

УДК 574.23 + 574.32
doi: 10.17223/19988591/34/5

Н.П. Савиных, Н.И. Шишкина

Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров, Россия

Биоморфология *Centaurea sumensis* Kalen. с позиции охраны вида

С позиции онтогенетического и биоморфологического подходов изучены побегообразование, онтогенез и онтоморфогенез охраняемого в Кировской области *Centaurea sumensis* Kalen. на северо-востоке его распространения. Охарактеризованы экологические предпочтения с позиций известных шкал, определены индекс толерантности и экологическая валентность; вид охарактеризован как малочисленный и малораспространенный гемистенобионт. Описаны побегообразование, основная жизненная форма, три периода и девять состояний полного онтогенеза и онтоморфогенез *C. sumensis*. Отмечена морфологическая и динамическая поливариантность растения. Показан дуализм жизненных стратегий: эксплерент на освещенных местах и специализированный пациент в тени. Эти особенности отмечены как основные, обеспечивающие существование вида в постледниковый период на северо-востоке Европейской России. Для дальнейшего сохранения *C. sumensis* предложено создание сосняков с высокой освещенностью, препятствие смене их еловыми лесами.

Ключевые слова: *Centaurea sumensis* Kalen.; редкий вид; онтогенез; онтоморфогенез; биоморфология; сохранение биоразнообразия.

Введение

Сохранение биологического разнообразия всех уровней является одной из основных задач современной биологии. Наиболее значимо сохранение в природных сообществах редких видов. Одно из таких растений – *Centaurea sumensis* Kalen. – василёк сумской из сем. Сложноцветные (Compositae Giseke.) Он как «редкий вид» с III категорией охраны внесен в Красные книги Среднего Урала [1], Кировской области [2] и других регионов России.

Василек сумской встречается на борových песках, реже – на степных и каменистых (мел, гипс, известняк) склонах. В европейской части он отмечается в Верхне-Днестровском, Верхне-Днепровском, Верхне-Волжском, Волжско-Камском, Средне-Днепровском, Волжско-Донском, на севере Бесарабского, Причерноморского и Нижне-Донского флористических районов [3]. Этот вид часто присутствует в лесостепной полосе Европейской территории России. По долинам рек он заходит в лесную и степную зоны от р. Серет в Тернопольской области Украины на западе до р. Вятка и Перм-

ской области России на востоке. В Сибири и Северном Казахстане его заменяет *Centaurea sergii* Klok. В пределах восточно-европейской части ареала *C. sumensis* отличается довольно значительной изменчивостью, гибридизирует с *Centaurea carbonata* Klok. и, по-видимому, с *Centaurea sibirica* L.; на крайнем северо-востоке ареала образует формы, напоминающие *Centaurea marschalliana* Spreng. [3]. Отличается *C. sumensis* от *C. marschalliana* формой листочков обёртки, наличием придатков или 3–5 коротких бахромки у средних её листочков [4, 5]. Признаки вегетативной сферы и жизненная форма у всех перечисленных видов, как показал просмотр образцов их в гербарии БИН им. В.Л. Комарова РАН (LE), идентичны.

Образцы из Кировской области идентифицированы как *C. sumensis* [2]. Северо-восточная граница ареала этого вида проходит по территории Кировской области. Здесь он встречается в сосняках, сформировавшихся на песках в послеледниковый период по левобережью р. Вятка: Медведский, Суводский, Бурецкий боры и бор на р. Лобань [2].

В последнее время для разработки программ сохранения видов используется биоморфологический подход [6]. Изучение особенностей побегообразования, сезонного развития и формирования жизненной формы, особенностей популяционной биологии растений, особенно на границах ареалов и в связи с условиями среды, позволяет определить новые тенденции их сохранения.

Цель наших исследований – изучение особенностей биоморфологии и популяционной биологии *C. sumensis* для разработки мероприятий по его сохранению вблизи северо-восточной границы ареала. Данное сообщение посвящено первой части нашей работы – результатам изучения побегообразования и индивидуального развития этого растения.

Материалы и методики исследования

C. sumensis характеризуется как травянистый короткостебельный многолетник до 30 см высотой с беловато-серым паутинистым опушением [3, 5]. Листья перистораздельные или перисто-рассечённые, нижние – длиннорешковые, собраны в прикорневую розетку. Пазушные цветоносы приподнимающиеся, с цельными ланцетными листьями и крупными одиночными корзинками. Плод – семянка 4,0–5,5 мм в длину с рыжеватым хохолком.

Мы изучили это растение на особо охраняемой природной территории «Медведский бор» в Нолинском районе Кировской области. Этот памятник природы находится на оконечности лесного массива, расположенного в пределах боровой террасы р. Вятка на дюнах материкового происхождения [7]. Здесь *C. sumensis* обитает в сосновых лесах: лишайниковых, зеленомошно-лишайниковых с ракитником русским, разнотравных лишайниковых, овсяницево-разнотравно-беломошниковых с пятнами толокнянки обыкновенной, ландышевых, зеленомошниковых. Установлено, что цветущие особи

семенного происхождения встречаются исключительно в нарушенных местообитаниях: под линией электропередач, вдоль дорог, а также по опушкам и лесным полянам [8].

Исследования проведены в период с 2009 по 2014 г. в посадках тридцатилетних сосен, среди травянистой растительности под линией электропередач, вдоль дорог в Медведском бору, в отдельных выделах сосновых лесов разного типа и возраста.

В ходе работы оценены экологические предпочтения *C. sumensis* с позиций шкал Л.Г. Раменского [9], Д.Н. Цыганова [10], Н. Ellenberg [11], Е. Landolt [12].

Для детального изучения побегообразования и сезонного развития каждый месяц в течение вегетационного периода анализировали не менее 10 экземпляров. Поскольку растение редкое и охраняемое, биоморфологию особей изучали в основном без изъятия их из состава сообщества. Особое внимание обращали на длину корневища, наличие вторичных стержневых корней (вторичный стержневой корень – стеблеродный придаточный корень, по внешнему виду, строению и функции подобный главному корню: закрепляет растение в почве, обеспечивает почвенное питание) [13], число вегетативно-генеративных побегов, строение листовой пластинки. Отличительные особенности фиксировали в фотографиях, рисунках, схемах непосредственно в природе, при их камеральной обработке и при работе с гербарными образцами. Собранные и изготовленные образцы растений в различных онтогенетических состояниях и фазах онтоморфогенеза, фотографии хранятся в гербарной коллекции кафедры биологии и методики обучения биологии Вятского государственного университета.

Биоморфология растений описана на основе собственных наблюдений с использованием современной терминологии [14–16]. Жизненную форму характеризовали согласно синтетической множественной классификации [17, 18] с позиций И.Г. Серебрякова [19], О.В. Смирновой [20], А.А. Уранова [21], С. Raunkiaer [22]. Онтогенетические состояния выделяли на основании комплекса качественных признаков в соответствии с дискретным описанием онтогенеза [21, 23, 24], с учетом данных И.А. Головенкиной и др. [25]. Абсолютный и условный [26] возраст особей определяли по числу годовых приростов, легко различаемых по остаткам черешков прошлогодних листьев у метамеров на их границах. Более старые приросты определяли по сохранившимся на корневище остаткам жилок отмерших черешков. После их опадения границы годовых приростов просматриваются по заметным изменениям длины и толщины междоузлий. У еще более старых особей условный возраст растения определяли ориентировочно с учетом ежегодного прироста не более 3–5 мм.

Результаты исследования и обсуждение

Экология. В соответствии с представлениями Л.Г. Раменского [9] *C. sumensis* оценивается как сухостепное растение бедных почв с резко пере-

менным увлажнением и относится к экологической группе ксерофит – ксеромезофит. Согласно шкалам Е. Ландольта [12] он – полусветовое растение, которое часто произрастает на полном свете и лишь иногда – при некотором затенении. Встречается на сухих почвах, избегая очень сухих и очень влажных мест обитания; бедных, с небольшим гумусовым горизонтом; песчаных; довольно хорошо аэрируемых. По Г. Элленбергу [11], данный вид характеризуется как полусветовое и как полностью световое растение сухих почв, бедных по содержанию минерального азота.

По шкалам Д.Н. Цыганова [10] *C. sumensis* – светолюбивый гелиофит открытых пространств, псаммофит, мезотроф. Формула его экологических предпочтений (рис. 1): $Tm_{6-8} Kn_{7-11} Om_{6-8} Cr_{8-10} Hd_{3-11} Tr_{3-11} Lc_{1-4}$.

На основе градации шкал Д.Н. Цыганова [10] по методике Л.А. Жуковой [27] определена экологическая валентность *C. sumensis* как отношение числа ступеней конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах. Установлена низкая валентность этого вида к факторам: термоклиматическому ($Tm = 0,24$), континентальности климата ($Kn = 0,33$), омброклиматическому фактору аридности–гумидности ($Om = 0,2$), криоклиматическому ($Cr = 0,2$), увлажнению ($Hd = 0,39$); средняя валентность – к солевому режиму почв ($Tr = 0,47$) и к освещению / затенению ($Lc = 0,44$).

Короткая запись, характеризующая набор экологических валентностей по отношению к набору факторов местообитания *C. sumensis*, выглядит следующим образом: $M_{Tr, Lc} C_{Tm, Kn, Om, Cr, Hd}$ где М – мезовалентность, С – стеновалентность.

Индекс толерантности (I_t), по Л.А. Жуковой [27], определён для *C. sumensis* в значении 0,32. В совокупности ко всем факторам этот показатель характеризует его как малочисленный и малораспространённый гемистенобионт. Согласно климатическим шкалам (Tm, Kn, Om, Cr) I_t равен 0,18, что характеризует изучаемый вид как стенобионт. Для почвенных факторов (Tr, Hd) индекс толерантности равен 0,38 и определяет *C. sumensis* как гемистенобионт.

C. sumensis встречается в естественных условиях на выходах известняков, что позволяет, по-видимому, отнести его к факультативным кальцеофилам. На этих участках с более «тёплыми» почвами компенсируется стенобионтность растения по отношению к термоклиматическому фактору, а средняя валентность к солевому режиму почв не препятствует существованию его на известняках. Остепнённые и лишайниковые сосняки на песках в таёжной зоне и в подзоне хвойно-широколиственных лесов являются интразональными сообществами. Они отличаются от других лесов этих территорий более высокими значениями температур в течение вегетационного периода. Последнее, по-видимому, обеспечивает существование этого вида на северо-востоке его ареала. Поддерживают существование особей *C. sumensis*, как и других степняков, кроме того, и антропогенные изменения территорий.

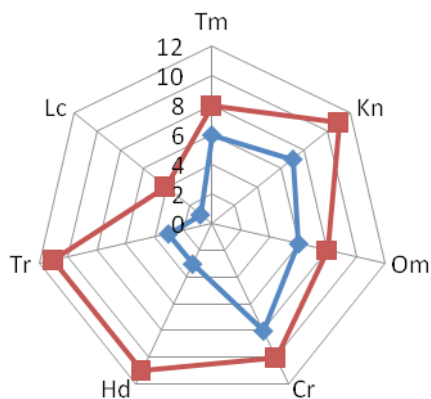


Рис. 1. Графическая модель амплитуды экологического ареала *Centaurea sumensis*:

Tm – термоклиматическая шкала; Kn – шкала континентальности климата;

Om – шкала аридности-гумидности; Cr – криоклиматическая шкала;

Hd – шкала увлажнения почвы; Tr – шкала солевого режима;

Lc – шкала освещенности-затененности

[Fig. 1. Graphic model of *Centaurea sumensis* ecological range amplitude:

Tm - Thermo-climatic scale; Kn - Continental climate scale; Om - Aridity/humidity scale;

Cr - Cryoclimatic scale; Hd - Soil moisture scale; Tr - Salt regime scale; Lc - Luminance/opacity scale]

Биоморфология. С позиций современной биоморфологии *C. sumensis* – поликарпическое моноцентрическое вегетативно-неподвижное многолетнее короткокорневищное-стержнекорневое летне-зеленое травянистое растение с поздней морфологической дезинтеграцией и двумя типами побегов. Оси первого и n-го порядков вегетативные, с листьями срединной формации, многолетние розеточные ортотропные, лежащие по мере нарастания с формированием эпигеогенного корневища в основании. Боковые побеги стелющиеся, вегетативно-генеративные однолетние, удлиненные, олиственные, с разными по степени расчленения листовыми пластинками. По классификации Х. Раункиера [22] это растение относится к гемикриптофитам. В начале онтогенеза корневая система стержневая. Во взрослом состоянии растение укореняется за счет образования вторичных стержневых корней.

Побеговые системы формируются, согласно терминологии Т.И. Серебряковой [28], по моноподиальной розеточной модели побегообразования. Специализированные вегетативно-генеративные олиственные побеги *C. sumensis* развиваются из почек, расположенных в пазухах прошлогодних зеленых листьев, трогаются в рост после одного периода покоя (на следующий год после заложения). Поэтому по происхождению они соответствуют побегам возобновления трав сезонного климата, но не аналогичны по структуре типичным монокарпическим побегам: отсутствует зона возобновления. Цветение годовичного побега (годового прироста оси) у *C. sumensis* переносится, как и у некоторых кустарников рода *Rubus* L. [29], на следующий год.

По-видимому, такой тип побегообразования у трав представляет особый не описанный ранее вариант моноподиальной розеточной модели.

Моноподиальные оси этого василька нарастают и цветут в течение нескольких лет, поэтому являются поликарпическими полициклическими. В развитии их по аналогии с олигоциклическими олигокарпическими побегами вероник [30, 31] выделяются вегетативная фаза (развитие до первого цветения), вегетативно-генеративная фаза (период от первого цветения до последнего) и фаза постгенеративного ассимилирующего побега (последующее вегетативное нарастание до прекращения деятельности апикальной меристемы). Последняя фаза может быть длительной (до нескольких десятков лет) при жизни в условиях недостаточного освещения. Эпигеогенные корневища достигают у таких растений в длину более 10 см при ежегодном приросте в 3–5 мм.

Участки такой моноподиальной оси у *C. sumensis* не одинаковы и функционально. Поэтому в ее строении, как у некоторых вероник, а также в побеговых системах *Alchemilla pastoralis* Bus. [32], *Convalla majalis* L. [33], *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltld. [34] мы также выделяем несколько зон. Вегетативная зона – участок оси до метамера с первым вегетативно-генеративным побегом. Вегетативно-генеративная зона – часть побега от места расположения первого вегетативно-генеративного побега до последнего в составе оси. Зона вторичного вегетативного нарастания – вегетативный участок в период заключительного этапа нарастания оси.

В развитии оси могут быть перерывы в цветении, особенно в условиях недостаточного освещения. Целостное растение состоит в зависимости от онтогенетического состояния из одной или нескольких таких полициклических поликарпических скелетных осей (детально об этом сказано в разделе «Онторморфогенез»).

Онтогенез. Семянки плосковатые, темно-коричневые, суженные к концам, 4–5 мм длиной, с рыжеватым хохолком 1–2 мм длиной. Прорастание надземное. В ходе работы установлено, что возобновляются особи главным образом на открытых хорошо освещенных местах.

Проростки (р) имеют хорошо заметный главный корень и две небольшие семядоли 5–8 мм длиной, которые рано отмирают, оставляя два отчетливо видимых рубца. Фаза онтоморфогенеза – первичный вегетативный розеточный побег.

У **ювенильных** (j) растений первые настоящие листья черешковые, листовая пластинка цельная, обратноузкойцевидная, длиной 1–1,5 см и шириной 5–7 мм, с клиновидным основанием, плавно переходящим в черешок (рис. 2, 1). Размеры следующих листьев увеличиваются незначительно, форма остается прежней. Такие листья мы относим к листьям первого типа. Гипокотиль короткий. Подземная часть растения представлена неветвящимся главным корнем, уходящим в почву на глубину 6–7,5 см (рис. 3, j). Фаза онтоморфогенеза – первичный вегетативный розеточный побег.

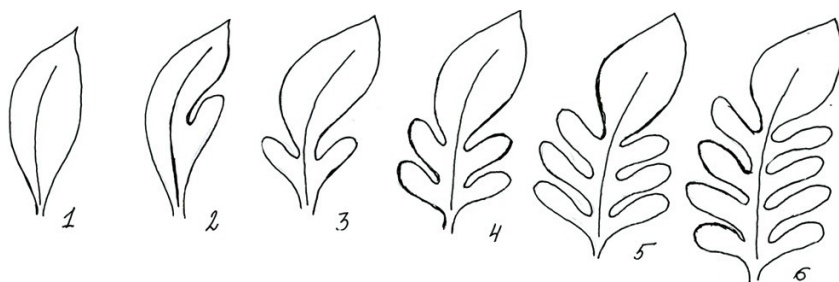


Рис. 2. Типы листьев у *Centaurea sumensis*:

1 – листья первого типа; 2 – листья второго типа; 3 – листья третьего типа;
4 – листья четвертого типа; 5 – листья пятого типа; 6 – листья шестого типа

[Fig. 2. Types of leaves in *Centaurea sumensis*:

1 - Leaves of the first type; 2 - Leaves of the second type; 3 - Leaves of the third type;
4 - Leaves of the fourth type; 5 - Leaves of the fifth type; 6 - Leaves of the sixth type]

При переходе в *имматурное* (im) онтогенетическое состояние главный побег полегает, в основании гипокотилия образуется крупный придаточный корень длиной до 8 см, в будущем – вторичный стержневой. После отмирания главного корня он обеспечивает почвенное питание и закрепление растения в грунте. В надземной части образуются черешковые листья с одним сегментом в основании листовой пластинки (рис. 2, 2). Это листья второго типа. Длина пластинки листа достигает 5 см, размер наиболее широкой части 1–2 см. Такие растения имеют абсолютный [26] возраст 2–3 года (рис. 3, im).

Во *взрослом вегетативном* (v) онтогенетическом состоянии у растений формируются листья третьего типа: черешковые с одной парой сегментов (рис. 2, 3), а также черешковые листья четвертого типа – с двумя парами сегментов (рис. 2, 4) в основании листовой пластинки. Почвенное питание обеспечивается за счёт одного-двух вторичных стержневых корней. Абсолютный возраст таких особей 4–5 лет (рис. 3, v).

Особям *C. sumensis* этого онтогенетического состояния свойственна поливариантность развития [24]. Она проявляется в разных типах нарастания и ветвлении побеговой системы. При моноподиальном нарастании главной оси растение остается одноосным моноцентрическим в виде первичного вегетативного розеточного побега (здесь и далее фаза онтоморфогенеза охарактеризована по строению надземной сферы растения). В случае отмирания верхушки оси или апикальной меристемы происходит перевершинивание с образованием симподиальной одноосной (монохазия) или двухосной (дихазия) побеговых систем, а растение в последнем случае переходит в фазу первичного куста, оставаясь по-прежнему моноцентрическим.

В будущем такие растения становятся *раннегенеративными* (g₁). Листья розеточного побега у них перистораздельные, с тремя парами супротивных листовых долей – листья пятого типа (рис. 2, 5). Верхний сегмент листовой пластинки всегда крупнее остальных. У некоторых особей листья имеют не-

парное число боковых сегментов. Возможно, это связано с особенностями деятельности краевых меристем. Осенью на скелетной оси после цветения формируются листья первого и третьего типов. Из пазушных почек именно этих листьев образуются на следующий год от двух до пяти стелющихся боковых вегетативно-генеративных удлинённых однолетних побегов длиной до 15 см. Листья этих побегов изменяются по числу сегментов акропетально. Они по сравнению с листьями розеточного побега меньших размеров и с более мелкими сегментами. В верхней части этих побегов за 1–3 метамера под корзинкой из пазушных почек обогащения образуются 1–2 боковых побега. Они удлинённые, состоят из 1–2 метамеров с цельными листьями первого типа и терминального соцветия. Выше расположены метамеры также с цельными листьями, постепенно переходящими в листочки обертки терминального соцветия. Раннегенеративные растения морфологически целостные, состоят из одной или двух вегетативно-генеративных моноподиально нарастающих осей (рис. 3, g_1). В зависимости от состояния апикальной меристемы и ветвления первичной оси растения этого онтогенетического состояния могут быть в виде: 1) первичной вегетативно-генеративной розеточной скелетной оси; 2) симподия-монохазия в виде вегетативно-генеративной розеточной скелетной оси; 3) первичного куста из нескольких вегетативно-генеративных розеточных скелетных осей.

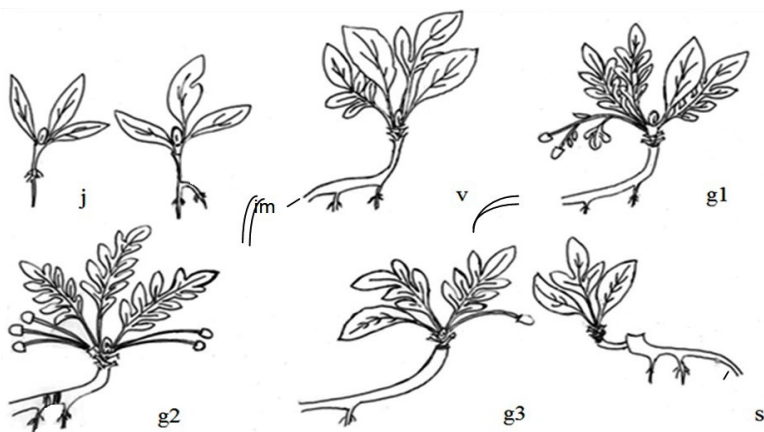


Рис. 3. Онтогенетические состояния *Centaurea sumensis*:

j – ювенильное; im – имматурное; v – взрослое вегетативное;

g_1 – раннегенеративное; g_2 – среднегенеративное (изображена одна ось рыхлого куста); g_3 – позднегенеративное; s – сенильное

[Fig. 3. *Centaurea sumensis* ontogenetic states: j - juvenile; im - immature; v - adult vegetative; g_1 - young; g_2 - mature (one loose bush axis is shown); g_3 - old; s - senile]

У зрелых генеративных особей (g_2) верхушка главной вегетативной оси отмирает с образованием одной или нескольких осей замещения. Позднее все растения этого онтогенетического состояния переходят в следующую

фазу онтоморфогенеза – рыхлый куст из боковых моноподиально нарастающих вегетативно-генеративных розеточных осей. Листья на вегетативном побеге у этих растений имеют три или четыре пары сегментов, иногда может быть непарное их число, но всегда не менее четырех. У этих особей имеется три и более крупных придаточных корня. Число цветоносных побегов в составе всей особи достигает 15–20. Боковым однолетним вегетативно-генеративным побегам свойственна морфологическая поливариантность, особенно на хорошо освещенных местах. Она выражается в ветвлении побега, разном числе корзинок в его составе (не более трех) и наличием параклади-ев (рис. 4).

В конце этого периода онтогенеза у *C. sumensis*, как и у многих других трав сезонного климата [23], возможен перерыв в цветении отдельных осей, а также партикуляция в результате отмирания базальных участков осей n -го и $n+1$ -го порядков. Партикуляция старческая, без омоложения особей (рис. 3, g_2). Дочерние особи формируют компактный клон. Часть их отмирает, не переходя в следующее онтогенетическое состояние. Другие становятся позд-негенеративными (g_3). В это время листовые пластинки у растений с одной, иногда с тремя или двумя парами сегментов. Растение имеет 1-2 стелющихся вегетативно-генеративных побега длиной 12–15 см (рис. 3, g_3).

Сенильные растения (s) могут быть одноосными, представленными одним вегетативным розеточным побегом, или симподиальной системой резидов из осей побегов прошлых лет с вегетативным розеточным побегом на верхушке оси последнего порядка ветвления. У таких растений формируются листья ювенильного (первого) типа – цельные продолговато-ланцетные, с острой верхушкой, длиной 5–7,5 см и шириной 1,5–2 см (рис. 3, s). Поэтому особи *C. sumensis* в виде вегетативного моноподия могут быть временно нецветущими позднегенеративными, а также сенильными.

Онтогенез *C. sumensis*, по Л.А. Жуковой [24], полный, но в зависимости от условий может изменяться. Динамическая поливариантность проявляется в смене способа нарастания скелетных осей, ветвлении растений в вегетативном онтогенетическом состоянии и в различной скорости индивидуального развития особей: при ухудшении условий обитания, особенно при затенении, растение существует в течение десятков лет в вегетативном состоянии. Это можно рассматривать как задержку развития в виде перерыва в цветении на длительное время. Особенно это свойственно растениям в елово-сосновых лесах зеленомошниковых, формирующихся на месте чистых сосняков травяных или лишайниковых. В этих условиях *C. sumensis* ведет себя в соответствии с представлениями Л.Г. Раменского [35] как типичный специализированный пациент. При осветлении подобных сообществ отмечено зацветание таких растений, что обеспечивает увеличение численности особей, семенное поддержание и изменение возрастного спектра ценопопуляции. В целом – восстановление более многочисленных в прошлом ценопопуляций и сохранение этого редкого вида.

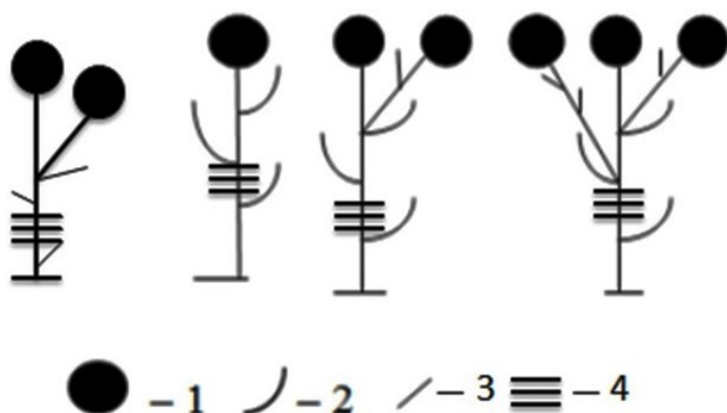


Рис. 4. Поливариантность вегетативно-генеративных побегов *Centaurea sumensis*:

1 – соцветие; 2 – лист; 3 – листья в составе паракладиев;

4 – число метамеров, подобных расположенным ниже в составе побега

[Fig. 4. Polyvariety of *Centaurea sumensis* vegetative-generative shoots: 1 - Inflorescence; 2 - Leaf;

3 - Leaves in paracladia composition; 4 - Number of metamers identical

to those situated below in the shoot]

Онторморфогенез. В ходе онторморфогенеза василек сумской проходит несколько фаз морфогенеза (рис. 5). Прегенеративные особи могут находиться в таких фазах морфогенеза: первичный вегетативный розеточный побег, первичная вегетативная розеточная скелетная ось, а также первичный куст из вегетативных розеточных побегов. Соответственно ранние генеративные особи могут быть представлены одной вегетативно-генеративной осью, сформированной на основе первичного вегетативного розеточного побега или первичным кустом из вегетативно-генеративных скелетных осей. Рыхлый куст формируется у ранних и зрелых генеративных особей. Оси его – полициклические поликарпические вегетативно-генеративные скелетные. В этой фазе растение имеет типичную (основную) жизненную форму. Позднее происходит морфологическая дезинтеграция по типу старческого распада. Партикулы в виде вегетативных и вегетативно-генеративных скелетных осей или моно- и дихазиев из них находятся в g_3 и образуют компактный клон. Далее многие из них отмирают и растение существует в виде отдельных партикул. Именно за счет их василек сумской способен существовать долго, особенно при недостатке света при смене сосняков елово-сосновыми или сосново-еловыми лесами и формирующегося мохового слоя в составе растительности. Последнее способствует длительному существованию растений практически без корней. Особи имеют вид вегетативного временно не цветущего моноподия. Это следующая фаза морфогенеза *C. sumensis* в постгенеративном периоде.

Чем выше освещенность и меньше сомкнутость травянистого яруса, тем выше энергия семенного воспроизведения, короче жизненный цикл растения. Они могут отмирать, минуя постгенеративный период. Последнее свой-

ственно растениям, произрастающим на освещенных местах, особенно при антропогенных нарушениях растительного покрова.

Таким образом, в онтоморфогенезе василька сумского выделены следующие фазы: 1) первичный вегетативный розеточный побег или первичная вегетативная розеточная скелетная ось (рис. 5, 1); 2) первичная вегетативно-генеративная розеточная скелетная ось (рис. 5, 2); 3) первичный куст из розеточных вегетативных (рис. 5, 3) или вегетативно-генеративных (рис. 5, 3, 4) скелетных осей; 4) рыхлый куст (рис. 5, 4); 5) компактный клон (рис. 5, 5–7) партикула в виде моноподия, редко симподия – монохазия из вегетативной / вегетативно-генеративной розеточной скелетной оси (рис. 5, 6, 7). Онторморфогенез *C. sumensis* в зависимости от условий среды может идти по нескольким логически возможным путям. При постепенном затенении: 1) $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3, 4 \rightarrow 5 \rightarrow 6$; 2) $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3, 4 \rightarrow 5 \rightarrow 6 - 7 \rightarrow 6$; 3) $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3, 4 \rightarrow 5 \rightarrow 6 - 7$; 4) $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3, 4 \rightarrow 5 \rightarrow 6 \rightarrow 5 \rightarrow 6 - 7$; 5) $1 \rightarrow 3, 4 \rightarrow 5 \rightarrow 6 \rightarrow 7 \rightarrow 6$; 6) $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3, 4 \rightarrow 5$. На свету изменения габитуса растения следующие: $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3, 4$.

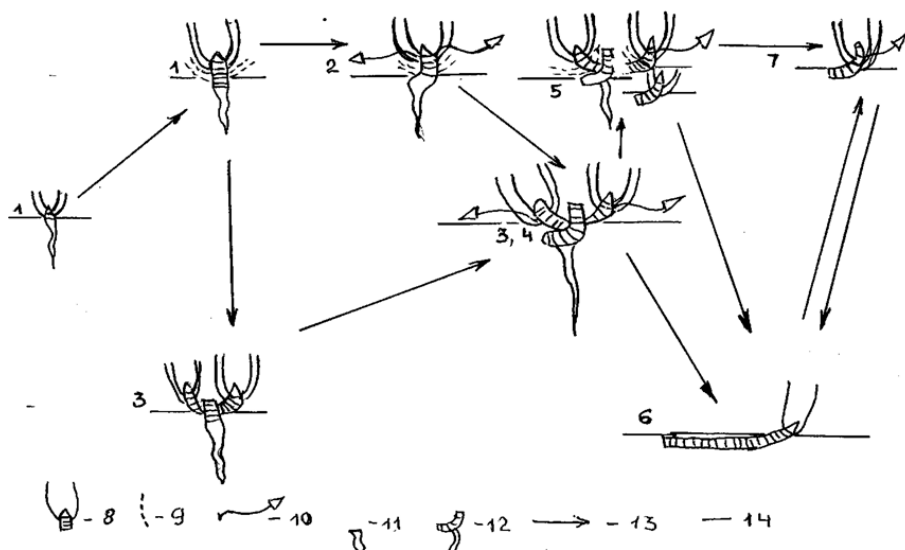


Рис. 5. Схема путей онтоморфогенеза *Centaurea sumensis*:

1–7 – фазы онтоморфогенеза; 8 – розеточный побег с зелеными листьями; 9 – отмершие листья; 10 – вегетативно-генеративные однолетние побеги; 11 – главный корень; 12 – вторичный стержневой корень; 13 – направление путей онтоморфогенеза; 14 – уровень почвы

[Fig. 5. Ways of *Centaurea sumensis* ontomorphogenesis:

1–7 - Ontomorphogenesis phases; 8 - Rosette-like shoot with green leaves; 9 - Dead leaves; 10 - Vegetative-generative annual shoots; 11 - Taproot; 12 - Secondary taproot; 13 - Direction of ontomorphogenesis ways; 14 - Soil level]

Поливариантность онтогенеза, морфологическая поливариантность однолетних вегетативно-генеративных боковых побегов, а также специализиро-

ванная пациентность *C. sumensis*, как и других степных видов [6], позволяет ему сохраняться до настоящего времени на северо-восточном пределе распространения на песчаных почвах в сосняках. Поэтому для сохранения этого вида необходимо препятствие смене сосновых лесов еловыми путём поддержания высокой освещенности (до полноты древостоя не более 0,4) и изъятия ели как нецелевой породы при лесопользовании. Полученные данные подтверждают представления о необходимости регулируемой хозяйственной деятельности для сохранения сосняков и ООПТ «Медведский бор» в целом [36].

Выводы

1. *C. sumensis* – евразийский степной вид с широким экологическим ареалом; мезобионт по отношению к солевому режиму почв и освещенности / затенению; стенобионт по факторам: температурному, аридности / гумидности, криоклиматическому, континентальности климата, влажности.

2. *C. sumensis* – моноцентрическое короткокорневищно-стержнекорневое вегетивно неподвижное растение с поздней морфологической дезинтеграцией и двумя типами побегов: вегетативный розеточный многолетний первичный и $n+1$ -го порядков и вегетивно-генеративные удлинённые, однолетние, боковые. Модель побегообразования моноподиальная розеточная.

3. В онтогенезе *C. sumensis* выделено 3 периода и 9 онтогенетических состояний. Онтогенез полный, с прохождением всех онтогенетических состояний в затенении и обрывающийся на свету.

4. Онтоморфогенез *C. sumensis* определяется последовательным чередованием следующих фаз: 1) первичный вегетативный розеточный побег или первичная вегетативная розеточная скелетная ось; 2) первичная вегетативно-генеративная розеточная скелетная ось; 3) первичный куст из розеточных вегетативных или вегетативно-генеративных скелетных осей; 4) рыхлый куст; 5) компактный клон; 6) партикула в виде моноподия, редко симподия – монохазия из вегетативной розеточной скелетной оси; 7) партикула в виде моноподия, редко симподия – монохазия в виде вегетативно-генеративной розеточной скелетной осей – в разных комбинациях в связи с условиями среды.

5. *C. sumensis* характеризуется дуализмом жизненных стратегий: на освещенных местах он эксплерент, а в затенении – специализированный пациент, что позволило этому степному виду сохранить участки в прошлом более широкого ареала в подзоне южной тайги и обеспечивает поддержание ценопопуляции в настоящее время.

6. Для сохранения *C. sumensis* в сосновых лесах на северо-восточном участке ареала следует поддерживать высокую освещенность в этих сообществах и препятствовать преобразованию их в еловые.

Литература

1. Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / под ред.

- В.Н. Большакова, П.Л. Горчаковского. Екатеринбург : Издательство Уральского университета, 1996. 280 с.
2. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. 2-е изд. / под ред. О.Г. Барановой, Е.П. Лачохи, В.М. Рябова, В.Н. Сотникова, Е.М. Тарасовой, Л.Г. Целищевой. Киров : Кировская областная типография, 2014. 336 с.
3. Клоков М.В. Род *Centaurea* подрод *Heterolophus* // Флора СССР / под ред. Е.Г. Боброва, С.К. Черепанова. М. ; Л. : Наука, 1963. Вып. 28. С. 463–477.
4. Губанов И.А., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР. М. : Просвещение, 1981. 287 с.
5. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М. : Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. 520 с.
6. Савиных Н.П. Сохранение биоразнообразия с позиций биоморфологии // Вестник Тверского государственного ун-та. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32, № 23. С. 195–209.
7. Исунова Е.М. Рельеф // Энциклопедия Земли Вятской. Природа : в 10 т. Т. 7 : Природа. Киров : Областная писательская организация, 1997. С. 112–137.
8. Савиных Н.П., Пересторонина О.Н. Экспедиционные исследования по изучению флоры и растительности особо охраняемой природной территории Медведский бор. Депонированный отчет. Гос. рег. № 02.200.200898. Киров, 2002. 453 с.
9. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
10. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 198 с.
11. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scriptageobotanica. 1991. Vol. 18. 248 p.
12. Landolt E. Ökologische Zeigerwertezur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich, 1977. Vol. 64. P. 1–208.
13. Михайловская И.С. Строеение растений в связи с условиями жизни / И.С. Михайловская. М. : Просвещение, 1977. 104 с.
14. Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров : ООО Лобань, 2008. 355 с.
15. Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н.П. Савиных. Киров : Радуга-ПРЕСС, 2012. 610 с.
16. Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества), 28–31 мая 2014 г. / ФГБОУ ВПО Вят. гос. гуманитар. ун-т, Рус. бот. о-во. Киров : Радуга-ПРЕСС, 2014. 358 с.
17. Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 4. С. 495–508.
18. Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiophytae : дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 314 с.
19. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
20. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. С. 14–44.
21. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

22. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical geography. Oxford, 1934. 632 p.
23. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
24. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. Йошкар-Ола : РИИК Ланар, 1995. 224 с.
25. Головенкина И.А., Файзуллина С.Я., Жукова Л.А. Онтогенез василька сумского (*Centaurea sumensis* Kalen.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений : в 2 т. Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2000. Т. 2. С. 169–179.
26. Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М. : Сельхозгиз, 1940. 136 с.
27. Жукова Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 1. / отв. ред. О.В. Смирнова. М. : Наука, 2004. С. 256–270.
28. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 2. С. 112–128.
29. Гатиук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений высших растений. М. : Наука, 1974. С. 16–36.
30. Савиных Н.П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 3. С. 92–105.
31. Савиных Н.П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 86, вып. 5. С. 89–98.
32. Петухова Л.В. Онтогенез и структура манжетки пастушьей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 3. С. 120–130.
33. Блинова А.В., Савиных Н.П. Побегообразование ландыша майского // Экология родного края: проблемы и пути решения. Кн. 1 : Материалы Всерос. молодёж. науч.-практ. конф. с междунар. участием, 23–25 апр. 2012 г. Киров : Лобань, 2012. С. 98–100.
34. Чермных Л.Н., Савиных Н.П. К биоморфологии лапчатки распростёртой // Экология родного края: проблемы и пути решения. Кн. 1 : Материалы Всерос. молодёж. науч.-практ. конф. с междунар. участием, 23–25 апр. 2012 г. Киров : Лобань, 2012. С. 104–107.
35. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. : Сельхозгиз, 1938. 620 с.
36. Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Шабалкина С.В. Системный подход в поддержании лесных сообществ ООПТ // Вестник Тамбовского университета. Сер. Естественные и технические науки. 2014. Т. 19, № 5. С. 1559–1562.

Поступила 30.12.2015 г.; повторно 15.03.2016 г.;
принята 27.04.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

Авторский коллектив:

Савиных Наталья Павловна – д-р. биол. наук, проф. кафедры биологии Института естественных наук Вятского государственного гуманитарного университета (г. Киров, Россия).

E-mail: savva_09@mail.ru

Шишкина Наталья Ивановна – аспирант кафедры биологии Института естественных наук Вятского государственного гуманитарного университета (г. Киров, Россия).

E-mail: nataliashishkina@rambler.ru

Savinykh NP, Shishkina NI. *Centaurea sumensis* Kalen. biomorphology from the perspective of species protection. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):69-86. doi: 10.17223/19988591/34/5 In Russian, English summary

Natalia P. Savinykh, Natalia I. Shishkina

Vyatka State University of Humanities, Institute of Natural Sciences, Kirov, Russian Federation

***Centaurea sumensis* Kalen. biomorphology from the perspective of species protection**

The aim of our research was to study the features of structural organization and ontogeny of *Centaurea sumensis* Kalen. ontomorphogenesis (III category of protection in the Red Book of Kirov region, Middle Urals and other regions of Russia). We conducted our study in 2009-2014 in different areas: in plantations of 30-year old pines, in open areas under power lines, along roads and in some areas of pine forests of different types and age of the protected area “Medvedsky Bor” (Kirov Region). We studied and described the structure and development of individual plants from the point of ontogenetic structural and morphological approaches using comparative morphological and rhythmological methods. Environmental preferences of plants were evaluated according to known scales (LG Ramenskiy, DN Tsyganov, H Ellenberg and E Landolt).

We found that *C. sumensis* is a Eurasian steppe species with a wide ecological range: mezobiont in relation to the salt regime of soils and luminance; stenobiont according to the following factors: temperature, aridity/humidity, cryoclimatic and humidity; monocentric short rhizome fixed vegetative plant with late specialized morphological disintegration and two types of shoots: long vegetative rosette forming a skeletal axis and vegetative-generative elongated annual; shoot formation model is monopodial rosette. We described three periods and nine developmental states in *C. sumensis* ontogenesis. We established that due to environmental conditions in plant ontomorphogenesis in various combinations phases alternate: primary vegetative rosette shoot or primary vegetative rosette skeletal axis; primary vegetative-generative rosette skeletal axis; primary bush from rosette vegetative or vegetative-generative skeletal axes; loose bush; compact clone; particula in the form of monopodium, rarely sympodium-monachasium from vegetative or vegetative-generative rosette skeletal axis. We identified the polyvariety of ontogeny and the dualism of *C. sumensis* life strategies: explerent on lit areas and specialized patient in the shade. To conserve *C. sumensis* in pine forests on sands in the north-eastern sector of the area we suggest maintaining a high luminance and preventing their transformation into spruce forests. It is consistent with general trends of conservation of steppe pine forests on the protected territory “Medvedsky Forest” and in other regions.

The article contains 5 Figures, 36 References.

Key words: *Centaurea sumensis*; rare species; ontogeny; ontomorphogenesis; biomorphology; biodiversity conservation.

References

1. Krasnaya kniga Srednego Urala (Sverdlovskaya i Permskaya oblasti): Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh i rasteniy [The Red Book of the Middle Urals (Sverdlovsk and Perm regions): Rare and endangered species of

- animals and plants]. Bol'shakov VN, Gorchakovskii PL, editors. Ekaterinburg: Ural'skiy universitet Publ.; 1996. 208 p. In Russian
2. Krasnaya kniga Kirovskoy oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby [The Red Book of Kirov region: Animals, plants and mushrooms]. 2nd ed. Baranova OG, Lachokha EP, Ryabov VM, Sotnikov VN, Tarasova EM, Tselishcheva LG, editors. Kirov: Kirovskaya oblastnaya tipografiya Publ.; 2014. 336 p. In Russian
 3. Klovov MV. Rod *Centaurea* podrod *Heterolophus* [The genus *Centaurea* subgenus *Heterolophus*]. In: *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Vol. 28. Bobrov EG, Cherepanov SK, editors. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1963. pp. 463-477. In Russian
 4. Gubanov IA, Novikov VS, Tikhomirov VN. Opredelitel' vysshikh rasteniy sredney polosy evropeyskoy chasti SSSR [The indicator of higher plants of the middle belt of the European part of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie Publ.; 1981. 287 p. In Russian
 5. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov VS, Tikhomirov VN. Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii. T. 3: Pokrytosemennye (dvudol'nye: razdel'nolepestnye) [Illustrated indicator of the Middle Russia Plants. Vol. 3: Angiospermae (Dicotyledons: Choripetalae)]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, Institut tekhnologicheskikh issledovaniy Publ.; 2004. 520 p. In Russian
 6. Savinykh NP. Conservation of biodiversity in terms of biomorphology. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2013;32:195-209. In Russian
 7. Isupova EM. Rel'ef [Relief]. In: *Entsiklopediya Zemli Vyatskoy v 10 tomax. Tom 7: Priroda* [The Encyclopedia of Vyatka Land in 10 vol. Vol. 7: Nature]. Kirov: Oblastnaya pisatel'skaya organizatsiya Publ.; 1997. pp. 112-137. In Russian
 8. Savinykh NP, Perestoronina ON. Ekspeditsionnye issledovaniya po izucheniyu flory i rastitel'nosti osobo okhranyaemoy prirodnoy territorii "Medvedskiy bor" [Expeditional studies of the flora and vegetation of the specially protected natural territory "Medvedsky Bor"]. Deponirovannyi otchet. Gos. reg. № 02.200.200898. Kirov; 2002. 453 p. In Russian
 9. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipov NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological evaluation of fodder lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
 10. Tsyganov DN. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov [Phytoindication of environmental regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 198 p. In Russian
 11. Ellenberg H, Weber HE, Dull R. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta geobotanica*. 1991;18:1-248. In German
 12. Landolt E. Ökologische Zeigerwertezur Schweizer Flora. *Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich*. 1977;64:1-208. In German
 13. Mikhaylovskaya IS. Stroenie rasteniy v svyazi s usloviyami zhizni [The structure of plants due to living conditions]. Moscow: Prosveshchenie Publ.; 1977. 104 p. In Russian
 14. Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniy [Modern approaches to the description of plant structure]. Savinykh NP, Bobrov YA, editors. Kirov: OOO Loban' Publ.; 2008. 355 p. In Russian
 15. Aktual'nye problemy sovremennoy biomorfologii [Current problems of modern biomorphology]. Savinykh NP, editor. Kirov: Raduga-PRESS Publ.; 2012. 610 p. In Russian
 16. Fundamental'naya i prikladnaya biomorfologiya v botanicheskikh i ekologicheskikh issledovaniyakh: materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem [Fundamental and applied geomorphology in botanical and zoological studies. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. with Int. Participation (Kirov, Russia, 28-31 May, 2014)]. Savinykh NP, editor. Kirov: Raduga-PRESS Publ.; 2014. 358 p. In Russian
 17. Meyen SV. Osnovnye aspekty tipologii organizmov [Main aspects of organism typology]. *J. of General Biology*. 1978;39(4):495-508. In Russian

18. Shorina NI. *Ekologicheskaya morfologiya i populyatsionnaya biologiya predstaviteley podklassa Polypodiophytay* [Ecological morphology and population biology of *Polypodiophyta* species. DrSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Moscow State Pedagogical Institute; 1994. 314 p. In Russian
19. Serebryakov IG. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh* [Ecological plant morphology: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
20. Smirnova OV, Zaugol'nova LB, Toropova NA, Falikov LD. Kriterii vydeleniya vozrastnykh sostoyaniy i osobennosti khoda ontogeneza u rasteniy razlichnykh biomorf [Criteria for isolating age states and features of ontogeny progress in plants of different biomorphs]. In: *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant cenopopulations (basic concepts and structure)]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 14-44. In Russian
21. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsii vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age range of coenopopulations as functions of time and energy wave processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki – Scientific reports of Higher Education. Biological sciences*. 1975;2:7-34. In Russian
22. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Translated into English by H Gilbert-Carter, A Fausbøll, AG Tansley. Oxford: Oxford University Press; 1934. 632 p.
23. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnykh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika – Works BIN AN SSSR. Series III Geobotany*. 1950;6:7-204. In Russian
24. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Populational life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK Lanar Publ.; 1995. 224 p. In Russian
25. Golovenkina IA, Fayzullina SYa, Zhukova LA. Ontogenez vasil'ka sumskogo (*Centaurea sumensis* Kalen.) [The ontogeny of *Centaurea sumensis* Kalen.]. In: *Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy* [Ontogenetic atlas of medicinal plants in 2 vols. Vol. 2.]. Zhukova LA, editor. Yoshkar-Ola: Mariyskiy gosudarstvennyy universitet Publ.; 2000. pp.169-179. In Russian
26. Krenke NP. Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primeneniye [The theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1940. 136 p. In Russian
27. Zhukova LA. Otsenka ekologicheskoy valentnosti vidov osnovnykh ekologo-tsenoticheskikh grupp [Assessment of ecological valence of the main types of ecocenotic groups]. In: *Vostochnoevropeyskie lesa. Istoriya v golotsene i sovremennost'. T. 1.* [East European forests. The history in the Holocene and the present time. Vol. 1]. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp. 256-270. In Russian
28. Serebryakova TI. Ob osnovnykh «arkhitekturnykh modelyakh» travyanistykh mnogoletnikov i modusakh ikh preobrazovaniy [On the main “architectural models” of herbaceous perennials and modi of their transformations]. *Bylleten” Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1977;82(2):112-128. In Russian
29. Gattsuk LE, Derviz-Sokolova TG, Ivanova IV, Shafranova LM. Puti perekhoda ot kustarnikovykh form k travyanistym v nekotorykh taksonakh pokrytosemennykh [The ways of transition from shrubby to grassy forms in some taxons of angiosperms]. In: *Problemy filogenii vysshiykh rasteniy* [Problems of phylogeny of higher plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1974. pp. 16-36. In Russian
30. Savinykh NP. Pobegoobrazovanie i vzaimootnosheniye zhiznennykh form v seksii *Veronica* roda *Veronica* L. [Shoot formation and interrelationship of life forms in the section *Veronica* of the genus *Veronica* L.]. *Bylleten” Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological*

- series. 1979;84(3):92-105. In Russian
31. Savinykh NP. Evolyutsionnye preobrazovaniya pobegovykh sistem pri formirovanii trav sezonnogo klimata (na primere seksii *Veronica* roda *Veronica* L.) [Evolutionary changes of shoot systems during the formation of seasonal climate grasses (the case of section *Veronica* genus *Veronica* L.)]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1982;87(5):89-98. In Russian
 32. Petukhova LV. Ontogenez i struktura manzhetki pastush'ey [*Alchemilla pastoralis* ontogeny and structure]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1977;82(3):120-130. In Russian
 33. Blinova AV, Savinykh NP. Pobegoobrazovanie landysha mayskogo [*Convallaria majalis* shoot formation]. In: *Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti resheniya* [Ecology of the native land: problems and solutions. Vol. 1. Proc. of the Youth Sci. Conf. with Int. Part. (Kirov, Russia, 23-25 April, 2012)]. Kirov: Loban' Publ.; 2012. pp. 98-100. In Russian
 34. Chermnykh LN, Savinykh NP. K biomorfologii lapchatki rasprostertoy [On *Potentilla humifusa* biomorphology]. In: *Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti resheniya* [Ecology of the native land: problems and solutions. Vol. 1. Proc. of the Youth Sci. Conf. with Int. Part. (Kirov, Russia, 23-25 April, 2012)]. Kirov: Loban' Publ.; 2012. pp. 104-107. In Russian
 35. Ramenskiy LG. Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel' [Introduction to a complex soil-geobotanical study of lands]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1938. 620 p.
 36. Savinykh NP, Perestoronina ON, Shabalkina SV. Systematic approach in maintaining of pine forests of special protected nature resources. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i tekhnicheskie nauki – Tambov University Reports. Series: Natural and Technical sciences.* 2014;19(5):1559-1562. In Russian

Received 30 December 2015; Revised 15 March 2016;

Accepted 27 April 2016; Published 23 June 2016.

Author info:

Savinykh Natalia P. Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biology, Institute of Natural Sciences, Vyatka State University of Humanities, 36 Moskovskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation.

E- mail: savva_09@mail.ru

Shishkina Natalia I. Postgraduate Student, Department of Biology, Institute of Natural Sciences, Vyatka State University of Humanities, 36 Moskovskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation.

E- mail: nataliashishkina@rambler.ru