

**І. Ю. Парнікоза, М. С. Шевченко, Д. М. Іноземцева,
О. В. Василюк, О. С. Шевченко**

РАРИТЕТНА ФЛОРА

**(Охорона, вивчення, реінтродукція)
частина друга**

RARE FLORA

**(Protection, study and reintroduction)
part II**

Зміст

Розділ V. Изучение, восстановление и охрана популяций первоцветов	64
Характеристика условий произрастания	64
Изучение пространственной структуры ЦП	65
Изучение возрастного состава ЦП	65
Немного о биометрических промерах	104
Изучение стратегии ЦП	105
Изучение влияния сбора и вытаптывания на популяции первоцветов (опыт Дружины охраны природы МГУ)	106
Реинтродукция как механизм поддержания популяций первоцветов и других редких растений	106
До ботаніків (замість епілогу)	110
Література	111

Розділ V. Изучение, восстановление и охрана популяций первоцветов

(Этот раздел мы даем на русском языке, так как изложенная в нем информация имеет универсальный характер и может быть использована на всем постсоветском пространстве.)

Неотложность проведения геоботанических исследований ценопопуляций первоцветов вызвана необходимостью оценки их состояния, изучения зависимости состояния популяции от факторов произрастания и антропогенного воздействия. Получаемые ежегодно данные могут быть использованы для изучения динамики ценопопуляции выявления конкретных факторов, угрожающих её существованию.

Ценопопуляция (ЦП) – это совокупность особей одного вида в пределах конкретного растительного сообщества (фитоценоза). Исследования ЦП начинаются с разведки мест произрастания, например, при обследовании местностей с сохранившейся природной растительностью. Можно использовать данные местного населения, в том числе и полученные во время рейдов. Очень рекомендуем, задерживая очередного продавца с рябчиками или подснежниками, поинтересоваться, где он их собрал. Если это не посредник, он, скорее всего, укажет место, причем так детально, как вы попросите.

Характеристика условий произрастания

Когда ЦП обнаружены картированы, приступают к их геоботаническому описанию. Для начала дают общую характеристику рельефа: тип (например, долинно-балочный, речная долина, пойма и т.д.), форму (например, холмы, возвышенность, ложбины, впадины и т.д.), элементы рельефа (например, вершина, верхняя, средняя или нижняя часть склона, дно балки). Крутизну склона указывают с округлением: до 5 градусов (очень пологие и пологие), 5-10 (слабопокатые), 10-20 (покатые, сильнопокатые), 20-40 (крутые), более 45 градусов (обрывистые). Необходимо также отметить экспозицию, то есть сторону света, к которой обращен склон. Так, у балки могут быть южный и северный склоны, но один из них смотрит на север – северная экспозиция, а другой на юг – южная экспозиция. Кроме экспозиции и крутизны, указывают общую форму и характер склона (выпуклый, вогнутый, террасированный, бугристый и т. д.).

Выбирают участок однородного растительного сообщества, в котором произрастает ЦП. Описывают тип почвы: донные отложения (песчаные, илистые, торфяные), болотные (торфяные глееистые, песчаные, илистые), луговые (дерновые, торфянистые), лесные (торфянистые, дерново-подзолистые, подзолистые, черноземы оподзоленные, светло-серые, серые, темно-серые лесные, бурые лесные, горно-лесные), черноземные, солонцовые, солончаковые, песчаные. Учитывают степень влажности: очень сухие, сухие, влажные, сырые, мокрые. Для водной растительности указывают тип водоема (русла рек, старицы, лиманы, озера, пруды и т.д.), толщу воды и запасы органики в водоеме: большие запасы – эвтрофные, средние – мезотрофные, бедные органикой – олиготрофные водоемы.

После этого последовательно описывают все ярусы растительности: 1 –высоких деревьев, 2 – низких деревьев, 3 – кустарников, 4 – травянистый, низких кустарников и подрост, при необходимости описывают и мохово-лишайниковый ярус подстилки. Прежде всего определяют сомкнутость, которую определяют *на глаз* по проценту покрытой тенью листьев растений соответствующего яруса площади земли (для травянистого яруса применяют термин “проективное покрытие”). Таким образом, если дубы затеняют 40% площади, то сомкнутость первого яруса – 0,4. В сообществах каменистых россыпей, где есть только один ярус травянистой растительности, состоящей из отдельных кустов, проективное покрытие не превышает 30%, т. е. 0,3. Следует помнить, что мхи и лишайники – это отдельный ярус.

После того в каждом из ярусов переписывают виды растений, указывая их участие в ярусе по шкале Браун-Бланке: покрытие вида меньше 1% – +, 1-5% – 1, 6-15% – 2, 16-25% – 3, 26-49% – 4, больше 50% – 5.

Отметим, что суммарный процент участия видов в конкретном ярусе совсем не обязательно должен равняться 100%, так как при меньшей сомкнутости определенная площадь сообщества не покрыта растениями. Очевидно, что процент участия вида не может превышать 100%.

Приведем пример геоботанического описания местопроизрастания прострела чернеющего. Ценопопуляция находится на песчаном бугре, склон южной экспозиции, 10°. Первый ярус: сомкнутость 30%, сосна обыкновенная – 3, дуб черешчатый – 2. Второй ярус не выражен; ярус кустарников представлен бузиной черной – 2. Проективное покрытие – 50%: ожика волосистая – 1, лапчатка белая – 1, земляника лесная – 1, черника обыкновенная – 1, чистотел майский – +, герань Роберта – +. Ярус мхов, сомкнутость – 50%: брахитеций шероховатый – 3 [18].

Отдельно определяется антропогенная нагрузка, например сенокос, пастбище, зона рекреации, промышленное использование. Если участок находится под ощутимым антропогенным прессом, учитывают *степень депрессии под воздействием человеческой деятельности*, чтобы в дальнейшем анализе отделить природные влияния от антропогенных. Для рекреационной депрессии выделяют следующие этапы [26]:

1-я стадия: вытоптанность до 5%. Травяной покров не нарушен и соответствует типу сообщества. В лесах не нарушена подстилка, подлесок и подрост не повреждены (подлесок – совокупность кустарников и деревьев ниже верхнего яруса. Молодое поколение деревьев, которое со временем может достигнуть высоты верхнего яруса насаждения, но в данный момент имеет среднюю высоту менее половины средней высоты верхнего яруса – это подрост);

2-я стадия: вытоптанность от 5 до 10%. Травяной покров мало нарушен. Ярусность растительного покрова выражена, подлесок и подрост удовлетворительные и хорошие. В древостое преобладают деревья хорошего и удовлетворительного состояния (75-90%);

3-я стадия: вытоптанность от 10 до 30%. Травяной покров нарушен, количество лесных и лесолуговых трав уменьшено. Присутствуют орные и нехарактерные для данного фитоценоза растения. Ярусность покрова еще сохраняется. Подрост малодифференцирован. Почти нет всходов коренных лесообразующих пород;

4-я стадия: вытоптанность от 30 до 60%. Травяной покров деградирующий. Резко увеличивается участие и разнообразие сорных и нетипичных для фитоценоза растений. Подстилка в процессе разрушения. Наблюдается своеобразная структура в виде чередования куртин подлеска и маложизненного подроста, ограниченного выбитыми полянами и тропами;

5-я стадия: вытоптанность более 60%. Травяной покров, характерный для данных условий места произрастания, деградировал. Покров сорных и луговых растений намного больше, чем лесных, которые сохраняются только у стволов деревьев. Подстилка в стадии полного разрушения. Подрост и подлесок почти отсутствуют. Сильно увеличена освещенность под пологом. Деревья имеют механические повреждения и усыхают.

Геоботанические описания следует проводить с некоторой периодичностью для отслеживания изменений (или их отсутствия), для чего удобно составлять электронные базы данных, хотя бы в том же Microsoft Word'e. Вообще, это удобно при проведении любых многолетних исследований.

Изучение пространственной структуры ЦП

Растения в ЦП чаще всего распределены неравномерно, образуя более или менее изолированные группы, скопления – ценопопуляционные локусы. Эти скопления отличаются друг от друга числом особей, возрастной структурой, протяженностью. Такая неоднородность вызывается как условиями среды, так и биологическими особенностями размножения и расселения особей. У тюльпанов и рябчиков, например, семена обычно опадают в непосредственной близости от материнского растения (так же как и луковицы-детки). Поэтому около генеративных (плодоносящих) растений образуются скопления из молодых особей. Эти скопления характеризуются большей плотностью. В полевом дневнике клон обозначается круглыми скобками, в них вписываются число и тип выявленных в нем каудексных розеток [6].

По мере того, как особи переходят в следующие возрастные состояния (см. ниже), скопление изреживается или уплотняется, усложняется его структура, расширяется занятая им территория. Для изучения динамики пространственной структуры и выявления особенностей распространения растений в данных условиях, можно выбрать небольшой типичный фрагмент ЦП, нанести все растения изучаемого вида (с указанием их возрастного состояния) на схему и ежегодно её уточнять. Для определения возрастного спектра при больших численностях можно учитывать подряд все экземпляры, пока их не наберется 50-100 шт. Иногда четко выделяется ядро популяции; его границы также отмечают.

Изучение возрастного состава ЦП

Каждая ЦП представлена особями, достигшими некоторой стадии развития (возрастного состояния). Выделяют такие возрастные периоды и состояния [33]:

Период	Возрастное состояние	Условные обозначения
I Латентный	1. Семена	<u>L</u>
II Виргинильный	2. Проростки	<u>P</u>
	3. Ювенильные	<u>J</u>
	4. Имматурные	<u>Im</u>
	5. Виргинильные	<u>V</u>
	6. Молодые генеративные	<u>G1</u>
	III Генеративный	7. Средние генеративные
8. Старые генеративные		<u>G3</u>
9. Субсенильные		<u>SS</u>
IV Сенильный	10. Сенильные	<u>S</u>
	11. Отмирающие	<u>SC</u>

Если особи принадлежат к одному абсолютному возрасту или возрастному состоянию, их называют *возрастной группой*. Для изучения морфометрических (размерных и морфологических) особенностей и сроков пребывания растения в некотором возрастном состоянии проводят точную периодизацию его развития (онтогенеза, онтоморфогенеза).

P – есть семядоли, могут быть и другие листья; J – семядолей нет, неветвящиеся растения или ветвление есть, но оно отличается от способа ветвления более взрослых особей, есть ювенильные листья (более простого строения или меньшего размера); Im – растение начинает ветвиться, однако количество боковых ветвей невелико, листья взрослого типа (редко сохраняются ювенильные); V – особи с хорошо развитой, ветвящейся побеговой системой, листья только взрослого типа, генеративных побегов нет; G1 – один – несколько генеративных побегов; G2 – обычно максимальные размеры, интенсивность ветвления и количество генеративных побегов; G3 – уменьшение размеров и порядка ветвления, количества генеративных побегов, появление отмирающих частей; SS – генеративных побегов нет, вегетативных немного, из них не все ветвятся, вторичное появление побегов имматурного типа из спящих почек, уменьшение размеров; S – предельное упрощение жизненной формы, отсутствие ветвления, вторичное появление ювенильных листьев, предельное уменьшение размеров, часто партикуляция (*распад*) подземной части и большое количество “пеньков”.

Полученная информация позволяет в дальнейшем точно идентифицировать в ЦП возрастные, а также судить об общем возрасте локалитета.

Ниже приведем характеристику основных периодов и стадий онтогенеза 3 видов подснежника.

Подснежник обыкновенный

1. Латентный период

Это период первичного состояния покоя, когда особи представлены семенами или другими растительными зачатками (диаспорами). У подснежника это – небольшие семена.

2. Виргинильный период

Виргинильный период у первоцветов довольно долог. До появления всходов подснежника проходит 6 месяцев. **Р** нитевидный, беловато-зеленый. В год прорастания формируется лист и низовая чешуя. У **J** (два года) 1 ассимилирующий лист; **J1** и **J2** различаются морфологически и биометрически (*размерами*). У растений второго года жизни (**J2**) листовая пластинка широкая и плоская. Стадия **Im** не выражена. **V** отличаются от **J2** 2мя листками. Растения семенного происхождения поступают в эту стадию с 3го года, вегетативного (из дочерней луковицы) – с 1го.

3. Генеративный период

Его часто разбивают на подпериоды или стадии: молодой, средний и старый генеративный, характеризующие постепенное нарастание и спад генеративной активности растения. **G** подснежника имеют 2 (иногда 3) листа, стебель, цветок. Цветение начинается с 4-5го года жизни (в природных популяциях Украины преобладают 5-7-летние). Максимальный возраст по литературе – 15 лет.

4. Сенильный, или постгенеративный, период

Также делят на 3 подпериода: субсенильный, сенильный, подпериод отмирания, однако в природе их выделить тяжело. Наблюдается снижение жизнеспособности особей, часть из них отмирает. Вегетативное размножение ограничено, оно проявляется в сенильной партикуляции (*распаде*). Такие особи имеют низкую жизнеспособность, постепенно отмирают. **S** подснежника морфологически сходны с **V**, однако отличаются несколько большими размерами и остатками цветоносов в луковице. Нами они выявлены лишь в 1 из 6 обследованных ЦП. Абсолютный возраст **S** в ней 7-8 лет [33].

П. складчатый. Возрастные состояния похожи на **п. Эльвеза** (Рис.6): отличаются от **п. обыкновенного** двулистковым **Im** (=J2). **J1** – 1 узкий нитевидный зеленый листок, **Im** – пленчатое влагалище при основании 2 нитевидных листков, не имеющих характерной складчатости. **V** – розетка из 2 листков, по ширине и длине не уступающих таковым **G**. Листья обладают характерной **М-образной складчатостью**, при основании окружены пленчатым прозрачным влагалищем [44]. При размножении дочерней луковицей сразу же образуются **V**, поэтому группы **G** вегетативного происхождения по периферии окружены **V**, которые на 2 год зацветают. **G** имеют 1 цветонос; об их возрасте свидетельствует количество окружающих **G** и **V**.

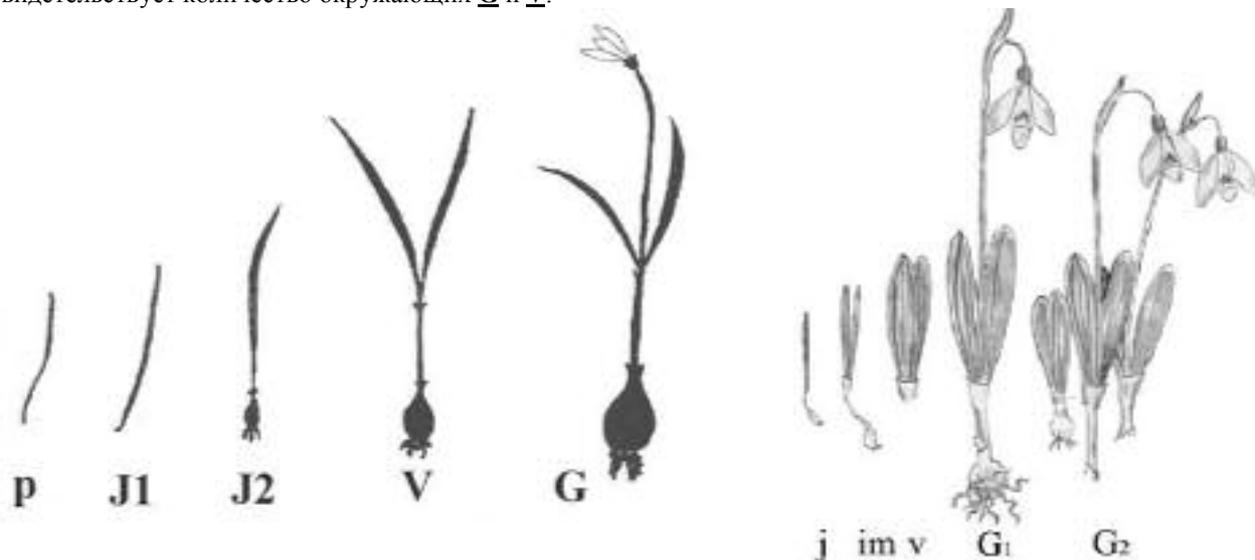


Fig. 5. Scheme of *Galanthus nivalis* ontogenesis [33] (left), *G. plicatus* ontogeneses (right, by I. Parnikoza)

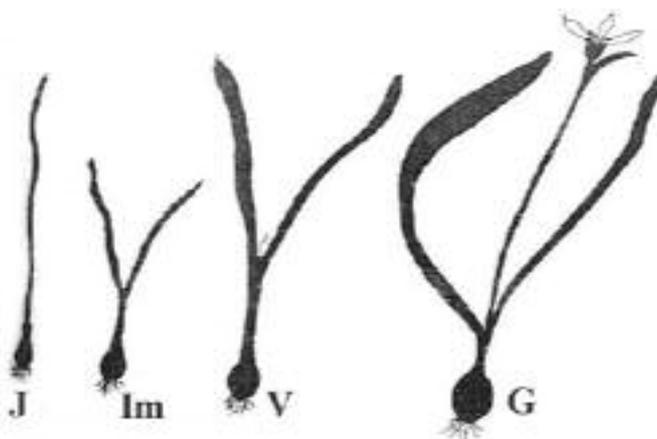


Fig. 6. Scheme of *Galanthus elwesii* ontogenesis [33]

Необходимо четко определиться со счетной единицей. Так, в случае прострела это – или каудексный клон, или отдельная розетка в нем. Только указание счетной единицы позволяет сопоставить различные исследования.

На основании распределения относительных долей возрастных групп можно получить диаграмму **возрастного спектра (ВС)**. Последовательность их за несколько лет дает представление о динамике возрастного состава ЦП.

Мы рекомендуем все выявленные растения условно разделить на две категории: вегетативные и генеративные, что можно выяснить без их значительных повреждений (выкапывания луковиц и пр.). Их соотношения все равно позволяют с определенной долей достоверности судить о **стратегии ЦП** [33]. В некоторых случаях (орхидеи, гроздовники) следует учитывать, что из-за перехода в отдельные годы значительного числа особей к подземному существованию или приобретению ими признаков других возрастных состояний, для точного представлений о состоянии популяции нужны многолетние исследования.

Возрастные спектры и особенности изучения состояния ЦП некоторых первоцветов и других редких растений

Помните, что данные, полученные в ботсаду, могут не совсем совпадать с тем, что можно увидеть в природе.

РАЗМЕРЫ ЛИСТКОВ ДАНЫ КАК “ДЛИНА X ШИРИНА”.

Аконит Бессера (*Aconitum besseranum*). **Р** медленно развивающийся. Семядольные листки туполинейно-ланцетные, 2x1,5 см, с заметной жилкой и завернутыми краями, отчего пластинки двужелобчатые; черешок 2 см. Первый настоящий лист округлый или яйцевидный, с сердцевидным вырезом у черешка, пластинка глубоко трехраздельная с 3-4 тупыми зубцами на каждой доле. Двух- и 3-летние сеянцы имеют 2 листка (реже 3, один из которых с увеличенной пластинкой). У 4-летних листки до 9 см шириной, пластинки пяти-семизубчатые. Цветет на 5-6 год. У молодых **Г** соцветия 3-5 см, позже до 10 см длиной [37].

Семена **а. Жакена (*A. jacquinii*)** требуют стратификации. В условиях Киева всходы появляются весной при температуре 3-5°C; цветёт на 2-3 год, 30 дней, семена созревают в августе-сентябре (в природе – до 6 плодов, в культуре – в два раза больше). Размножается в основном семенами. Можно размножать ризореституционным способом (см. «*Реинтродукция как механизм поддержания популяций первоцветов и других редких растений*») [45].

Анемона лесная. Цветет 15-20 дней [3]. **Р** (непродолжительная стадия) с двумя семядолями и простыми, слегка трехзубчатыми опушенными реснитчатыми волосками листками. **Ј**: растение может иметь 1 лист, чаще 2, 8-20x5-10 мм. Листья лопатковидные, на конце трижды округло-зубчатые, сверху реснитчато-опушенные. **Ім**: более сильное рассечение листка – до 1/3, есть боковые зубцы, делающие его пятизубчатым; листьев может быть 3-5, 10-70x20 мм. Стадии семенного возобновления анемоны можно отличить от таковых прострела по округлым, а не острым зубцам листьев, мягкому реснитчатому, а не щетинистому, опушению, толстоватым зеленым, а не черноватым нитевидным, черешкам. **У** можно разделить на два типа: те, которые развиваются из **Ім** при семенном размножении, и те, которые образуются при вегетативном разрастании корневища. В первом случае они имеют 2 трехлопастных листка с крупными боковыми зубцами, которые позже становятся пятилопастными, 60-190x 30-90 мм. Такие **У** зацветают с 2 листками. Цветы молодых **Г** такого происхождения мельче, чем у более мощных вегетативного (20 мм в длину против 20-40 мм у последних). **У** вегетативного происхождения имеют сразу пятилопастные листья, их, как правило, не меньше 3 в розетке, зацветают они с 3-5 прикорневыми листьями. Приводим по результатам наших наблюдений.

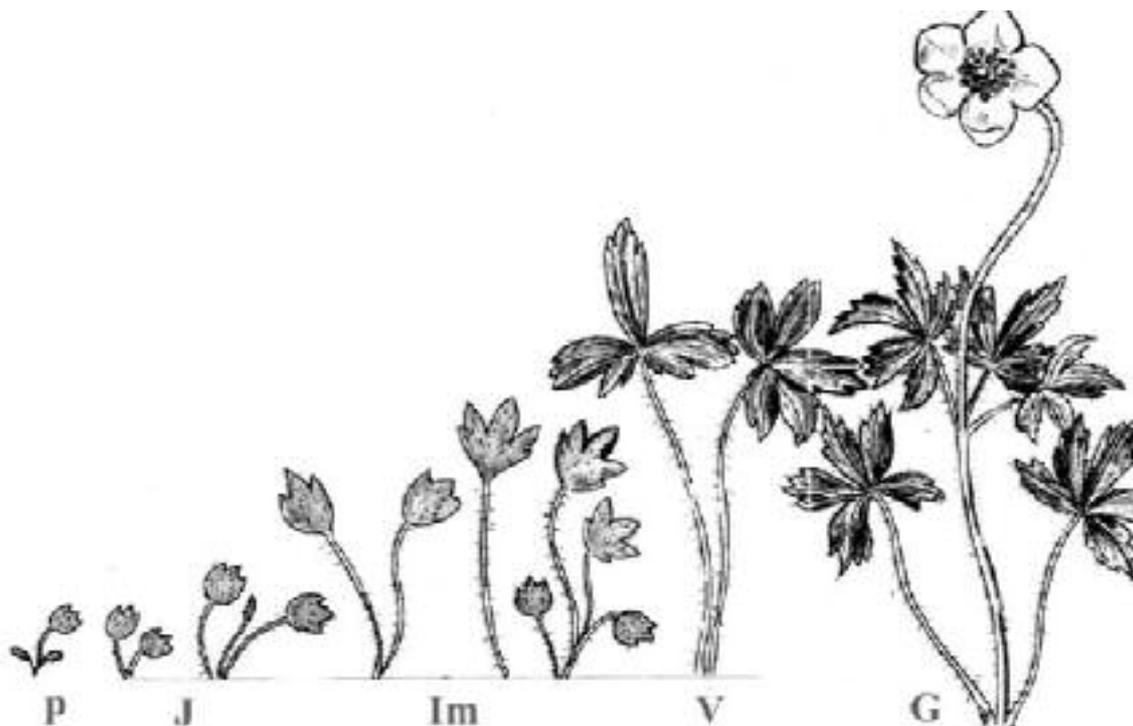


Fig. 7. Scheme of *Anemone sylvestris* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Бедренец-камнеломка. P (1-3 месяца) – главный розеточный побег с 2 ланцетно-овальными семядолями (до 1,5-3,0 мм длиной) и 1-2 широкояйцевидными 3-хлопастными длинночерешковыми листьями. Край пластинки зубчато-пильчатый, жилкование пальчатое. **J** (1-3 месяца) – 1 главный розеточный вегетативный побег с 2-3 простыми тройчато-лопастными листьями. **Im1** – главный побег (розеточный вегетативный) несёт 2 тройчато-лопастных или тройчато-раздельных листа и 1-2 тройчато-рассечённых. **Im2** – главный побег несёт 1 тройчато-рассечённый лист и 1-2 непарноперисторассечённых с 2 парами и 1 непарным сегментом (сегменты овальные и яйцевидно-овальные с пильчато-зубчатым краем). Иногда появляются листья с промежуточным вариантом расчленения. Сохраняются остатки черешков семядолей. **V** (от 1-2 месяцев до 2-3 лет) – главный побег несёт 3-4 непарноперисторассечённых листа; каждый из них имеет 3 пары овальных сегментов и 1 непарный. Край сегментов зубчато-пильчатые.

G1 – 30-50 см, 1 полурозеточный **G** побег, слабо ветвистый, олиственный. В нижней части сохраняются типичные взрослые розеточные непарноперисторассечённые листья с 4 парами овальных, пильчато-зубчатых сегментов. Стеблевые листья дважды непарноперисторассечённые с 4-5 парами боковых перисторассечённых или раздельных сегментов. Соцветия – сложные зонтики. **G2** – 1-2 (реже больше) **G** побега первого порядка и полурозеточных второго порядка. В розеточной части этих побегов листья непарноперисторассечённые с 4-5 парами зубчато-пильчатых сегментов. Часто сохраняются остатки **G** побега первого порядка и старых листьев; соцветия – двойные зонтики. Продолжительность состояния – 2-3 года. **G3** – 1 **G** побег второго или третьего порядков с 2-3 мелкими розеточными непарноперисторассечёнными листьями (по 4 пары сегментов). Могут сохраниться остатки отмерших **G** побегов прошлых лет. Продолжительность – 3-4 года, общая **G** периода – 5-10 лет. **SS** – сохраняются основания **G** побегов прошлых лет. Как правило, есть 1 розеточный побег второго-третьего порядков с 1-3 непарноперисторассечёнными листьями с 3-4 парами зубчато-пильчатых сегментов (2-3 года, реже – до 5 лет). **S** – небольшой розеточный побег второго-третьего порядков на отмирающем каудексе. Листья **Im** типа – непарноперисторассечённые с 2 парами сегментов (1-2 года). Отмирающие растения не обнаружены. Общая продолжительность онтогенеза 15-25 лет.

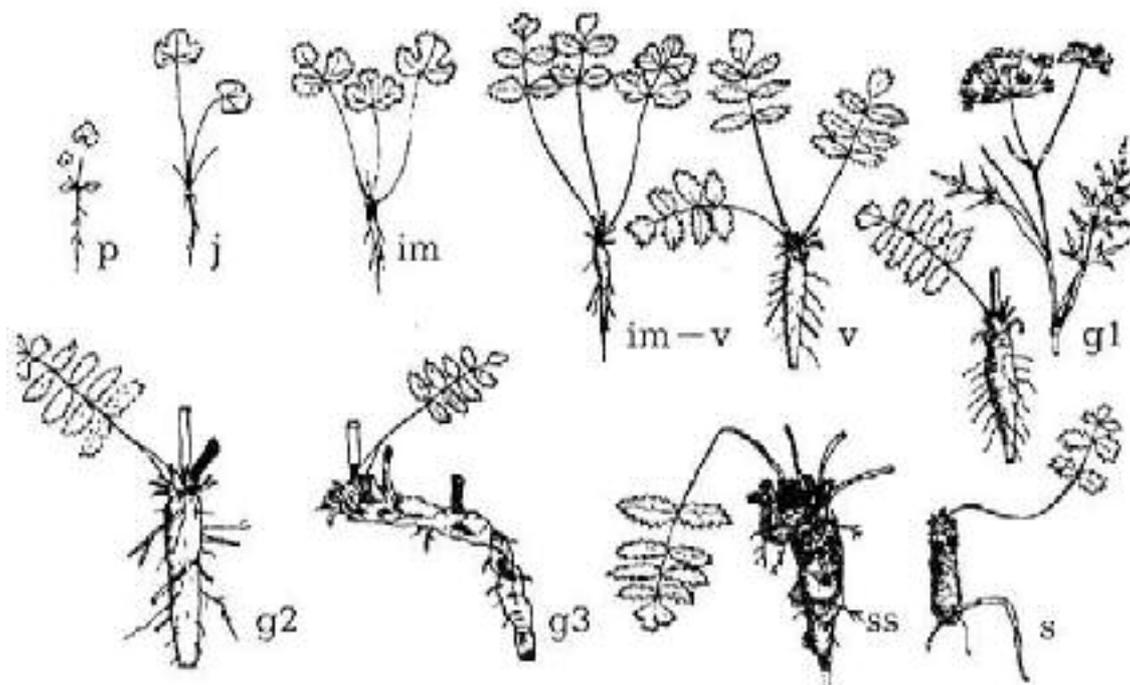


Fig. 8. Scheme of *Pimpinella saxifraga* ontogenesis [36, with modifications]

Астра альпийская (Aster alpinus). В условиях Киева семена не имеют периода покоя, всхожесть 60-70%, хорошо прорастают при температуре 5-6°C, всходы появляются через 15-20 дней. Цветёт на 2-3 год, 30-35 дней. У **G1** 1-5 цветоносов, **G2** – 6-10 (25), у 10-летних **G** бывает до 20 цветоносов и примерно столько же **V** побегов. Боковые побеги-розетки отходят от корневища, а со временем отделяются в самостоятельные особи [45].

Асфodelина жёлтая (Asphodeline lutea). В культуре прорастает осенью, семядольный листок недоразвит и не появляется над землёй. Весной появляются 2 настоящих листка. Цветёт на 3-4 год в первой половине мая, плоды созревают в конце июня – начале июля [45].

Безвременник осенний (Colchicum autumnale). Размножается семенами и вегетативно. Прорастает следующей весной, а зацветает впервые на 3-4 год. Вегетативное размножение – дочерними клубнелуковицами [3]. У **б. осеннего** и **б. Фомина (C. fominii)** семена прорастают осенью при тенденции снижения температуры с 12 до 0°C, а весной – при повышении температуры выше 0° [45].

Белладонна обыкновенная (Atropa bella-donna). Требуется стратификация. В условиях Киева прорастает через 210-240 дней, в конце мая; всхожесть низкая (10-13%). **P** с 2 семядольными ланцетными листками, зелеными, позже фиолетовыми. Первые 2 настоящих листка почти супротивные, яйцевидные, цельнокрайние, фиолетово-зелёные, 1,2-1,3x0,8-0,9 см. Под конец сезона **J** имеют стебель до 10 см с 10-12 листками. У **Im** листки в нижней части очерёдные, верхние – парные, неодинаковые по размеру, светло-зелёные, опушенные мелкими сидячими волосками, 10-20x8-10 см. Цветет на 2-3 год. Хорошо размножается делением корневища [45].

Белоцветник весенний (*Leucojum vernum*). Семена созревают в июне. У **Р** 1 цилиндрический листок длиной до 10 см. У 2-3-летних сеянцев 1-2 узколинейных плоских листка 12-14 см длиной; у 4-5-летних, как правило, 4 листка по 25 см (из них 2 внутренних уже). На 5-6 году они до 2 см в ширину, и на следующий год растение зацветает. Также размножаются вегетативно (по 1-2 дочерние луковицы) [19, 45]. Цветут и плодоносят до 20 лет [37]. **Б. летний** тоже размножается генеративно и вегетативно (по 1-2 (редко 3) дочерние луковицы), что следует учитывать при выводах о преобладании того или иного способа: если расстояние между растениями небольшое, можно предположить вегетативное размножение [19]. Мирмекохоры (семена разносятся муравьями) [37]. Вегетативное размножение у б. летнего, как и у нарцисса узколистного, начинается в **У** состоянии, достигая максимума в **Г** периоде. Боковых почек закладывается 1-2. В результате многократных делений возникают крупные клоны (до 100 растений). Онтогенез занимает не меньше 20 лет [28].

Береза низкая (*Betula humilis*). Размножается преимущественно семенами, латентный период 200 дней. При весеннем посеве прорастает при относительно низких температурах через 25-30 дней; **Р** мелкие, семядольные листки овальные, 2-2,5 мм длиной. Лучше приживается на лесных почвах, чем на торфянистых. На 2 год развиваются боковые побеги у основы стебля – формируется куст. **Г** с 6-7 года. На влажных грунтах неплохо размножается вегетативно [45].

Брандушка разноцветная. **Р** с 1 цилиндрическим листком (по другим данным – округлым), **Л** – 1 плоский листок, **У** – 2 и более плоских листьев. **Г** (обычно) 3-4 листа. Требуется стратификация [37]. Высевают сразу после сбора или осенью. Всхожесть 80-95%. В виргинильном состоянии пребывает 3-4 года. Впервые цветет на 6-7 году; у **Г1** всегда 1 околоцветник, у **Г2** – 2-4. Редко бывают дочерние клубнелуковицы [45].

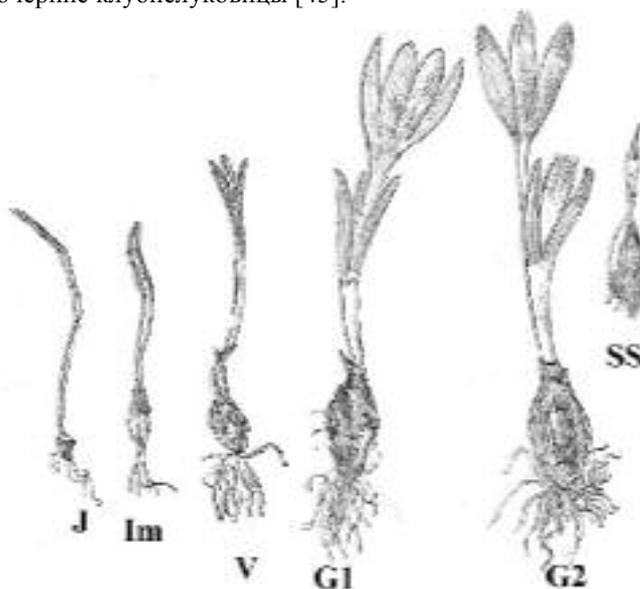


Fig. 9. Scheme of *Bolbocodium versicolor* ontogenesis (by I. Parnikoza, after [49])

Валериана лекарственная. **Р** – высота 0,5-2 см, 2 семядоли на удлинённом побеге. **Л** – высота 6-12 см, 2-3 черешковых, тройчато-раздельных листа (1,0-4,4x1,1-10,0 см, черешок 2,0-3,0 см); средняя доля больше боковых.

Im – высота 15-20 см, 3-4 перисто-рассечённых листа продолговатой формы (пластинка 3,5-6x2,0-5,0 см, черешок 5-11 см) с числом боковых долей больше 3.

У – высота 25-55 см; формируется 2-3 побега второго порядка; листьев 5-12. **Г1** – 1 **Г** побег (высота 86-167 см) и 2-3 розеточных побега 2 и 3 порядков. **Г2** – 3-16 полурозеточных **Г** побегов 1-3 порядков высотой 89-170 см и 3-4 розеточных 2-3 порядков.

Г3 – 2-3 **Г** побега до 145 см и несколько розеточных побегов 2-3 порядков. На корневище рубцы и остатки **Г** побегов.

SS – одиночные побеги 2-3 порядков с 3-4 листьями; много отмерших листьев, корневище разрушается. **С** – 1 боковой розеточный побег 2-3 порядка с листьями **Л** или **Im** типов [36].

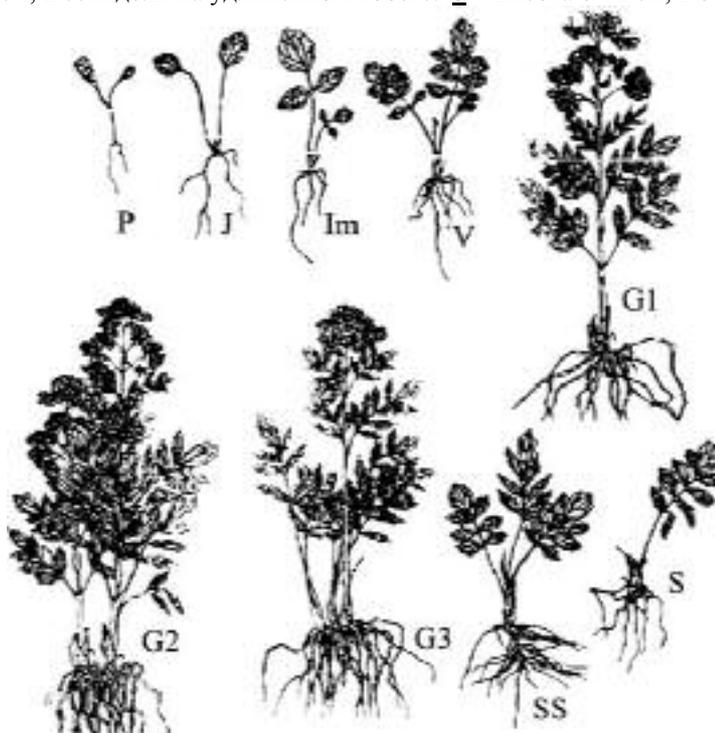


Fig. 10. Scheme of *Valeriana officinalis* s.l. ontogenesis [36, with modifications]

Василёк шероховатый. **Р** можно найти с весны до осени; небольшие с розеточным побегом первого порядка, 2 продолговатыми или продолговато-яйцевидными семядолями, суженными в короткий широкий черешок, с тупой верхушкой и хорошо заметной средней жилкой. Первые листья (обычно 2-3) цельные, почти цельнокрайние, черешковые, 5-8 см длиной. Продолжительность 1,5-2 месяца. **Ј** – розеточный побег с 3-5 длинночерешковыми, продолговатыми, цельнокрайними или с пильчатым краем листьями длиной 8-10 (19) см, растущими косо вверх. В пазухах нижних листьев есть открытые почки. **Ім** – кроме листьев **Ј** типа более крупные цельные, но с несколькими крупными неравными зубцами по краю, а также листья рассечённые, имеющие с одной или с двух сторон в нижней половине листовой пластинки по 3-4 яйцевидные или продолговатые доли. Листья **Ім** типа встречаются у вегетативных побегов у всех более взрослых состояний. Бывают листья и перисторассечённые, но с более крупным верхушечным сегментом, чем у взрослых растений. В побегах – 3-4 листа, длина их – 15-25 см. **У** (3-6 год) – розеточные побеги первого или второго порядков с 2-4 перисторассечёнными или двоякоперисто-рассечёнными листьями 25-30 см. **Г1** (5-6 год) – **Г** побеги первого и второго порядков, высотой 50-70 см с 1-3 корзинками с пурпурными цветками. Если они делают перерыв в цветении, появляются только розеточные побеги второго порядка и пенёк от **Г** побега предыдущего года. **Г2** – до 30 **Г** побегов третьего и четвёртого порядков высотой 60-80 (120-150) см. **Г3** – мало **Г** побегов; частичная или полная партикуляция и компактные клоны; живут 20-30 лет. **SS** – вегетативные розеточные побеги с двоякоперисторассечёнными листьями, но меньшего размера, чем у **У** (не больше 1-2 лет). **С** – **Ј-Ім** розеточные побеги [36].

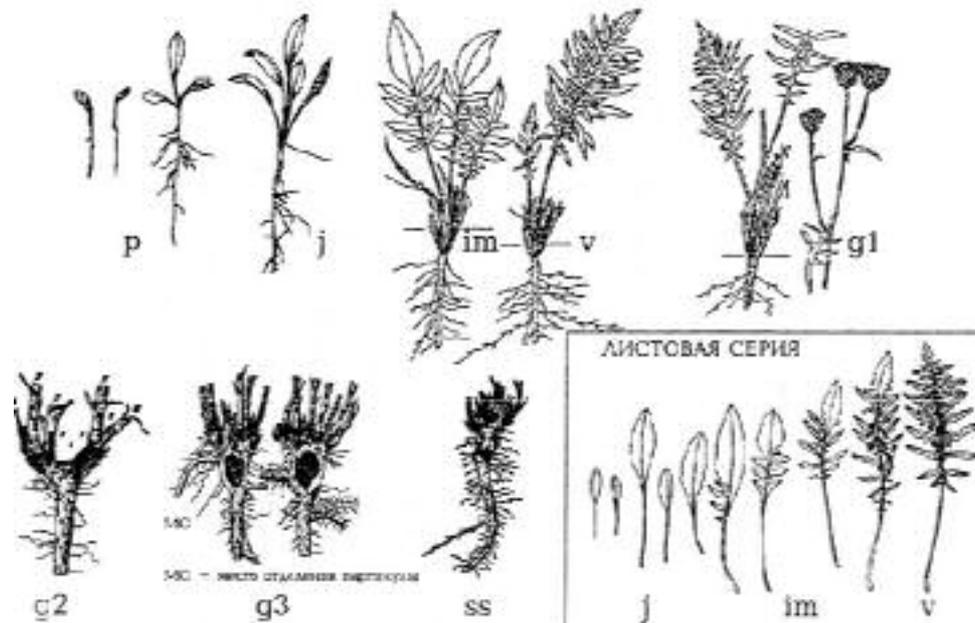


Fig. 11. Scheme of *Centaurea scabiosa* ontogenesis [36]

Подобен онтогенез **в. сумского**. У **Ј** первого года 2-3 листа 2,5-3,5x0,3-0,7 см, растущими косо вверх. У **Ј** второго года есть розеточный побег с 2-3 (4) цельными листьями, более крупными (3,5-8,5x0,7-2,0 см), пластинка одной длины с черешком или длиннее. В основании розетки есть отмершие тёмно-бурые черешки. **Ім** – есть листья **Ј** типа (1-6) 3,5-13x0,3-2 см и 1-3 более крупных лировидных листа (4-12,5x1-3,5 см); в нижней половине пластинки с одной или двух сторон располагаются 1-3 яйцевидные или продолговатые доли. Иногда встречаются перисторассечённые листья, но с более крупным верхушечным сегментом, чем у **У**. Молодые листья имеют более нежную светло-зелёную окраску по сравнению со старыми. У некоторых **Ім** по 2 розетки: в одной только 4 цельных (3 продолговатых и 1 эллиптический) листа 5,5-8,5x0,7-1,3 см. Черешок короче пластинки. Во второй – 2 цельных, 2 лировидных и 1 рассечённый. Растения второго года имеют 1-6 перисторассечённых до основания листьев, иногда листья лировидные (3-9x1,5-3,5 см, боковых сегментов 2-4). Черешок длиннее пластинки. Молодые листья – серебристые, старые – тускло-зелёные. В основании розеточного побега есть остатки отмерших листьев. **У** могут быть семенного или вегетативного происхождения; розеточный побег первого порядка с 2-5 (7) перисторассечёнными, изредка цельными с одним крупным зубцом или сегментом листьями 7-15x2-5,5 см. В розетке 1-2 цельных или лировидных листа. Листовая пластинка равна или (чаще) длиннее черешка. Нижние листья в розетке отмирают, от них остаются короткие бурые черешки. **У** вегетативного происхождения представляют собой систему короткокорневищных розеточных вегетативных побегов, на каждом 1-7 перисторассечённых листьев 6,5-12x1-4 см, сегментов 3-7 (9).

Г1 – лежачие **Г** побеги первого-второго порядков высотой 10-15 см с 1-6 корзинками с сиреневыми цветками. Количество типичных взрослых листьев (3,5-12x3,5-5 см) – 2-6. **Г2** – побеги второго-третьего порядков (2-5 вегетативных и 1-5 (7) **Г**, высотой 10-7 см. **Г3** – 1-2 **Г** побега высотой 12-15 см, с 2-3 корзинками, обычно лежачие, на конце приподнимающиеся. На вегетативных побегах листья похожи на листья **У**. **SS** – вегетативные розеточные побеги с 3-6 перисторассечёнными листьями, меньшими чем у **У** (4-10x2-5 см). встречаются цельные и лировидные листья, каждого по одному на особь. В основании розеточного побега имеются старые засохшие листья и черешки. **С** – вегетативные розеточные побеги, упрощающиеся по организации; в розетке могут быть 1-3 короткочерешковых цельных листа **Ј** типа (6,5-9,5x0,6-1,2 см). [37]. В первичной культуре гибнет на 10 году (плодоносит с 4 года, сенилизируется на 6-7 год), а в природе – на 16-17 (плодоносит с 8-10 лет). Семена **в. жемчужного** (*C. margaritacea*) не имеют периода покоя, сразу прорастают (в условиях культуры созревают в сентябре-октябре и прорастают весной); при посеве рано осенью формирует розетку из 5-7 листков и так зимует. Однолетник [45].

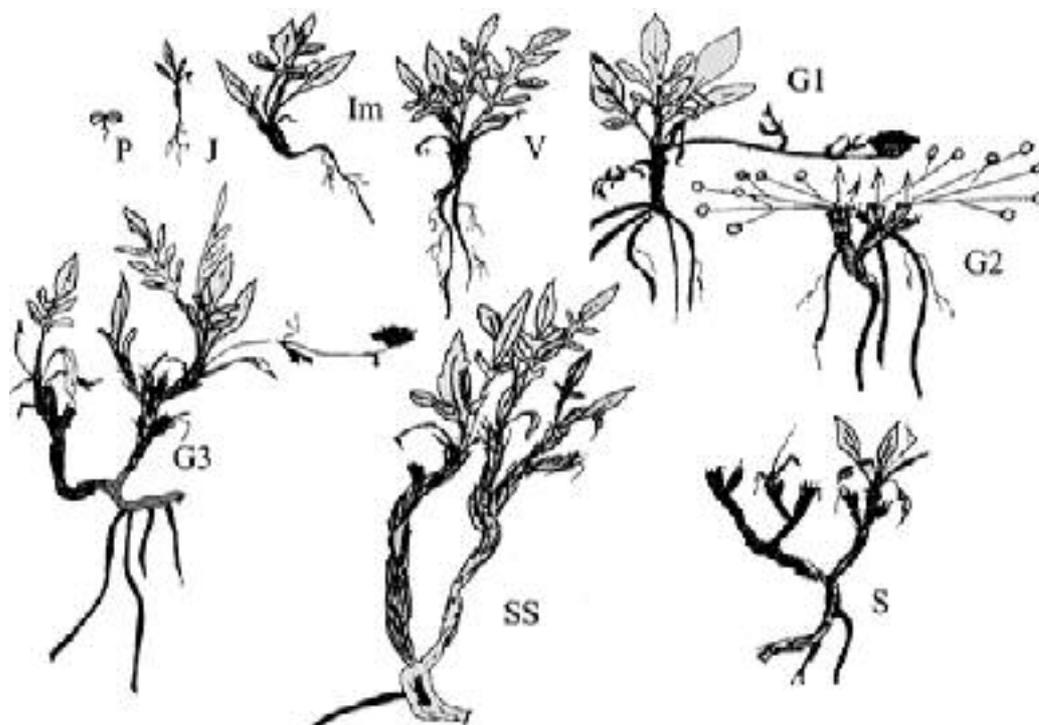


Fig. 12. Scheme of *Centaurea sumensis* ontogenesis [37] with modifications

Венерин башмачок настоящий растет небольшими группами или одиночно. Зацветает на 15-18 год, в культуре на 11. Первый зеленый листок появляется на поверхности почвы на 4-5 год. На 5-6 году появляется до 3 междоузлий и 2 широких листка. Взрослые V растения с 3-4 стеблевыми листками появляются в природе на 13-17, в культуре – 7-9 год.

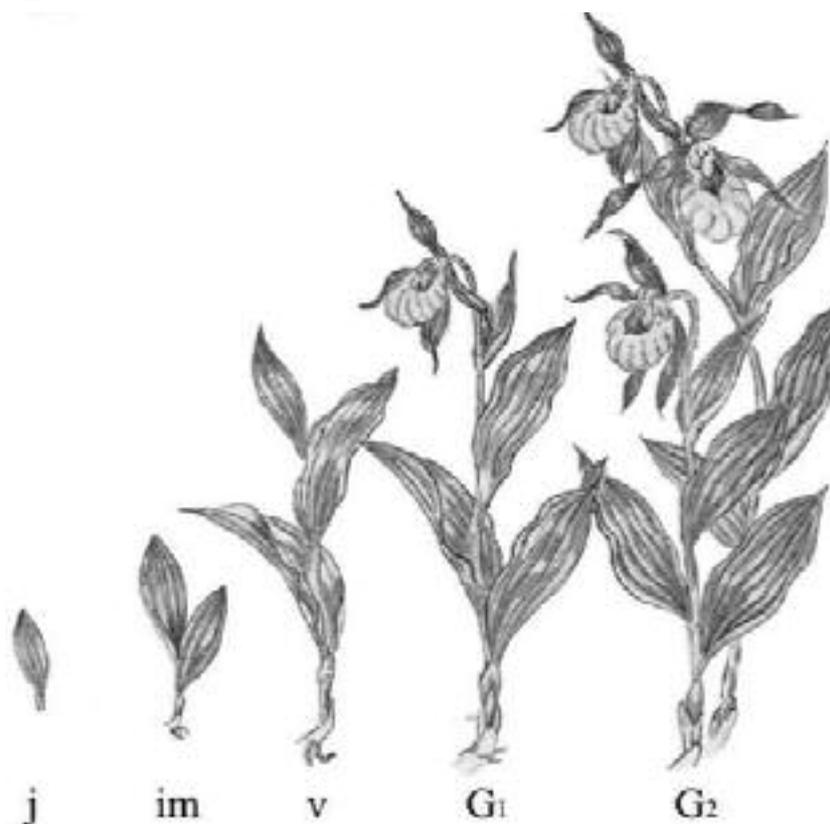


Fig. 13. Scheme of *Cypripedium calceolus* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Впервые цветущие G зачастую крупнее, чем средневозрастные. Вид способен до 10 лет пребывать во вторичном подземном покое [36]. Подобный онтогенез и у **б. крупноцветкового** [36] (изображен на обложке).

Ветреница лютичная. J – пятирассеченный лист (длина и ширина – 0,7-1 см). Im – пятирассеченный лист с сидячими или удлинненными в короткие ножки сегментами; дл.и ш. – 1,5-3 см. V – пятирассеченный лист, каждая из долей трижды рассечена; ширина – 7-9 см. Лист G, сидящий на цветоносном стебле, триждырассечен (*т.н.* «покрывало»); сегменты пальчаторассечены. У G1 – 1 цветонос, G2 – 2.

Подобный спектр и у **в. дубравной** (*Anemone nemorosa*).

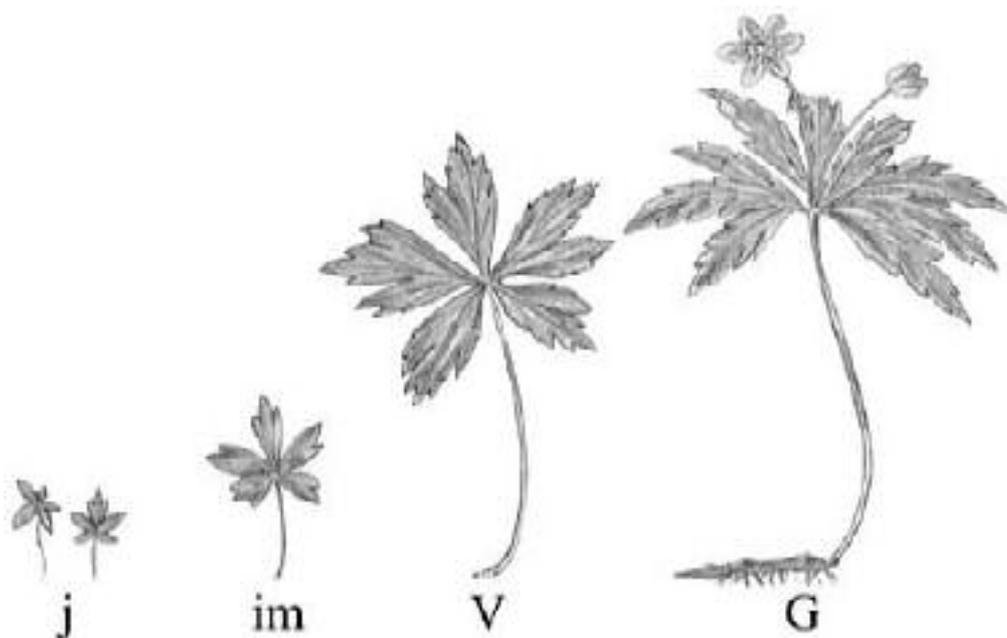


Fig. 14. Scheme of *Anemonoides ranunculoides* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Водяной орех плавающий (*Trapa natans* s. l.). Возможно, в распространении принимают участие крупные водоплавающие птицы (утки, гуси). Исчезает при зарастании водоемов и заболачивании [3]. Однолетник; при исследовании учитывают степень развития отдельных экземпляров (количество плавающих розеток от одного корневища, мощность и динамика распространения из года в год).

Волчье лыко обыкновенное (волчегодник обыкновенный). Семена, как правило, прорастают следующей весной. **P** – семядоли подземные. Первые настоящие листья обратно-яйцевидные, почти сидячие, с тонкой, четко выраженной средней жилкой и отходящими от неё косо вверх малозаметными боковыми жилками, по 3-4 с каждой стороны. **J** (до 5-10 см) формируются в первый год жизни; не ветвятся. Листьев на годичном побеге 4-6. Листья **J** типа: листовая пластинка обратно-эллиптическая; возможно развитие листьев эллиптической и продолговатой форм. Боковых жилок 5-10. У особей первого года вегетации стебель зелёный; вторичные покровные ткани формируются на второй год. Продолжительность состояния 2-4 года. **Im** (22-40 см) ветвится моноподиально, если повреждена верхушечная почка – симподиально. Главный побег не ветвится; он крупнее, чем у **J**. Стволики одревесневающие, в верхней трети – гладкие, коричнево-зелёные, ниже – покрыты рано сформировавшейся коркой пепельно-серого цвета. **V** (45-95 см) – полностью сформировались: появляются оси второго порядка. В нижней части стебля трещины на коре. Возможно полегание и укоренение главной оси, что приводит к формированию рыхлого куста; при распаде полегающих побегов происходит вегетативное размножение, которое может повторяться на протяжении ряда поколений.

G0 (скрытое генеративное состояние) – более 10 месяцев. Бывает зимнее цветение. Цветоносные побеги лишены ассимилирующих листьев. **G1** – порядок ветвления – 2-3. Цветков 10-15 (30). **G2** (80-125 (150) см) – порядок ветвления побегов достигает 3-4 порядка. В кроне появляются отдельные усыхающие побеги. Цветков 70-75 и более. **G3** – редко встречаются. Отмирают крупные скелетные ветви первого-второго порядка; тип нарастания побегов обычно симподиальный. **S** – усыхающие, неплодоносящие особи. Живые части надземных вегетативных побегов 25-35 см, с выраженным перевершиниванием. Продолжительность стадии невелика. Отмирающие растения не обнаружены [36].

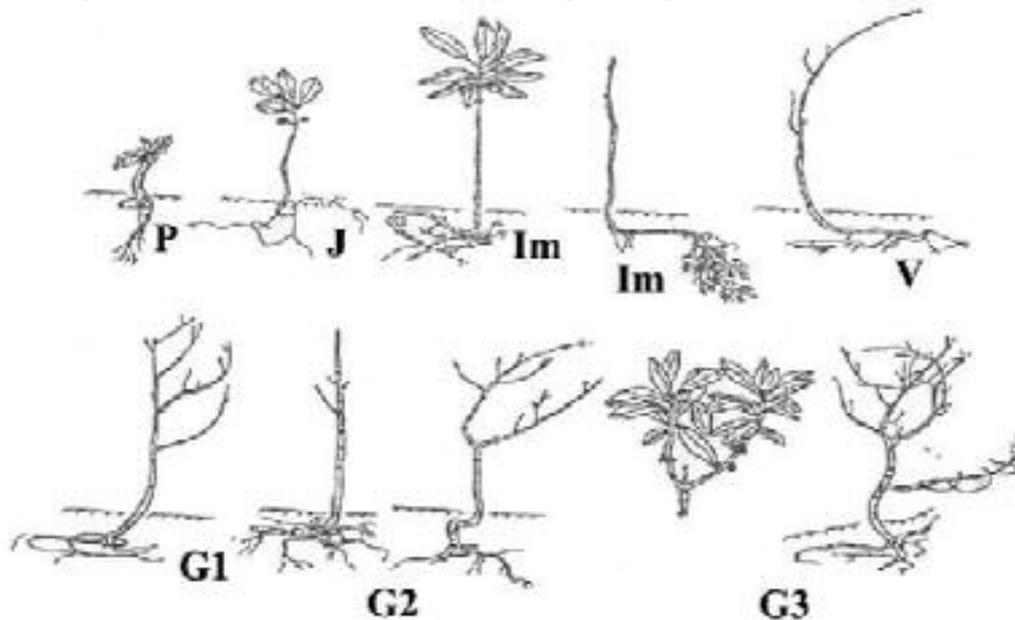


Fig. 15. Scheme of *Daphne mezereum* ontogenesis [36]

В. боровой (*D. sneorum*) размножается семенами и вегетативно. Латентное состояние 300-320 дней, всхожесть 90%. **Л** листки 9x2-4 мм. Семядольные листки отмирают в июне. В их пазухах формируются 2 супротивные почки, которые позже втягиваются в почву. Растения семенного происхождения цветут и плодоносят с 4 лет, вегетативного – с 2 [45].

Возрастной спектр **воронца колосистого** по результатам наших исследований и литературе выглядит так: семена прорастают той же осенью и весной следующего года. у **Р** – округлые семядоли 1,7-2x1-1,5 см, заострённые на верхушке; **Л** (длится 2-4 года) – 1 тройчатолопастный лист (длина с черешком 4-8 см); у **Im** (длится до 9 лет) есть 3-5 трираздельных листка на длинных (3-3,5 см) черешках (доли тоже трираздельны, 2,0-3,0x3,0-4,0 см). **У** – хорошо развитое ветвящееся корневище, несущее до 3 надземных побегов, высокие куртины с вильчато-рассечёнными непарноперистыми листками (пластинка до 45x35 см). У **Г** (с 14 лет, в культуре иногда с 4) от 1 (**Г1** или **Г3**; иногда есть 1-2 розеточных вегетативных побегов) до нескольких (**Г2**) цветоносных побегов 15-25 см длиной; цветение растягивается на 2-3 месяца. В отдельные года могут выглядеть как **У**. **SS** – отделившиеся участки корневища, от которых отходят **Л** листья. Общая продолжительность жизни не менее 70 лет [38].

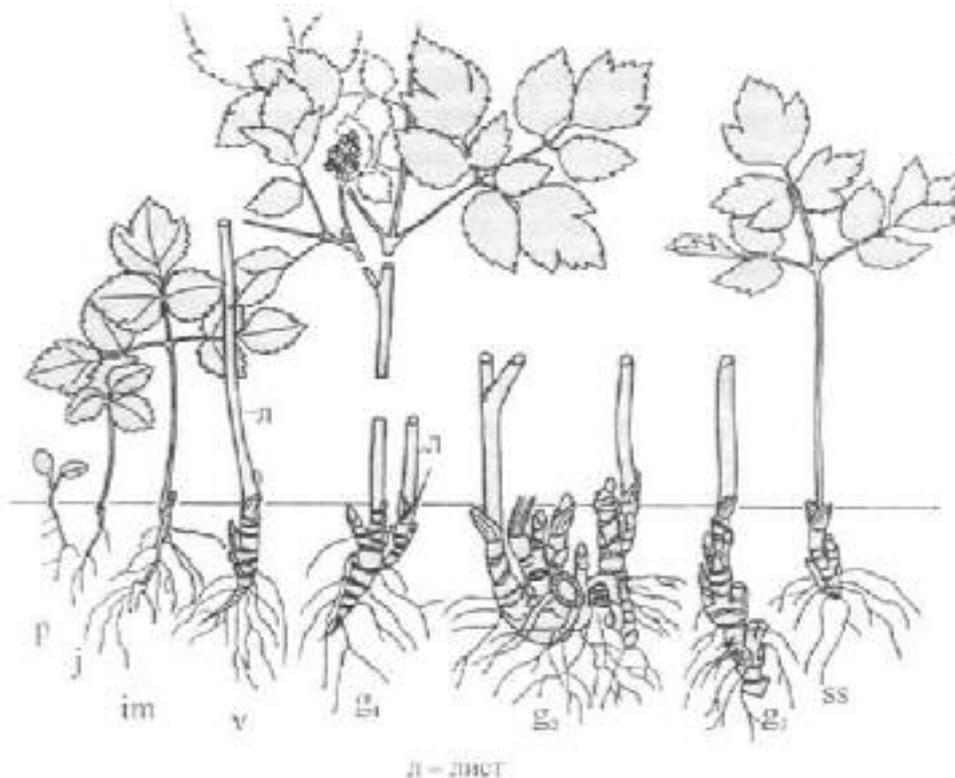


Fig. 16. Scheme of *Actea spicata* ontogenesis ([38] with modifications)

Гнездовка обыкновенная. У этой бесхлорофильной орхидеи учесть можно только **Г**. Все остальные стадии развиваются под землей. Представляет интерес динамика количества цветущих растений и изучение продолжительности перерывов в цветении отдельных экземпляров; для этого полезно метить все «появившиеся» экземпляры пронумерованными штырями (втыкая их неглубоко в землю, чтобы не повредить корневище).

Голосемянник одесский. **Р** появляются в апреле и развивают 2 овальных семядольных листка (1,5x0,5-0,9см) и в таком состоянии засыхают в июне. На следующий год (**Л**) развивается 1 лист из 3-4 сегментов (впоследствии их количество увеличивается). **У** – всегда 1 тройчатый или пальчато-сложный лист (каждая из его частей состоит из 2-3 листовых пластинок). У **Г** по 1-3 пальчато-сложных листа, стебля, соцветий. У **Г1** 1 лист и цветонос, **Г2** с 2, **Г3** с 3 и более листьями и цветоносами. У **SS** уменьшение долей во всех сегментах листка, чаще всего в центральном. У **С** редукция долей листка во всех сегментах, растения формируют очень редкое скрученное соцветие или вообще без него [33].

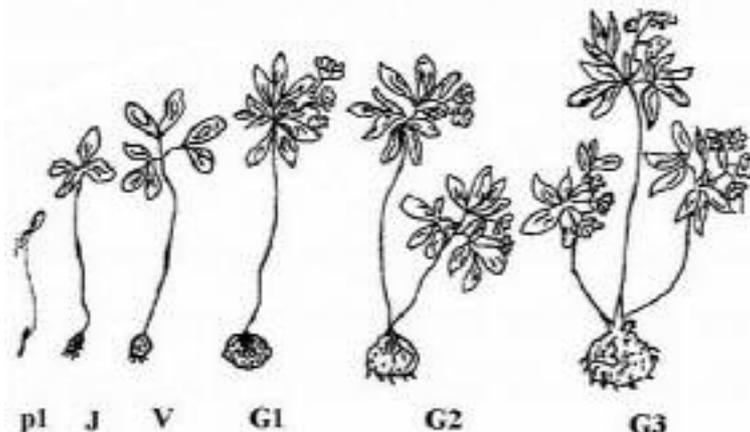


Fig. 17. Scheme of *Gymnospermium odessanum* ontogenesis [33]

Горицвет весенний. Зацветает на 3 год. Цветение и плодоношение наблюдается в течение 4-5 лет. У 20-летних экземпляров насчитывается 50-70 побегов. Живет 50-60 лет. **Р** – 2 семядоли и 1 побег с нитковидными листьями, **Ј** – 1 неветвящийся побег с нитковидными листьями, **Im** ветвятся в средней части. **G2** несут по несколько цветков; засохшие цветки вместе с нормальными свидетельствуют о субсенилизации [40, 41]. В донецком ботсаду наблюдались **S** экземпляры (густые кусты по 20-30 побегов с «лысиной» из вянущих и покрученных побегов в центре) [35].

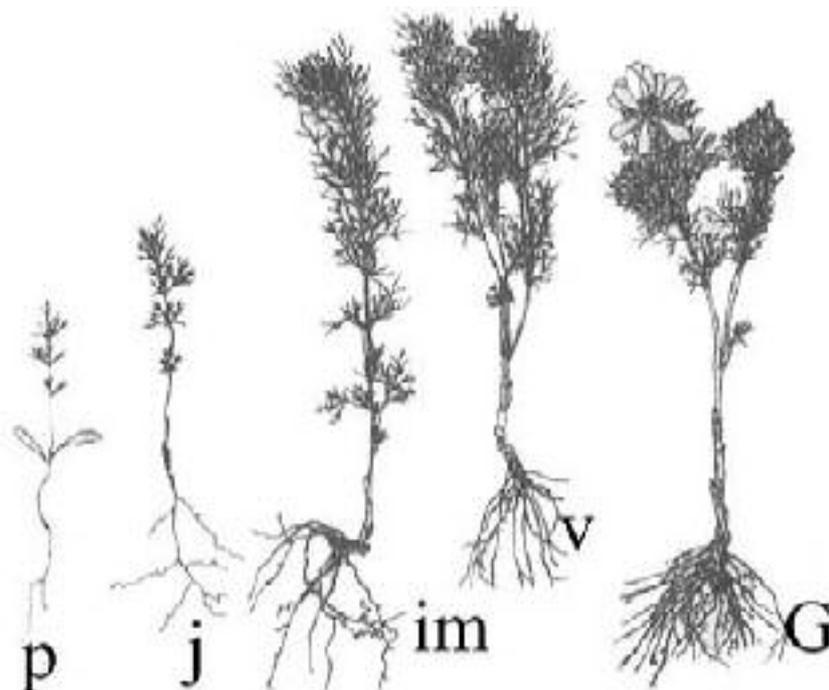


Fig. 18. Scheme of *Adonis vernalis* ontogenesis [35]

Гроздовник многораздельный. **Ј**: трехрассеченные вайи (листки папоротника) до 32 мм, **Im** – трехрассеченные, каждый сегмент которых также перисто-рассечен. Длина вайи 40-90мм. **V** – крупная треугольная в очертаниях дважды перисто-рассеченную вайю, длиной 80 мм и больше. **Sp** (спорофит, соответствует **G**) имеет лист из 2 частей: зеленый трофофилл и спорофилл (“колосок” с желтыми коробочками спор). Некоторые экземпляры делают перерывы между спороношениями. В таком случае они выглядят как **V**, но часто имеют более 1 листа; недоразвитый споронос сохраняется в виде маленькой выпуклости в точке ветвления пластинки, которую трудно разглядеть, но можно нащупать.

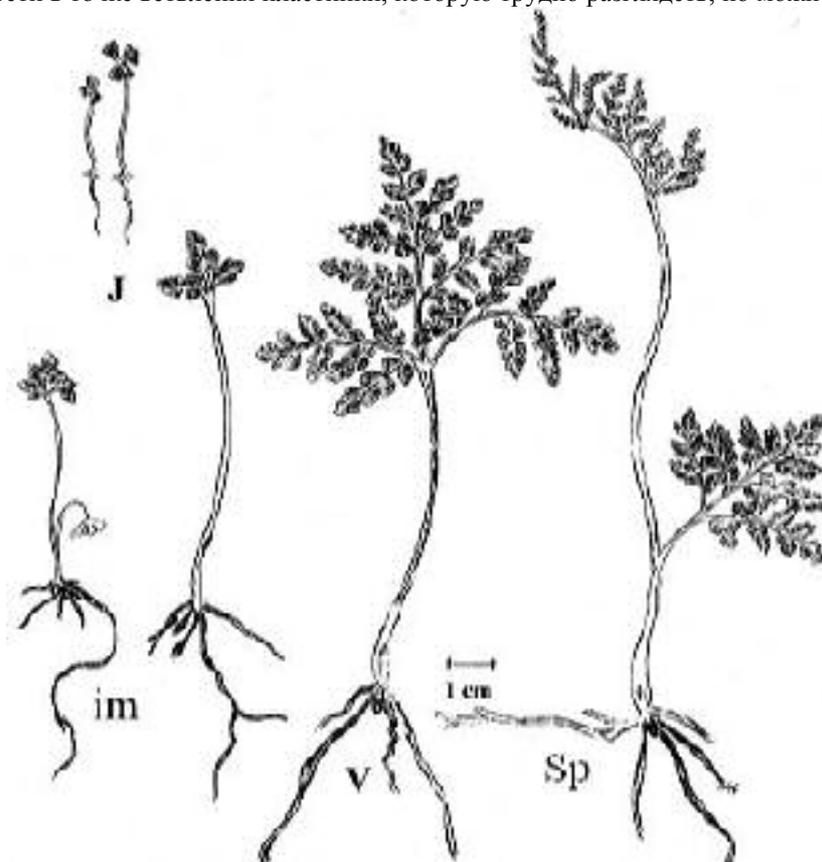


Fig. 19. Scheme of *Botrychium multifidum* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Г. полулунный. Онтогенез детально описан И. Г. Криницыным [27]. **J1** – микотрофные и подземные, не развивают подземную вайю и не способны к фотосинтезу. **J2** имеют небольшую надземную триждырассеченную вайю, **Im** – пятирассеченную вайю примерно тех же размеров, **V** – большую вайю с двумя характерными для вида «ушками» и трехрассеченным верхним сегментом. В **Sp** состоянии выделяют молодые с небольшим числом веточек в спорофилле (**Sp1**), зрелые с крупной «гроздьей» (**Sp2**), стареющие **Sp3** и временно неспороносящие, чей единственный листок по рассеченности отвечает трофофиллу спороносящего спорофита (**Sp1-3V**) экземпляры.

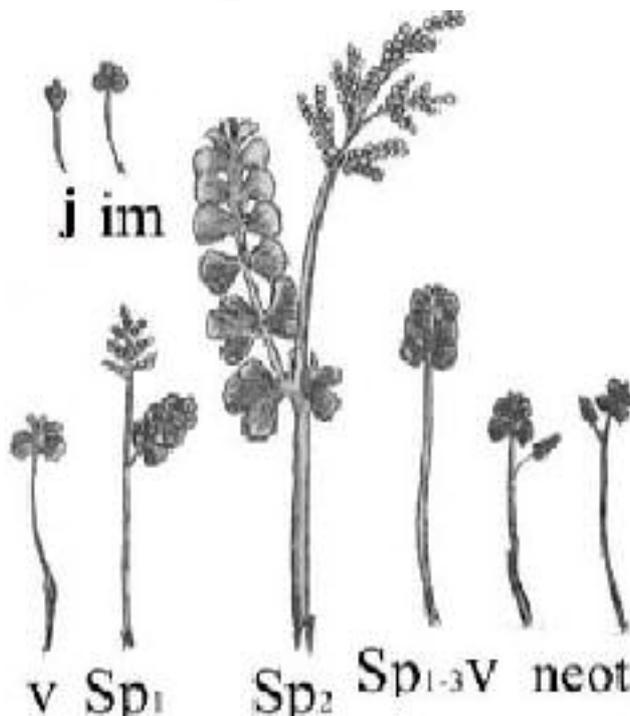


Fig. 20. Scheme of *Botrychium lunaria* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Особь могут быть меньшего размера в засушливые годы и на сухих открытых местах. Для онтогенеза характерна яркая поливариантность, выражающаяся в **изменчивости вида** отдельных экземпляров: аномальном ветвлении листка, увеличении количества побегов и пр. Бывает **неотения** (спороношение на ранних стадиях онтогенеза с пропуском от 1 до 3 возрастных состояний), **задержки** в предрепродуктивном периоде, **переход в состояние временного неспороношения и вторичного покоя**. Так, В. Л. Шевчик указывал, что отдельные экземпляры, отмеченные им в Каневском заповеднике, много лет не давали о себе знать (лич.сооб., 2001).

Грушанка круглолистная. Всхожесть пылевидных семян довольно высока (симбиоз с грибом). **P** – сначала подземные; возраст растения 3-4 года. **J** – однопобеговые, в основании побега имеется 1-2 округло-эллиптических листа (возраст 3-5 лет). **Im** – однопобеговые, 3-4 округло-эллиптических листа (3,23±0,32x2,63±0,21 см). Часто уже на первый год после развёртывания первого розеточного побега из почек, расположенных в нижней части стебля, развиваются новые добавочные прямостоячие побеги. Возраст – 3-6 лет. **V** – всё более разрастающаяся корневищная куртина. Листья взрослого типа, кожистые, плотные, разной формы. Возраст 4-10 лет.

G1 – в составе полицентрической системы побеги первого-четвёртого порядков, включая 1-2 **G** и 2-4 вегетативных парциальных куста, листья такие же, как у **V**. Цветение и плодоношение незначительное. **G2** – множество **G** побегов и парциальных вегетативных побегов. Сильно развиты однолетние **G** побеги; длительность жизненного цикла побега – 2-4 года. В полицентрической системе присутствуют особи 1-7-летнего возраста. Обильное цветение и плодоношение. **G3** – у центральных побегов засыхают верхушки, на основаниях скапливаются остатки сухих листьев. Отмирание побегов выражено в большей степени, чем у ортилии однобокой. Цветение незначительное. **SS** – множество старых вегетативных побегов с отмершими листьями. **S** – прекращается дальнейший рост. Возраст – 5-30 лет.

Жизненный цикл особей вегетативного происхождения (полицентрических рамет) имеет свои особенности. **J** – однопобеговые, высота 4,65±1,19 см. В основании побега 1-2 округло-эллиптических листа (пластинка 1,83±0,28x1,45±0,13 см). Возраст 3-5 лет. **Im** – более мощные, чем генеты, имеют ветвящийся прямостоячий побег, высотой 6,93±0,86 см. В нижней части побега формируется розетка из 3-4 округло-эллиптических листьев, пластинка 3,23±0,31x2,63±0,21 см. Возраст 3-6 лет. **V** – однопобеговые, не ветвятся. Несут по 5-8 округло-эллиптических листьев (пластинка 4,45±0,26x3,65±0,19 см). Высота надземной части 10,56±0,64 см. Длительность 2-3 года, после чего грушанка зацветает (**G1**). Высота 19,65±1,63 см, в прикорневой розетке 6-7 округло-эллиптических листьев. Пластинка 5,08±0,31x3,78±0,16 см. Особь зачастую не отмирает после цветения.

Одновременно с заложением цветочной почки или на следующий год, после цветения, в пазухах листьев розеток (чаще всего верхней) закладываются вегетативные почки. Жизненный цикл осей, развивающийся из этих почек, короче жизненного цикла главной оси. После их отмирания образуются побеги третьего порядка (живут не больше года). **G2** максимально развиты; растения в этом состоянии находятся 2-3 (4) года, высота 23,41±1,55 см, в прикорневой розетке 9-10 листьев (пластинка 5,76±0,24x4,47±0,14 см), цветков в соцветии 11-12. **G3** – менее мощные, высота 26,13±4,84 см. Листьев 2-5 (пластинка 3,73±0,59x3,73±0,46 см). Цветков в соцветии 8-9. **SS** не цветут, высота 8,85±1,15 см, пластинка листка 2,2x1,7 см. У основания прикорневой розетки скапливаются остатки прошлогодних листьев. **S** высотой 7-7,2 см.

Листьев 1-3, небольших. Продолжительность онтогенеза – несколько десятков лет [38].

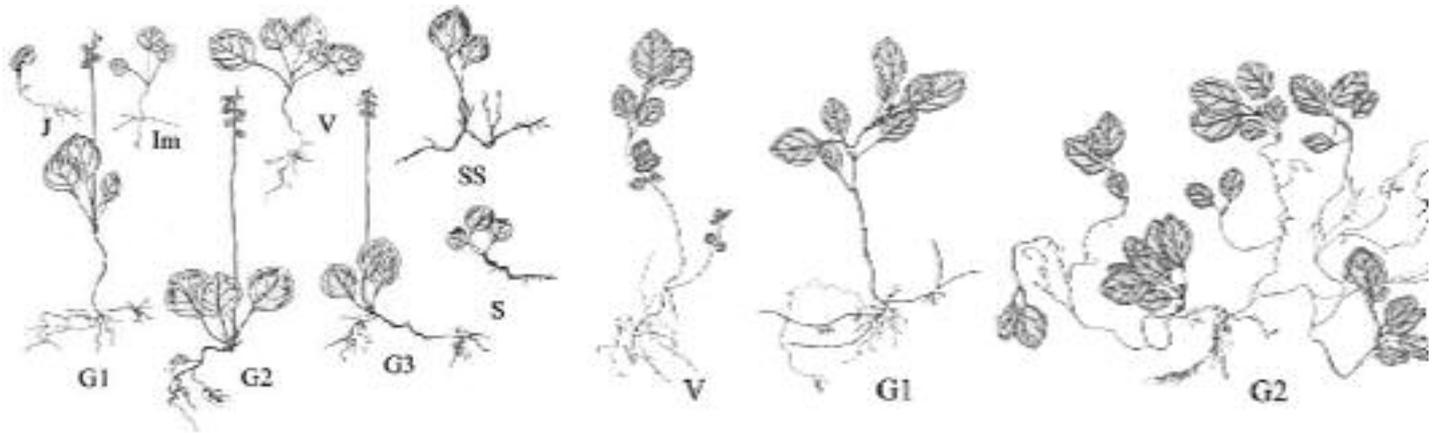


Fig. 21. Scheme of *Pyrola rotundifolia* ontogenesis (left) [38, with modifications] and development of a ramet of *Pyrola rotundifolia* (right) [38]

Гудайера ползучая формирует первый зеленый лист на 4-5 год; на 6-7 год появляются эллиптические или удлинено-йцевидные листки, 2-3х1-1,5 см, и цветонос [37]. Может разрастаться за счет подземных побегов (Рис. 22, А); при высокой освещенности в первый год образует розетку зеленых листьев, а на 3 некоторые особи уже зацветают.

Листья зимуют.

Численность по годам сильно зависит от влажности верхнего слоя грунта.

Для ветвящихся особей единица учета – прямостоящий побег, начинающий развитие с **J** (побег с 2 листками – часто появляются во второй половине лета).

Im – розетка с 3 листками округлой формы.

V – с 5-8 листками, клиновидно суженными в короткий черешок.

У **SS** цветонос после цветения полностью отсыхает (Рис. 22, Б) [10].

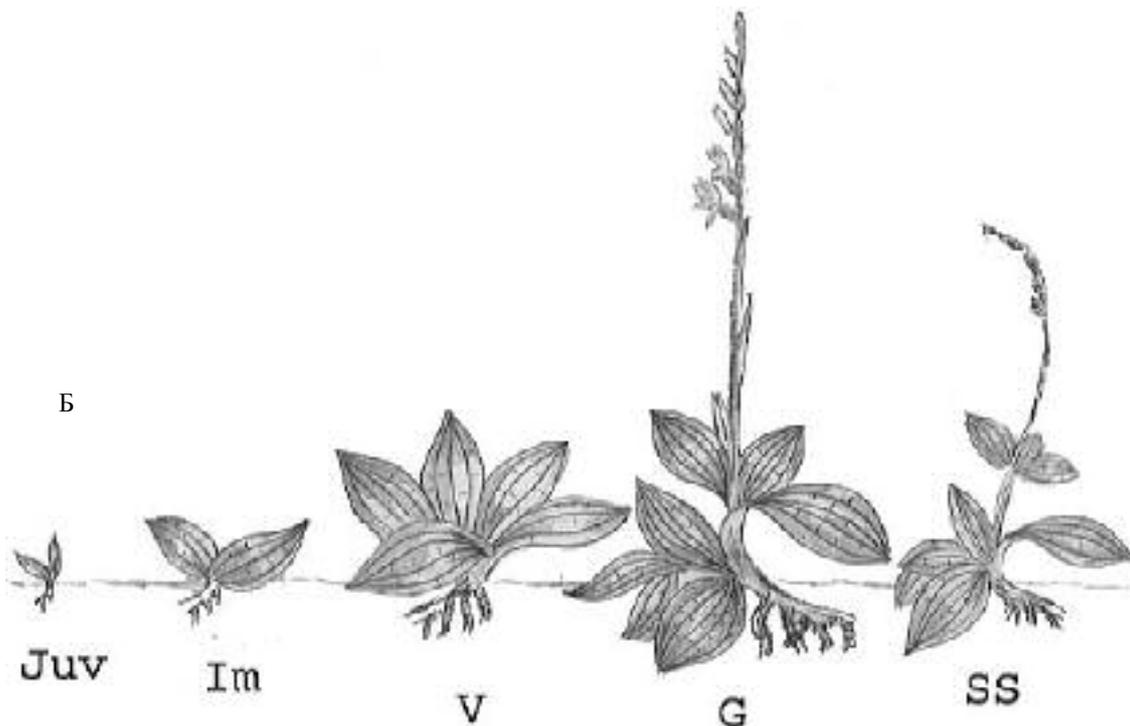


Fig. 22. *Goodyera repens* ontogenesis (by I. Parnikoza after [13]): А – cloning, Б – development from seed

Гусиный лук на Украине представлен 26 видами, некоторые довольно редки. Приводим обобщенную схему онтогенеза представителей рода.

	J	Im	V
<i>Gagea lutea</i> (гусиный лук желтый)			
Листок, см	14,3x0,9	17,5x1,0	28,3x5,5
Продолжительность, годы	1-2	2-3	1-2
<i>Gagea erubescens</i> (г. л. краснеющий)			
Листок, см	7,0x0,5	13,2x1,4	20,5x2,2
Продолжительность, годы	1-2	2-3	1-2
<i>Gagea minima</i> (г. л. малый)			
Листок, см	16,8x0,7	19,1x1,0	20,7x1,7
Продолжительность, годы	1-2	2-3	1-2

P – однобогевые растения с 1 надземной семядолей. В природе крайне редки. **J** могут быть как семенного, так и вегетативного происхождения и имеют 1 шиловидный лист. На 2-4 году начинается образование дочерних лукович, что часто приводит к образованию клонов.

Im: 1 лист, но его пластинка шире, полуцилиндрическая или желобчатая. **V** – 1 лист, линейный или ланцетный; **G** – 1, реже 2 листка. **S** в природе не найдены.

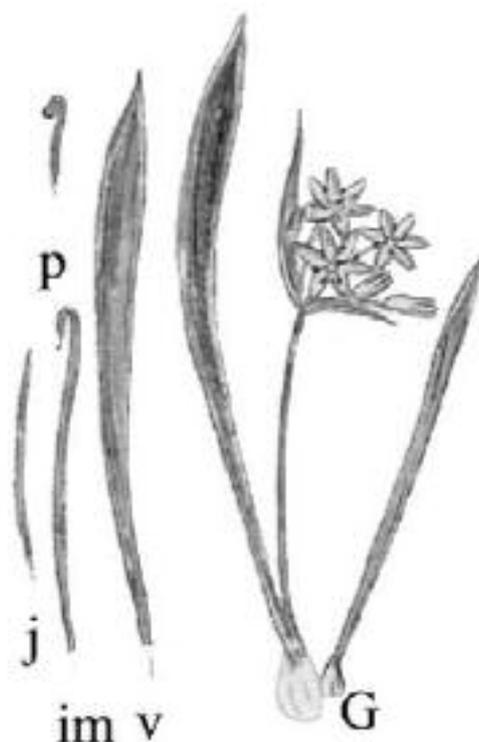


Fig. 23. Scheme of *Gagea lutea* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Девясил высокий. В разных условиях варьирует степень ветвления стеблей, форма и размер листьев, опушение листочков обёртки и семянок. **P** – розеточный побег первого порядка, 2 продолговато-обратнояцевидные семядоли (1,0-1,5 см), суженные в короткий черешок. **J** – 2 овально-эллиптические бесчерешковые листья (3-5 см), семядоли

сохраняются. Листья переходного типа. Семядоли прекращают функционировать, но не опадают. Начинает формироваться корневище. **V** – 5-6 листьев взрослого типа длиной 28,2-37,7 см. Листья **J** и **Im** типов отмирают, но сохраняются в розетке. Листовые пластинки длиной 21,2-34,7 см, с острой верхушкой, длинным черешком (6,6-7,0 см) и суженным основанием. **G1** – высота 100-130 см. **Im** – неветвящийся побег с 3-5 листьями длиной 17,2-33,6 см (пластинки овальные, 12,9-20,1 см, с острой верхушкой, основание сужено в черешок (4,3-11,9 см)). Нижние листья длиной до 56,4 см (пластинка до 38,8x18,1 см), длина черешка 17,6 см. Среднее число корзинок в соцветии 11,2. Число боковых побегов на особь достигает 4-6. **G2** – высота 125-165 см, листья до 57,9 см (пластинка 38,8x19,2 см), длина черешка 19,0 см. Среднее число корзинок в соцветии – 13,0 см [37].

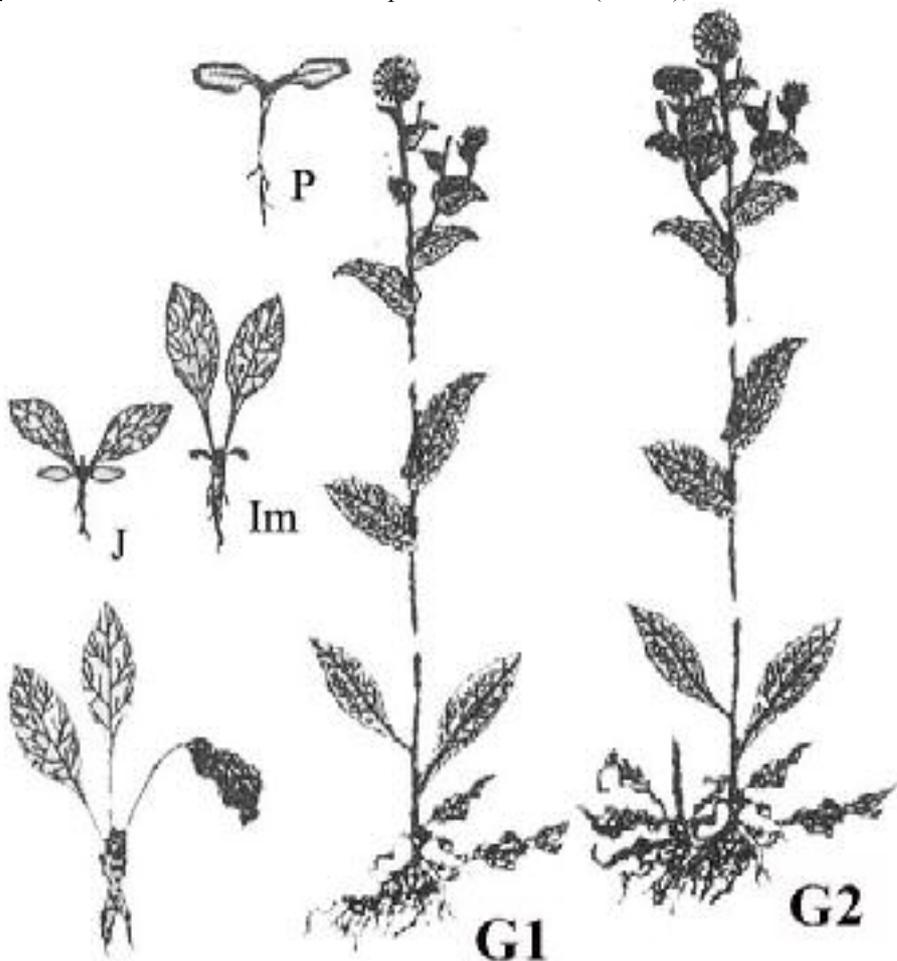


Fig. 24. Scheme of *Inula helenium* ontogenesis [37]

Дремлик чемерицевидный. Вид с относительно быстрым развитием. В первичной культуре через 2-3 года образует куртины по 5-7 особей [38]. Самосевом образует инвазивные популяции на нарушенных участках. **Р** подземные. **Ј** имеют 1-2 листка длиной 25-50 мм; их высота 50-90 мм. У **Im** бывает 3 листка длиной 5-8,5 см; высота до 12 см. **У** – обычно 5-6 листка длиной 7,5-11 см, высота растения до 24 см. **Г** до 40 см высотой. Для дремлика, как и для большинства орхидей Украины, характерны перерывы в цветении. Необходимы многолетние исследования с мечением отдельных экземпляров. Для этого вида также, по-видимому, характерна постепенная потеря способности к **Г** размножению в месте поселения: возможно, в ходе сукцессии (последовательной смены растительных сообществ) среда меняется, и прорастание становится невозможным. **Г** способны долго выдерживать конкуренцию, в неблагоприятных условиях могут внешне напоминать **У** и даже **Im**, дают недоразвитые цветоносы (иногда в виде еле заметных выпуклостей у основания верхнего листка) или уходят во вторичный покой, когда никакой надземной вегетации не наблюдается. По нашим наблюдениям, в основном встречаются **Г**. Продуцируемые семена – материал для колонизации; ветром и на обуви людей они разносятся на большие расстояния. Вид до некоторой степени способен вегетативно разрастаться (несколько **Г** побегов на корневище).

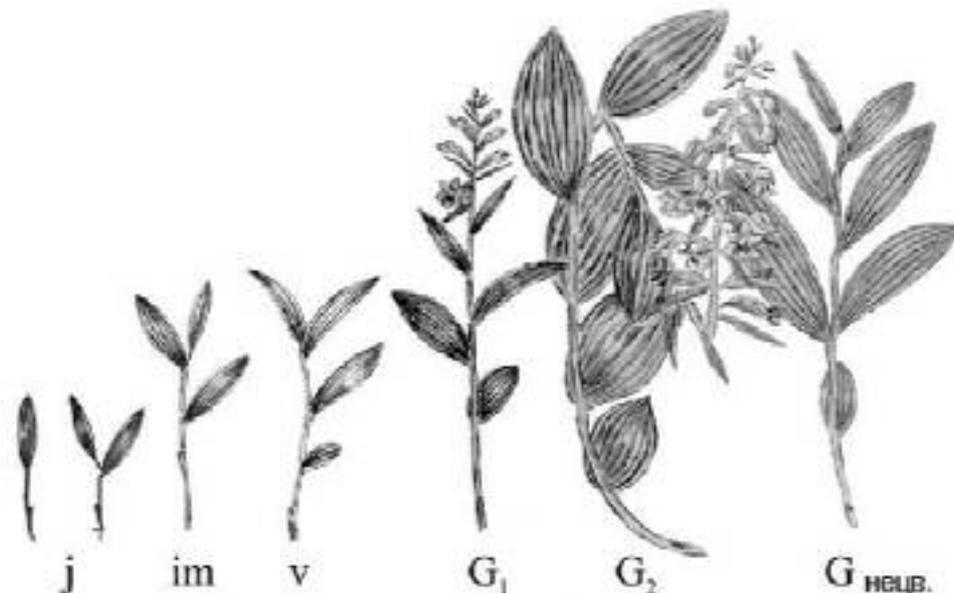


Fig. 25. Scheme of *Epipactis helleborine* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Душистый колосок. **Р** – небольшие однопобеговые растения с 2-3 узколинейными листьями (влагалище равно или немного превышает листовую пластинку (1-2 месяца)). **Ј** – узколинейные листья (пластинка в 1,5 раза длиннее влагалища). При высоком уровне жизнеспособности есть 1-2 побега второго порядка (2 месяца – 1 год). **Im** – небольшая целостная дерновина с розеточными вегетативными побегами второго-третьего порядков, несущими листья несколько меньших размеров и вполне взрослые листья (более широкая листовая пластинка в 4-5 раз длиннее влагалища) – 2-3 месяца. **У** – небольшая рыхлая дерновина из розеточных побегов с вполне взрослыми листьями; у основания остатки отмерших листьев; иногда 1-2 коротких надземных корневища (1-2 года). **Г1** – небольшие рыхлые дерновины из розеточных вегетативных и 2-3 полурозеточных **Г** побегов. Отмершие побеги единичны, партикуляции дерновины нет. Возможны короткие надземные корневища (1-2 года). **Г2** – крупная рыхлая дерновина с чётко выраженной отмершей частью, чей диаметр занимает меньше половины площади дерновины, намечаются будущие партикулы. Розеточные вегетативные побеги часто образуют короткие надземные корневища (2-4 года). **Г3** – дерновина распадается на партикулы, образуется клон. Интенсивность кущения ослабевает, полурозеточные побеги обычно образуют короткие надземные корневища. Отмершая часть составляет более половины площади дерновины (2-3 года). **SS** – отдельные партикулы из 2-3 розеточных

вегетативных побегов со вполне взрослыми листьями, реже – клон из немногих партикул, отмершие участки которого составляют более половины площади дерновины; **Г** побеги отсутствуют. Хорошо сохраняются основания отмерших наземных побегов и старые участки корневищ (2-3 года). **С** – единичные розеточные вегетативные побеги с листьями **Ј** типа, сохраняющими связь с отмершими полуразрушенными участками дерновины (1-2 года). Общая продолжительность онтогенеза 10-15 лет; отмирание особей возможно в любом состоянии [36].

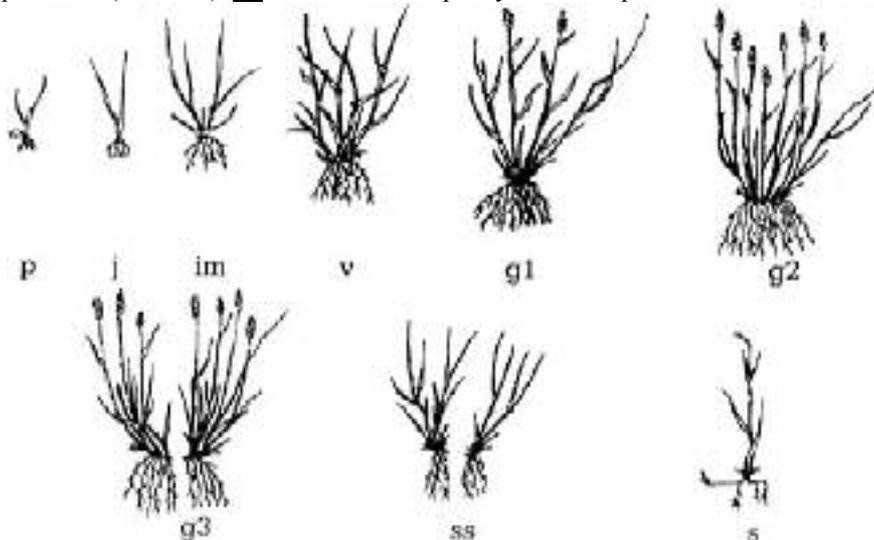


Fig. 26. Scheme of *Antoxanthum odoratum* ontogenesis [36]

Жировик Лезеля. Возрастной спектр (Рис. 28) приводится по нашим наблюдениям и по литературе [1]. Первый надземный лист появляется на 4 год (**J**). **Im** имеют 2 листка, один вложен в пазуху второго, иногда очень короткий; **V** – 2 листка, крупнее. Зачастую отличить их от нецветущих **G** можно только после многолетних исследований с меченьем. **G** в зависимости от мощности цветоноса и количества цветков можно подразделять на **G1**, **G2** и **G3**, но из-за изменчивости одновозрастных растений нельзя однозначно связывать эти параметры с возрастом. Характерно парное расположение экземпляров из-за вегетативного размножения и недалекого распространения семян.

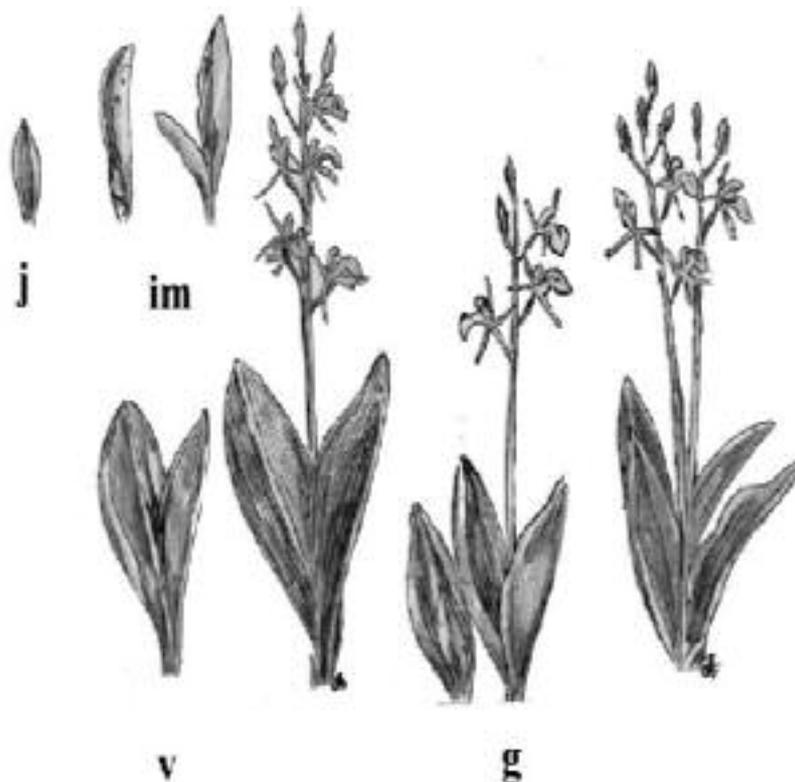


Fig. 27. Scheme of *Liparis loeselii* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Зубянки луковичная (*Dentaria bulbifera*) и пятилисточковая. **P** – 2 обычно неравные семядоли. **J** – 1й лист 1,7-2,3 x 1,8-3 см (в это же состояние переходят особи из выводковых почек у з. луковичной). **Im** – пятираздельные листья 5-12 x 8-12 см; растение начинает ветвиться, боковые ветви после разрушения материнского клона становятся независимыми особями. **V** – семираздельные листья 10-15 x 8-15 см. **G1** – 1 цветонос; 2-3 ветви корневища имеют листья как у **V**, **G2** – 2-3 **G** и 1-2 **V** побега [16]. Выделение более поздних стадий требует анализа подземной части и несовместимо с невмешательством в популяцию.

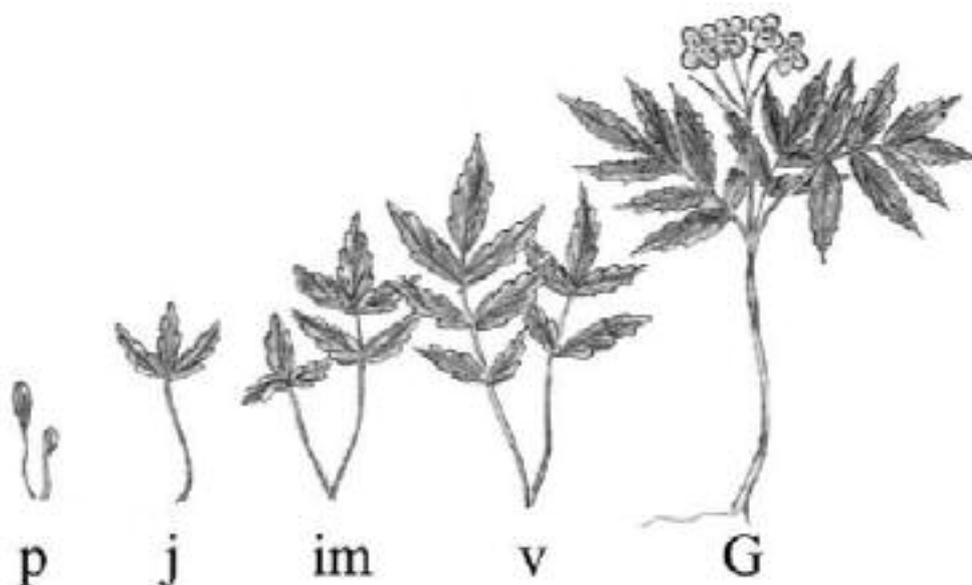


Fig. 28. Scheme of *Dentaria quinquefolia* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Ирисы (*Iris* sp.). В первый же год образуется небольшое корневище; на следующий год формируется **V** корневищная куртина. Через несколько лет появляется первый цветонос. Куртины постепенно распадаются; дочерние развиваются быстрее и быстрее, чем материнская, зацветают [37]. **И. боровой (*I. pineticola*).** **P** имеет семядольный листок до 5 x 0,5 см, **J** – 3-4 настоящих листка до 15 x 2-3 см (уже есть корневище). Цветёт с 3 лет [45].

Калужница болотная.

У **Р** 2 (3) семядоли с овальными, голыми, светлозелёными, выемчатыми на верхушке пластинками, хорошо заметными (до 2-3 мм) черешками и короткой семядольной трубкой.

Первый настоящий лист развёртывается через 3-4 недели от начала прорастания; у одномесячных **Ј** главный побег несёт 2-4 сближенных очень нежных листа. Семядоли сохраняются до конца вегетативного сезона.

Яркий свет губительно действует на молодые особи, поэтому они обычно сохраняются под прикрытием других растений.

После зимовки раскрываются 3-4 сближенных в прикорневую розетку длинночерешковых листа с небольшими (1,5-2 мм в диаметре) округло-почковидными пластинками (край городчато-зубчатый). **Ј** фаза длится 2-3 года, за это время листки увеличиваются.

У **Ім** (3-4-летних растений) листьев в розетке 4-5, диаметр пластинок – 6-7 см.

В **С** состояние переходит на 7-8 году жизни. **С1** – цветонос до 15 см высоты. **С2** – высота цветоноса 25-110 см (значительно зависит от высоты стояния воды).

У наиболее крупных растений число **С** побегов может возрастать.

При старении растение распадается на несколько дочерних особей.

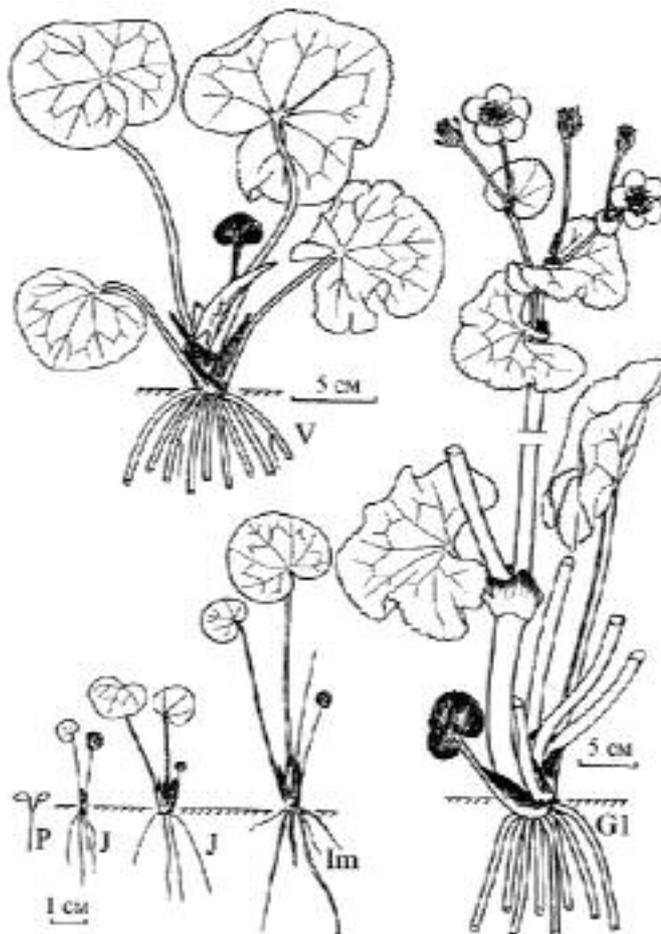


Fig. 29. Scheme of *Caltha palustris* ontogenesis [9], with modifications

Кандык собачий зуб (*Erythronium dens-canis*) (по [45, 20] и по аналогии с **к. кавказским**. Прорастает через 280-300 суток. **Р** имеют овальный цельнокрайний листочек до 1x0,05 см с черешком длиной 3-4 см. **Ј** (2-3-летние) – 1 узкоэллиптический листок длиннее 3 см, светло-желтый в отличие от сизоватых **Ј** подснежника или ярко-зеленых пролески. **Ім** – 1 трубчатосвернутый лист, без или со слабой пятнистостью, 20-35 мм. Только на 5 году жизни вырастают 2 листка, и через год растения цветут. **С** – всегда 2 листа.

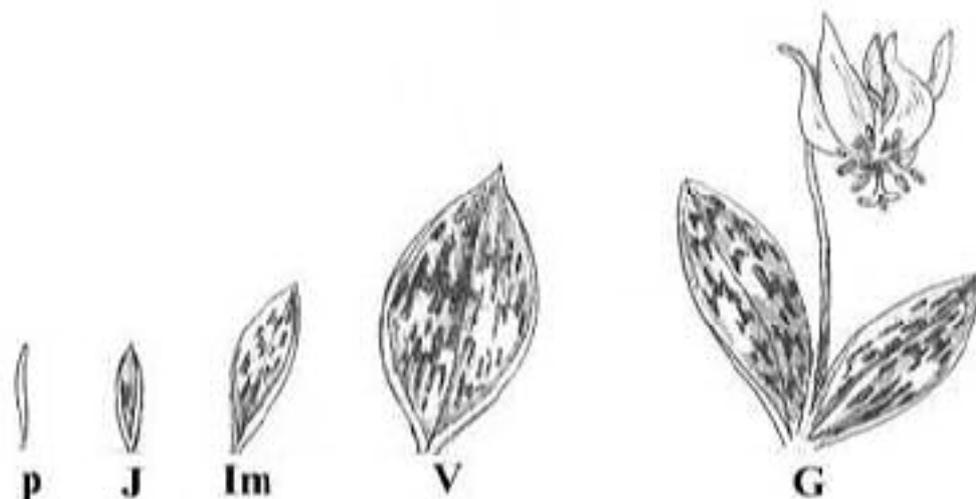


Fig. 30. Scheme of *Erythronium caucasicum* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Катран татарский (*Crambe tataria* Sebeok). Формы, цветущие на 1-1,5 недели раньше типичных представителей, ведут себя как монокарпики (дают плоды только 1 раз). У тех, что цветут позже, цветение продолжительней, и многие цветут несколько сезонов, образуя корневища диаметром до 10-12 см; в культуре некоторые особи переходят в **С** состояние на 2 год, большинство – на 3-4-й [11].

Ім и **Ј** слабо дифференцированы: маленькие растения с тонким (0,2-0,5 до 1,0 см) корнем, листки от простых до перисто-рассеченных лировидных с разным количеством боковых долей, причем рассеченные появляются уже на 1 год.

У1 практически не отличаются от **Ім** по размеру, но целых и перисто-рассеченных (-раздельных) лировидных листков

не больше 1-2, пластинки почти все дважды перисто-рассеченные (-раздельные); **V2** – растение намного больше, 2-3 (4) хорошо развитых листка, дважды- (трижды-) перисто-рассеченных (-раздельных); **V3** – большие растения, 3-4 (5) хорошо развитых листков до 70-80 см, трижды перисто-рассеченных (-раздельных). Интенсивный выпас приводит к истощению популяций и увеличению **V** стадии с 3-4 (5) лет в 2 раза (без выпаса весь онтогенез занимает 5-6 (7) лет). Периодическое кошение во второй половине лета может влиять позитивно благодаря снижению конкуренции [20].

Клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpa*). Размножается семенами и вегетативно; требует стратификации. Сеянцы плодоносят со 2 года, но пика цветения достигает на 4-7 год [45].

Ковыль. **P** развиваются в почве в 1-2ой декаде апреля и практически незаметны. У **J** (3 декада апреля – 3 декада июля) развивается розетка из 2-3 листьев. **Im** (1 декада августа – 2 декада ноября): развиваются боковые побеги и отмирает 1й лист главного побега. Зона кушения погружается под землю. К концу вегетационного периода часть листьев отмирает. У **V** состояние начинается на 2м году у всех видов и заканчивается на 3м (**к. перистый, *Stipa pennata* L.**) или 4м (все остальные виды); начинает формироваться дернина. **G1** имеют несколько цветоносов, выходящих из центра куртины. У **G2** – цветоносы интенсивно образуются только по периферии куртины; нецветущие побеги в центре начинают отмирать – проплешина. У **G3** цветоносы отходят лишь от одного края дернины, которая редет и распадается. **SS** и **S** в литературе не выделены [25]. **К. украинский (*S. ucrainica*)** зацветает в культуре на 2 год (**G1** – 2-6 года, **G2** – 7-12 года жизни); в природе живет дольше [45].

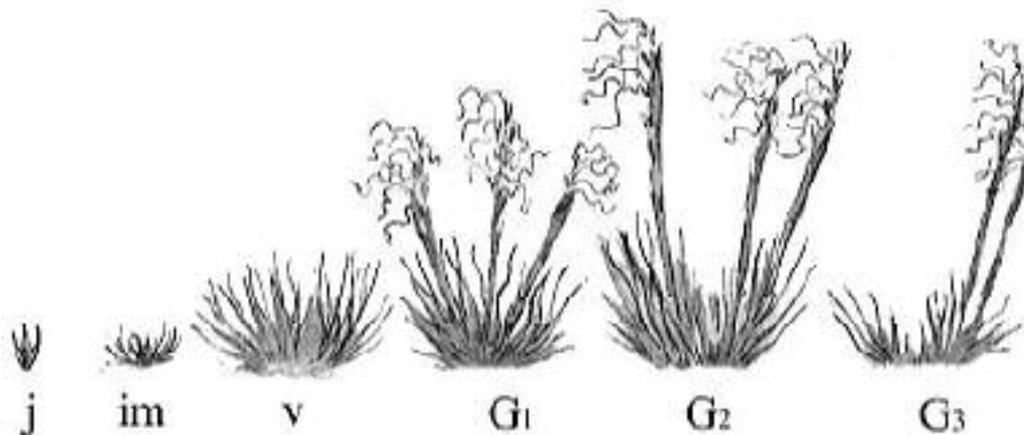


Fig. 31. Scheme of *Stipa capillata* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Колокольчик карпатский изучен нами в окрестностях с. Деловое Раховского района Закарпатской области. **P** имеет 1 округлый лист и семядоли. **J** представляет собой розетку из 3-4-х круглых цельнокрайних листьев до 1 см в длину и ширину. **Im** имеет как такие же, так и более крупные листья взрослого типа: лопатковидные с хорошо выраженным жилкованием, городчатые по краю. **V** представляет собой розетку таких листьев. **G1** отличаются от **G2** количеством цветков и размерами куртины.

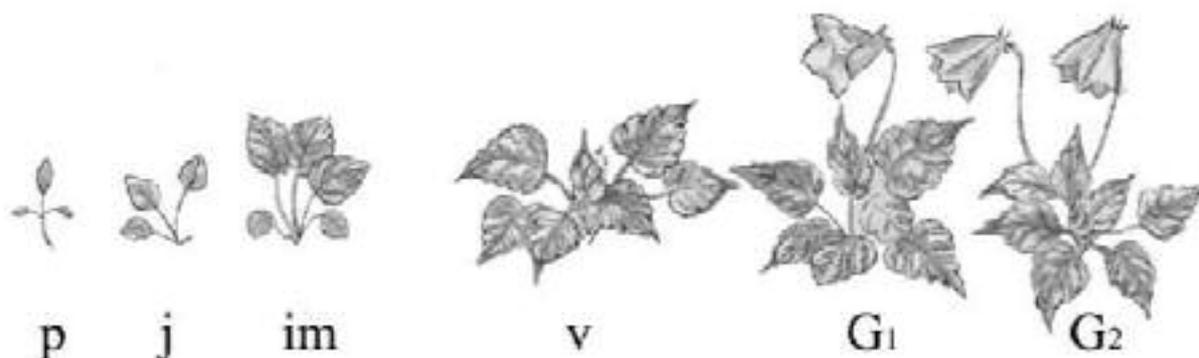


Fig. 32. Scheme of *Campanula carpatica* ontogenesis (by I. Parnikoza)

К. пильчатый (*Campanula serrata*). Семядоли округло-лопатковидные, около 2-3 мм в диаметре, на очень коротких черешках. Позже по одному (каждый следующий – после отмирания предыдущего) появляются первые настоящие листья сердцевидной формы (размеры пластинки 20-25 мм, черешки 35-40 мм, нитевидные). В первый же год формируется розетка, растение увеличивается в размерах. В июле-августе из пазух листков, размещенных выше по стеблю, формируются однолетние прямостоячие густооблиственные **G** побеги. Осенью отмирает вся надземная зеленая часть растения. На следующий год формируется узловатое корневище и мощная система побегов с 2-3-листочковыми розетками листьев у основания, на верхушках которых таким же образом образуются однолетние **G** побеги. Листки розеток маленькие, с длинными черешками, появляются по одному, максимум по два одновременно [15].

К. персиколистный. Прорастание надземное. Семядоли темно-зелёные, округлые (до 2,5x2 мм) с выемкой на верхушке пластинки и черешком до 1 мм длины. У **P** развёртываются 2 листа **J** типа (овальная или яйцевидная листовая пластинка до 4-5x3-4 мм). У **J** 2-4 листа (черешок 0,5-2,0 см длиной, пластинка – 1,0-2,5x0,5-2,0 см). **Im** – 5-8 листьев, 2-3 из них **J** типа. Листовые пластинки «переходного» типа яйцевидные или ланцетные (3,0-5,0x1,0-1,5 см), черешок до 3,0-

5,0 см. **V1** – 4-10 узколанцетных листьев (7-10x1,0-2,0 см) с острой верхушкой. В конце первого вегетационного периода у отдельных особей из некоторых (1-4) пазушных почек нижних узлов розеточного побега развиваются побеги 2-го порядка (тоже розеточного типа). Это состояние можно рассматривать как **V2**. В культуре растение зацветает на 2 год (и отмирает после цветения), в природе – на 7. У **G1** по 1 **G** побегу, у **G2** – несколько. Возможны перерывы в цветении. **S** – розеточный побег с листьями, схожими по форме и размерам с **Im**. Может размножаться вегетативно за счёт корневища. На территории Москвы и Подмосковья были проведены эксперименты по его реинтродукции с использованием семян и растений разного возрастного состояния. Наилучшие результаты были получены при высадке **V1** и **V2** растений [9].

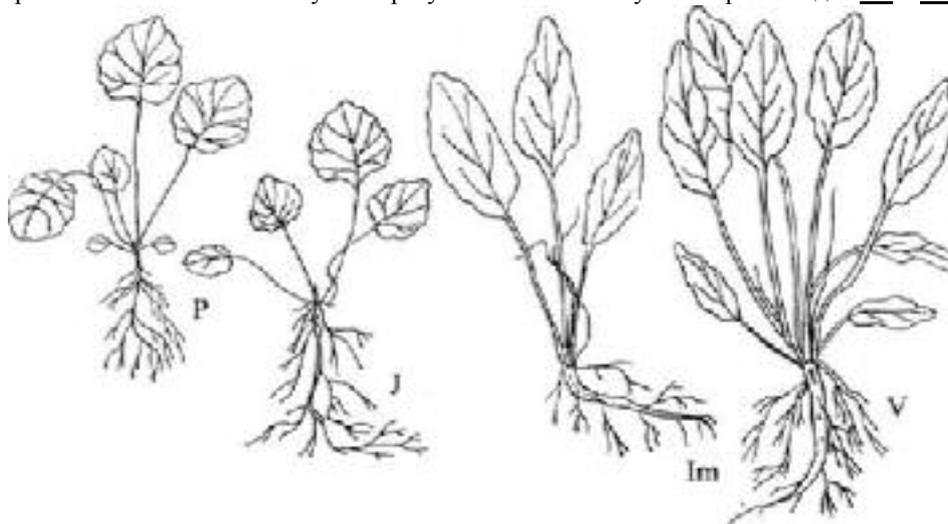


Fig. 33. Scheme of *Campanula persicifolia* ontogenesis [9 with modifications]

Кровохлёбка лекарственная. Семена не имеют периода покоя, в природе быстро теряют всхожесть, поражаются грибом (5 – 45% зависимо от погоды). **P** – 2 супротивных слабовеячатых густозелёных семядоли на длинных черешках и 1-2 сложных тройчатых листа (листочки широкоэллиптические с 3 зубчиками на верхушке и с 2-3 по краям) – от 6-7 дней до двух месяцев. **J** – 2-3 тройчато-пальчатосложных ярко зелёных листа (листочки широкоэллиптические, на верхушке по 3 зубчика) – 1-4 года. **Im** – на главном побеге 3-4 сложных листа, каждый с 5-9 листочками (широкоовальные с заостренной верхушкой, с 1 зубчиком на верхушке, 6-7 по краям и широким округлым основанием); от 10 месяцев до 3 лет. **V** – кроме главного может быть 2-3 боковых побега, листья непарноперистые с 9-13 листочками. **G1** – 1 **G** побег с 2-5 головками и 1-2 вегетативных с 4-5 непарноперистыми листьями, каждый с 11-15 листочками (1-7 лет). **G2** – 2-4 **G** побега по 5-7 головок и несколько вегетативных с 5-8 листьями (на каждом 13-15 листочков, у верхнего листочка 15-21 зубчик). В течение первых 1-13 лет в этом состоянии надземные побеги (**G** и вегетативные) достигают максимального развития. В последующие 12 лет (**G2-3**) начинают проявляться черты старения. Из отдельных почек образуются слабые розеточные побеги с мелкими **J** или **Im** листьями. Главный корень начинает отмирать, отдельные главы каудекса начинают отмирать. **G3** – 1-2 невысоких **G** побега с 1-4 головками, вегетативные побеги с 4-6 листьями

(9-15 листочков на каждом, у верхушечных 13-21 зубчик по краям). До 10% партикул, образующихся при распаде главного корня, омоложены – от **G2** до вторично **J**, остальные – вторичные **G3** и **SS**. Продолжительность **G3** от 1 до 10 лет, а всего **G** периода – 4-42 года в природе. Случаются перерывы в цветении на 1 год (редко до 7 лет), чаще у **G2-G3**. **SS** – клон из нецветущих партикул или отдельные партикулы; остаётся 1-3 живых глав каудекса; 3-4 листа розеточного побега с 5-11 листочками, сходных с листьями **V** растений (от 2 месяцев до 6 лет и более). **S** – 1-2 вегетативных побега 3-12 см высотой, с 1-4 тройчато-пальчато или перистосложными (с 5 листочками) листьями, похожими на **J** или **Im**; продолжительность 1 месяц – 5 лет [36].

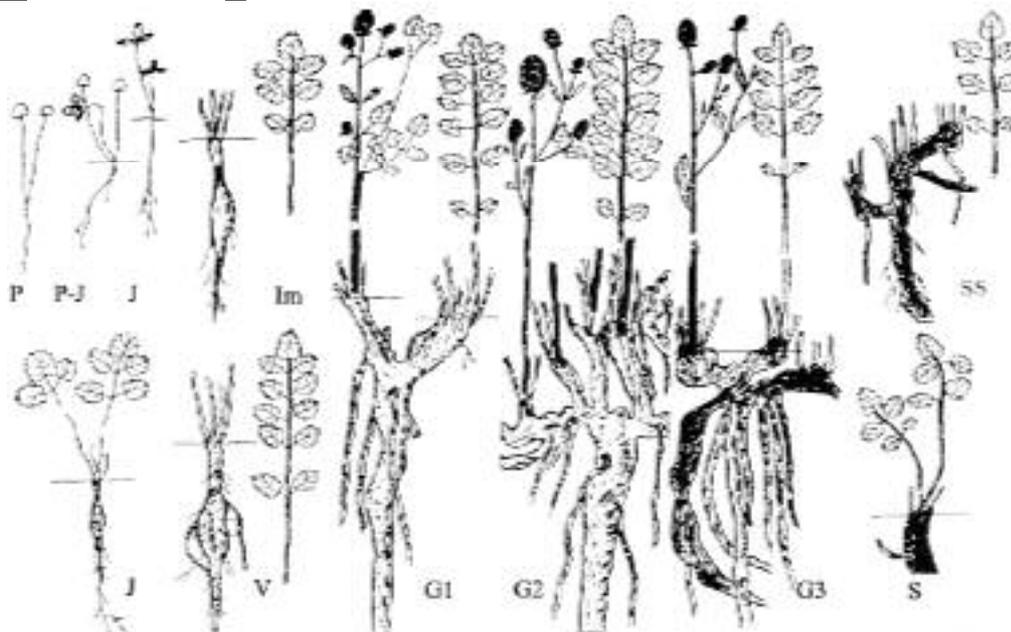


Fig. 34. Scheme of *Sanguisorba officinalis* ontogenesis [36]

Крокус Гейфеля. Незаметные подземные **P**; **J** на 1м году жизни имеют один низовой и один ассимилирующий лист с тонкой пластинкой, на втором – 2 низовых листа, но это не заметно без выкапывания. **Im** этап не выражен. **V** имеют 2-4 ассимилирующих листьев, **G** – по 2-3 низовых и 2-4 ассимилирующих, цветонос и 1 цветок. **S** не выявлены [33]. Цветет с 5 лет; у **G1** цветонос всегда 1, позже – больше (признак того, что луковица скоро будет делиться). Хорошо размножаются вегетативно [45].

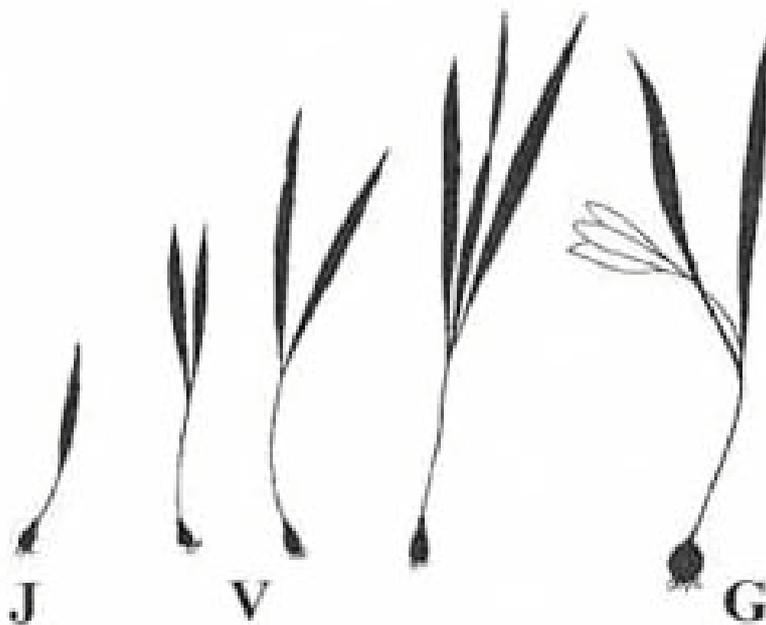


Fig. 35. Scheme of *Crocus heuffelianus* ontogenesis [33]

Крокус сузианский (узколистный). Жизненный спектр нами изучен на Южном берегу Крыма. **J** имеют 1 нитевидный достаточно твердый листок, темно-зеленого цвета, слегка блестящий, длиной 2-7 см. Ширина листка достигает 0,2 мм. **Im** – розетку из 2 листков, длиной до 7 см. **V** – розетку из 4-х листьев, они более широкие до 0,4 мм, длина 9-11 см. Наличие 4 листков в розетке свидетельствует, что на следующий год растение будет цвести, такое же их количество сохраняется и у **G**. Возрастной спектр **крокуса прекрасного** похож на **к. узколистный** (**G** иногда делают перерывы в цветении и выглядят как **V**).

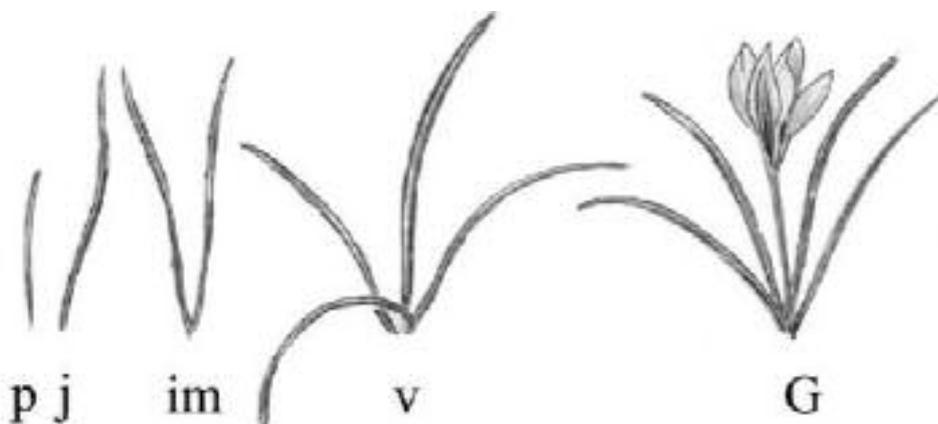


Fig. 36. Scheme of *Crocus angustifolius* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Ксантория настенная, стенная золотянка. Это нитрофильный (*предпочитающий местообитания с большим количеством доступного азота*) лишайник с листоватой формой слоёвища. **Sp** – спора гриба – эллиптическая, бесцветная. **Ps** (прототаллус) – образование из споры ростковых трубочек, их рост, ветвление и превращение в гифы мицелия, часть из которых прикрепляется к субстрату. **P** (протероталлус) – образование зачатка слоёвища при котором происходит обвивание гифами клеток водоросли, необходимой лишайнику; все гифы и водоросли лежат в одной плоскости. **J** (ювенил) – накипная жизненная форма – коническое скопление гиф и водорослей, с лакунами между гиф грибов. **Im1** (имматурное 1) – листоватая жизненная форма – слоёвище в виде одной пластинки, формируется верхний коровый слой и ризины (*органы прикрепления к субстрату*). **Im2** (имматурное 2) – пластинка округлой или иной формы, выделяется нижний коровый слой. Истинное покрытие слоёвища 0,04-0,25 мм², толщина – 50-84 мкм, ризин 1-2. **V1** (виргинильное 1) – пластинка неправильной формы, истинное покрытие 2,32-8,22 мм². Лопастей пластинки 2-7 (округлой, овальной или иной формы, неодинаковые по размеру – длина 0,52-0,75 мм, ширина 0,5-1,1 мм). Толщина слоёвища 94-129 мкм, ризин до 4, прекращается рост в толщину. **V2** (виргинильное 2) – пластинка округлой или овальной формы с истинным покрытием 40-103 мм², лопастей 10-20 (1,25-2x1,12-2,1 мм), ризин больше 4.

G1 (молодое генеративное) – истинное покрытие слоёвища 51-259 мм, лопастей 14-22 (1,87-2,5x2,07-3,5 мм). На верхней стороне слоёвища есть апотеции (*органы размножения*) – большей частью в центре, одиночно, до 40. Апотеции

сидячие, диаметром 0,27-0,44 мм и высотой 0,14-0,32 мм, диск апотеция вогнутый, одного цвета со слоёвищем, слабо выраженный, соотношение слоёвищного края апотеция и диска 1:2. Ризины хорошо выражены. **G2** (средневозрастное генеративное) – слоёвище правильной округлой формы, истинное покрытие 352,5-840,2 мм². Лопастей 22-30, максимального размера: 1,5-3,2x2,12-4 мм. Большая часть апотециев имеет ножку, расположены скученно в центральной части слоёвища, а также по периферии, до 300; диаметр 0,84-1,86x0,45-0,62 мм. Диск апотеция окрашен ярче слоёвища, выпуклый или плоский. Соотношение слоёвищного края и диска апотеция 1:9. Кроме ризин есть ризоиды. **G3** (старое генеративное) – слоёвище округлой, овальной или неопределённой формы, истинного покрытия 1131,5-2026,4 мм². Центральная часть отмирает и отсутствует. Лопастей 30-53, 1-2,25x1,6-4 мм (размеры уменьшаются, но увеличивается количество). Апотециев больше 300, диаметром 1,62-3,09 мм, большая часть имеет выпуклый диск. Соотношение ширины слоёвищного края и диска апотеция 1:16. Ризины и ризоиды хорошо выражены. **SS** (субсенильное) – слоёвище часто меняет окраску на жёлто-коричневую или иную, распадается на отдельные части, каждая из которых некоторое время остаётся жизнеспособной. На некоторых лопастях может отсутствовать верхний коровый слой. **S** (сенильное) – слоёвище в виде небольших разрозненных участков, изменивших окраску на коричневую, белую, вызванную некротическими процессами [36].

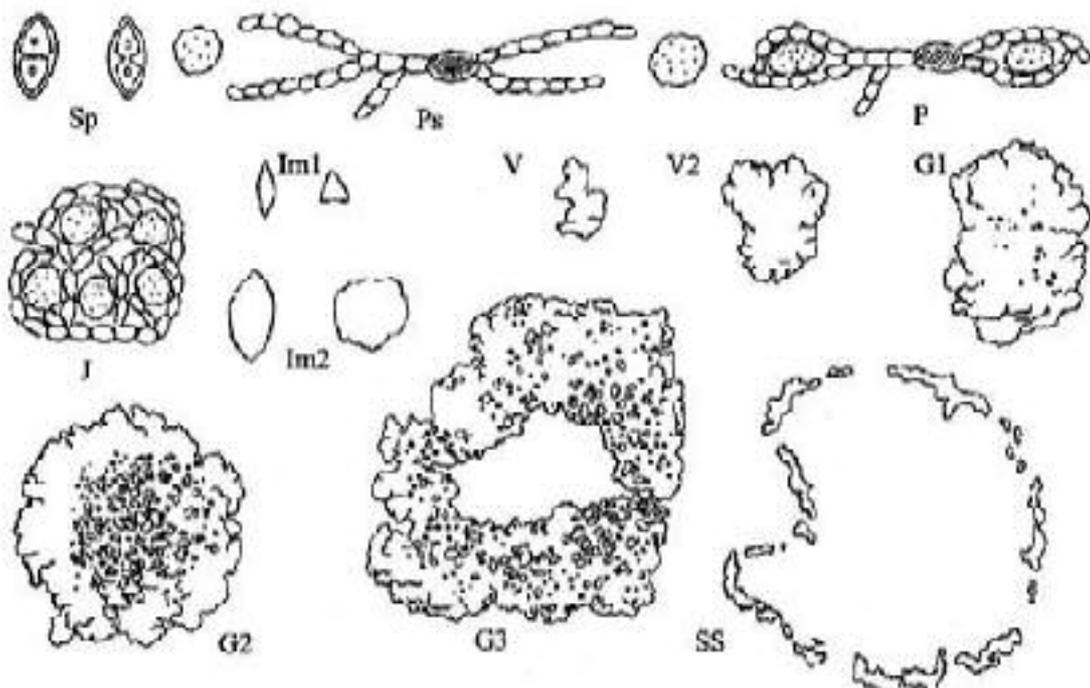


Fig. 37. Scheme of *Xanthoria parietina* ontogenesis ([36])

Лютик кашубский. У **P** (1) 2 (3) длинночерешковые округлые (5x5 мм) с небольшой выемкой на верхушке семядоли;

их пластинки развёртываются на 7-11 день после прорастания и максимально развиваются к 16-20 дню. В тот же сезон растение переходит в **J** состояние (2-6 лет). Первые листья (1 или 2) сближены в прикорневую розетку, почковидные, длинночерешковые. В июле-августе листья отмирают. **Im** (1-2 года) – 2-3 длинночерешковых (до 5 см) листа, пластинки которых больше, чем у **J** (диаметр до 4-8 см). **V** (наступает в 4-8 лет) – 2-5 длинночерешковых округло-почковидных (диаметр 7-12 см) листьев, чьи пластинки опушены редкими волосками. При основании годичного побега развивается 2-5 чешуевидных бело-лиловых листа. Растения, выросшие из семян, зацветают на 5-9 году жизни. **S** – розеточный побег, по размеру похожий на **Im**, и участок полуразрушенного корневища.

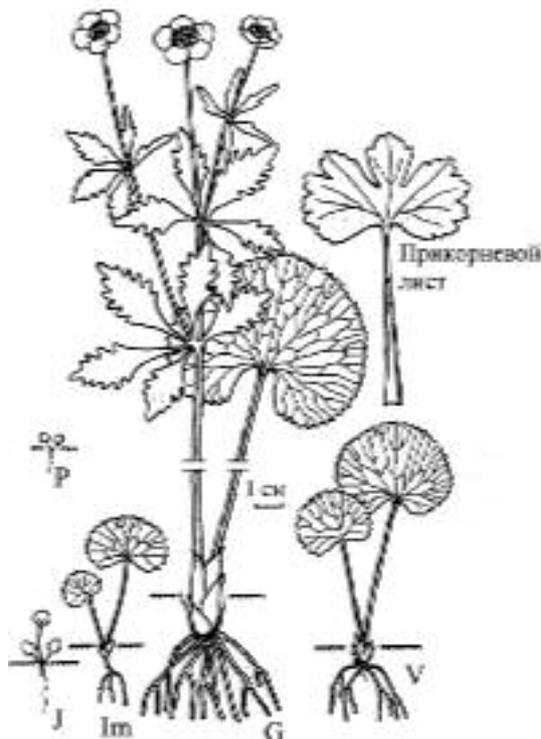


Fig. 38. Scheme of *Ranunculus cassubicus* ontogenesis [10 with modifications]

Лилия лесная. Мелкий **P** с 1 низовым бесцветным и 1 зеленым листком. **J** – 1 небольшой зеленый лист на тонком черешке, **Im** – также 1 лист, но крупнее (соизмерим со стеблевыми листьями **V**). **V** лилии имеют стебель, на котором размещается 1 розетка округлых листьев на черешках (однокольцевые – 1к). **V** могут иметь при основании стебля листья, отходящие непосредственно от луковицы, на тонком черешке. Наличие 2 колец листков (двухкольцевые – 2к) свидетельствует, что в этом году лилия достигла **G** состояния, но что-то помешало ей зацвести. **G** лилии – самые высокие и имеют 2-3 розетки стеблевых листков.

Первое цветение наблюдается через 6-8 лет; в **G** состоянии может пребывать более 20 лет. При неблагоприятных условиях **G** могут переходить в нецветущее состояние, при этом они имеют 2 или даже 1 кольцо листьев. В таком виде они почти неотличимы от **V**, если не учитывать, что они не дают при основании стебля листьев, отходящих непосредственно от луковицы, на тонком черешке [7]. Для изучения реального соотношения возрастных стадий необходимы многолетние наблюдения на трансектах и экспериментальных участках. Наши исследования в киевских лесах свидетельствуют об абсолютном доминировании в популяции **G**, и лишь часть из них цветет (перерывы до 6 лет и больше). При улучшении условий, в первую очередь освещения, сразу выгоняет цветонос. В отдельные годы обильно сеется (видимо, это связано с успешным цветением/плодоношением). Однако выживаемость догенеративных стадий очень низкая, поэтому популяция представляет собой разрозненные группы **G**. Их длительное существование в сочетании с расселением на прилежащие участки при удачном размножении в отдельные годы – основа стратегии выживания лилии лесной.

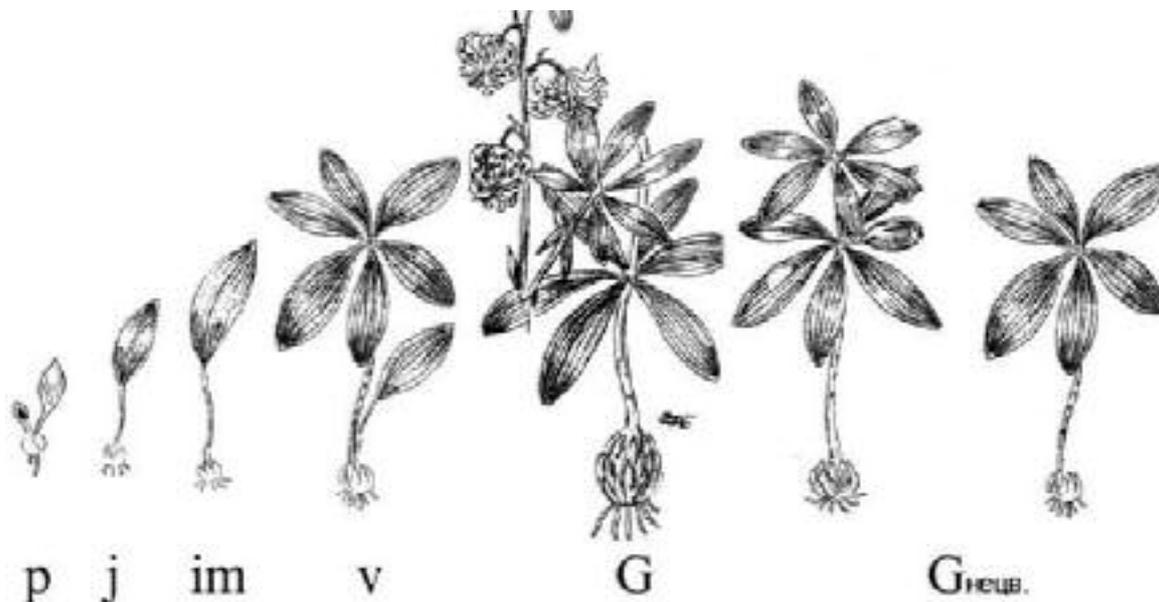


Fig. 39. Scheme of *Lilium martagon* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Лук медвежий (черемша). **P** тонкий нитевидный. **J** и **Im** однолистковые, плохо различаются между собой (**J** имеют лист длиной до 25-30 мм, при длине листка 3-10 см растение можно считать **Im**). **V** – 1, иногда 2 листка (10-20 см). На следующий же год переходят в **G** состояние. Зацветает на 4-5 год жизни. **G1** – 2 листка взрослого типа и цветонос, **G2** – иногда 3 листка; идет вегетативное образование клонов (дочерние особи сразу входят в **V** или **G** состояние) и со временем образуются сверхкомпактные клоны, в которых часть особей переходит в **SS** состояние. **G3** развиваются, как правило, в центре клонов. Они имеют 2 листка [16]. **SS** имеют 1 лист. Естественное отмирание растений чаще всего происходит за счет перемещения луковиц в более низкие горизонты рыхлых почв при помощи т.н. втягивающих корней [3].

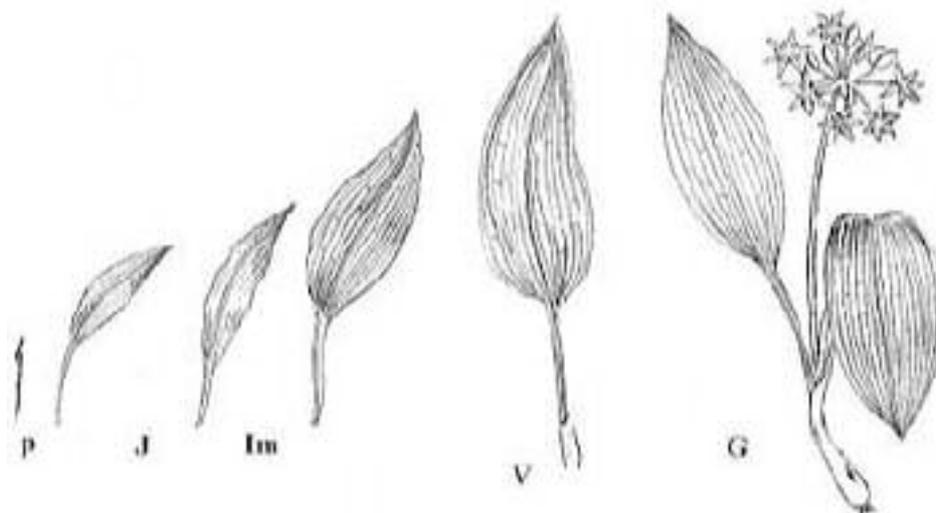


Fig. 40. Scheme of *Allium ursinum* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Лунария оживающая (*Lunaria rediviva*). Требуется стратификация (прорастает весной при температуре почвы 4-5°C). У **Р** обратно-лопастные семядольные листки длиной до 1 см, пластинки которых постепенно удлиняются до 2,5 см и становятся широкоовальными, черешки 2,5-3 см. Настоящие листки на длинных черешках, яйцевидные, зубчатые, коротко-волосистые. Глубоко-сердцевидные пластинки появляются только у третьей пары листков. Цветёт на 2 год жизни. **G2** (5-8-летние) имеют до 15 **G** стеблей. Страдает из-за сбора на букеты [45].

Любка двулистная. **Р** подземный. Он накапливает питательные вещества 2-4 года. На следующей, **J**, стадии появляется первый зелёный лист, не более 2 см, без жилкования. Средняя жилка появляется лишь на следующий год. **Im** наступает после 2-3 лет **J** состояния. При этом лист растёт и вытягивается, становится ланцетно-эллиптическим. Число жилок увеличивается до 6-8, не считая центральной. В это время число жилок прямо пропорционально, но не равно возрасту растения. Во взрослом **V** состоянии оно увеличивается до 11-12 и затем не меняется. **V** состояния **Im** достигает за 3-4 года (2, а то и 3 листа, более округлых, с тупой верхушкой). Ещё через 1-3 года зацветает. В **G** состоянии пребывает от 6-12 лет. Как правило, цветёт с перерывами в 1-2 года. В благоприятных условиях зацветает на 7 год после прорастания, при неблагоприятных – на 11-14. В большинстве случаев гибнет сразу после последнего образования плодов, но иногда переходит в **S** состояние (листья становятся меньшими, хотя и сохраняют прежнее число жилок, желтеют с середины августа, а то и раньше). В целом живёт лет 25-30, возможно и больше [11]. Размножается также вегетативно [3].

Многорядник Брауна (возрастные стадии представлены на Рис. 42).

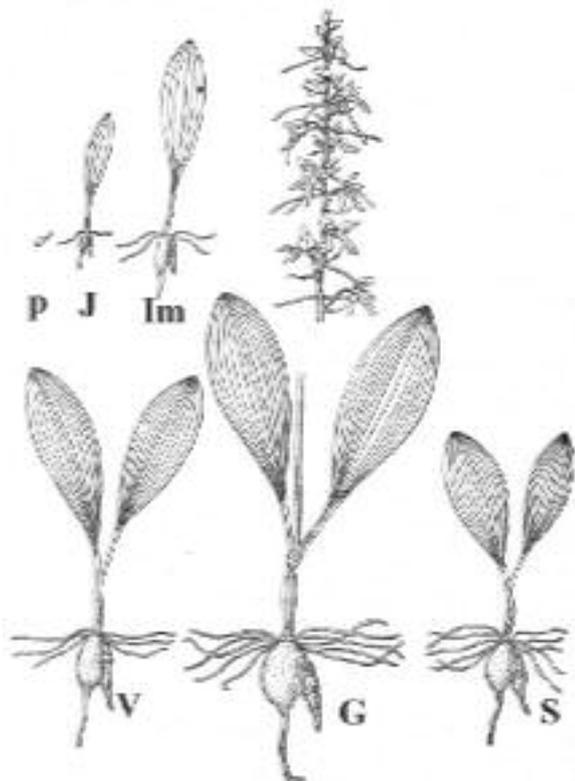


Fig. 41. Scheme of *Platanthera bifolia* ontogenesis [11]

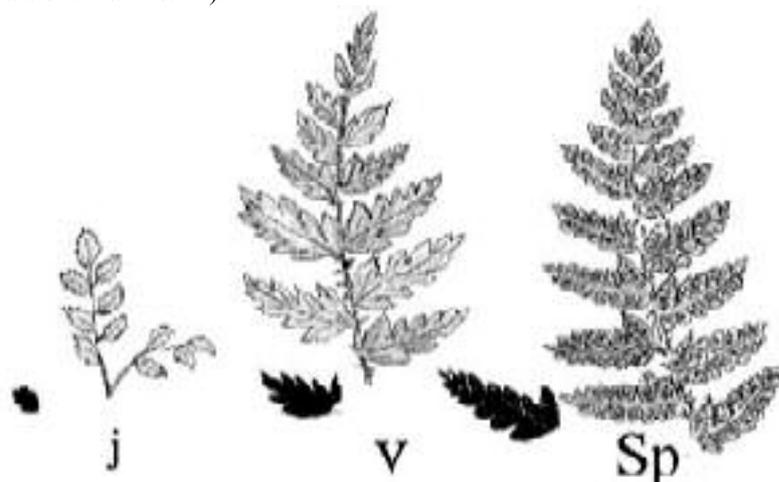


Fig. 42. Scheme of *Polystichum braunii* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Морозник кавказский (по данным ДОП МГУ; может быть применено в работе по изучению возрастного спектра украинских видов морозника).

Р – 2 зелёных супротивных листка (не длиннее 20-25 мм) на одном черешке, часто слегка зубчатых по краю. **J** – 1 большой триждылопастный лист на черешке. **Im** – пятилопастный, **V** – 2 крупных пяти-семилопастных листа, лопасти которых продолговато-линейные, зубчатые. **G** – 2 и более листка **V** типа.

При изучении мощности меряют высоту и количество цветоносов, длину и количество цветков, количество и длину листьев и лопастей.

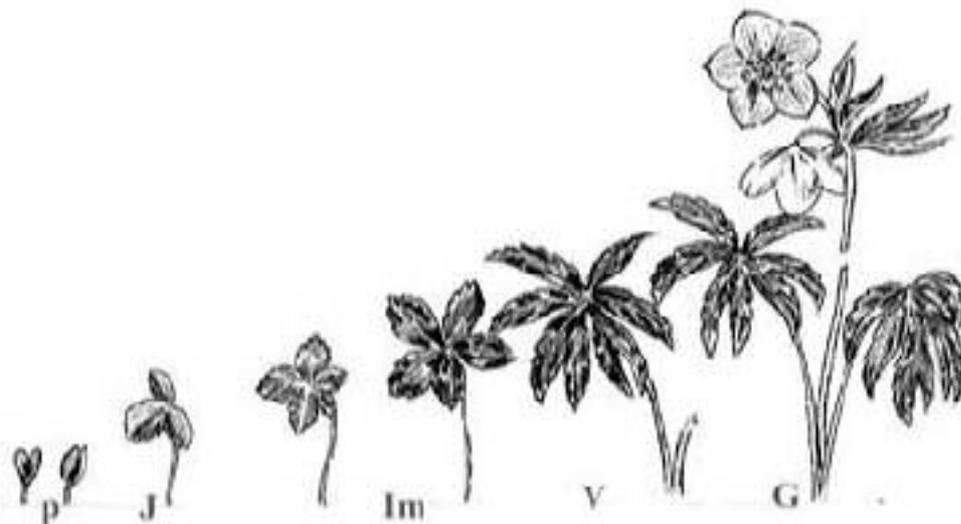


Fig. 43. Scheme of *Helleborus caucasicum* ontogenesis (by I. Parnikoza)

Можжевельник казацкий (*Juniperus sabina*). Спороносит в мае, шишкочегоды созревают на следующий год. Разносятся в основном птицами (требует скарификации). Семена прорастают неодновременно, в несколько сезонов (всхожесть в первый год 25-30%). **Р** развиваются очень медленно, подрастая ежегодно на 3-4 см [45].

Нарцисс узколистый. **Р** появляются в конце сентября – середине октября небольшими группами на участках со слабым задернением. Весной следующего года растение переходит в **Ј** состояние (**Ј** – только семенного происхождения). Зеленых листьев 1-2, цилиндрической или полуцилиндрической формы. Длительность 3-4 года. **Ј1** – сеянцы первого года жизни: лист цилиндрический, суживается к вершине; **Ј2** – сеянцы второго года: лист 1, но более плоский, полуцилиндрический; **Ј3** – 3-4-летние сеянцы: лист как правило 1, пластинка более широкая и плоская. **Im** – 2 листа с лентовидными пластинками (длительность – 1 год).

У – обычно 3 листа, по форме и длине как у **С**; бывают вегетативного происхождения (у таких иногда бывает по 2 листа и луковицы мельче); длительность 1-2 года. **С** – листьев 3-4 (5); в культуре зацветает на 5-м году (данные З. Т. Артюшенко, 1970), в природе, скорее всего, на 7 и позже. **С1** – 3 зеленых листа, **С2** – 4-5 листьев, до 2 цветков; **С3** – размеры всех органов уменьшаются, часто наблюдаются перерывы в цветении.

Размножается вегетативно (как правило, с **С2**). Во второй половине – конце июня в пазухах зеленых листьев закладывается 1 (2) боковые вегетативные почки, из которых на следующий год развиваются боковые побеги (детки), зацветающие и отделяющиеся не раньше, чем на 3 год. Характерная особенность детки первого года – первый лист находится между боковым побегом и главной осью, повернувшись к ней спинной стороной (он нарушает очередность листьев по отношению к главной оси). Иногда к размножению переходят **У**. **SS** – листьев 2 (3), не плодоносят, **С** – очень слабые растения с 2 (часто 1) листьями, похожими на **Ј**, как правило, полегают ещё во время вегетации, луковицы загнивают; возможен распад луковицы на несколько неомоложенных.

В результате вегетативного размножения образуются клоны численностью до 79 особей: молодые клоны (от 2 до 7-9 особей) преимущественно из **У**, **С2** и реже **С3** растений, зрелые (от 6-7 до 20-25 особей) – **С2** с примесью **С3** и **С**, стареющие (от 15-20 до 35-40) имеют в центральной части отмершие остатки и **С**, границы клона установить трудно, проникают особи других видов и клонов. Интенсивность вегетативного размножения в долине выше на открытых хорошо освещенных местах, чем в пойменных дубравах; в высокогорье оно доминирует над семенным (которое тоже может приводить к скоплениям) [28].

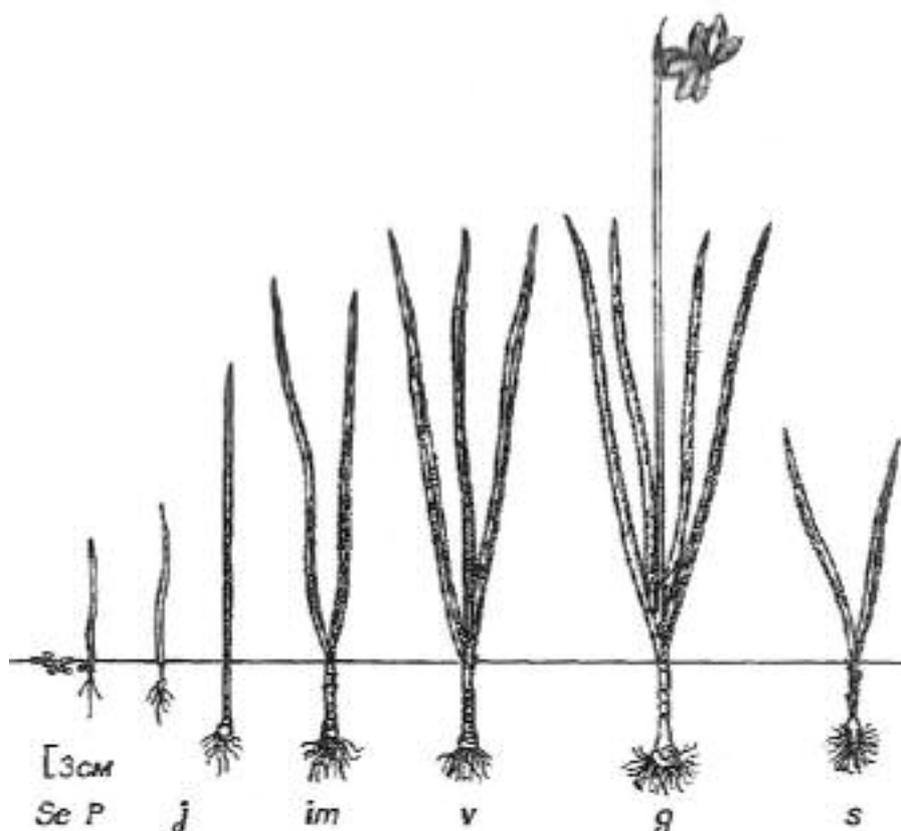


Fig. 44. Scheme of *Narcissus angustifolius* ontogenesis [28]

Неотианте клубочковая. По предварительным данным, общая продолжительность жизни (без учета вторичного покоя) от первого надземного появления побегов и до полного отмирания особи составляет 12-20 лет. Из них **Ј** длится 2-3 года (1 зеленый листок до 2,5x0,2см), **Im** 2-3 (и более; крупнее, обычно тоже с 1 листом до 4x0,5см), **У** – 1 (редко 2-3) год (1-3 листа, нижний до 4,7x1,4см), **С** (включая временно нецветущее состояние) – 5-10 (11) лет (2 (3) листа до 5,7x3см). Возрастное состояние легче определить во второй половине лета, когда полностью развиты листья. По годам отмечаются сильные колебания численности. Размножается преимущественно семенным путем. Исчезает при нарушении мохового покрова. В культуре быстро выпадает [10].

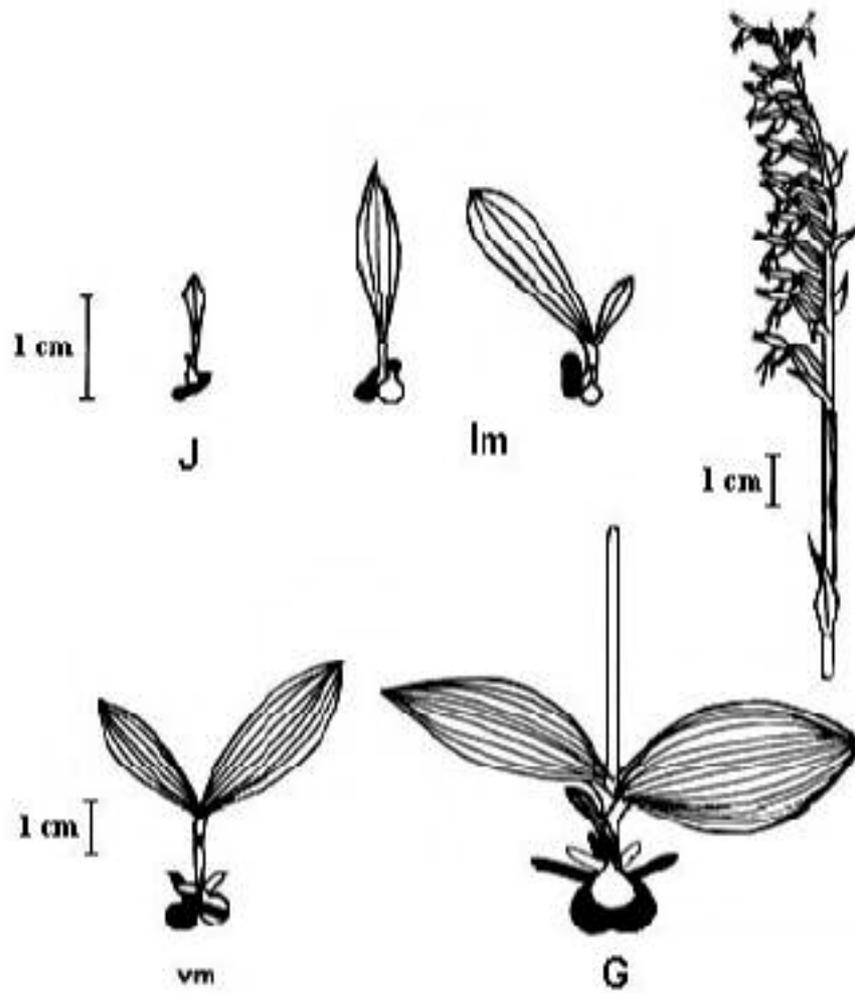


Fig. 45. Scheme of *Neottianthe cucullata* ontogenesis [10]