальных условиях высокогорья, при заморозках во время цветения рискуют остаться без плодов из-за повреждения цветков низкими температурами. Так для сохранения воспроизводства у малоцветковой горечавки Кауфманна должно быть больше разнообразия внутривидовых форм по морфологии цветка и по срокам цветения.

У горечавки Кауфманна цветки единичные, редко 2-3 на цветоносе, их количество на особи также сильно варьирует, как и у предыдущего вида. При почти одинаковом среднем значении диаметра цветков горечавки Кауфманна варьирование этого показателя вдвое выше в популяции на высоте 3500 м (табл. 25).

Таблица 23 - Сравнительная характеристика генеративных органов растений разных жизненных форм Заилийского Алатау.

Местообитание	Высота цветоноса, см		Количество цветков в соцветии, шт	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Гимноспермиум алтайский (клубневый)				
Оптимальные условия плодовый лес 1000м	17,36 ± 0,30	6,23	10,50 0,58	19,24
Открытый участок 1000м	15,91 ± 0,94	13,18	7,18 ± 0,42	20,46
Хохлатка Ледебура (клубневый)				
Оптимальные условия плодовый лес 850 м	13,38 ± 0,66	16,56	7,74 ± 0,36	15,58
Сухой склон 850 м	9,08 ± 3,80	7,25	5,37 ± 0,49	30,41
Хохлатка сизоватая (клубневый)				
Плодовый лес 1400 м	12,81 ± 0,78	11,05	6,67 ± 0,61	27,37
Хохлатка Горчакова (корневищный)				
Субальпийский луг Восточный склон 2900м	29,20 ± 0,53	5,14	17,88 ± 1,24	19,57
Сев.-запад. склон 2712 м	36,99 ± 2,28	21,03	20,31 ± 1,11	15,04
Горечавка Кауфманна (корневищный)				
Субальпийский луг Западный склон 2900 м	16,10 ± 0,95	22,02	2,77 ± 0,32	36,10
Альпийский луг Южный склон 3400 м	12,41 ± 0,48	11,09	1,36 ± 0,17	42,46
Горечавка холодная (стрекнекистекорневой)				
Субальпийский луг Западный склон 2900 м	12,29 ± 0,37	10,50	2,59 ± 0,42	56,83
Змееголовник алтайский (корневищный)				
Оптимальные условия 2300 м	19,43 ± 0,54	15,07	10,70 ± 0,75	28,04
2700 м	18,52 ± 0,61	20,63	6,63 ± 1,06	48,22
2900 м	18,75 ± 0,92	13,88	10,57 ± 0,82	25,82
Змееголовник безбородый (корневищный)				
Северо-восточный склон 3300 м	17,79 ± 0,85	12,20	21,59 ± 2,84	32,31
Южный склон 3500 м	14,19 ± 0,73	12,59	14,77 ± 0,59	9,85
Змееголовник гычиночный (стержнекорневой)				
Южный склон 3000 м	17,90 ± 1,42	13,93	3,15 ± 0,28	20,90
Горицвет золотистый (стержнекорневой)				
Западный склон 2800 м	29,08 ± 1,69	21,86	единичные	
Шлемник заилийский (стержнекорневой)				
Западный склон 1800м	13,65 ± 0,93	14,73	14,76 ± 1,74	31,15
Недзвецкия семиреченская (стержнекорневой)				
Юго-западный склон 1050 м	43,65 ± 2,37	18,00		

Таблица 24 – Сравнительная характеристика генеративных органов горечавки тянь-шанской в популяциях на высоте 1800 м.

Показатели	Популяция 1 Водораздел (опушка леса)		Популяция 2 Восточный склон		Популяция 3 Западный склон	
	М ± m	Cv,%	М ± m	Cv,%	М ± m	Cv,%
К о л - в о цветков в соцветии, шт	12,80 ± 3,31	57,92	9,69 ± 1,48	53,07	16,40 ± 1,63	38,59
Длина соцветия, см	12,90 ± 2,73	7,19	10,06 ± 1,72	42,34	16,30 ± 1,59	27,51
Д и а м е т р цветка, мм	15,50 ± 1,14	9,7	16,87 ± 0,39	6,63	17,39 ± 0,45	6,73

По сравнению с горечавкой тянь-шанской диаметр цветка горечавки Кауфманна меняется сильнее: у первого вида основную роль в репродуктивной сфере играет соцветие, у горечавки Кауфманна – сам цветок.

Для горечавок тянь-шанской и Кауфманна были выделены формы по интенсивности окраски венчика и форме долей. У горечавки тянь-шанской в популяциях преобладает форма синей окраской венчика с точками в зеве. Почти одинаковое количество особей с синей и голубой окраской, также одинаковое количество особей с синей окраской венчика и каймой по краям и голубой окраски с точками в зеве (рис. 52). У горечавки Кауфманна окраска венчика варьирует меньше, отчетливо выделяются только 4 формы: темно-синяя, синяя, голубая и светло-голубая.

У горечавки Кауфманна отмечено большое разнообразие по форме долей венчика (рис. 53). Цветки горечавки холодной не отличаются подобным разнообразием, не удалось выявить достаточно четкие формы по окраске венчика.

Помимо изменчивости цветков, для выживания растений в условиях высокогорий для малоцветковых видов очень важно иметь внутривидовые формы разных сроков цветения.

В популяции на высоте 3450 м горечавки Кауфманна выделены особи с четко выраженными тремя сроками цветения (рис. 54). Половина особей в популяции цвела на момент исследования (средний срок цветения), несколько меньший процент особей находился в стадии бутонизации (поздний срок цветения), и незначительное количество особей отцвело (ранний срок цветения).

Таблица 25 - Сравнительная характеристика генеративных органов горчачки Кауфманна в популяциях разных высот.

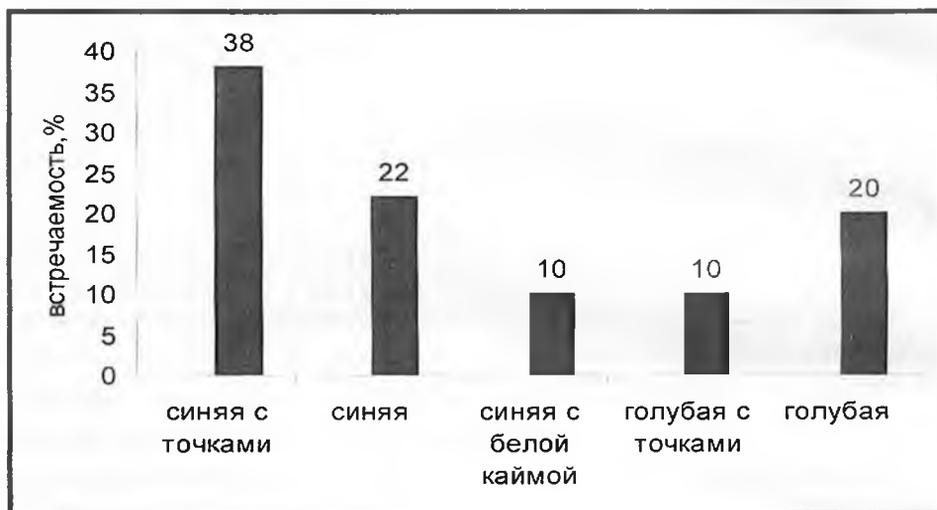
Показатели	2900 м З		3450 м Ю	
	М ± m	Сv,%	М ± m	Сv,%
Высота цветоноса, см	16,10 ± 0,95	2,02	12,41 ± 0,49	11,09
Количество цветков в соцветии, шт	2,77 ± 0,32	36,10	1,36 ± 0, 17	42,46
Диаметр цветков, мм	31,57 ± 0,95	11,62	31,63 ± 1,74	20,53
Длина цветка, мм	36,09 ± 0,82	8,76	31,69 ± 0,96	12,17
Кол-во цветоносов у особи, шт				
молодые	1,86 ± 0,28	48,08	1,54 ± 0,05	12,51
среднегенеративные	5,63 ± 0,37	21,02	5,87 ± 0,54	39,14

Сравнительный анализ встречаемости особей змееголовника алтайского с разным количеством цветков в соцветии выявил, что для популяции в оптимальном местообитании на высоте 2300 м характерно наличие особей с меньшим количеством цветков в соцветии, и максимум встречаемости приходится на растения с соцветием из 5 цветков. Для популяции высоты 2900 м характерны растения с многоцветковыми соцветиями. В обеих популяциях выявлена одинаковая встречаемость особей с определенным количеством цветков: в популяции высоты 2300 м доминируют особи с пятицветковыми соцветиями, но в сумме в популяции преобладают особи с четырех-, шести-восьмицветковыми соцветиями. С увеличением высоты местообитаний количество цветков в соцветиях для большинства особей увеличивается почти вдвое, в популяции возрастает встречаемость таких многоцветковых особей, но отсутствуют растения с малоцветковыми соцветиями (рис. 55).

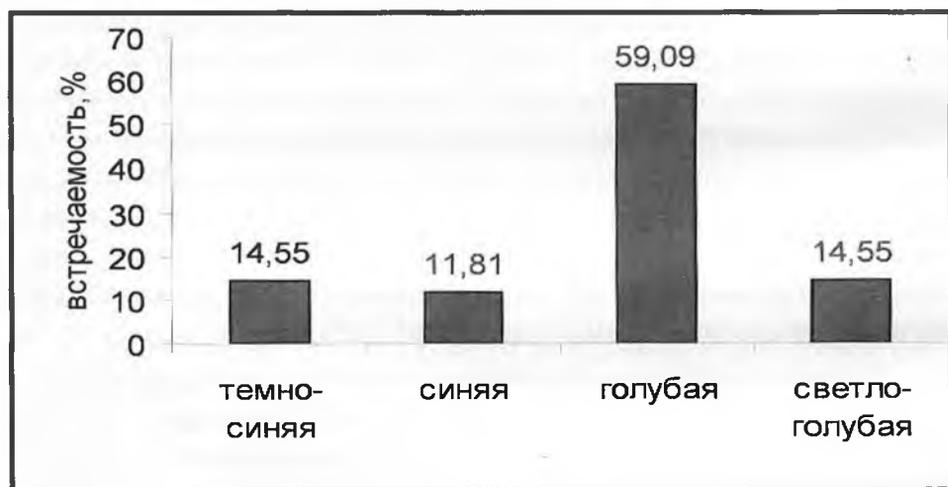
На высоте 2300 м в популяции выделено 7 внутривидовых форм змееголовника алтайского по данному признаку с 4 уровнями встречаемости, на высоте 2900 м – 6 форм только на двух уровнях встречаемости. В этой популяции подсчитывалось количество цветков в соцветии и процент завязавшихся семян.

Наибольший процент пустоцветов отмечается у 10-цветкового соцветия, являющимся средним показателем для вида, у цветков в этих соцветиях формируется и максимальное количество нормально выполненных семян (рис. 56). Для 10- и 12-цветковых соцветий одинаковые

проценты пустоцветов и цветков, образовавших плоды, немногим отличается и соотношение у 14-цветкового соцветия. Наименьший процент цветков, завязавших плоды - у 6-цветкового соцветия, у которого и минимальное количество нормально развитых семян. Для остальных соцветий не наблюдается подобной противоположной зависимости, т.е. процент нормально развитых семян не зависит от процента пустоцветов в соцветии.



А

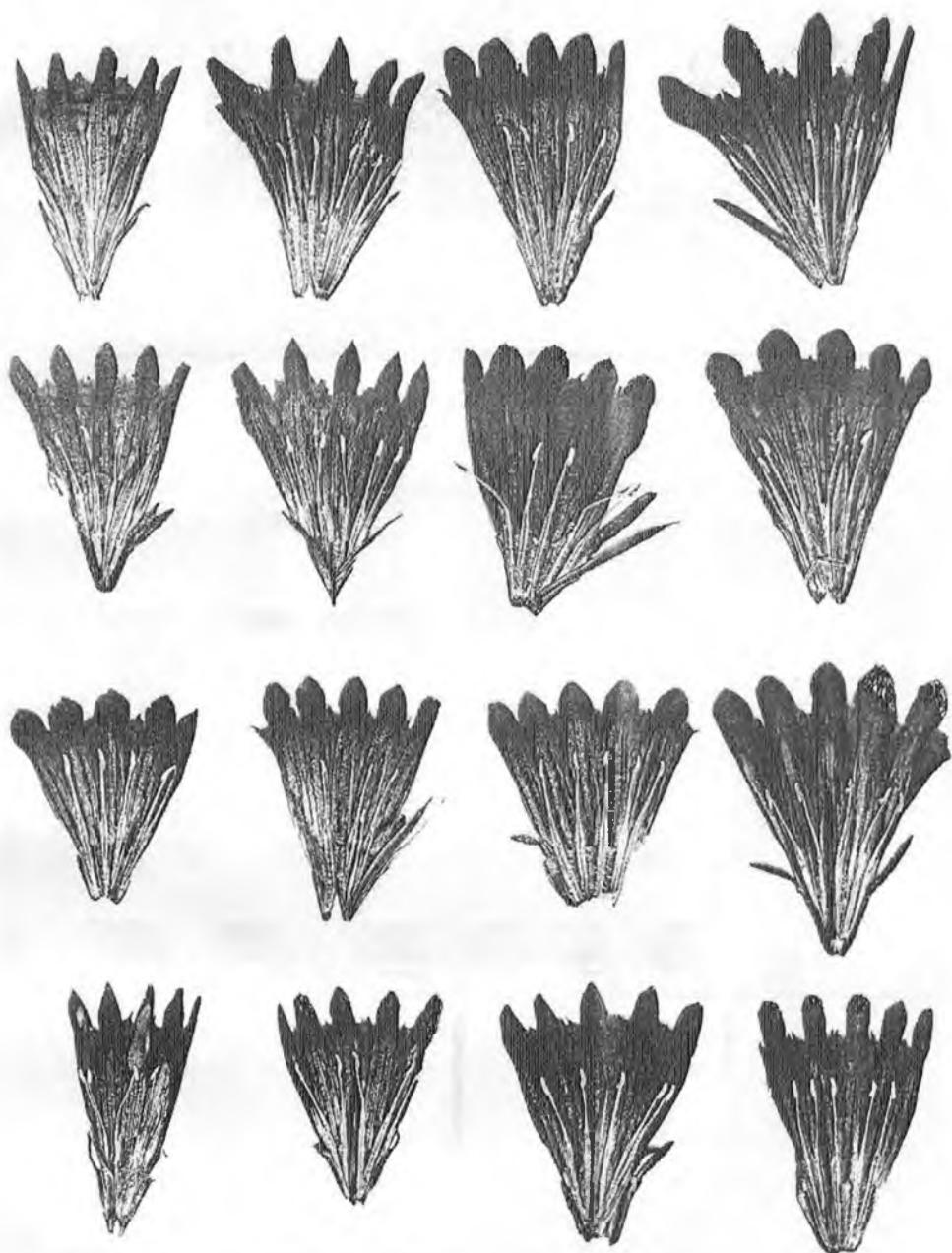


Б

А - горечавки тянь-шанской в популяции водораздела (высота 1800м);

Б - горечавки Кауфманна в популяции южного склона (3450 м)

Рисунок 52 - Соотношение внутривидовых форм по окраске венчика .



*Рисунок 53 - Изменчивость размеров и формы венчика горечавки
Кауфманна в популяции высоты 3500 м.*

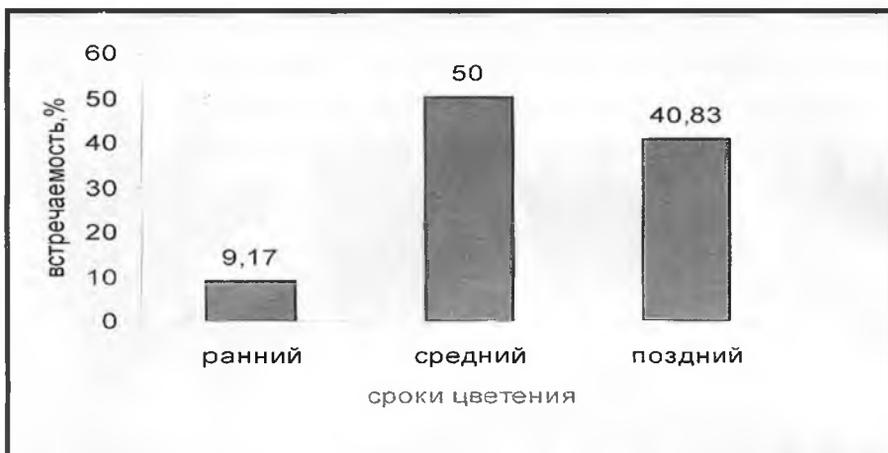


Рисунок 54 - Соотношение особей горечавки Кауфманна по срокам цветения в популяции южного склона на высоте 3450 м.



Рисунок 55 - Соотношение особей змееголовника алтайского с разным количеством цветков в соцветии в популяциях Зайлийского Алатау.

Однако при увеличении количества цветков в соцветии от 10 и выше, процент нормально выполненных семян снижается. Наблюдается обратная зависимость между встречаемостью пустоцветов и количеством цветков в соцветии (рис. 56).

Для генеративных особей высокогорного змееголовника тычиночного в изученной популяции характерно наличие растений с большим числом цветоносов и превалирование в популяции среднегенеративных особей этого змееголовника. У стержнекорневого молочая Ярослава до-

минируют особи с 1-2 цветоносами, растения этого вида редко формируют крупные многопобеговые особи (рис. 57).

Диаметр цветков у одноцветковых видов меняется сильнее, так как у таких видов основную роль в репродуктивной сфере играет сам цветок. У многоцветковых видов, образующих соцветие, большая изменчивость характерна для признака «количество цветков», а диаметр отдельных цветков в соцветии не имеет существенного значения. В этом проявляется экономичность расходования видом энергозапасов в высокогорье – на соцветие уходит больше энергоресурсов, чем на цветок.

Изменчивость органов тем больше, чем важнее роль конкретного органа на данном этапе онтогенеза.



А



Б

Рисунок 56 - Соотношение цветков (А) и нормально развитых семян (Б) в соцветиях с разным количеством цветков у растений змеголовника алтайского в популяции

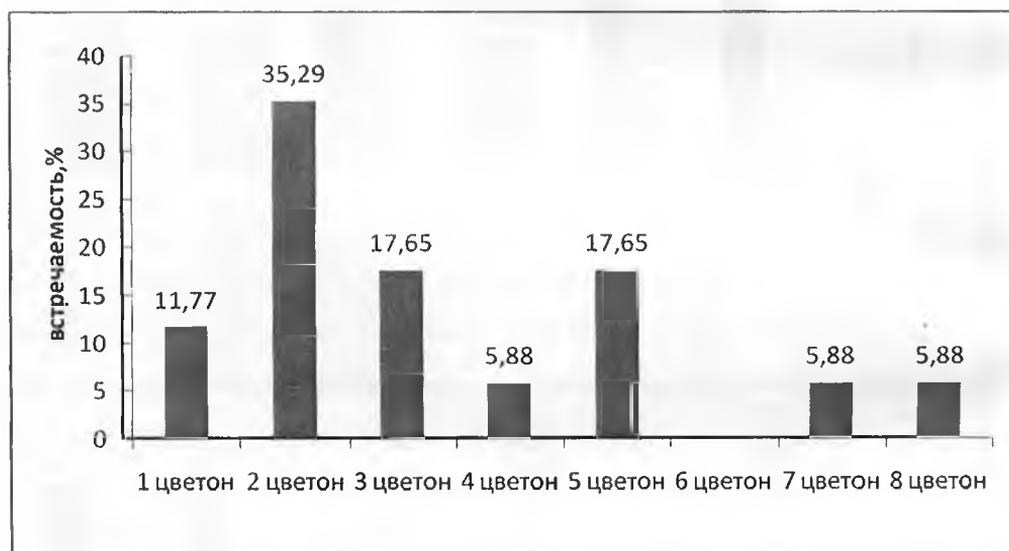
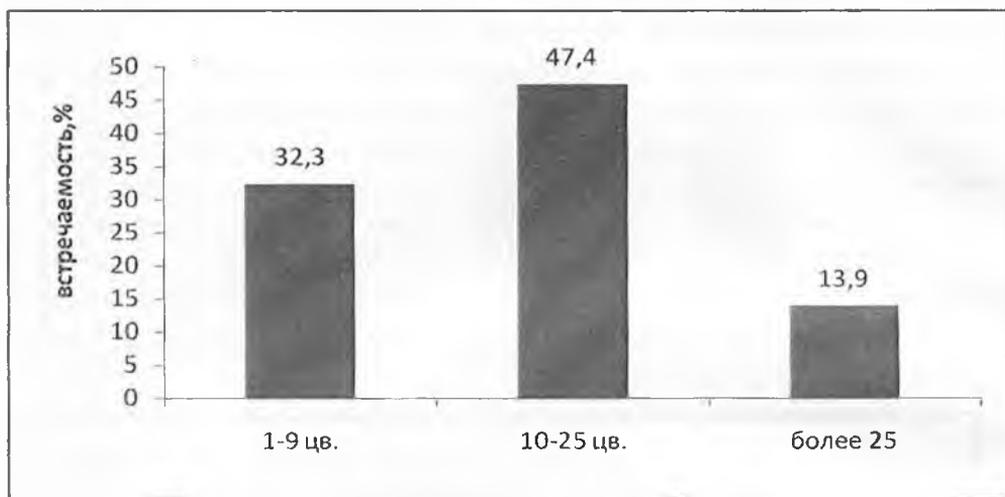


Рисунок 57 - Соотношение генеративных особей с разным количеством цветосов в популяциях стержнекорневых змееголовника тычиночного (А) и молочая Ярослав (Б).

Таким образом анализ возрастной структуры популяций видов разных жизненных форм и обитающих в разных высотных поясах показал определенную зависимость возрастного спектра от инсолируемости местообитаний.

Левосторонний спектр характерен только для клубневых эфемероидов (хохлатки Ледебера и гимноспермиума алтайского) под пологом

леса.

Группа проростков выпадает из возрастных спектров у видов разных жизненных форм, растущих на сильно инсолируемых склонах западной или южной экспозиций, также и у видов полупустынного пояса. Отсутствие группы проростков на момент обследования популяций и достаточное количество других виргинильных групп указывает на быстрый переход проростков в ювенильное и далее в имматурное состояние, что согласуется с имеющимися литературными данными.

Выпадение нескольких возрастных групп из спектра отмечается для видов, занимающих склоны южных экспозиций (молочай Ярослав, недзвецкия, шлемник заилийский) или участки с рыхлым грунтом (змеголовник безбородый).

Сенильные особи обнаружены у видов только в популяциях наиболее инсолируемых местообитаний (горечавка тянь-шанская, горечавка Кауфманна, недзвецкия, хохлатка Ледебур) и не превышают 10% от числа генеративных особей.

Некоторые исследователи указывают на либо весьма незначительное количество сенильных особей, либо на их полное отсутствие в популяциях. Так по данным О.В. Смирновой (1974) в дубравных популяциях травянистых видов разных жизненных форм, в том числе *Corydalis solida*, отсутствуют сенильные особи семенного происхождения и отмечено незначительное количество (0,14 - 0,97 %) сенильных особей вегетативного происхождения. Л.Б. Заугольнова (1974) также отмечает, что сенильные особи в популяции короткокорневищного многолетника *Potentilla glaucescens* встречались очень редко.

Наибольшее количество сенильных особей безвременника осеннего в популяциях нижнего горного пояса Л.М. Фельбаба-Клушина (1993) связывает с тем, что в середине клонов-гнезд происходит угнетение растений. Увеличение численности в популяции особей с признаками старения по мнению некоторых авторов связано с усилением неблагоприятных условий обитания (Бережной, 1979; Литвинова, 1979), одно из которых – засушливость в течение вегетативного сезона, под влиянием которой снижается интенсивность побегообразования, происходит отмирание побегов и отделение старой части партикулы у старых дерновин (Заугольнова, 1980). К аналогичному выводу приходит и Д. Мидоус (1999), по мнению которого участие сенильных растений в ценозах с недостатком влаги, сильным затенением и задернованностью корневищными злаками свидетельствует об удалении условий обитания данного вида от экологического оптимума.

По нашим данным сенильные особи разных видов присутствуют

только в наиболее инсолируемых местообитаниях, что согласуется с мнением других авторов.

Генеративные особи доминируют почти во всех изученных популяциях, особенно в оптимальных для вида местообитаниях.

Возрастная структура популяций двух видов хохлаток: сизоватой и Горчакова, относящихся к разным жизненным формам, представлена двухвершинным спектром с доминированием иммаатурной группы. Двухвершинный спектр также характерен для всех стержнекорневых видов и змееголовника алтайского (лесной пояс).

Изменчивость возрастной структуры популяций зависит от условий обитания конкретного вида: в оптимальных или близких к ним характеристикам обитания присутствует большинство возрастных групп с несомненным доминированием генеративных особей. Оптимальность внешних условий обуславливается степенью инсоляции местообитаний, определяющих условия обитания через температурный и соответственно водный режим. А.А. Уранов (1960) предполагает доминирование генеративной группы как показатель высокого жизненного состояния (оптимальности внешних условий) для развития популяции, но наши исследования показали, что безусловное доминирование генеративной группы отмечается в наиболее жестких условиях обитания – или более высотном, или более инсолируемом, которые никак не назовешь оптимальными. Как наиболее приспособленные в процессе онтогенеза генеративные особи лучше выдерживают ухудшения внешних условий, губительно действующих на молодые прегенеративные особи.

Некоторые авторы (Жиляев, 1984; Кияк, Кобив, Сварнык, 1991; Мидоус, 1999) считают, что неполночленность возрастного спектра характерна для растений в экстремальных условиях и обусловлена упрощенным типом онтогенеза, при котором многие особи не проходят последовательно до конца всех стадий развития, достигая только виргинильного состояния. Однако наши исследования показали, что для видов в экстремальных высокогорных и полупустынных условиях характерен правосторонний возрастной спектр с доминированием генеративной группы, хотя в экстремальных условиях популяции также характеризуются неполночленным возрастным спектром. В изучаемых нами популяциях неполночленность возрастного спектра частично обусловлена быстрым переходом проростков и ювенильных особей в следующее возрастное состояние в течение одного вегетационного сезона.

Для растений экстремальных местообитаний, особенно высокогорий, с резкими перепадами температур в течение суток и возможными минусовыми температурами в вегетационный период, соцветие пред-

ставляет наиболее оптимальный вариант адаптации репродуктивного органа для семенного возобновления. Акропетальный тип цветения позволяет части цветков избежать повреждения заморозками и продуцировать нормальные семена. Несмотря на то, что тип и строение соцветий являются генетически закрепленным видовым признаком, количество цветков может варьировать даже в малоцветковых соцветиях как у внутривидовых форм, так и в зависимости от конкретных условий обитания. Варьирование количества цветков в соцветии почти у всех изученных видов проявляется на высоком уровне.

У изученных высокогорных видов, имеющих многоцветковые соцветия, происходит последовательно рост цветоноса, развитие всех бутонов в соцветии, и только тогда начинается цветение с нижних цветков или мутовок.

Виды с одиночными цветками, растущие в экстремальных условиях высокогорья, при заморозках во время цветения рискуют остаться без плодов из-за повреждения цветков низкими температурами, поэтому для воспроизводства у малоцветковых видов должно быть большее разнообразие внутривидовых форм по морфологии цветка и по срокам цветения.

Увеличение изменчивости репродуктивных органов варьирует в зависимости от важности роли данного органа на конкретной стадии онтогенеза. В генеративном состоянии наиболее отчетливо адаптация растений выражается через полиморфизм репродуктивных органов для формирования максимального количества единиц репродукции (цветков, соцветий, плодов и семян), через увеличение их размеров и разнообразие внутривидовых форм в популяциях.

Глава 6. Адаптационные особенности растений при интродукции

Взаимосвязь между потенциальной продуктивностью и экологической устойчивостью растений весьма специфична для видов, популяций, особей, ценоза и экосистемы. Поэтому выяснение особенностей адаптивных реакций на разных уровнях их формирования является важнейшим условием разработки эффективных способов управления адаптационным потенциалом интродуцируемых растений.

Особенно ярко генетически обусловленные адаптивные реакции видов проявляются при интродукции горных растений в равнинные условия, что показано исследованиями высокогорных видов Памира и Тянь-Шаня (Аврорин, 1956; Бородин, 1965а; Райкова, 1965; Стешенко, Иконников, 1968; Фахриева, Козлова, 1971; Трулевич, 1991; Ткаченко, 2003 и др.).

Анализ имеющихся данных по интродукционным работам выявил следующие основные направления адаптации растений при изменении условий обитания.

В культуре у горных видов наблюдалось увеличение размеров вегетативных и генеративных органов и их количества на растениях, число метамеров на годичном побеге (Бородин, 1965а; Стешенко, Иконников, 1968; Костромина, 1971; Фахриева, Козлова, 1971; Пошкурлат, 1976; Карписонова, 1985; Комир, 1988; Котухов, Аралбаев, 1990 и др.); уменьшалась густота опушения, изменялось соотношение пигментов в органах растений (Бородин, 1965; Джавахишвили, 1965). Характерно, что большинство исследователей отмечают увеличение в первую очередь размеров ассимиляционных органов и их количество.

Отмечается, что при интродукции увеличились размеры репродуктивных органов. В культуре у пиретрума Келлера увеличивается число цветоносов на куст, число корзинок, однако отмечено слабое плодоношение, завязываемость семян составляет 3-7%, редко 20%. Дружное плодоношение и созревание семян наблюдалось только в годы с теплой и сухой погодой (Котухов, Аралбаев, 1990). У *Delphinium semibarbatum* увеличилось количество соцветий и количество цветков, хотя при этом высота растения и количество листьев почти не изменились. Прикорневые и стеблевые листья, длина соцветий и количество цветков увеличились почти в два раза, но среднее количество листьев на цветоносах не изменилось, изменилась длина междоузлий (Фахриева, Козлова, 1971).

При интродукции высокогорных памирских видов *Carex melanantha* и *Potentilla pamiroalaica* выявлено, что в более благоприятном климате и

при более продолжительном периоде вегетации значительно увеличивается не только рост листьев, но и сильно возрастает интенсивность их образования в течение всего вегетационного периода (Стешенко, Иконников, 1968). У лапчатки прямостоячей незначительно изменяется высота растений, порядок ветвления, меняется количество листьев на побеге (Крылова, Тихонова, 1971).

При перемещении растений в пределах высотного ареала в нижние пояса наблюдалось увеличение размеров органов, при переносе в верхние пояса – их уменьшение. При переносе растений за пределы их ареала размеры обычно уменьшались независимо от направления перемещения – в верхние или нижние пояса. Чем меньше условия обитания соответствуют свойствам вида, тем сильнее уменьшаются высота растений и число генеративных побегов, площадь листовых пластинок, длина черешка листа (Малышев А., 1965, 1973).

Отмечается прямая зависимость размеров особей, продолжительности роста монокарпических побегов и окончания вегетации лабазника камчатского от степени гумидности условий обитания: так наиболее продолжительный рост побегов отмечается у особей влажных местобитаний, меньший – в сухих (Качура, 1974).

Растения *Delphinium biternatum*, переселенные в более засушливые условия Душанбе, приобрели мезоморфное строение как следствие того, что фенофазы в условиях ботанического сада сдвинулись на более ранние сроки (2 месяца), и растения попали в более благоприятные условия. Также мало отразились новые условия обитания на анатомическом строении одноярусных листьев *D.semibarbatum*. Однако цветonoсные стебли у этих растений в культуре становятся более ксероморфными, что выражается в большем утолщении и одревеснении клеточных оболочек (Фахриева, Козлова, 1971).

Н.В. Трулевич (1991) отмечает, что многим видам в интродукции свойственно одновременное существование вегетирующих, бутонизирующих, цветущих и плодоносящих побегов. Такие растения имеют достаточно широкий высотный ареал и часто уходят под зиму, не прекращая вегетацию (*Ranunculus gelidus*, *Papaver tianschnicum*, *Primula algida*, *Erigeron aurantiacus*).

Наиболее интенсивный рост генеративных побегов почти у всех изученных видов, относящихся к разным жизненным формам, в фазу бутонизации и массового цветения, прекращающийся к плодоношению, являющийся характерным для высокогорных растений Памира, сохраняется и в других условиях обитания (Стешенко, Иконников, 1968).

Некоторые высокогорные памирские виды в условиях Ташкен-

та явились достаточно устойчивыми и сохраняли типичную для вида жизненную форму при интродукции семенами. При выращивании в культуре у этих видов наблюдалось увеличение высоты, более обильное кущение и стеблеобразование, у подушек обильное ветвление и интенсивное увеличение диаметра куста (Бородин, 1965; Райкова, 1965).

Т.В. Шулькина (1965) отмечает превращение *Aster alpinus* из типичного корневищного травянистого многолетника в полукустарник с одревесневшим стеблем и зимующими розетками зеленых листьев в условиях Ленинграда. Аналогичное изменение жизненной формы наблюдается у *Aster alpinus* и *Helichrysum polyphyllum* при интродукции кавказских растений в Киев (Комир, 1988).

Полукустарнички (*Ajania tibetica*, *Artemisia pamirica*, *Eurotia ceratoides*) более чувствительны к изменениям условий выращивания, чем многолетние травы: в условиях интродукции Ташкента и Ленинграда наблюдалось интенсивное и довольно растянутое цветение и плодоношение, после которого растения гибли подобно одно- и двулетникам. *Artemisia pamirica* и *A. kuschkeviczi* зацветали на второй год и погибали. Кустарнички (*Comarum salesovianum*, *Dasiphora dryadanthoides*, *Clematis tangutica*) при выращивании в Ленинграде длительно вегетируют, но теряют способность к генеративному воспроизводству и в течение ряда лет остаются вегетативными. Однако в Ташкенте *Clematis tangutica* ежегодно цветет и плодоносит (Стешенко, Иконников, 1968).

Некоторые высокогорные виды, представленные типичными стелющимися кустарничками, при изменении условий обитания почти не меняют форму (*Lonicera semenovii*), образуя подземные скелетные ветви с придаточными корнями, тянущиеся до 40 см и более (Стешенко, 1965). При перенесении в пределах естественного ареала в субальпийский пояс из альпийского часть растений (*Saxifraga hirculus*, *Leontopodium ochroleucum*, *Smelovskia lilacina* и др.) сильно меняют свою подушкообразную форму на типичную для травянистых растений (Стешенко, 1965).

Типичный памирский полукустарничек *Artemisia santolinifolia* со сроком жизни в природных условиях 50-60 лет в условиях культуры (Москва) превратился в малолетнее травянистое растение со сроком жизни 3-5 лет (Трулевич, 1991).

Изменение жизненной формы происходит и в зависимости от увлаженности местообитания. *Salix reticulata* формирует жизненную форму в зависимости от эдафических условий и увлаженности или как стелющийся кустарник с распростертыми укореняющимися ветвями в гумидных местообитаниях, или как подушковидная форма на камени-

стых сухих субстратах (Дервиз-Соколова, 1962). Дефицит влаги, снижение освещенности под пологом леса, задержание приводит к изменению жизненной формы длиннокорневищного *Geranium sanguineum* до короткорневищного (Сугоркина, 1987).

Ритм развития определяется как последовательная смена фенофаз на протяжении всей жизни растений – цветение и плодоношение наступают только на определенном этапе развития особи. Ритм вегетации – последовательная смена фенофаз в течение одного вегетационного периода, у однолетников эти ритмы совпадают (Ворошилов, 1960).

Смена фаз онтогенеза во времени создает определенный ритм развития, свойственный каждому виду (Ворошилов, 1960; Левина, 1963). Видовые особенности ритма развития определяются различиями в сроках наступления и длительности отдельных фаз, а фазы цветения и плодоношения, по мнению Р. Левиной (1963), также являются этапами онтогенеза. Продолжительность прохождения отдельных фаз развития – один из количественных показателей ритма развития.

Каждое растение обладает определенной амплитудой приспособляемости к условиям среды, причем у разных видов пределы приспособляемости варьируют. Установлено, что различные биологические группы растений проходят одинаковое количество фенофаз в разное время и с разной скоростью, что определяется их происхождением (Беспалова, Борисова, 1963; Атаева, 1970; Фахриева, Козлова, 1971; Трулевич, 1991). Продолжительность фенофаз у одного вида может быть неодинакова в пределах одного года в разных экологических условиях (Пошкурлат, 1976). Фенофазы эремуруса мощного в условиях Северной Буковины сдвигаются в сторону лета на 1,5 -2 недели (Смолинская, 2002).

Наблюдается определенная закономерность в изменении темпов онтогенеза у растений различных типов растительного покрова и высотных поясов при их интродукции, что вызвано рядом внешних факторов. Установлено, что при пересадке многолетников фазы их развития смещались в сторону ритма, свойственного аборигенам того пояса, куда были пересажены растения. При этом переселение с большей высоты на меньшую приводило к замедлению развития в год плодоношения, а переселение на более высокий уровень – ускоряло плодоношение (Малышев А., 1965). Ускорение развития растений при пересадке на большие абсолютные высоты местообитаний указывает на приспособление видов к условиям более короткого вегетационного периода высокогорий (Малышев А., 1972).

В условиях культуры у растений значительно сокращается ювенильный период онтогенеза и продолжительность жизни, особенно у

видов, быстро переходящих к генеративной стадии и обильно плодоносящих (Бородин, 1965; Пошкурлат, 1975; Минина, 2000 и др.). В культуре ювенильный этап горлицы весеннего длится несколько недель или выпадает совсем, так как первый дициклический побег начинает формировать оси 2 порядка (Пошкурлат, 1975). Подушка *Acantholimon diapensoides* образует в Ташкенте типичную для данного вида форму, переходя к симподиальному ветвлению через 2 месяца и зацветая на третий год (Райкова, 1965). В культуре все основные фазы развития горца змеиноного сдвигаются на более ранние календарные сроки (Костромина, 1970).

Большее количество горных растений, вступив впервые в генеративную фазу, в условиях культуры цветет обильнее, образуя значительное количество генеративных побегов (Бородин, 1965; Райкова, 1965; Стешенко, 1965; Стешенко, Иконников, 1968; Израэльсон, 1970; Тимохина, 1970; Икрамов, Нормурадов, 1984; Съедина, 1988; Минина, 2000; Смолинская, 2002).

Высокогорные растения Тянь-Шаня в условиях культуры вступают в генеративную стадию в первый год жизни, проходя укороченный жизненный путь в 3-5 лет (Аврорин, 1956; Бородин, 1965; Ляшенко, 1974; Атаева, 1970; Фахриева, Козлова, 1971; Мынбаева, 1996; Трулевич, 1991 и др.). Сокращение продолжительности жизни у растений происходит за счет ускоренного прохождения отдельных фаз онтогенеза, что обычно наблюдается при переносе растений из более холодных местообитаний в теплые или при выращивании в культуре. К ускорению темпов онтогенеза в условиях культуры, по мнению Н.В. Трулевич (1991), приводит также реакция растений на ослабление конкуренции со стороны компонентов фитоценоза, что выражается в интенсификации ростовых процессов, усилении ветвления вегетативных и генеративных побегов.

При многолетней работе с интродуцентами Внутреннего Тянь-Шаня Н.В. Трулевич (1991) выявила закономерности в изменении темпов онтогенеза у растений различных типов растительного покрова и высотных поясов: в условиях Москвы меньше всего темпы онтогенеза изменяются у видов средне-горно - лесолугового пояса, в большей степени - у растений альпийских и субальпийских лугов, и существенно изменяются у представителей экстремальных условий обитания (субнивального пояса, горных пустынь и сухих степей).

Выявлена определенная закономерность в адаптации видов Заилийского Алатау из разных высотных поясов и разных по гумидности местообитаний при интродукции в Санкт-Петербург. Часть растений высокогорных видов *Rhodiola coccinea*, *Allium amblyophyllum*, *A. atrosanguineum*, *A. platyspatum* погибла в первые годы во время зимних

оттепелей. Оставшиеся растения этих видов цвели, но не образовывали семян. Субальпийские *Clementsia semenovii* и *Rhodiola linearifolia* нормально цвели и плодоносили, лесные виды *Thymus marschallianus* и *Ferula kelleri* цвели, но полноценные семена образовывали не каждый год; виды из сухих прегорий *Ferula iliensis*, *F. akitschkensis*, *F. foetida* и *Iris albertii* погибли (Ткаченко, 2003).

Данных по адаптивности растений разных онтогенетических состояний к новым условиям жизни немного. Так по наблюдениям З. Беспаловой и И. Борисовой (1963) ювенильные растения ферулы джунгарской в природных обитаниях засыхают на 2-3 недели раньше, чем взрослые вегетативные особи этого вида. А.П. Пошкурлат (1976) выявлено влияние возрастного состояния растений на прохождение фаз сезонного развития у горицвета весеннего: отрастание побегов у генеративных особей происходит раньше почти на месяц, чем у сенильных. Ещё большие различия во времени отрастания побегов и скорости их роста отмечены у сенильных растений, а также у вегетативных и генеративных особей.

Весь цикл сезонного развития у молодых особей происходит быстрее, чем у взрослых растений. С этим в большей степени, по мнению авторов (Беспалова, Борисова, 1963), связана одновременность наступления одноименных фаз, которая наблюдается у популяции данного вида в природных условиях. Во влажные теплые годы особенно резко заметна разница в прохождении фенофаз у разновозрастных особей, в сухие годы она сглаживается (Беспалова, Борисова, 1963). Разница температурного и светового режимов вызвали увеличивающуюся разницу в сроках цветения у горицвета весеннего (Пошкурлат, 1976).

В условиях интродукции формирование генеративных органов в почках возобновления у высокогорных травянистых растений сдвигается с осени на весну и начинается вместе с ростом перезимовавших почек (Бородин, 1963), в то время как на Памире у большей части растений генеративные органы в почках возобновления уже сформированы к осени (Стешенко, 1962; Райкова, 1965). По мнению А.П. Стешенко и С.С. Иконникова (1968) продолжительность периода генеративного развития в целом почти у всех многолетних травянистых видов, выращенных в различных условиях, остается достаточно постоянной величиной и укладывается в пределы 100-120 (125) дней. Более стабильной величиной оказывается время наступления генеративной фазы.

Жизненный ритм вида при интродукции меняется за счет смещения фенофаз, пока не начнет соответствовать ритму температурно-климатических факторов нового местообитания, но длительность перестройки организма зависит от видовых особенностей растений и

величины разницы между естественным местообитанием и новыми условиями.

Н.И.Аврориным (1956) выведено общее правило при переносе растений интродукции:

1. растения сохраняют свойственные им на родине календарные сроки развития при переселении в наиболее сходные с родиной районы;

2. растения запаздывают против указанных сроков при переселении на север и в горы и опережают их при переносе в более южные и ниже расположенные точки: отклонения тем больше, чем больше разница между прежними и новыми условиями жизни растений.

Рядом интродукторов приводятся данные о сохранении феноритмов у видов, природные условия обитаний которых близки к условиям интродукции. Так в Москве не изменилась феноритмика растений широколиственных лесов (Карписонова, 1985) и лесного пояса Тянь-Шаня (Трулевич, 1991).

При интродукции среднегорных видов в Душанбе *Delphinium semibarbatum* был перенесен в пределах ареала, и поэтому он зацвел на следующий год, сохранив феноритмику. В отличие от этого вида *Delphinium biternatum* в ботаническом саду зацвел только на четвертый год, так как перенесен за пределы ареала, при этом продолжительность фазы цветения сократилась на 8 дней (Фахриева, Козлова, 1971). Приспособление этого вида происходило постепенно, путем сдвига фаз на более ранние сроки, пока ритм развития растений не стал соответствовать характеру климатических условий нового местообитания. Благодаря такой стратегии вид ушел от неблагоприятных условий и оказался в более мягких условиях, чем и объясняется лучшее развитие растений и усиление мезоморфных черт в анатомии.

Альпийские растения при переносе в Полярный сад сохраняли свойственные им на родине сроки цветения (Аврорин, 1956). Одни и те же виды на Памире и в Ленинграде вступают в фазу цветения с разницей в 3-5, иногда 10 дней. При переходе к обсеменению сроки ещё более выравниваются (Степенко, Иконникова, 1968).

У эдификатора альпийских лугов Тянь-Шаня *Kobresia capilliformis* период вегетации в Москве удлиняется на 40 дней по сравнению с природными местообитаниями, а типичный высокогорный вид типичный высокогорный вид *Gentiana kaufmanniana* начинает вегетацию на 40 дней раньше и заканчивает на 10 дней позже, также увеличивая период вегетации. Аналогичное увеличение феноспектров наблюдается и для других высокогорных видов Тянь-Шаня (*Trollius dschungaricus*, *Ranunculus gelidus*, *Erigeron aurantiacus*). Субальпийский

вид *Callianthemum alatavicum* в условиях Москвы начинает вегетацию на месяц раньше, чем в естественных местобитаниях, причем наблюдается одновременное развитие вегетативных и генеративных органов. Ряд видов степных ценозов Тянь-Шаня при интродукцию в Москву начинает и заканчивает вегетацию позже, чем в природе (Трулевич, 1991).

В условиях Душанбе *Gypsophyla bicolor* цветет на 6-8 дней дольше, чем в природных местообитаниях. Бутонизация начинается почти на месяц раньше, цветение проходит в зависимости от природных местообитаний раньше на 13-15 дней по сравнению с высокогорьем, на 23-25 дней по сравнению с нижним поясом. (Атаева, 1970). По мнению Г.Д. Фахриевой и Н.А. Козловой (1971) фаза бутонизации и цветения *Delphinium semibarbatum* в культуре увеличивается из-за более высоких среднесуточных температур в ботаническом саду. По отношению к природным местообитаниям ритм сезонного развития молочая Ярослав в условиях Алматы запаздывает на 7-10 суток (Ракитянская, 1992).

Многочисленное повторение фазы цветения за сезон у ряда видов характеризует происходящие у них глубокие сдвиги в ритмике сезонного развития. Сдвиги в ритмах развития в культуре проявляются в первую очередь в ранних сроках начала вегетации и соответственно в более раннем наступлении всех фаз развития, в зависимости от метеоусловий года.

В культуре наблюдается повторное цветение у многих горных интродуцентов, называемое «волнами цветения». При вторичном цветении, согласно В.Н. Голубеву (1971), происходит либо дополнительная генерация цветоносных побегов («настоящее вторичное цветение»), либо происходит ветвление существующего соцветия, верхушечный рост побегов и т.д, т.е. «продленное вторичное цветение». Повторное цветение на побегах второго периода при интродукции наблюдается у многих весенне-цветущих видов: цветоносы развиваются из почек возобновления, из которых к концу лета формируются генеративные органы (Аврорин, 1956; Артющенко, 1963; Шулькина, 1964; Мынбаева, 1996; Смолинская, 2002).

Неоднократное цветение (2-5 волн) в течение вегетационного сезона ряд исследователей объясняют симподиальным ветвлением и образованием новых генеративных побегов (Бородин, 1965; Стешенко, 1965 а; Минина, 2000). Например, среднеазиатский горный эфемероид *Eremurus robustus* в условиях Северной Буковины формирует 2-6 равноценных цветоноса на одном растении (Смолинская, 2002). В условиях Москвы этот вид перестает быть эфемероидом и становится длительно вегетирующим, сохраняя листья зелеными до октября (Хохряков, 1963 б).

Dracocephalum heterophyllum резко сокращает продолжительность жизни, дает 2-3- волны цветения уже в первый год и отмирает на 3-4 год (Райкова, 1965). Представитель высокогорных пустынь *Eurotia ceratoides* очень резко меняет ритм развития по сравнению с другими памирскими видами при интродукции, зацветает в первый год и на протяжении одной вегетации способен давать пять волн цветения (Стещенко, 1965 а)

Высокогорные полукустарнички в условиях интродукции становятся одно- и двулетниками (Стещенко, Инконников, 1968) или малолетниками (Комир, 1988; Трулевич, 1991). При интродукции растений в Полярно-альпийской сад некоторые двулетники стали трех- и даже четырехлетниками и цвели дважды в жизни (Аврорин, 1956).

На Памире у многих травянистых растений и полукустарников цикл монокарпического побега длится, как правило, несколько лет (побег полициклический), увеличиваясь в более засушливых местообитаниях. В Ташкенте происходит сокращение периода развития монокарпического побега, т.е. происходят сдвиги в онтогенезе у растений высокогорий, что находит выражение в изменениях морфогенеза жизненной формы растений, которые в первую очередь связаны с превращением полициклических побегов в моноциклические и дициклические, и с появлением нескольких поколений монокарпических побегов (Бородин, 1965).

На ритм развития растений влияют и условия увлаженности. При увеличении влажности наблюдается удлинение периода развития и периода вегетации; сокращение ювенильного периода и длительности жизни; увеличение растительной массы; возрастание семенной продуктивности за счет образования большого количества генеративных побегов. В сухих условиях обитания у этих же видов сокращается период развития, сокращается количество генеративных побегов до единичных или они полностью отсутствуют, плодоношение не происходит (Стещенко, 1965а). При уменьшении влажности почвы у костра безостого увеличивается абсолютное количество и доля генеративных побегов, существенно меняется соотношение генеративных и вегетативных побегов, но уменьшается количество репродуктивных органов (Чибрик, 1971).

Эндемик субальпийского пояса Кавказского хребта клевер ключевой в условиях суходольных лугов Кировской области проходит ускоренный цикл онтогенеза и ведет себя как типичный однолетник, завершая полный цикл развития за один вегетационный сезон. Однако при повышении увлажненности местообитаний (на заливных лугах) цикл развития и продолжительность жизни этого растения существенно удлиняется и вид проявляет себя уже как типичный многолетник (Бурова, 1965).

При переносе из гумидных условий лесного пояса в сухие и жаркие условия полупустыни девясил корнеглавый - многолетний розеточный монокарпик с продолжительным виргинильным периодом и моноциклическими генеративными побегами - проявляет себя как двулетний стеблевой монокарпик с моноциклическими генеративными побегами (Байтулин, Сеницына, 1992).

Выявлено, что устойчивость растений в культуре носит видовой характер. По данным И.И. Сикуры (1982) в культуре не приживаются некоторые узкоспециализированные виды (псаммофиты, облигатные галофиты и подушковидные формы), а также некоторые горные приледниковые виды (*Taraxacum lilacinum*, *Macrotomia euchroma*, *Waldheimia tridactylites*, *Richteria leontopodium*, *Saussurea sorocephala*).

В интродукции оказываются неустойчивыми растения с замедленным темпом онтогенеза и не проходящие ежегодно полного цикла развития побегов. Угнетение их различными факторами, в том числе и фитоценоотическим прессом, приводит к ограничению ростовых процессов и, как правило, к более медленному развитию растений (Трулевич, 1991). Длительное наблюдение за такими видами оказывается неосуществимым. К таким неустойчивым видам А.П. Стешенко и С. С. Иконников (1968) относят *Primula moorcrofti* и *Saxifraga hirculus*., Н.В. Трулевич (1991) - *Hegemone lilacina*, *Sibbaldia tetrandra* и некоторые представители высокогорных пустынь (*Reamuria songorica*, *Brachanthemum kirghisorum*).

Адаптация растений Заилийского Алатау к условиям ботанического сада.

При адаптации растений к новым условиям наиболее важным является прохождение сезонного ритма развития в сроки, обеспечивающие репродукцию вида. Наблюдения в культуре за растениями Заилийского Алатау показали, что отрастание почти всех видов независимо от первичных условий обитания происходит в одни сроки - при прохождении определенной суммы положительных температур. В условиях Алматы такими датами являются первые числа марта (1-4 марта), на которые приходится прорастание ранне-цветущих эфемероидов и последняя декада марта (20-24 марта) с массовым отрастанием весенне-цветущих видов (рис. 58). В первых числах апреля (1-4 и до 10 апреля) прорастают остальные виды. Дифференциации видов по этому признаку в зависимости от первичных условий обитания не выявлена.

Начало цветения растений нижнего пояса приходится на последнюю декаду марта - 1 декаду апреля (крокус алатавский, ирис Колнаковского, юнона Кушакевича, весенник длинноножковый). Единственный

высокогорный корневищный многолетник, который зацветает одним из первых в конце марта – начале апреля вместе с ранне-весенними клубневыми и луковичными эфемероидами - это фиалка алтайская, занимающая широкий высотный ареал от лесного пояса (2100 м) до верхнего предела растительности (3600 м).

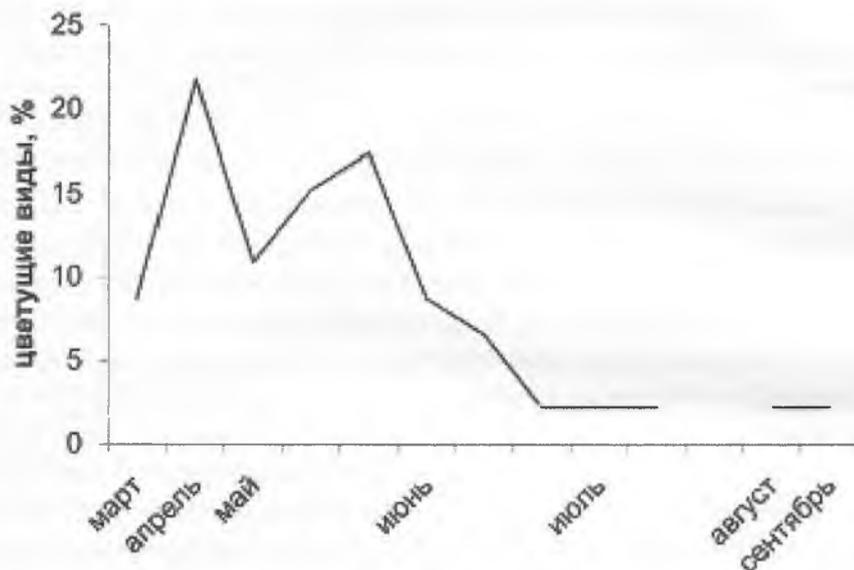


Рисунок 58 - Динамика зацветания растений Заилийского Алатау в условиях ботанического сада (Алматы).

Максимальное количество цветущих видов приходится на 2 половину апреля - начало мая, в это же время зацветают и высокогорные виды (фиалка алтайская, каллиантемум алатавский, змееголовники безбородый и алтайский, родиола кроваво-красная).

Следующий пик цветения приурочен к середине мая, когда цветет основная масса лесных видов и некоторые виды низкогорья (рис. 58).

С конца мая и до конца июня наблюдается снижение количества цветущих видов, во второй половине лета отмечаются лишь единичные цветущие растения, такие как герань холмовая, живокость дважды-тройчатая, очиток Альберта. Однако для этих позднецветущих видов отмечено и наиболее продолжительное цветение: для герани 46 суток, для живокости и очитка Альберта – около 30 суток.

В таблице 26 представлены среднегодовые данные по основным климатическим показателям в ботаническом саду и природных местобитаниях изучаемых видов.

Таблица 26 - Основные климатические характеристики района исследований (Соколов с соавт., 1962)

Показатели	Субальпийский и альпийский пояса	Лесной пояс		Ботанический сад
		Еловый лес	Дикоплодовые леса	
Высота над уровнем моря, м	2800-3500	1800-2800	1000-1300	850-900
Среднегодовая температура, °С	-2,7 - +0,8	2,6 - 6,8	7,7-8,7	8,7
Минимальная температура, °С (Декабрь-Январь)	-9,7 - 11,9	-7,3 - 4,3	-4,5-7	-4,8 - 7,4
Максимальная температура, °С (Июль-Август)	+ 6,8 - 7	+ 12,8 - 18	+ 22,4- 19,3	+ 23 - 22
Среднегодовая сумма осадков, мм/год	734 - 754	843 - 880	524 - 779	463

Наблюдалось смещение сроков цветения на весенний период по сравнению с природными условиями, особенно у высокогорных растений. Для определения этой разницы был проведен сравнительный анализ сроков зацветания изучаемых видов (табл. 27). Именно даты начала цветения показали корреляцию между условиями обитания вида и сроками зацветания в условиях культуры.

Разница между сроками начала цветения в природе и в культуре одинакова для видов, растущих в одном ценозе, т.е. на участке склона одного уровня инсоляции. Если вид встречается в широком высотном диапазоне, то этот показатель будет варьировать в зависимости от конкретного местопроизрастания растений данного вида. Например, для фиалки алтайской, растущей на высоте 3000 м или на высоте 2800 м разница между сроком зацветания составляет соответственно 90 и 50 суток (табл. 27).

Разница начала цветения некоторых видов сильно варьирует в зависимости от погодных условий года от 3-5 суток до 14-15 суток, поэтому для таблицы 27 приведены среднегодовые даты.

Знаком + отмечены виды, у которых цветение в условиях культуры проходит позже, чем в природных местообитаниях. Это виды, высотные ареалы которых совпадают с высотой ботанического сада, но из-за более низких температур на территории сада цветение здесь запаздывает по сравнению с открытыми природными местообитаниям. Эти данные согласуются с приведенными Н.В. Трулевич (1991).

В течение нескольких лет наблюдений отмечено две волны цветения только у представителей семейства Asteraceae - астры альпийской и ястребинки золотистой - в годы с теплой ранней весной и затяжной осенью, причем длительность вторичного цветения много короче (табл. 27).

**Таблица 27 - Сравнительный анализ цветения видов
Заилийского Алатау в природных местообитаниях и культуре.**

Вид	Средне- годовая дата начала цветения в природе	Разница между датами начала цветения в природе и культуре	Среднегодовые даты цветения в культуре		
			начало	оконча ние	Продолжи- тельность цветения, сут.
Субальпийский пояс, 3000 м					
<i>Viola altaica</i>	23.06	90	28.03	30.04	32
<i>Erigeron lachnocephalus</i>	16.08	90	20.05	05.06	15
<i>Dracocephalum imberbe</i>	15.07	75	29.04	14.05	16
<i>Rhodiola coccinea</i>	20.06	65	17.04	04.05	17
<i>Artemisia aschurbaevii</i>	30.08	65	29.05	20.06	23
Каменистые местообитания субальпийского пояса, 2800 м					
<i>Allium amblyophyllum</i>	23.07	60	22.05	04.06	10
<i>A. karelinii</i>	15.07	60	18.05	28.05	10
<i>Euphorbia alatavica</i>	23.06	60	25.04	02.05	7
<i>Cerastium cerastoides</i>	15.07	60	10.05	25.05	15
<i>Cerastium lithospermifolium</i>	15.07	60	20.04	10.05	20
<i>Callianthemum alatavicum</i>	20.06	60	22.04	04.05	12
<i>Dracocephalum altaiensis</i>	23.06	60	24.04	10.05	16
<i>Primula nivalis</i>	25.06	60	22.04	18.05	26
<i>Leontopodium fedtschenkoana</i>	22.07	60	28.05	19.06	22
Верхняя граница елового леса – субальпийские луга, 2800 м					
<i>Sedum ewersii</i>	25.07	50	11.09	23.09	12
<i>Draba oreades</i>	25.06	50	07.05	25.05	18
<i>Iris bloudowii</i>	22.06	50	02.05	14.05	12
<i>Gentiana algida</i>	10.07	50	20.05	25.05	5
<i>Viola altaica</i>	18.05	50	28.03	30.04	32

Еловый подпояс, 2500 m, северные и северо-западные склоны					
<i>Allium coeruleum</i>	20.07	45	04.06	25.06	21
<i>Trollius dsungaricus</i>	08.06	45	19.04	4.05	16
<i>Dracocephalum nodulosum</i>	30.06	45	14.05	03.06	20
<i>Erigeron aurantiacum</i>	25.06	45	10.05	28.05	18
Еловый подпояс, открытые каменистые западные склоны, 2300 m					
<i>Sedum hybridum</i>	05.07	40	25.05	05.06	12
<i>Ziziphora bungeana</i>	20.07	40	12.06	28.06	16
<i>Thymus dnytrievii</i>	27.06	30	28.05	10.06	13
<i>Polemonium caucasicum</i>	08.06	30	11.05	18.05	8
<i>Scutellaria transiliensis</i>	08.07	30	03.06	12.06	9
<i>Geranium collinum</i>	20.07	30	20.06	05.08	46
<i>Nepeta pannonoca</i>	20.07	25	14.06	27.06	13
<i>Rosularia alpestris</i>	15.07	25	20.06	02.07	12
Еловый подпояс, открытые юго-восточные склоны, 2300 m					
<i>Dracocephalum nutans</i>	08.06	20	20.04	31.05	11
<i>Thalictrum collinum</i>	05.07	20	12.06	24.06	12
<i>Campanula glomerata</i>	05.07	20	06.05	19.05	13
<i>Aster alpinus</i>	08.06	20	18.05	01.06	14
Вторичное цветение			20.09	30.09	9
<i>Hieracium aurantiacum</i>	05.07	20	04.06	26.06	22
Вторичное цветение			20.09	05.10	15
Подпояс дикоплодовых лесов, западные склоны, 1100 m					
<i>Delphinium biternatum</i>	10.07	20	20.06	19.07	30
<i>Paeonia anomala</i>	10.05	20	24.04	03.05	9
<i>Eremurus robustus</i>	15.06	15	29.05	10.06	13
<i>Eremurus tianschanicus</i>	05.07	5	30.06	12.07	12
<i>Gymnospermum altaicum</i>	25.03	+5	20.03	03.04	13
Остепненные склоны, 1000 m					
<i>Iris kolpakowskiana</i>	24.03	0	23.03	5.04	14
<i>Crambe kotschyana</i>	13.05	0	14.05	02.06	18
<i>Salvia sclarea</i>	08.06	0	03.06	25.06	22
<i>Euphorbia rapulum</i>	28.04	0	26.04	03.05	7
<i>Thalictrum isopyroides</i>	28.04	0	26.04	04.05	8

<i>Sedum albertii</i>	10.07	0	13.07	10.08	27
Сухие каменистые склоны, 900 м					
<i>Iris albertii</i>	06.05	+4	10.05	19.05	9
<i>Tulipa ostrowskiana</i>	13.04	+5	18.04	02.05	14
<i>Anemone gortschakovii</i>	14.04	+8	22.04	29.04	7
<i>Eremostachys molucelloides</i>	26.04	+9	04.05	26.06	12
<i>Crocus alatavicus</i>	18.03	+10	28.03	02.04	4
<i>Eremurus regelii</i>	28.04	+10	08.05	15.05	7

Особенности выращивания растений Заилийского Алатау в культуре.

Из высокогорных видов Заилийского Алатау высокой декоративностью и длительностью цветения в условиях ботанического сада отличаются *Erigeron lachnocephalum*, *Leontopodium fedtschenkoana*, (18 суток), *Thymus dmitrievii*, *Hieracium aurantiacum*, *Rosularia alpestris*, (20 суток). Из горных видов луков более длительный срок цветения имеет *Allium schoenoprasum* (17 суток).

Высокогорные виды, перенесенные живыми растениям в генеративном состоянии, цвели на следующий год после пересадки. У некоторых видов на следующий год после пересадки цветения не наблюдалось, хотя вегетативные органы развивались нормально, что доказывает наличие уже сформированных с предыдущего года репродуктивных органов. Цветение этих видов либо возобновлялось через год-два (*Ranunculus albertii*, *Callianthemum alatavicum*, *Erigeron aurantiacus*, *E.lachnocephalus*), либо вообще не наблюдалось (*Dracocephalum imberbe*, *Gentiana tianschanica*). На третий год после посадок живыми растениями впервые зацвели такие виды, как родиола кроваво-красная, молочай алатавский, ястребинка золотистая.

Gymnospermum altaicum и *Leontice ewersmannii* после посадки клубнями в течение ряда лет ежегодно образуют вегетативную массу, но не цветут.

Длительность жизни большинства высокогорных видов (*Artemisia aschurbaevii*, *Dracocephalum imberbe*, *Dr.altajense*, *Dr.nutans*, *Leontopodium fedtschenkoana*, *Viola altaica*, *Gentiana algida*, *Draba oreades*, *Dr.parviflora* и др.) при нормальном цветении и плодоношении в культуре не превы-

шала 3-5 лет, что согласуется с имеющимися литературными данными. Наиболее удачно в культуре проявили среднегорные виды, растущие в диапазоне высот 1000-2500 м.

Привлечение живыми растениями некоторых высокогорных видов не дало устойчивых положительных результатов (*Waldheimia trydactylites*, *Sibbaldia tetrandra*, *Thylacospermum caespitosum*, *Gentiana kaufmanniana*, *Cortusa brotherii*). Те высокогорные растения, которые не выпадают в первые годы, имеют низкую декоративность, плохо цветут и не плодоносят. *Rhodiola coccinea*, образующая стабильные популяции на высотах 2800-3300 м н.у.м. в Заилийском Алатау, при переносе в условия сада теряет компактность куста и резко снижает образование генеративных органов.

Выращивание высокогорных растений на открытом солнце может привести в отдельные годы к сильному ожегу листьев (*Dracocephalum altajense*, *Alchimilla krilovii*). Манжетка ежегодно поражается мучнистой росой.

Изменение жизненной формы отмечено для шлемника заилийского: в природных местообитаниях этот вид является компактным полукустарником, в культуре образовал удлиненные стелющиеся побеги, одревесневающие почти по всей длине. Субальпийский *Erigeron lachnocephalus* в культуре также формирует удлиненные побеги и образует раскидистый куст в отличие от компактного в высокогорье.

Так как местообитания видов одного хребта отличаются только высотным распределением и инсолируемостью местообитаний, поэтому кардинальных изменений жизненных форм и ритма развития, как для видов других флор, не наблюдалось.

Глава 7. Адаптационные стратегии поликарпических видов Заилийского Алатау.

Общеизвестно, что ход физиологических процессов в течение онтогенеза подчинен определенной закономерности, обусловленной генотипом, однако интенсивность их прохождения напрямую зависит от условий обитания конкретных особей.

Достоверная корреляция фотосинтеза высокогорных растений Памира отмечается только с интенсивностью освещения (Глаголева, 1962). А.А. Малышев (1972) также подтверждает большую зависимость фотосинтеза высокогорных растений от интенсивности радиации, чем от температуры воздуха. Одной из причин быстрого развития генеративных побегов и ускоренного прохождения стадий от цветения до созревания семян в условиях высокогорий является усиление интенсивности солнечной радиации в определенные периоды развития растений (Малышев, 1972).

Слабая интенсивность радиации задерживает рост и развитие, пока растения только вегетируют, но не является губительной для них. Однако снижение интенсивности радиации на такой же срок в период формирования зачаточных репродуктивных органов приводит к тому, что хотя растения и зацветают, но семян образуют очень мало или совсем не образуют (Шульгин, 1967; Куперман, 1977). Поэтому растения должны запасти максимальное количество энергоресурсов к репродуктивному периоду, что возможно при интенсивном развитии ассимиляционного аппарата (в том числе и корневой системы) в имматурной стадии. Именно поэтому имматурная стадия некоторых видов очень растянута, и именно в этой стадии растения разных жизненных форм резко увеличивают объем ассимиляционного аппарата. У некоторых видов эта стадия занимает несколько лет, что связано с необходимостью накопления достаточного объема энергоресурсов для дальнейшего развития организма в условиях недостаточного инсолирования обитаний, что особенно характерно для видов тенистых местообитаний со слабой освещенностью (Алексеев, 1967; Горышина, 1972; Кокорева, 2007), или для высокогорных видов, где фактором, лимитирующим накопление энергоресурсов, являются низкие температуры, что заставляет растение использовать часть накопленных ресурсов на борьбу с неблагоприятными условиями среды (Семихатова, 1965; Жученко, 1990).

Морфологическая адаптация растений к интенсивности освещения и к количеству солнечной радиации, получаемой за световой день, выражается в различной архитектонике растений, в частности, в геоме-

трической структуре листьев, как основного ассимиляционного аппарата растений. Именно ориентация листовых пластин определяет соотношение спектральных потоков, приходящих в течение дня (Шульгин, 1967) и определяющих также размеры листовых пластин (Горышина, 1972).

Розеточная форма, при которой листья ориентированы горизонтально к поверхности, является адаптацией не только к температурному режиму, но и к оптимальной и обеспечивающей поглощение суточной дозы радиации (Шульгин, 1967). В таком случае листовая розетка может рассматриваться как неподвижная локальная система, в которой часть листьев в течение дня при меняющемся положении Солнца всегда ориентирована на поглощение максимального количества радиации. Розетка является своеобразной воронкой, собирающей солнечную энергию и направляющей её к почке возобновления, которая находится в центре розетки. Розеточная форма есть выражение максимума ассимиляционной поверхности при минимальных энергозатратах, необходимых на её формирование.

Стеблевая форма – приспособление растения для поглощения наибольшего количества лучистой энергии листьями. Чем меньше энергии попадает на листья, тем лучше они должны быть вынесены к свету за счет высоких стеблей, длинных побегов и черешков, и тем больше вариабельность этих параметров. Однако энергозатраты на образование высоких разветвленных стеблей с крупными листьями намного выше, чем на образование розетки, поэтому стеблевые формы формируются в более теплых и увлажненных местах обитания лесного пояса. По существу надземная часть растений представляет разные комбинации этих двух форм организации ассимиляционного аппарата.

В листопадных лесах пропускание лучистой энергии обнаружило четкую зависимость от фенологического состояния древесных растений: максимум пропускания наблюдается в безлиственный период весной и осенью, минимум – летом. В течение 2-3-летних месяцев пропускание остается на одном уровне (Алексеев, 1967). У теневыносливых растений фотосинтез протекает интенсивнее при низких интенсивностях красных лучей, высоких интенсивностях синих лучей, так как под кронами деревьев преобладает зеленая и инфракрасная тень (Алексеев, 1967; Шульгин, 1967; Горышина, 1979).

Виды, обитающие в нижнем ярусе леса или подлеске, приспособляются к недостатку освещения комплексом анатомо-морфологических и физиологических адаптаций. Для большинства травянистых растений под пологом леса адаптация осуществляется через прохождение основного периода ассимиляции таким образом, чтобы он не совпадал с пери-

одом сильного затенения: весной до полного развития листьев и осенью до листопада (сезонный ход фотосинтеза). Так как весенняя световая волна является наиболее энергетической, то одним из путей адаптации растений к максимально эффективному использованию светового потока является развитие синузий ранне-весенних коротковегетирующих эфемероидов, которые успевают завершить период ассимиляции до роспуска листьев деревьев (Горышина, 1979).

Ф.Куперман (1977) отмечает, что у растений аридных местообитаний, которым необходимо завершить прохождение 1 и 2 фаз органогенеза (формирование конуса нарастания с первыми зачатками органов побега и последующей дифференциацией конуса нарастания на зачаточные узлы и образование зачаточных стеблевых листьев) до начала засушливого периода, запаздывание прохождения этих фаз может привести к стерильности, поэтому растения аридных местообитаний характеризуются небольшим количеством метамерных органов и отсутствием ветвления. Эти два обстоятельства обусловили формирование клубневых растений - короткая вегетация, минимальное количество ассимиляционного аппарата и клубень как наиболее экономичная форма сохранения энергозапасов и почки возобновления. Один из способов адаптации таких растений к аридному климату с длительным засушливым периодом выражается в образовании клубней, несущих розетку листьев с генеративным побегом.

У таких видов происходит одновременное развитие листового и репродуктивного аппарата, что является характерным для изученных клубневых растений *Corydalis ledebouriana*, *C.glaucescens* и *Gymnospermium altaicum*. Как одна из форм структурной адаптации является редукция листовых пластинок (Куперман, 1977; Абдуллаев с соавт., 2004), что в наших исследованиях наблюдается у гимноспермиума и хохлатки Ледебера на открытых участках при усилении их инсолированности (рис. 3, 9).

Для клубневых эфемероидов в аридных местообитаниях засушливые условия которых накладываются на недостаток освещенности под пологом деревьев, адаптация выражается в следующем:

1. ранне-весеннее вегетирование растений до распускания листьев деревьев;
2. ускоренное прохождение вегетации, быстрое разбрасывание семян сразу после цветения;
3. небольшой объем метамеров.

Виды гумидных мест обитания в условиях достаточной увлажненности в течение всего вегетационного периода развивают в основном корневищные формы с большим количеством листьев на стелющихся

побегах, что отмечается для ряда лесных видов (Смирнова, Кагарлицкая, 1972; Торопова, Кириллова, 1988; Марков, 1991), т.е. происходит компенсация недостаточного количества световой энергии посредством образования более значительного объема ассимиляционного аппарата.

Морфологическая адаптация высокогорных видов проявляется в основном в формировании разных типов и модификаций корневых систем, так как почти у всех высокогорных травянистых видов листовая аппарат организован в виде розетки. По мере повышения высоты местообитаний увеличение фотосинтетического аппарата высокогорных растений происходит за счет разрастания надземной массы и формирования полицентрических биоморф – как дополнительного количества листовых розеток у плотно дерновинной биоморфы *Dracocephalum imberbe* и *Dr. altaicum* или большого количества побегов неявнополлицентрической биоморфы у *Gentiana kaufmanniana* и подушковидной у *Thylacospermum caespitosum* и *Sibbaldia tetrandra*.

Формирование подземных органов корневищного типа отмечается у высокогорных видов при достаточной глубине почвенного профиля (*Dracocephalum imberbe*), у видов лесного и субальпийского поясов на хорошо развитом почвенном профиле (*Dracocephalum altaicum*, *Gentiana tianschanica*, *Corydalis gortschacovii*).

Корневища высокогорных видов змееголовников состоят из определенного количества коротких члеников, нарастающих моноподиально и несущих на нижней стороне придаточные корни. Ветвление корневищ происходит в основном дихотомически, однако некоторые ризомы остаются недоразвитыми или отмирают, вследствие чего корневища змееголовника приобретают асимметричный вид. В зависимости от эдафических условий ризомы нарастают горизонтально (плотные субстраты в альпийском поясе) или растут вверх от первичного корневища (рыхлые каменистые субстраты субальпийского пояса).

На неразвитых почвах альпийского пояса растения змееголовника безбородого формируют неглубокое горизонтальное корневище с единственной апикальной розеткой. Листья мельче, количество листьев в розетке также меньше, соответственно меньше и показатели репродуктивной сферы. В таких популяциях преобладают негенерирующие растения.

Сравнивая морфологические особенности, т.е. разные тактические приемы, растений низкогорья и высокогорья, у которых главным лимитирующим фактором существования является короткий срок вегетации, можно выделить следующие направления адаптации (табл. 28).

Вариабельность органов является одним из приемов адаптации к условиям недостаточного обеспечения энергоресурсами, в частности, солнечным светом.

Таблица 28 - Адаптационные особенности у растений разных высотных поясов.

Аридные местообитания 800 - 1400 м	Высокогорные местообитания 2500-3500 м
Морфологические	
Доминирование клубневых, клубнелуковичных и луковичных и стержне-корневых жизненных форм	Доминирование корневищных, стержне-корневых и кистекорневых жизненных форм
Формирование типичной для вида корневой системы уже в фазе проростков	Формирование типичной для вида корневой системы в ювенильном состоянии
	Опережающий рост корневой системы на начальных этапах онтогенеза
Формирование одной листовой розетки из минимального количества листьев или образование стеблевых побегов	Формирование большого количества листовых розеток
Одновременный рост цветоноса и развития репродуктивных органов	Очередность развития листового аппарата и репродуктивных органов
Редукция листовых пластинок при усилении инсолируемости местообитаний	Большая вариабельность черешков листьев
Фенологические	
Короткий вегетационный период	Короткий вегетационный период
Весеннее вегетирование до распускания листьев деревьев или до наступления легкой жары	Летнее вегетирование при наибольшей продолжительности светового дня
Разнокачественность состояния репродуктивных органов на одном растении (одновременно бутоны, цветки и плоды в одном соцветии)	Очередность фенологических состояний репродуктивных органов на растении
Быстрое созревание и разбрасывание семян сразу после цветения	Быстрое разбрасывание семян, даже незрелых, сразу после цветения

Наиболее вариабельными показателями для генеративных особей изученных корневищных высокогорных видов оказались количество цветков в соцветии и количество листьев в розетке, что показывает прямую зависимость формирования этих органов от обеспечения растений энергоресурсами. На осыпи, т.е. на достаточно прогреваемом субстрате при минимальной конкуренции, растения змеголовника безбородого, интенсивно развивая корневую систему, увеличивают репродуктивную сферу почти вдвое за счет количества цветков.

Высокая изменчивость длины черешков и количества листьев в

розетке указывают на попытки растений этого вида на бóльшей абсолютной высоте увеличить ассимиляционный процесс при минимальных размерах листовой пластинки, на развитие которых у растений не хватает энергозапасов, так как недостаточно развитая корневая система у особой змееголовника не обеспечивает питанием листовой аппарат и, как следствие, при недостаточности энергоресурсов у растений проявляется и недостаточное развитие репродуктивных органов. В таком случае для обеспечения энергоресурсами репродуктивных органов увеличивается фотосинтетическая сфера – количество листьев в розетке и их площадь, что становится возможным при интенсивном развитии на первых этапах онтогенеза корневой системы, обеспечивающей надземные органы, в первую очередь листовой аппарат, питательными элементами. На примере этого корневищного вида прослеживается последовательность использования энергоресурсов растением в условиях высокогорья в процессе развития особей от проростков до генеративного состояния: развитие мощной глубоко проникающей корневой системы → развитие листовой розетки → развитие репродуктивных органов.

Стрежнекистекорневой тип корневой системы характерен для горечавки холодной, растущей в условиях высокогорий при высокой влажности и развитом почвенном профиле. Особенности формирования этой жизненной формы изучены достаточно полно (Голубев, 1956; Рысина, 1973; Омирбаева, 2004): аналогичная корневая система формируется у видов лесных ценозов при аналогичных условиях обитания. Горечавка холодная размножается исключительно семенным путем. Разновозрастные особи этой горечавки образуют «группы»: скопление особей разных возрастов (онтогенетического и календарного) вокруг материнского растения. Корневые системы всех особей, входящих в гнездо, образуют плотный пучок мочковатых корней, не срастающихся между собой.

Стрежневая корневая система формируется у видов преимущественно каменистых местообитаний: шлемник заилийской в среднегорье, змееголовник поникший и змееголовник узловатый верхней части лесного пояса, хориспора Бунге и змееголовник тычиночный высокогорий. Высокогорный змееголовник тычиночный обычно селится по незакрепленным грунтам осыпей или свежих морен, где постоянно происходит осыпание или сползание грунта, так, что растения оказываются частично засыпанными. И как следствие этого, у змееголовника тычиночного, а также и пастернаковника ледникового, произрастающего в аналогичных условиях, уже в ювенильном возрасте формируются удлиненные черешки листьев, выносящие листовые пластинки на поверхность грунтов, что свидетельствует о закреплении этого признака

генетически. Второе важное свойство для выживания таких растений на незакрепленных грунтах – развитие стержневого корня, опережающее и превосходящее развитие надземной части, что также проявляется в ювенильном возрасте.

Если образование компактного куста у стерженекорневого змееголовника тычиночного происходит вследствие увеличения числа листовых розеток в базальной части стебля на радиально разрастающемся каудексе, то у змееголовников безбородого и алтайского компактность кустов достигается за счет укороченных междоузлий корневищ, несущих на своей апикальной части почки возобновления.

Любопытным является образование «элементарных групп» или «гнезд» как своеобразной формы адаптации видов к экстремальным условиям обитания в противоположных высотных поясах у высокогорных видов *Gentiana algida* размножающегося исключительно семенным путем, *Dracocephalum imberbe*, и полупустынного эфемероида *Eminium lehmannii*, размножение которого в основном вегетативное. «Элементарная группа» - термин, предложенный М.А. Проскуряковым для деревьев (1983). Аналогичная элементарная группа возникает и у некоторых травянистых видов, размножающихся семенным путем в отличие от клона, образующегося при вегетативном размножении.

Формирование клонов-«гнезд» вследствие вегетативного размножения «гнезд» отмечают Н.И. Шорина (1967) и Л.М. Фельбаба-Клушина (1993) для безвременников осеннего и красивого, А.Н. Данилова (2003) - для лука алтайского. Она отмечает разное расположение луковиц - от центра гнезда или к центру - в зависимости от условий обитания. Н.И. Шорина (1967) установила сходство по ряду признаков клонов безвременника красивого с плотнокустовыми растениями, в частности, что клон в целом проходит свои возрастные состояния.

Образование таких достаточно стойких во времени групп у высокогорных видов - горечавки холодной и змееголовника безбородого - начинается с момента появления проростков (самосева) вблизи материнской особи. Именно такая группа разновозрастных особей на поверхности почвы воспринимается как отдельная растительная единица. Разновозрастность особей в такой группе затрудняет определение возрастной структуры всей популяции, хотя возможно примерное определение календарно более старых групп по их диаметру. У горечавки холодной центром группы являются 1-3 генеративных особей. В зависимости от возраста материнской особи группы могут состоять из разного количества растений последующих возрастов. Обычно группа насчитывает около 10 особей. Придаточные корни всех особей горечавки холодной образуют сплошную мочку, создавая впечатление единой

корневой системы, однако при размывании такой группы все особи легко разъединяются.

Заключение

Проведенные исследования поликарпических видов разных жизненных форм позволили установить закономерности онтогенетической адаптации видов в разных возрастных состояниях и в разных условиях обитания.

В горных условиях распределение видов растений приурочено к местообитаниям с определенными инсоляционными характеристиками, которые обусловлены приходом солнечной радиации на склоны разных ориентаций и крутизны, что в свою очередь определяет такие факторы, как температурный и водный режимы. Важную роль играет и сама лучистая энергия, непосредственно действующая на растения.

Нашими исследованиями установлено, что инсолируемость местообитаний влияет на формирование морфологической структуры растений в разной степени на разных этапах онтогенеза, что выражается в проявлении тех или иных онтогенетических адаптаций особей и/или популяций. У клубневых эфемероидов нижнего пояса хребта сильная инсолируемость при прямом освещении вызывает редукцию листовых пластин, подавляя рост листьев и генеративных органов растений независимо от их возрастных состояний.

Морфологическая адаптация как один из вариантов онтогенетической адаптации проявляется в изменчивости размеров и структуры основных органов в каждом возрастном состоянии, и, прежде всего репродуктивных органов и корневых систем, независимо от жизненной формы растений. Самая первая адаптация морфологических структур растений - адаптация корневой системы – происходит именно в ювенильной стадии, когда формируется наследственно обусловленный основной тип корневой системы. В имматурной стадии интенсивно увеличивается объем фотосинтетического аппарата через формирование розеточной, стеблевой или стелющейся формы и корневой системы, поэтому имматурная стадия наиболее растянута, что особенно характерно для видов тенистых местообитаний с недостаточной освещенностью, или для высокогорных видов.

Для видов разных жизненных форм онтогенетические адаптации проявляются по-разному. Степень изменчивости органов зависит от важности роли данного органа на конкретной стадии онтогенеза. Для клубневых видов наиболее лабильными являются ассимиляционные органы, особенно на ранних этапах развития растений, тогда как корневая система мало реагирует на условия обитания. Адаптивность стерж-

не-корневых видов больше проявляется в интенсивном росте и вариативности параметров корневых систем, полукустарника – надземной части. Для коротко-корневищных видов в высокогорных условиях усиление инсоляции вызывает изменение количества и размеров ассимиляционного аппарата и генеративных органов. Онтогенетическая адаптация у генеративных особей изученных высокогорных корневищных видов проявляется через максимальную вариативность количества цветков в соцветии и количества листьев в розетке, что показывает их прямую зависимость от обеспечения растений энергоресурсами.

Выявлена зависимость характера онтогенетических адаптаций от возрастной стадии особей. Так редукция листовых пластин проявляется на открытых местообитаниях у гимноспермиума алтайского уже в ювенильной стадии, но чаще подобные листья встречаются у виргинильных и среднегенеративных особей, а у хохлатки Ледебуря в основном у сенильных особей. При увеличении листьев по мере развития особей отмечается низкая вариативность параметров листьев коротко-корневищных змееголовников в имматурном, виргинильном и генеративном состоянии, и максимальная – в ювенильном.

Адаптационная стратегия видов растений в генеративном возрастном состоянии наиболее отчетливо выражается через полиморфизм репродуктивных органов для формирования максимального количества единиц репродукции (цветков, соцветий, плодов и семян) через увеличение их размеров, разнообразие форм по срокам цветения и плодоношения и т.п.

Например, у изученных коротко-корневищных видов онтогенетическая адаптация проявляется через максимальную вариативность количества цветков в соцветии и количества листьев в розетке в генеративной особей, при этом варьирование показателей репродуктивной сферы и ассимиляционного аппарата происходит на разных уровнях в зависимости от видовой принадлежности растений.

Адаптивность морфоструктур растений в зависимости от экологических условий обитания, сезонной ритмики развития и онтогенетических изменений ограничивается фенотипической пластичностью вида. Согласно И.И. Шмальгаузену (1983) именно реакция морфоструктур растений на изменения внешней среды обуславливает диапазон адаптивности вида и является средством индивидуальных приспособлений каждой особи к условиям произрастания, что является крайне важным для растений, привязанных к определенному месту в пространстве. Однако не менее важным для существования вида является и изменчивость самих популяций.

Адаптивность вида на уровне популяций проявляется в следующем.

Для видов разных жизненных форм отмечена одинаковая закономерность распределения особей с разным сроком цветения - наибольший процент особей в популяциях приходится на формы со средним сроком цветения.

Возрастные спектры популяций видов разных жизненных форм показывают доминирование генеративной группы на склонах разной инсолированности.

Для видов высокогорных и полупустынных местообитаний характерен правосторонний возрастной спектр с доминированием генеративной группы. Левосторонний спектр отмечен только для клубневых эфемероидов под пологом леса.

Группа проростков выпадает из возрастных спектров травянистых видов разных жизненных форм на сильно инсолируемых склонах, также и у видов полупустынного пояса.

Генеративные особи доминируют у большинства изученных видов в пессимальных условиях обитания.

Сенильные особи обнаружены у видов только в популяциях наиболее инсолируемых местообитаний.

Фенологическая адаптация проявляется в разнице между сроками начала цветения растений в природных местообитаниях с различными параметрами инсоляции и культуре и одинакова для видов, обитающих в ценозах одного уровня инсоляции.

Аналогичной закономерности для сроков созревания плодов или семян не выявлено, что указывает на важность прохождения цветения для изученных растений в оптимальные для вида сроки независимо от их видовой принадлежности.

Адаптации поликарпических видов в горных условиях реализуются через изменчивость морфоструктур на уровне особей и через изменение структуры самих популяций одновременно.

Сохранение редких видов

В результате обследований выявлено, что основным фактором, представляющим угрозу для существования редких видов в Заилийском Алатау, является вмешательство человека в окружающую среду без учета ценности того или иного природного сообщества или популяции вида.

Ранне-весенние эфемероиды в Заилийском Алатау вблизи г. Алматы больше других растений страдают от неумеренного сбора букетов на продажу или туристами. Для видов, входящих в ценоз дикоплодовых лесов, угроза сохранению при вырубке древесных пород или чрезмерном перевыпасе. В число таких ранне-весенних эфемероидов входит гимноспермиум алтайский (*Gymnospermium altaicum*), обитающий в кустарниково-разнотравно-боярышниковым сообществам дикоплодовых лесов на высотах 1000-1200 м.

Интродукция вида проводилась семенами и клубнями. Сбор семян в 3 декаде июня, посев во 2-й декаде октября. Полевая всхожесть составила в среднем 38%. При посадке клубнями растения ежегодно вегетируют, но не цветут. В охраняемые территории входят только популяции ущелья Тургенъ (Иле-Алатауский Национальный парк).

Популяция молочая Ярослава, отмеченная в ущ. Каскелен (высота 1100 м) в злаково-кустарниково-молочаевом сообществе, находится рядом с шоссе. Значительная нижняя часть склона горы была срезана для расширения дороги, в результате чего на остальной части склона образовались глубокие трещины и провалы. Молодые особи ювенильного и иммаатурного возрастов уничтожаются при выпасе скота. Сохранение популяции возможно лишь при полном заповедовании места обитания вида. Частично вид охраняется в Иле-Алатауском Национальном парке. В интродукцию привлекался семенами и живыми растениями, сохранялся в условиях культуры 8 лет. Очень декоративен во время вегетации.

Аналогичная ситуация наблюдается и с инкарвиллеей семиреченской (недзвецкией), единственная известная на сегодняшний день популяция которой находится в зоне интенсивного освоения (строительство ферм). Молодые особи не поедаются животными, но вытаптываются. Большая часть растений недзвецкии в этой популяции сторела в результате пожара 2007 г., чему способствовало одревеснение надземной части и особенно специфическое строение корней (рис. 58). В природных условиях не охраняется, рекомендуется заповедование места обитания.

В культуру вид привлекался семенами. Пересадка проводится в

ювенильном возрасте, так как растения развивают мощный стержневой корень к имматурному состоянию. Вид в культуре устойчив, в ботаническом саду растет 7 лет. При выращивании необходимо держать почву чистой от сорняков, не переносит задержания.

Эминиум Леманна встречается крайне редко, образуя немногочисленные куртины. В интродукции эминиум быстро размножается вегетативно, коэффициент размножения по первому году составляет 2-4. На куртину из 5-6 разновозрастных особей приходится 1 генеративная. Охраняется в Аксу-Джабаглинском заповеднике.

Горицвет золотистый в природных условиях встречается небольшими, узко локализованными популяциями на опушках елового леса среди крупных валунов. Отмечено нормальное семенное возобновление популяций.

Возможно сокращение популяций вследствие общего ухудшения экологической обстановки (сведение еловых лесов, аридизация климата). В культуру привлекался семенам и живыми растениями, выпадение которых отмечено через два года. Семена не дали всходов. Вид охраняется на территории Иле-Алатауского Национального парка.



Рисунок 58 - Сгоревшие остатки растений недзвецкии в природной популяции (май, 2008 г.).

Литература

Абубакиров Н.К., Яматова Р.Ш. Выделение цимарина из корней *Adonis chrysocyathus*. // Докл. АН УзССР. 1959. № 12. С.28-30.

Абдулина С.А. Список сосудистых растений Казахстана. Под ред. Р.В. Камелина. Алматы. 1998. 187 с.

Абдуллаев А.А., Кляйт В.П., Тесля С.А. Структурная адаптация видов рода *Gossypium* к аридным условиям произрастания. // Развитие биологич. науки в Центр. Азии и её интеграция в производство. Матер. Международ. научн. конф. Ташкент. 2004. С.91-93.

Автандилова А.А. Анализ морфологического строя в таксономии горечавковых. // Матер. 5го Моск. совещания по филогении растений. М. Наука. 1976. С.4-5.

Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный Север. Эколого-географический анализ. М.-Л. Изд. АН СССР. 1956. 285 с.

Агафонова Г.Н. К анатомо-морфологической характеристике корневой системы *Gentiana olivieri*. // Онтогенез интродуцир. раст. в ботанич. садах Советского Союза. Киев. 1991. С. 6-7.

Агафонова Г.Н. К анатомии листа и стебля *Gentiana olivieri* Griseb. на разных стадиях онтогенеза. // Изучение онтогенеза растений природной и культурн. флор в ботанич. учреждениях Евразии. Киев. 1995. С.5.

Айтакова С.Т. Биоморфологические особенности доминантных и ингредиентных видов растений остепненных склонов среднегорья Заилийского Алатау. Автореф. ... дисс. канд. наук. Алматы. 1994. 25 с.

Алексеев В.А. О пропускании солнечной радиации пологом древостоев // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. Наука. 1967. С. 15-36.

Алексеева Н.Б. Морфология проростков и ювенильных растений некоторых видов *Dracoscephalum*. // Растит. ресурсы. 1990. Вып. 2. С. 202- 209.

Алянская Н.С. Об изменении растений в зависимости от высоты над уровнем моря. // Бюлл. ГБС. 1967. Вып. 54. С. 64-74.

Архангельский Д.Б., Тахтаджян А.Л. Морфология пыльцевых зерен *Leontice* L., *Gymnospermium* Spach и близких родов семейства *Berberidaceae*. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 8. С. 921-926.

Атаева М.Б. Опыт введения в культуру декоративных травянистых двудольных растений Туркмении. // Бюлл. ГБС. 1970. Вып. 76. С. 31-36.

Байкова Е.В. Род Шалфей. Морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск. Наука. 2006. 247 с.

Байтенов М.С. Редкие растения Казахстана. Алма-Ата. Наука. 1978. 360 с.

Байтенов М.С. Эндемичные растения высокогорий Северного Тянь-Шаня. // Бот. матер. герб. Ин-та ботаники АН Каз.ССР. 1982. Вып.12. С. 3 – 8.

Байтенов М.С. Высокогорная флора Северного Тянь-Шаня. Алма-Ата. Наука. 1985. 230 с.

Байтулин И.О. Строение и работа корневой системы растений. Алма-Ата. Наука. 1987. 312 с.

Байтулин И.О., Бегенов А.Б. Корневая система растений субальпийского пояса Заилийского Алатау. // Биология и география. Вып. 8. Алма-Ата. 1973. С. 46-55.

Байтулин И.О., Бессчетнова М.В., Ляшенко Н.В. Цветы родной земли. Алма-Ата. Кайнар. 1981. 142 с.

Байтулин И.О., Винтерголлер Б.А. Эколого-ценотические особенности и охрана *Niedzwedzka semiretschenskia* В.Fedtsch. в Чу-Илийских горах. // Ботанич. исследования в Казахстане. Алма-Ата. Наука. 1988. С. 6.

Байтулин И.О., Сеницына В.Г. Эколого-морфологические особенности *Niedzwedzka semiretschenskia* (Bignoniaceae) // Бот. журн. 1991. Т.76. № 2. С. 265-276.

Байтулин И.О., Сеницына В.Г. Онтогенез девясила корнеглавого в условиях культуры. //Изучение онтогенеза интродуцир. видов природн. флоры в Ботанич.садах. Киев. 1992. С. 9-10.

Байтулин И.О., Сеницына В.Г. Корневые системы некоторых растений Казахстанского Алтая. //Проблемы экологич. морфологии растений. 1993. Вып.2. Алма-Ата. Наука. С. 22-56.

Баян В.П. Результаты исследований по введению в культуру *Trifolium ambiguum* М.В. //Проблемы ботаники. XII. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л. Наука. 1974. С. 252-257.

Барыкина Р.П. Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P.peltatum* L. //Бот. журн. 1971. Т. 56. № 7. С. 921-931.

Барыкина Р.П. О сходстве с однодольными в строении вегетативных органов *Podophyllum emodi* Wall. и *P.peltatum* L. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 530-539.

Безделева Т.А. Морфогенез жизненной формы *Corydalis*

buschii Nakai и ритм её сезонного развития. //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т.LXXX (2). С. 56-67.

Белолипов И.В. Краткие итоги первичной интродукции растений природной флоры Средней Азии в Ботанический сад Академии Наук УзССР. //Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 13. Ташкент. Наука. 1976. С. 16-21.

Белолипов И.В. Ритм развития, биология цветения и плодоношения *Incarvillea semiretschenskia* в ботаническом саду Академии Наук УзССР. //Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 17. Ташкент. Наука. 1980 а. С. 108-115.1

Белолипов И.В.Фенология травянистых растений природной флоры Средней Азии при интродукции в различные эколого-географические условия. //Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 22. Ташкент. ФАН. 1980 б. С. 10-13.

Белолипов И.В. Интродукция травянистых растений природной флоры Средней Азии. Ташкент. ФАН. 1989. 148 с.

Белоусова Л.С., Денисова Л.В. Редкие растения мира. М. Лесная пром-сть.1983. 344с.

Беспалова З.Г., Борисова И.В. Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений. // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 9. С. 1271-1282.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2х т. М. Мир. 1989. 667с., 477 с.

Борисова Н.А. Морфолого-биологические особенности горечавки желтой *Gentiana lutea* L. // Уч. зап. ЛГПИ. Т. 179. 1958. С. 24-31.

Борисова Н.А. Формирование морфологической структуры горечавки желтой *Gentiana lutea* L. //Вопросы фармакогнозии. Тр. Ленинградск. хим.-фарм. Ин-та. Т.12. Л. 1961. С. 113- 117.

Борисова И.В., Беспалова З.Г., Попова Т.А. Особенности фенологического развития растений степных и пустынных сообществ Северной Гоби (МНР). //Проблемы экологич. морфологии растений. Тр. МОИП. Т. XLIL М. Наука. 1976. С. 239-256.

Бородин Е.С. Формирование куста и сдвиги в ритмике сезонного развития у памирского клинелимуса поникшого в условиях Ташкента. //Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 2. Ташкент. Наука. 1963.

Бородин Е.С. Биология растений высокогорий Восточного Памира в условиях Ташкента. // Интродукция и акклиматизация

растений. Вып. 3. Ташкент. Наука. 1965 а. С. 137-146.

Бородин Е.С. Сдвиги в онтогенезе у растений высокогорий Памира в условиях Ташкента. // Проблемы ботаники. Т. VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. М.-Л. 1965 б. С. 61- 70.

Бородин Е.С. Морфологические особенности высокогорных растений аридной зоны при интродукции в условиях равнины. Ташкент. ФАН. 1968. 71 с.

Буданцев А.Л. Конспект рода *Dracocephalum* L. (*Lamiaceae*). 1. // Новости систематики высш. раст. Т. 26. Л. Наука. 1989. С. 135-142.

Буданцев А.Л. Конспект рода *Dracocephalum* L. (*Lamiaceae*). 2. // Новости систематики высш. раст. Т. 27. Л. Наука. 1990. С. 125-135.

Буданцев А.Л., Шеварда А.П. Ботанико-географические особенности змееголовника узловатого и состав его эфирного масла. // Рац. использование растит. ресурсов Казахстана. Алма-Ата. Наука. 1986. С. 90-92.

Булах П.Е., Сикура И.И. Изучение онтогенеза видов рода *Allium* флоры Средней Азии в культуре. // Изучение онтогенеза интродуциров. видов природных флор в ботанич. садах. Киев. 1992. С. 13-25.

Бурова Е.Н. Наблюдения над развитием некоторых субальпийских растений Юго-Осетии в условиях Кировской области. // Проблемы ботаники. Т. VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. М.-Л. Наука. 1965. С. 110-119.

Быков Б.А. О вертикальной поясности в связи с общим законом зональности. // Вестн. АН Каз.ССР. 1954. N 8. С. 46-49.

Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т.3. М. Наука. 1965. 460 с.

Быков Б.А. Ареалы некоторых эндемов Казахстана. // Ботанич. матер. герб. Ин-та ботаники АН Каз.ССР. Вып.4. Алма-Ата. Наука. 1966. С.3-15.

Былова А.М. Онтогенез и возрастные группы василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.). // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. Наука. 1968. С. 103-125.

Былова А.М. Большой жизненный цикл свербиги восточной. // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. 1974. С. 152-168.

Вайнагий И.В. О методе изучения семенной продуктивности растений. // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826-831.

Васильченко И.Т. О систематическом положении рода *Niedzwedzkia* V.Fedtsch. // Бот. мат. герб. БИН АН СССР. Т. XVIII. 1957. С. 219-225.

Введенский А.И. Род 145 (2) Эминиум -*Eminium* Schott. // Флора Таджикистана. Т. II. М.-Л. Изд. АН СССР. 1963. С. 149-153.

Виноградова Т.Н. Смена жизненных форм у некоторых орхидных в ходе онтогенеза. // Бюлл. ГБС. 2004. Вып. 187. С. 71-86.

Винтерголлер Б.А. Редкие растения Казахстана. Алма-Ата. Наука. 1976 а. 211 с.

Винтерголлер Б.А. Инкарвиллея семиреченская. 1976 б. Алма-Ата. 6 с. (буклет).

Виравчева Л.Л. Семенная продуктивность различных по географическому происхождению образцов перловника поникшего. // Эколого-географические изменения растений при интродукции в Субарктику. Апатиты. Изд. Кольского филиала АН СССР. 1983 а. С.40-49.

Виравчева Л.Л. Семенная продуктивность и качество семян резухи альпийской разного эколого-географического происхождения. // Эколого-географические изменения растений при интродукции в Субарктику. Апатиты. Изд. Кольского филиала АН СССР. 1983 б. С.49-59.

Ворошилов В.Н. Ритм развития у растений. Москва. Изд-во АН СССР. 1960. 135 с.

Выгодская Н.Н. Радиационный режим и структура горных лесов. Л. Гидрометеиздат. 1981. 260 с.

Галинская В.Д. Содержание флавоноидов в некоторых сибирских видах горечавковых (*Gentiana* и *Swertia obtusa*). // Растит. ресурсы Сибири и их использование. Новосибирск. 1978. С.50-56.

Гамаюнова А.П., Голоскоков В.П. Материалы к флоре и растительности Чу-Илийских гор. // Изв. АН Каз. ССР. Сер. ботан. 1949. №4.

Гилпин М. Пространственная структура и жизнеспособность популяций. // Жизнеспособность популяций. М. Мир. 1989. С. 158-172.

Глазовская М.А. Почвы горных областей Казахстана. // Изв. АН КазССР. Сер. Почв. 1949. Вып.4. С.191-210.

Голубев В.Н. О биологическом значении геофилии у травянистых растений. // Бот. журн. 1956. Т. XLI. №2. С.236-239.

Голубев В.Н. К онтогенезу корневищ кистекорневых растений. //Бот. журн. 1956. Т.ХЛІ (2). С.248-253.

Голубев В.Н. Биоморфологические типы роста побегов травянистых растений Крымской Яйлы. // Бюлл. ГБС. 1971. Вып. 78. С. 30-33.

Голубева И.В. Динамика семенной продуктивности популяций клевера горного (*Trifolium montanum* L.) и ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) в разных фитоценологических условиях луговой степи. //Бот. журн. 1968. Т.53. № 11. С.1604-1612.

Голоскоков В.П. Флора и растительность высокогорных поясов Заилийского Алатау. Алма-Ата. Изд. АН КазССР. 1949. 203 с.

Гольд Т.М. О биологии *Leontice odessana* Fisch. в окрестностях Одессы. //Бот. журн. 1965. Т.50. № 4. С.565 -568.

Гомолицкий П.А. К морфологии корневища эремуруса мощного. //Интродукция и акклиматизация растений. Вып.3. Ташкент. Наука. 1965. С. 183-188.

Горышина Т.К. Сравнительно-географический очерк сезонных ритмов развития и фотосинтеза у травянистых растений листопадных лесов. //Бот. журн. 1972. Т.57. №5. С.446-456.

Горышина Т.К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л. Изд-во Ленингр. Ун-та. 1975. 127 с.

Гращенко В.С. Онтогенез и возрастные особенности осоки ранней *Carex praecox* Schreb. //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. LXXVII (3). С.124-133.

Григорьева Н.М. Некоторые особенности структуры популяций и биологии люцерны желтой на пойменных лугах р.Угры. // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. МГПИ. 1974. С. 10-26.

Гроссгейм А.А. Род *Gentiana* L. // Флора СССР. Т.18. М-Л. 1952. С. 538-582.

Грудзинская И.А. Семейство Аронниковые (*Araceae*). // Жизнь растений. Т.6. М. Просвещение. 1982. С. 466-493.

Гуленкова М.А. Побегообразование и формирование жизненной формы у лядвенца рогатого в предгенеративный период. // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. МГПИ. 1974. С. 119-131.

Гуськова И.Н. Особенности анатомического строения листа алтайских видов рода *Dracocephalum* L. // Эколого-морфологич. и биохимич. особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск. Наука. 1970. С.53-73.

Данилов Ю.Я. Большой жизненный цикл родиолы прямостебельной. // Бюлл. ГБС. Вып. 133. 1984. 53-57.

Данилова А.Н. Особенности строения корневой системы *Allium altaicum* Pall. в Казахском Алтае. // Ботанич. исследования в Казахстане. Алматы. Ин-т ботаники и фитоинтродукции. 2003. С.183-186.

Джангалиев А.Д. Агрометеорологические условия произрастания яблоневых лесов в Заилийском и Джунгарском Алатау. Алма-Ата. Министерство с.-х. Каз ССР. 1969. 24 с.

Джангалиев А.Д. Рост и развитие яблоневых лесов в связи с особенностями микроклимата высотных зон Заилийского и Джунгарского Алатау. Алма-Ата. 1973. 130 с.

Деникеева М.Ф., Литвиненко В.И., Бородин Л.И. Флавоноиды *Scutellaria przewalskii*. // Химия природн. соединений. 1970. № 5. С. 534-539.

Дервиз-Соколова Т.Г. Изменение в морфологическом строении *Salix reticulata* L. в зависимости от экологических условий. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. LXVII (3). С. 124-128.

Доброхотова К.В. Род 146. *Eminium* Schott. // Флора Казахстана. Т. 2. Алма-Ата. Изд. АН Каз.ССР. 1958. С. 85.

Донскова А.А. Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* M.B.) в условиях высокогорий Кавказа. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. LXXIII (4). С.47-56.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М. Колос. 1987. 334 с.

Дурасов А.М., Тазабеков. Т.Т. Почвы Казахстана. Алма-Ата. Кайнар. 1981. 152 с.

Жандаев Ж.Ж. Природа Заилийского Алатау. Алма-Ата. Казахстан. 1978. 160 с.

Жиляев Г.Г. Влияние заповедности и выпаса на структуру ценопопуляций в сообществе овсяницы приземистой *Festucetum supinae*. // Бот. журн. 1984. Т.69. № 4. С.506-511.

Жиляев Г.Г., Царик И.В. Структура популяций травянистых растений в растительных сообществах Карпаг. // Бот. журн. Т.74. 1989. № 8. С. 88-96.

Жукова Л.А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений. // Журн. общ. биол. 1983. Т.44. № 3. С.361-374.

Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений. // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. МГПИ. 1986. С.104-114.

Жученко А.А. Адаптивное растениеводство. Кишинев. Штица. 1990. 450 с.

Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. М. Наука. 1978. 149 с.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. 1984. 423 с.

Залевская Е.М. Сравнительное морфологическое изучение проростков видов родов *Anemone* L. и *Pulsatilla* Adans. // Интродукция и акклиматизация растений. Вып.6. Ташкент. ФАН. 1970. С. 164-170.

Заугольнова Л.Б. Связь возрастного спектра ценопопуляций с биологическими свойствами вида (на примере *Acantholimon diapensioides* Vge). // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. МГПИ. 1974 а. С. 38- 55.

Заугольнова Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucescens* Willd. ex Schlecht. // Бот. журн. 1974 б. Т. 59. № 9. С. 1302-1310.

Заугольнова Л.Б. Влияние засухи на ценопопуляции некоторых степных растений. // Бюлл. МОИП. Отд.биол. 1980. Т.85. Вып. 2. С. 103-111.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и её динамика. // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 6. С. 849-858.

Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. Наука. 1988. 182 с.

Заугольнова Л.Б., Сугоркина Н.С., Щербакова Е.Г. Жизненные формы и популяционное поведение многолетних травянистых растений. // Экология популяций. М. Наука. 1991. С. 5-22.

Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений. // Бот. журн. 1980. Т.65. №3. С.311-322.

Ивашин Д.С. Семенное и вегетативное возобновление *Arnica montana* L. и *Gentiana lutea* L. в Украинских Карпатах. // Бот. журн. 1960. Т.45. № 7. С.1039-1044.

Иващенко А.А. К онтогенезу безвременника желтого в Западном Тянь – Шане. // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1975. № 2. С.13-19.

Иващенко А.А. Особенности возрастного спектра ценопопуляций безвременника желтого в Западном Тянь-Шане. // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М. 1982. С. 121-124.

Ивашенко А.А. Эфемероиды заповедника Аксу-Джабаглы. Алма-Ата. Наука. 1987. 171 с.

Израильсон В.Ф. Эколого-морфологические особенности некоторых сибирских видов володушки (*Vipleurum* L.). // Эколого-морфологич. и биохимич. особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск. Наука. 1970 а. С. 101-116.

Израильсон В.Ф. О разнокачественности зрелых семян володушки золотистой (*Vipleurum aureum* Fisch.) в зависимости от их местоположения на растении. // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск. Наука. 1970 б. С. 127-133.

Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Часть 1. Алма-Ата. Наука. 1969. 450 с.

Ильина Е.Я. Формирование корней и возрастная динамика корневой массы люцерны посевной. // Интродукция и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений. Свердловск. 1975. С. 51-57.

Икрамов М.И., Нормурадов Х. Жизненный цикл зайцегуба кшутского. // Бюлл. ГБС. Вып. 133. 1984. С. 62-66.

Исмагилова Л.Н. Адаптивная стратегия дальневосточных интродуцентов в условиях культурфитоценоза Ботанич. сада АН РУз. // Развитие ботанич. науки в Центр. Азии и её интеграция в производство. Матер. Международ. научн. конф. Ташкент. 2004. С. 338-339.

Камелин Р.В. О родовом эндемизме флоры Средней Азии. // Бот. журн. 1965. Вып. 50. № 12. С. 1702-1710.

Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. Наука. 1973. 356 с.

Кардо-Сысоева Е.К., Гиллер Ю.Е. Влияние ультрафиолетового облучения на ткани листа в условиях Памирского высокогорья. // Проблемы ботаники. Т. IV. Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Фрунзе. Илим. 1967. С. 363-379.

Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. Наука. 1985. 205 с.

Качура Н.И. Особенности развития лабазника *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. на Камчатке. // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 9. С. 1294-1302.

Кириллова В.П. Большой жизненный цикл *Trifolium pratense*

(*Fabaceae*) и его изменения под влиянием факторов среды. // Бот. журн. Т.73. 1988. № 3. С. 331- 341.

Кириллова Е.Г., Тюрина М.М. Некоторые особенности ритма роста растений на Памире. //Проблемы ботаники. Т.VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. Москва-Ленинград. Наука. 1965. С.22-32.

Кияк В.Г., Кобив Ю.И., Сварнык Н.И.. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат. // Экология популяций. М. Наука. 1991. С. 150-165.

Ковалева Н.А. Развитие корневищ у некоторых видов колокольчиков. //Интродукция и акклиматизация растений. Вып.10. Ташкент. ФАН. 1973. С. 120-121.

Кокорева И.И. Интродукция высокогорных растений Тянь-Шаня в альпинарий ботанического сада. //Изучение растительного мира Казахстана и его охрана. Алматы. 2001. С. 61-64.

Кокорева И.И. Морфологические особенности разновозрастных особей альпийских растений Заилийского Алатау. // Итоги и перспективы развития ботанич. науки в Казахстане. Алматы. 2002. С. 69-71.

Кокорева И.И. Особенности морфологии и структуры популяций высокогорных горечавок в Заилийском Алатау. // Ботанич. исследования в Казахстане. Алматы. 2003 а. С. 202-205.

Кокорева И.И. Возрастная структура популяций некоторых краснокнижных видов растений Заилийского Алатау. // Ботанич. наука на службе устойчивого развития стран Центр. Азии. Алматы. 2003 б. С. 131- 133.

Кокорева И.И. Онто-морфологические особенности многолетних хохлаток Заилийского Алатау. // Ботанич. исследования в Казахском Алтае. Алматы. 2005. С.180-185.

Кокорева И.И. Адаптивность морфоструктур высокогорных многолетников Северного Тянь-Шаня. //Роль ботанич. садов в сохранении биоразнообразия растит. мира Азиатской России: настоящее и будущее. Матер. Конф. Новосибирск. 2006. С. 142-144.

Кокорева И.И., Данилов М.П. Современное состояние популяции *Niedzwedzka semiretschenskia* (*Bignoniaceae*) в Чу-Илийских горах (Казахстан). //Бот.журн. 2006. Т.91. № 8. С. 1215-1221.

Комир З.В. Успешность интродукции декоративных растений Кавказской флоры в связи с их жизненными формами. //Рекомендации по размножению интродуцир. растений на основании изучения их

биологии индивидуального развития. Киев. 1988. С.74-75.

Комир З.В. К онтогенезу эндемичных растений Кавказа в условиях культуры. //Изучение онтогенеза интродуцир. видов природных флор в ботанич. садах. Киев. 1992. С.67-68.

Корнилова В.С. Род 343. *Corydalis* Medic. // Флора Казахстана. Т.4. Алма-Ата. Изд.АН КазССР. 1961. С.158-167.

Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения//Полев. геоботаника. Т.3. М-Л. 1964. С. 154-178.

Костромина М.М. К биологии горца змеиноного (*Polygonum bistorta* L.). // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск. Наука. 1970. С. 173-180.

Котухов Ю.А., Аралбаев Н.К. Эколого-биологические особенности пиретрума Келлера и его интродукция на Алтае. // Бюлл. ГБС. 1990. Вып. 158. С.23-27.

Котухов Ю.А., Ануфриева О.А., Данилова А.Н. Змееголовник чужеземный – *Dracocephalum peregrinum* L. в Восточном Казахстане. // Итоги и перспективы развития ботанической наука в Казахстане. Алматы. 2002. С.73-77.

Красная книга Казахской ССР. Часть 1. Растения. Алма-Ата. Наука. 1981. 260 с.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М. Лесная пром-сть. 1978. 460 с.

Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений. М. Сельхозиздат. 1940. 98 с.

Кривошапкина Н.П. Морфоструктура *Agrostis gigantea* Roth на первом году жизни при интродукции в Якутии. // Бюлл. ГБС. 2004. Вып.187. С.87-93.

Крылова И.Л., В.Л.Тихонова. Продуктивность лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.) в природных условиях и в культуре. // Бюлл. ГБС. Вып.78. 1971. С.13-16.

Кузенева О.И. Род 241. Эмиinium -*Eminium* (Blume) Schott. // Флора СССР. Т.III. Ленинград. Изд. АН СССР.1935. С.488-489.

Кузнецов Н.Г. Подрод *Eugentiana* Kusnez. рода *Gentiana* Tournef. Систематическая, морфологическая и географическая обработка. //Тр. Сиб. об-ва естествоиспытателей. Т.24. Спб. 1894.

Культиасов М.В. Эколого-исторический метод в интродукции растений. //Бюлл. ГБС. 1953. Вып.15. С. 24-39.

Культиасов М.В. Экологические основы интродукции растений природной флоры. //Тр. Гл. бот. сада. 1963. Т. 9. С. 3-37.

Культиасов И.М. Основы экологии высокогорных растений Западного Тянь-Шаня. Москва. Изд-во АН СССР. 1955. 128 с.

Культиасов И.М. Биоморфогенез видовых комплексов в роде *Onobrychis* Vge. на основе эколого-исторического анализа их жизненных форм. //Бюлл.МОИП. Отд.биол. 1967. Т. LXXII (4). С.97-104.

Культиасов И.М. Эколого-морфологический анализ эспарцета высокого (*Onobrychis grandis* Lipsky). //Бот. журн. Т.54. 1969. № 7. С.1083-1090.

Курченко Е.И. Онтогенез и разногодичная изменчивость популяций полевицы тонкой. //Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. МГПИ. 1974. С. 119-131.

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М. Высшая школа. 1977. 288 с.

Куприянов А.Н., Мынбаева Р.О. Недзвецкия семиреченская в Карагандинском ботаническом саду. // Бюлл. ГБС. Вып. 160. 1991. С. 3-7.

Кучерявый В.О., Баран Е.Н., Лискович З.М., Скрипникова Л.А., Денкович О.И. Особенности онтогенеза змееголовника австрийского в условиях культуры. //Изучение онтогенеза интродуциров. видов природной флоры в ботанических садах. Киев. 1992. С.88-89.

Лархер В. Экология растений. М. Мир. 1978. 385 с.

Левина Р.Е. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников. // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 10. С. 1512-1517.

Лысенко Т.А. Особенности роста и развития *Primula veris* L., *Angelica archangelica* L., *Origanum vulgare* L. в различных эколого-ценологических условиях. //Рекомендации по размножению интродуцир. растений на основании изучения их биологии индивидуального развития. Киев. 1988. С.96-97.

Ляшенко Н.В. Опыт интродукции недзвецкии семиреченской в Алма-Атинском ботаническом саду. //Изв. АН Каз.ССР. Сер. биол. 1974. № 5. С. 32-36.

Ляшенко Н.В. Итоги интродукции некоторых видов флоры Казахстана. //Изв. АН Каз.ССР. Сер. биол. 1979. № 3. С.13-20.

Магомедмирзаев М.М., Хабибов А.Д., Далгатов Д.Д., Мурагчаева П.М. Эколого-генетический подход к проблеме адаптивной стратегии распределения ресурсов в растениях (на

примере *Trifolium pratense* L.). // Журн. общ. биологии. 1989. Т.1. № 6. С. 778-788.

Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М. Мир. 1974. 453 с.

Маликова Г.И. О некоторых микроклиматических особенностях горных склонов Заилийского Алатау и влиянии их на произрастание плодовых культур. // Повышение продуктивности плодово-ягодных культур. Алма-Ата. 1972. С. 43-47.

Мальшев Л.А. Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и филогенез. М.-Л., Наука. 1965. 368 с.

Мальшев А.А. Особенности ритма развития и ростовых процессов растений в разных горных поясах Северо-западного Кавказа. // Проблемы ботаники. Т. VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. М.-Л. Наука. 1965. С. 33-41.

Мальшев А.А. Изменение темпов и ритмов развития многолетних поликарпических растений на разной высоте в условиях влажных высокогорий. // Бот. журн. 1972. Т.57. № 9. С. 1069-1081.

Мальшев А.А. Изменение ростовых процессов у растений в горах при резкой смене экологических условий. // Бот. журн. 1973. Т.58. № 11. С. 1669-1673.

Марков М.В. Популяционная биология недотроги обыкновенной *Impatiens noli-tangere* L. // Экология. 1991. № 1. С. 17-26.

Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл тимофеевки луговой *Phleum pratense* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. LXXVII (3). С. 114-124.

Махмедов А.М. Губоцветные Средней Азии. Автореф. докт. дисс. Ташкент. 1991. 45 с.

Медведев А.Н. Экологические основы лесовосстановления и лесоразведения в подпоясе еловых лесов Северного Тянь-Шаня. Автореф. дис. докт. с.-х. наук. Алма-Ата. 1975. 54 с.

Меркулович Н.А. Род 151 (3). *Eminium* Schott. - Эминиум. // Флора Узбекистана. Т.1. Ташкент. Изд. Уз. фил. АН СССР. 1941. С. 378-380.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах. // Бюлл. ГБС. 1979. № 113. С. 3-8.

Методические разработки по определению возрастных состояний травянистых растений. Ч. II, III. Москва. МГПИ. 1983. 95 с., 79 с.

состояний травянистых растений. Ч. II, III. Москва. МГПИ. 1983. 95 с., 79 с.

Мидоус Дж. Состояние и необходимость охраны Ивановской популяции *Allium microdictyon* (Западный Алтай). // Бюлл. ГБС. 1999. Вып. 177. С. 81-85.

Минина Н.Н. Этапы онтогенеза двух декоративных дикорастущих видов *Dianthus* в ботаническом саду Уфы. // Бюлл. ГБС. 2000. Вып. 181. С. 28-35.

Миркин Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений. // Журн. общ. биол. 1983. Т. XLIV. № 5. С. 603-614.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.Наука. 1978. 212с.

Михайловская И.С. Возрастные анатомо-морфологические изменения подземных органов желтой люцерны (*Medicago falcata* L.). // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т.LXXVII (1). С.88-102.

Мухитдинов Н.М., Айтакова С.Т. Онтоморфогенез вегетативных органов некоторых полезных видов растений среднегорья Заилийского Алатау. // Изучение онтогенеза интродуциров. видов природной флоры в ботанических садах. Киев. 1992. С. 119-120.

Мухитдинов Н.М., Паршина Г.Н., Курбатова Н.В. Онтогенез *Marrubium vulgare* L. и *M.alternidens* Rech. в природных сообществах и при испытании их в культуре. // Ботанич. наука на службе устойчивого развития стран Центр. Азии. Алматы. 2003. С. 171-173.

Мышбаева Р.О. Интродукция редких и эндемичных растений в Центральном Казахстане. Рукопись канд. дисс. Караганда. 1996. 134 с.

Насимович Ю.А., Романова В.А.. К вопросу о механизме двуцветности *Corydalis cava* в подмосковных популяциях . // Бюлл. ГБС. 1998. Вып. 176. С. 91-96.

Нахуцришвили Г.Н., Гамцемлидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л. Наука. 1984. 124 с.

Нестерова С.Г. Корневая система высокогорных растений Заилийского Алатау. // Проблемы экологич. морфологии растений. Вып.1. Алма-Ата. Наука. 1988. С.56-86.

Нестерова С.Г. Экология растений среднегорья Заилийского Алатау. Алма-Ата. Наука. 1984. 132 с.

Одум Ю. Экология. В 2х т. М. Мир. 1986. 367с., 290 с.

Онипченко В.Г., Гужова Г.А., Семенова Г.В., Работнова М.В.

Популяционные стратегии альпийских растений Северо-Западного Кавказа. // Экология популяций. М. Наука. 1991. С. 165- 180.

Определитель растений Средней Азии. Т.1-10. Ташкент. ФАН. 1968-1993.

Павлов Н.В. растительное сырье Казахстана. М. 1949. 640 с.

Павлов Н.В. Эндемичные реликтовые растения Казахстана. // Ботаника Казахстана. Алма-Ата. Изд. АН Каз.ССР. 1959.

Пахомова М.Г. Семейство *Gentianaceae* Dumort. // Определитель флоры Средней Азии. Т. VIII. Ташкент. ФАН. 1986. С. 32-56.

Перечень редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений. Астана. 2006.

Письякуова В.В. Семейство *Gentianaceae* Dumort.- *Gentiana* L. // Флора Тадж. ССР. Т.VII. М.-Л. Изд.АН СССР. 1984. С. 341-358.

Пленник Р.Я. Экологический ареал и морфобиологическая адаптация видов в интродукции растений природной флоры. // Бюлл. ГБС. 1990. Вып. 158. С.14-17.

Поляков П.П. Новый вид молочая. //Бот. матер. герб. Ботанич. Ин-та АН СССР. 1953. С.155-158.

Покровская Т.М. К вопросу о возрастно-морфологических особенностях лугового клевера в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов. //Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. МГПИ. 1974. С. 88-119.

Понятовская В.М. Учет обилия и характера размещения растений в сообществах. //Полев. геоботаника. Т.3. 1964. М.-Л. Наука. С. 207-299.

Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюлл. Среднеаз-гос. ун-та. Ташкент. 1927. Вып. 15. С. 239-293.

Попов М.Г. Род 559. Хохлатка - *Corydalis* Medic. //Флора СССР. Т.VII. М.-Л. Изд.АН СССР. 1937. С.649-705.

Попов М.Г. Флора Алма-Атинского государственного заповедника. //Тр. Алма-Атинск. Гос. заповедника 1940. Вып.3. 50 с.

Попов М.Г. Высотные пояса Заилийского Алатау. // Растительность Казахстана. М.-Л. 1941. АН СССР. Т.2. С.5-24.

Попова И.А. Особенности пигментного комплекса растений Восточного Памира. //Проблемы ботаники. Т.IV. Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Фрунзе. Илим.

1967. С.379-391.

Погаевич Е.В., Грушевский Б.Н. О пропускании прямого и диффузного света листьями древесных растений. //Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. Наука. 1967. С.95-105.

Пошкурлат А.П. Горицветы СССР. М. Изд. АН СССР, 1952. 486 с.

Пошкурлат А.П. Развитие подземных органов виргинильных растений горицвета весеннего. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. LXXIV (5). С. 118-128.

Пошкурлат А.П. Большой жизненный цикл горицвета весеннего. // Растит. ресурсы. 1975. Т. XI. Вып. 4. С. 483-492.

Пошкурлат А.П. Сезонный ритм прироста побегов у разновозрастных особей горицвета весеннего. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81 (1). С. 117-124.

Пошкурлат А.П. Морфологические особенности и онтогенез *Adonis amurensis* Regel. // Растит. ресурсы. 1984. Т. XX. Вып.1. С. 65-74.

Проскуряков М.А. Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата. Наука. 1983. 215 с.

Проскуряков М.А., Пусурманов Е.Т., Кокорева И.И. Изменчивость древесных растений в горах. Алма-Ата. Наука. 1986. 180 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. //Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер.3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204.

Работнов Т.А. Определение возраста и длительности жизни травянистых растений. //Полев. геоботаника. Т.2. 1960. М.-Л. Наука. С. 249-261.

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. // Полев. геоботаника. Т. 2. 1960. М.-Л. Наука. С. 20-40.

Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. // Полев. геоботаника. Т.3. 1964. М.-Л. Наука. С.132-146.

Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций. //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969.Т. LXXIV (1). С. 141-149.

Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. LXXX (2). С.5-17.

Райкова И.А. Морфобиологические особенности растений Памира при их культуре в Ташкенте. // Проблемы современной ботаники. Т.2. М.-Л. Наука. 1965. С. 97-105.

Райкова И.А., Пашенко З.М. К цитологии недзвецкии. // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент. ФАН. 1977. Вып. 14. С. 112-120.

Ракитянская Т.А. Онтогенез *Euphorbia yaroslavii* P.Pol. - редкого растения флоры Казахстана. // Изучение онтогенеза интродуциров. видов природной флоры в ботанич. садах. Киев. 1992. С. 144-145.

Растения природной флоры Казахстана в интродукции. Справочник. Алма-Ата. Гылым. 1990. 285 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. *Magnoliaceae* – *Limoniaceae*. Род *Corydalis*. Л. Наука. 1985. С. 114-121.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование Сем. *Hipperidaceae-Lobeliaceae*. Род *Dracocephalum*. СПб. Наука. 1991. С. 19-24.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование Сем. *Hippuridaceae-Lobeliaceae*. Род *Scutellaria*. СПб. Наука. 1991. С. 85-90.

Рахматуллаев Т.У., Акрамов С.Т., Юнусов С.Ю. Алкалоиды генцианы. // Химия природн. соединений. 1969. № 1. С. 47-53.

Редкие и исчезающие виды Флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л. Наука. 1981. 264 с.

Редкие и исчезающие растения природной флора СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.-Л. Наука. 1983. 303 с.

Ролдугин И.И. Обзор казахстанских змееголовников. //Матер. к флоре и растит. Казахстана. Тр. Ин-та ботаники. Т.13. Алма-Ата. 1962. С. 263-273.

Ролдугин И.И. Род 770. *Dracocephalum* L. // Флора Казахстана. Т.7. 1964. С. 347-360.

Ротов Р.А. Морфолого-биологические особенности луковичных эфемероидов на примере *Fritillaria* L. и других близких родов семейства лилейных. // Проблемы экологической морфологии растений. М. Наука. 1976. С. 186-194.

Рубцов Н.И. Флора Северного Тянь-Шаня и её географические связи. // Бот. журн. 1956. Т.41. № 1. С. 23-43.

Рубцов Н.И. О родовом эндемизме флоры высокогорий

- Средней Азии. // Растит. мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Проблемы ботаники. Т.9. Фрунзе. Илим. 1967. С. 198-204.
- Русанов Ф.Н. Новое декоративное растение – недзвецкия. // Бюлл. ГБС. Вып. 2. 1949. С. 97-98.
- Русанов Ф.Н. Новые данные о Недзвецкии семиреченской. // Бюлл. ГБС. Вып.40. 1961. С.52-57.
- Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосквья. М. Наука. 1973. 215 с.
- Садовничая Е.А. Роль солнечной радиации в дифференциации горных лесов Западного Саяна. Автореф. канд дисс. Красноярск. 1980. 29 с.
- Саурина Н.И. Динамика численности и возрастного спектра некоторых популяций *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. LXXVII (5). С.115-120.
- Семенов Тянь-Шанский П.П. Путешествие в Тянь-Шань 1856-1857 гг. М. 1958. 227 с.
- Семенова Г.П. Онтогенез редкого сибирского растения *Vicia tsydenii* Malyshev в условиях культуры. //Изучение онтогенеза интродуциров. видов природной флоры в ботанических садах. Киев. 1992. С.158-158.
- Семиотрочева Н.Л. Семейство *Gentianaceae* Dumort. - *Gentiana* L. // Флора Казахстана. Т.7. Алма-Ата. Изд. АН Каз.ССР. 1964. С.95-119.
- Сенчина Б.В., Сапожникова Т.В. Особенности онтогенеза горечавки ластовневой при интродукции. // Изучение онтогенеза интродуциров. видов природной флоры в ботанических садах. Киев. 1992. С.160-161.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. 1962. 315 с.
- Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964 а. Т. LXIX (5). С. 62-75.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. // Полев. геоботаника. Т.3. М-Л. 1964 б. С. 146-205.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых растений. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965.

Т. LXX. (2). С. 67-81.

Серебрякова Т.И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т.LXXVI (1). С. 105-120.

Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т.84. Вып. 6. С. 97-109.

Серебрякова Т.И., Кагарлицкая Т.Н. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolycimachium* Koch. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т.LXXVII (6). С.81-98.

Сикура И.И. Переселение растений Средней Азии на Украину. Киев. Наукова думка. 1982. 245 с.

Сикура И.И. Сырица Л.П. Рекомендации по изучению онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах. Киев. 1990. 185 с.

Симонов Ю.Г. Распределение солнечной энергии по склонам различной крутизны и экспозиции в различных условиях на 50° с.ш. // Уч. зап. МГУ. Вып.182. Геоморфология. М. 1956.. С.193-198.

Синнот Э. Морфогенез растений. М. 1963. 600 с.

Скрипчинский В.В. Некоторые вопросы теории онтогенеза растений. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т.LXVIII (3). С. 61-76.

Смирнова О.В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.). // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. Наука. 1967. С. 100-114.

Смирнова О.В. Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. Наука. 1968. С.155-183.

Смирнова О.В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяции. // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Москва. МГПИ. 1974. С.168-196.

Смирнова О.В. Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов Европейской части СССР. // Бюлл. МОИП. Т.85. 1980. Вып.5. С.53-67.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.В., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода

онтогенеза у растений разных биоморф. // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. Наука. 1976. С.14-44.

Смирнова О.В., Торопова Н.А. Большой жизненный цикл *Galeobdolon luteum* Huds. // Бюлл. МОИП. Отд.биол. Т.LXXVII (1). 1972. С.76-87.

Смирнова О.В., Кагарлицкая Т.Н. О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. // Бот. журн. Т.57. 1972. № 5. С. 481-492.

Смирнова О.В., Черемушкина В.А. Род Хохлатка – *Corydalis* Medic. // Биологич. флора Московской области. М. МГУ. 1975. Вып.2. С.48-72.

Смолинская М.А. Интродукция среднеазиатских эндемиков из родов *Allium* и *Eremurus* на Северной Буковине. // Бюлл. ГБС. Вып. 183. 2002. С.21-30.

Снаговская М.С. Сравнительная характеристика популяций *Medicago falcata* в разных экологических условиях. // Бюлл. МОИП. Отд.биол. 1966. Т. LXXI (4). С.51-70.

Соколов С.И., Ассинг И.А., Курмангалиев А.Б. Почвы Алма-Атинской области. Алма-Ата. АН Каз.ССР. 1962. 424 с.

Справочник по климату СССР. Солнечная энергия, радиационный баланс и солнечное сияние. Л. 1967. Вып.18. Ч.1. С.15-28.

Стешенко А.П. Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира. // Проблемы ботаники. Т. VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. М.-Л. Наука. 1965 а. С.43- 60.

Стешенко А.П. Ритм развития растений Памира в связи с различиями условий среды. // Проблемы современной ботаники. Т.2. М.-Л. Наука. 1965 б. С.111-115.

Стешенко А.П. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире. // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Т.1. Душанбе. Дониш. 1967. С.170-202.

Стешенко А.П. Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире. // Проблемы ботаники. XI. Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР. Л. Наука. 1969. С.284-300.

Стешенко А.П. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира. // Проблемы ботаники. Т. XII. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л.

Наука. 1974. С. 213-222.

Стешенко А.П., Иконников С.С. Об особенностях роста и развития растений Памира при перенесении их в новые местообитания. // Проблемы ботаники. Т.Х. Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Л. Наука. 1968. С. 32-45.

Суворов Н.И. Шилина З.А. Экологические особенности дикорастущих зарослей недзвецкии в Чу-Илийских горах. // Уч. Зап. Алмаатинск. гос. пед. ин-та им.Абая. 1953.

Сугоркина Н.С. Особенности популяционной биологии гераней. // Популяционная экология растений. М. МОИП. 1987. С.102-105.

Сьедина И.А. Ритм сезонного развития видов валерианы при интродукции в условия предгорий Заилийского Алатау. // Рекомендации по размножению интродуцир. растений на основании изучения их биологии индивидуального развития. Киев. 1988. С.145-146.

Тайжанов К. Распространение и запасы основных алкалоидоносных растений Алая. // Дикорастущие лекарственные растения Узбекистана и их ресурсы. Ташкент. 1977. С. 8-22.

Тарасенко Е.Н., Кучерява Л.Ф. Ранние этапы онтогенеза лапчатки белой. //Изучение онтогенеза интродуцир. видов природных флор в ботанич. садах. Киев. 1992. С. 201-202.

Тахтаджян А.Л. О роде *Gymnospermium* Spach. // Бот. журн. 1970. Т.55. № 8. С. 1191-1193.

Тахтаджян А.Л., Меликян А.П. Сравнительное изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. // Бот. журн. 1972. Т.57. № 10. С.1271-1278.

Темирбеков О. Большой жизненный цикл *Heracleum lehmannianum* Bunge. // Растит. ресурсы. 1977. 13. № 1. С. 31-41.

Тимохина С.А. Материалы эколого-исторического анализа в интродукции некоторых видов рода *Patrinia* Juss. // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск. Наука. 1970. С.30-38.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяциях. М. 1973. 278 с.

Тихомиров Б.А. Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера. //Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанич. географии. Л. Наука. 1973. С.288-297.

Ткаченко К.Г. Интродукция некоторых травянистых видов флоры Тянь-Шаня в Санкт-Петербург. // Ботанич. наука на службе устойчивого развития стран Центр. Азии. Алматы. 2003. С. 224-225.

Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М. Наука. 1991. 215 с.

Турсунов Т.Т. *Incarvillea semiretschenskia* и *Ostrovskia majestic* в ботаническом саду Академии Наук УзССР. // Охрана растительного мира Казахстана. Алма-Ата. Наука. 1979. С. 145-147.

Уварова Е.И. Размножение *Incarvillea semiretschenskia* (В. Fedtsch.) Grinerson и *Incarvillea olgae* Rgl зелеными черенками. // Изв. АН Каз.ССР Сер. биол. 1982. № 6. С. 32-35.

Уварова Е.И. Особенности развития и перспективы использования в зеленом строительстве некоторых представителей семейства *Bignoniaceae*. // Доклады научно-теоретич. Конференции. Шевченко. 1983 а. С.76-78.

Уварова Е.И. Морфо-биологические показатели семейства Бигнониевых, интродуцированные в Алма-Ате. Деп. ВИНТИ. № 3454-83. М. 1983 б. 18 с.

Уварова Е.И. Влияние микроэлементов на рост и развитие однолетних сеянцев недзвецкии семиреченской. Деп. ВИНТИ № 5804-83. М. 1983 в. 34 с.

Уварова Е.И. Жизнеспособность пыльцы недзвецкии в условиях культуры. // Бюлл. ГБС. Вып. 128. 1983 г. С. 69-71.

Уварова Е.И. Биологическое обоснование интродукции травянистых многолетников семейства Бигнониевых (*Bignoniaceae* Juss.) в Алма-Ату. Автореф. канд дисс. Алма-Ата. 1984 а. 25 с.

Уварова Е.И. К биологии цветения *Niedzwedzkia semiretschenskia* в условиях культуры. // Интродукция растений природной флоры Казахстана. Алма-Ата. Наука. 1984 б. С. 66-72.

Удинцев С.Н., Разина Т.Г., Яременко К.В. О противоопухолевом эффекте шлемника байкальского. // Вопросы онкологии. 1990. Т. 36. № 5. С. 602-607.

Уразова А.О. Дополнения к морфологии молочая Ярослав. // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН Каз.ССР. 1985. Вып. 14. С.45-47.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. LXV. (3). С. 77-92

Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций. // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. Наука. 1967. С.3-8.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. №2. С.7-34.

Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. LXXIV (1). С. 119-134.

Урда И.Ф. К изучению пространственно-временной организации ареалов видов растений. // Бюлл. ГБС. Вып. 173. 1996. С. 78-86.

Усманов И.Ю., Ильясов Ф.Р., Наумова Л.Г. Адаптивные стратегии растений Южного Урала. Скальные местообитания. // Экология. 1995. № 1. С. 3-9.

Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Янтурин С.И. Адаптивные стратегии растений на солончаках Южного Урала. Реакция на абиотический стресс. // Экология. 1989. № 4. С. 20-28.

Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Усманова Н.Н., Янтурин С.И. Адаптивные стратегии растений на солончаках Южного Урала. Распределение ресурсов в ценопопуляциях. // Экология. 1991. № 1. С. 9-17.

Утешев А.С. Климаты Казахстана. //Очерки по физической географии Казахстана. Алма-Ата. Изд. Ан Каз ССР. 1952. - С.155-197.

Утяшева Т.Р. О состоянии популяций голосемянника алтайского (*Gymnospermium altaicum* (Pall.)Spack.) в условиях Маркакольской котловины. // Ботанич. исследования в Казахском Алтае. Матер. Междунар.конференции. (Риддер 2005). Алматы. 2005. С. 163-165.

Фахриева Г.Д., Козлова Н.А. Изменение морфологии и ритма развития у двух видов *Delphinium* при переселении с гор Таджикистана в предгорную зону. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 7. С. 990-1000.

Федоров Н.И., Мартыанов Н.А. Особенности распространения и динамики ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкирии. // Растит. ресурсы. Вып. 3. 1993. С. 29-35.

Федосеев А.П. Радиационный режим сухих и свежих дубрав южной лесостепи УССР. //Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. Наука. 1967. С. 65-77.

Федченко Б.А. Заметки о новых и редких растениях. /Изв.

Импер. бот. сада Петра Великого. Т.XV. Вып. 3-4. Петроград. 1915. С. 4-6.

Федченко Б.А. Сем. I.XIV. *Berberidaceae* Torr.et Gray. Род *Leontice* L.// Флора СССР. Т. VII. М-Л. Изд.АН СССР. 1937. С. 545-551.

Фельбаба-Клушина Л. М. Распространение и биоэкологическая характеристика *Colchicum autumnale* L. в Закарпатской области. // Раст. ресурсы. 1993. Вып.3. С.35-42.

Фисюн В.В. Материалы по систематике и экологии недзвецкии семиреченской. // Бот. мат. герб. Ин-та ботаники АН Каз.ССР. Вып.12. 1982. С.49-57.

Флора Алма-Атинского заповедника. Алма-Ата. Гылым. 1991. 157 с.

Флора Казахстана. Т.1-9. Алма-Ата. Изд.АН Каз.ССР. 1956-1966.

Флора Киргизской ССР. Т.1-11. Фрунзе. Изд.АН Кирг.ССР. 1952-1965.

Флора СССР. Т.1-30. Москва-Ленинград. Изд.АН СССР. 1933-1960.

Фомина Л.И. Динамика возрастных состояний особей *Hedysarum alpinum* L. при интродукции в Читинскую область. // Изучение онтогенеза интродуциров. видов природной флоры в ботанических садах. Киев. 1992. С.210-211.

Фомина Л.И. Особенности развития *Hedysarum alpinum* L. и *Lespedeza hedysaroides* (Pall.) Kitag. (сем. *Fabaceae*) в Читинской области. Аврореф. канд. дисс. Л. 1990. 17 с.

Хохряков А.П. Морфология побега *Carex gracilis* Curt. и некоторых других осок секции *Acutae* Fries. //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1963 а. Т. LXVIII (1). С.103-109.

Хохряков А.П. Сравнительная биология эремурусов и других эфемероидов //Бюлл.ГБС. 1963 б. Вып.50.С.69-78.

Хохряков А.П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений. //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т.LXXVIII (1). С.59-69.

Храмцова Н.Ф. Статистический метод определения биопродуктивности травяных ценозов. // Бот. журн. 1974. Т.59. №:6.С. 815-825.

Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношение. М. Наука. 1977. 135 с.

Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура

ценопопуляций *Thymus marschallianus* Willd (*Lamiaceae*) в северной степи (Курская область). // Бот. журн. 1977. 62. № 1. С. 101-105.

Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций шалфея лугового с левобережья Оки. // Бюлл. ГБС. 1990. Вып. 157. С. 40-44.

Чемесова И.И. Флавоноиды видов рода *Scutellaria* L. // Растит. ресурсы. 1993. Вып 2. С. 89-99.

Черемушкина В.А. Структура ценопопуляций луков Казахстана. // Ботанич. наука на службе устойчивого развития стран Центр. Азии. Алматы. 2003. С. 146-148.

Черемушкина В.А., Попова Н.А. Связь возрастного состава ценопопуляций с ходом онтогенеза (на примере корневищных луков и копеечников). // Популяционная экология растений. М. МОИП. 1987. С. 105-111.

Чибрик Т.С. Особенности морфогенеза ортотропных и плагиотропных побегов костра безостного и пырея ползучего в зависимости от факторов внешней среды. Автореф. канд. дисс. Свердловск. 1971. 24 с.

Шабес Л.К. Об анатомическом строении узлов некоторых видов горечавок. // Систематика, анатомия и экология растений Азиатской части СССР. Л., 1976. С. 37-42.

Шаин С.С. Ярусная разнокачественность клевера красного, люцерны синегибридной и лядвенца рогатого. // Морфогенез растений. Т.1. М. Изд-во МГУ. 1961 а. С. 552-556.

Шаин С.С. Приспособление растений при их выращивании к условиям солнечного освещения. // Морфогенез растений. Т.1. М. МГУ. 1961 б. С. 49-56.

Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и растительных сообществ. // Полев. геоботаника. Т. 2. М.-Л. Наука. 1960. С. 369-371.

Шалыт М.С. Изучение вегетативного размножения и возобновления компонентов растительных сообществ. // Полев. геоботаника. Т. 2. 1961. М.-Л. Наука. С. 163-204.

Шамардина Н.Н. О ритме цветения растений под пологом широколиственного леса. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. LXIX (2). С. 111-114.

Шахов А.А., Хазанов В.С., Станко С.А., Остапович Л.Ф. Фотоадаптация и фотореактивация у растений в горах. // Бот. журн. 1962. Т.47. 1 С.68-77.

Шеварда А.Л., Телепова М.Н., Буданцев А.Л. Сравнительное изучение состава эфирных масел и ультраструктуры железистых

волосков листа у некоторых видов рода *Dracocephalum* L. // Растит. ресурсы. 1990. Вып. 3. С. 353-363.

Шишкин Б.К. Род *Dracocephalum* L. // Флора СССР. Т.20. М.-Л. Изд. АН СССР. 1954. С. 439-474.

Шмакова Е.И. Способность травянистых растений лесостепи к вегетативному разрастанию в связи с их отношением к солнечной радиации и влаге. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87 (3). С.100-104.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. // Избр. тр. М. Наука. 1983. 360 с.

Шорина Н.И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. Наука. 1967. С. 70-100.

Шорина Н.И. Возрастные спектры и численность популяций безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. Наука. 1968. С. 125-154.

Шорина Н.И., Смирнова О.В. Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза. // Ценопопуляция растений. М. Наука. 1976. С.166-200.

Штроберг А.Я., Джорбенадзе А.М., Некоторые биологические особенности *Leontice smirnowii* Trautv. // Растит. ресурсы. 1971. Т.VII. Вып. 3. С. 421-425.

Шульгин И.А. Солнечная радиация и растение. Л. Гидрометеиздат. 1967. 180 с.

Шулькина Т.В. О повторном цветении и вторичном росте некоторых многолетних растений. // Бюлл. ГБС. 1964. Вып 55. С. 95-99.

Шулькина Т.В. Изменение жизненной формы у *Aster alpinus* L. при выращивании её в Ленинграде. // Проблемы современной ботаники. М.-Л. Наука. 1965. С. 126-129.

Шулькина Т.В. О значении признаков жизненной формы в прогнозировании результатов интродукции травянистых растений. // Бюлл. ГБС. Вып.145. 1987. С. 3-8.

Щербакова Е.Г. Сравнительная характеристика популяционного поведения двух длиннокорневищных видов клевера. // Популяционная экология растений. М. МОИП. 1987. С. 115-118.

Эрккенова Е.М. К анатомии *Leontice ewersmannii* Vge. //

Дикорастущие лекарственные растения Узбекистана и их ресурсы. Ташкент. ФАН. 1977. С.109-115.

Юзепчук С.В. Шестьдесят новых шлемников. //Бот. мат. герб. БИН АН СССР. Т.ХIV. М-Л. 1951. С.356-435.

Юзепчук С.В. Род *Scutellaria* L. //Флора СССР. Т.ХХ. М-Л. 1954. С.72-225.

Юнусов С.Ю. Алкалоиды. Ташкент. ФАН. 1974. 320 с.

Яковлев Г.П. К систематике рода *Niedzwedzkia* В.Fedtsch. и трибы *Incarvillea* (Endl.) Jakol. семейства *Bignoniaceae* Pers. // Бот. мат. герб. БИН АН СССР. Т. ХХI. 1961. С.328-337.

Aarssen L.W., Turkington R. Within-species diversity in natural populations of *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from four different aged pastures. // Journ.Ecol. 1985. 73. P. 869-889.

Brickell Ch., Sharman F. Pflanzenshätze aus alten Gärten. Stuttgart. Ulmer. 1988. 290 p.

Bonde E.K., Foreman V.F. Growth and development of arctic and alpine grasses in experimental gardens at various altitudes in Colorado. // Primary Prod. and Prod. Process., Tundra Biome. Edmonton. 1973. P. 87-97.

Callaghan T.V. Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment. Strategies of growth and population dynamics of tundra plants. 3. // Oikos. 1976. 27. № 3. P. 402-413.

Die Frieland-Schmuckstauden. Edit. L. Jelitto, W.Schacht. Stuttgart. Ulmer. 1985. 683 p.

Foerster K. Blauer Schatz Der Garten. Leipzig-Radebeul. Neumann Verlag. 1989. 195p.

Gardeners' Encyclopedia of Plants and Flowers. Edit. Ch. Brickell. London-New York-Stuttgart. Dorling Kindersley Ltd. 1994. 640 p.

Goritz K. Blütenstanden. Gräser. Farne. Berlin. VEB Deutscher. Landwirtschaftsverlag. 1982. 312 p.

Grey-Wilson Ch. A Manual of Alpine and Rock Garden Plants. Portland. Timber Press. 1989. 278 p.

Grime J.P. Shade tolerance in flowering plants. // Nature. 1965. V.208. P.161-163.

Ingwersen W. Alpines. John Murray Ltd. 1991. 292 p.

Kokoreva I.I. Early Spring Bulbs in the Northern Tien Shan. // Journ. The Plantsman. London. RHS. 2003. V.2. P.1. P. 28-32.

Nicholas A., Baunath H. A Consensus Classification for the Order Gentianales with Additional Details on the Suborder Apocynineae. //The

Botanical Review. 1994. V.60. № 4. P.440-482.

Phillips R., Rix M. Bulbs. New York. Random House. 1989. 255 p.

Schmidt K., Jensen K. Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (*Scrophulariaceae*) and its relation to population size and reproductive components. // Amer. J. Bot. 2000. 87 (8). P.678-689.

Solbrog O.T., Solbrig D.J. Introduction to Population Biology and Evolution. London-Amsterdam-Ontario-Sydney. Addison-Wesley Pblsh. Comp. 1979/ 488 p.

Sole M., Durca W., Eber S., Brandl R. Genotypic and genetic diversity of the common weed *Cirsium arvense* (*Asteraceae*). // Plant Science. 2004. 165 (3) P.437-444.

Ting-nong H., Shang-Wu L., Xue-feng L. A phylogenetic analysis of *Gentiana* L. (*Gentianaceae*) // Acta phytotaxon. –1996.-Vol. 34, N 5.- P. 505-530.

КОКОРЕВА ИРИНА ИВАНОВНА

Адаптационные стратегии поликарпических видов растений
Северного Тянь-Шаня

Дизайн и оформление
РПК «Интеллект»

Подписано в печать 24 января 2011 года

Формат 60x84, 1/16

Печать «Konica Minolta»

Объем 13 п.л.

Тираж 200 экз. Заказ 148