

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ЛЕСНЫХ ЭФЕМЕРОИДОВ ЮГА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Т.А. БЕЗДЕЛЕВА

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

В.Л. Комаров в своей классической работе "Учение о виде у растений" (1944) подчеркивал бесконечное разнообразие живых организмов и необходимость выяснения причин их разнообразия и тех процессов, которые связаны с этим разнообразием.

В ходе подготовки биоморфологического анализа флоры российского Дальнего Востока (РДВ) выявлено удивительное разнообразие жизненных форм в группе эфемероидов. В.В. Скрипчинский и Вл.В. Скрипчинский (1976) видят многообразие конкретных жизненных форм у эфемероидных геофитов в огромном разнообразии путей и способов их адаптации к среде.

Эта интересная группа растений издревле привлекала к себе внимание исследователей, и за многие годы накопилась обширная литература, отражающая самые разные аспекты изучения эфемероидов. Однако большинство работ выполнено на европейском материале. Эфемероиды же РДВ изучены очень слабо. Вопросу распространения эфемероидов в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах юга Приморья посвящена статья О.Д. Форш (1969). Ряд работ касается вопроса ритмогенеза у эфемероидов (Степанов, 1968, 1968а, 1971; Стародубцев, 1984), ритма сезонного развития и морфогенеза у эфемероидных хохлаток и ветрениц (Безделева, 1972, 1975, 1988; Костенко, 1975, 1977; Барыкина и др., 1986), а также встречаются отрывочные сведения по биологии *Adonis amurensis* (Пошкурлат, 1973, 1982). Фенологии эфемероидов юга Приморья посвящена работа М.В. Раковой (1984). Структурные и ритмологические особенности остальных эфемероидов РДВ практически не изучены.

Лесные эфемероиды - это многолетние травянистые растения с более или менее глубоко погруженными в почву почками возобновления и коротким периодом вегетации, который длится в зависимости от вида и погодных условий года с конца марта - начала апреля до конца мая - начала июня. То есть в общих чертах жизненную форму эфемероидов можно определить как весенне-зеленые травянистые поликарпики, геофиты.

На юге РДВ произрастает 20 видов лесных эфемероидов, которые относятся к семействам *Fumariaceae* - 7, *Ranunculaceae* - 7 и *Liliaceae* - 6 видов.

Кроме весенне-зеленых эфемероидов в лесах юга РДВ выявлена группа растений, у которых большая часть популяции заканчивает вегетацию в конце мая - начале июня, в то время как некоторое незначительное число особей вегетирует до конца августа - начала сентября (Степанов, 1971). Примером таких растений могут быть *Adoxa moschatellina* L., *Smilacina hirta* Maxim., *Enemion raddeanum* Regel и ряд др. Такие растения Б.П. Степанов (1968, 1971) относит к группе растений с весенне-летне-зеленым типом ритма сезонного развития и считает его переходным от летне-зеленого к весенне-зеленому типу ритмики.

По структуре подземных органов лесные эфемероиды юга РДВ распределяются в 5 групп жизненных форм, каждая из которых представлена одной-несколькими жизненными формами, отличающимися по структуре, продолжительности жизни и способу возобновления побегов, по степени утолщения подземных органов и т. д.

I группа. Тонко-короткокорневищные геофиты с большим числом придаточных корней. К этой группе относятся *Adonis amurensis* Regel et Radde, *Semiaquilegia mandshurica* Kom. и *Ranunculus ussuriensis* Kom. Однако каждый из этих видов имеет одну из моделей побегообразования, выделенных Т.И. Серебряковой (1977, 1981, 1984) для многолетних трав и имеет свою жизненную форму.

Ranunculus ussuriensis - 3-осное моноподиально-розеточное, короткокорневищное растение с большим числом слабоутолщенных придаточных корней. Лютик уссурийский имеет побеги двух типов: один розеточный вегетативный (скелетный) длительно нарастающий (полициклический) и несколько удлиненных боковых цветоносных, ежегодно отмирающих до основания и не имеющих своей зоны возобновления. Весной на годичном побеге разворачивается розетка листьев, состоящая из двух чешуй и нескольких зеленых, ассимилирующих листьев. Заканчивается годичный побег почкой, погруженной в почву. Из пазухи верхней чешуи и ассимилирующих листьев

выходят удлиненные цветоносные побеги, несущие два ассимилирующих листа и заканчивающиеся цветком. В пазухах ассимилирующих листьев побегов второго порядка развиваются побеги третьего порядка, несущие один зеленый лист и также заканчивающиеся цветком. Из годичных приростов розеточного побега формируется ортотропное корневище, от которого отходят в большом количестве слабоутолщенные придаточные корни. Корни обильно ветвятся и густо покрыты мелкими волосовидными корешками, значительно увеличивающими поглощающую поверхность корневой системы. В конце вегетации удлиненные пазушные побеги и зеленые листья розеточного скелетного побега отмирают, остается только корневище с отходящими от него придаточными корнями.

Adonis amurensis - 2-осное симподиально-длиннопобеговое тонкокорневищное растение со слабоутолщенными придаточными корнями. Побеги у горицвета амурского удлиненные, безрозеточные, ежегодно отмирающие до зоны возобновления (моноциклические). Годичные побеги рассматриваемого вида отличаются наличием большого числа крупных чешуевидных листьев, расположенных почти по всей длине побега. В пазухах чешуевидных листьев развиваются боковые вегетативные побеги - побеги обогащения. Однако у горицвета амурского, в отличие от других видов этого рода, сокращена способность закладывать побеги обогащения, и развиваются они только на осях первого порядка (Пошкурлат, 1973). За счет побегов обогащения формируется большая ассимилирующая поверхность, позволяющая накопить необходимое количество запасных питательных веществ за короткий период вегетации. Выше чешуевидных листьев, близ верхушки побега, располагаются два зеленых ассимилирующих листа; заканчивается побег крупным желтым цветком. К концу вегетации побег отмирает до зоны возобновления. Из оснований отмерших годичных побегов формируется плагиотропное, членистое корневище. По числу годичных приростов корневища можно определить относительный возраст растения. Абсолютный возраст невозможно определить в связи с тем, что корневище, нарастая на одном конце, одновременно отмирает на другом его конце. Придаточные корни, отходящие от корневища, в основании слегка утолщены, так же, как у лютика уссурийского, обильно ветвятся и густо покрыты волосовидными корешками.

Semiaquilegia mandshurica - во взрослом генеративном состоянии 2-осное симподиально-полурозеточное тонко-короткокорневищное растение с клубневидно утолщенными в основании придаточными корнями.

У взрослой генеративной особи побег полурозеточный с 2-3 чешуями и одним зеленым ассимилирующим листом в основании, выше которых располагается три стеблевых ассимилирующих листа, и заканчивается побег небольшим цветком. Из пазух стеблевых ассимилирующих листьев выходит по одному пазушному цветку. В основании побега развивается 4(6) придаточных корней, отходящих супротивно по 2(4) с каждой стороны стебля, образуется своего рода "мутовка" из корней. Основания корней утолщены в виде небольших веретеновидных клубеньков. Неутолщенная часть корня, как и у предыдущих видов, обильно ветвится и густо покрыта волосовидными корешками.

В конце вегетации побег ежегодно отмирает до зоны возобновления (моноциклический). Новый побег развивается из почки возобновления, расположенной в пазухе верхнего чешуевидного листа, т. е. возобновление у этого вида симподиальное.

После отмирания годичного побега его плагиотропное основание становится частью симподиально нарастающего корневища. Корневище у полуводосбора маньчжурского горизонтальное, нитевидное. По числу годичных приростов корневище с отходящими от него "мутовками" клубеньков (корней) можно подсчитать относительный возраст особи. Абсолютный возраст по тем же причинам, что и у горьцвета амурского, подсчитать не представляется возможным.

По окончании вегетации и отмирания надземного годичного побега, у *S. mandshurica* под землей остается корневище с отходящими от него придаточными корнями.

К группе тонко-короткокорневищных геофитов с большим числом придаточных корней относится *Enemion raddeanum* Regel - представитель группы растений с весенне-летне-зеленым типом ритма развития.

II группа. Утолщенно-короткокорневищные геофиты с полурозеточными, дициклическими монокарпическими побегами и небольшим числом тонких придаточных корней. К этой группе относятся *Anemonoides amurensis* (Korsh.) Holub, *A. raddeanum* (Regel) Holub и *A. reflexa* (Steph.) Holub, имеющие одну жизненную форму.

Онторморфогенез и ритм сезонного развития весенне-зеленых эфемероидных ветрениц изучали К.А. Костенко (1975, 1977) и Н.Ф. Потапова (Барыкина и др., 1986). По данным этих авторов, монокарпический побег у эфемероидных ветрениц дициклический, т. е. развивается в течение двух сезонов. В первый вегетационный сезон формируется плагиотропное корневище, несущее на своем первом

узле один зеленый ассимилирующий лист. На следующий вегетационный сезон развивается надземный ортотропный генеративный побег, несущий три сближенных ассимилирующих листа и заканчивающийся цветком. В пазухе чешуевидных листьев, расположенных на корневищах близ основания годичного генеративного побега, закладываются почки возобновления, из которых развивается новый монокарпический побег. У *A. amurensis* чаще развивается две почки возобновления, дающие начало двум монокарпическим побегам. На каждом из этих побегов также формируется по две почки возобновления, из которых развивается уже 4 монокарпических побега и т. д. В результате формируется куртина, которая по мере отмирания старых участков корневищ распадается на ряд самостоятельных особей - происходит вегетативное размножение.

Имея одну жизненную форму, эти виды отличаются по числу мемеров на корневище, по длине и диаметру корневищ: у *A. raddeana* корневище короткое, клубневидно утолщенное, с 11-12 междоузлиями; у *A. amurensis* корневище гораздо длиннее, практически по всей длине равномерно утолщенное, небольшое утолщение образуется только у основания корневища, в месте прикрепления ассимилирующего листа в первый год жизни побега, с 15-16 междоузлиями; у *A. reflexa* наиболее длинные, равномерно утолщенные по всей длине корневища. В конце вегетации розеточный лист побега первого года жизни и годичный генеративный побег второго года отмирают, остается подземное корневище с почками возобновления.

III группа. Клубневые геофиты. К этой группе жизненных форм относятся 6 видов хохлаток из секции *Pes-gallinaceus* Irmich и *Schibaterantis stellata* (Maxim.) Nakai, имеющие разные жизненные формы.

1. 2-осные симподиально-удлиненные клубневые поликарпики, геофиты с ежегодно замещающимся клубнем и 6 слабыми придаточными корнями, отходящими от основания клубня (*Corydalis ambigua* Cham. et Schlecht., *C. fumariifolia* Maxim., *C. repens* Mandl. et Muehd., *C. remota* Ledeb. и *C. ussuriensis* Aparina и *C. gorinensis* Van.).

Побег у взрослых генеративных особей хохлаток удлиненный, ежегодно отмирающий до зоны возобновления (т. е. моноциклический), в основании несет 3-4 (в зависимости от вида) чешуи, на некотором расстоянии от которых располагается более крупный чешуевидный лист, прикрывающий зачатки годичного побега вплоть до выхода его на дневную поверхность. В пазухе этого чешуевидного

листа развивается боковой генеративный побег, несущий два ассимилирующих листа и верхушечное соцветие. Выше чешуевидных листьев, в надземной своей части, побег несет два зеленых ассимилирующих листа и верхушечное соцветие. Клубень небольшой, ежегодно замещающийся. Новый клубень формируется внутри старого. В конце вегетации надземный побег отмирает до зоны возобновления, которая у хохлаток представлена участком побега, несущим мелкие чешуевидные листья. В пазухе одной, иногда двух чешуй закладываются почки возобновления. Если в рост трогается одна почка возобновления, то развивается один годичный побег и один клубень замещения внутри материнского клубня. Если же в рост трогается две почки возобновления, то формируется два годичных побега и два клубня замещения. В результате вместо одной материнской особи образуются две дочерние и происходит вегетативное размножение. Детально процесс формирования двух клубней замещения у хохлаток описан Т.Т. Трофимовым (1952) на примере *C. halleri*. В основании клубня замещения развивается несколько тонких корешков.

2. Одноосный симподиально-удлиненный клубневой геофит с ежегодно нарастающим в длину и толщину клубнем и придаточными корнями, расположенными кругами в основании каждого годичного прироста. Вышеназванную жизненную форму имеет *Schibateranthis stellata* - растение, которое зацветает весной одним из первых. В зависимости от погодных условий и местообитания оно иногда зацветает уже в середине марта.

Клубень сохраняется в течение всей жизни особи, нарастая в длину и толщину. Придаточные корни растут по всей поверхности клубня, располагаясь по кругу в основании его годичных приростов. Побег удлиненный, моноциклический, т. е. ежегодно отмирает до зоны возобновления. В основании побега располагаются 2-3 очень мелких чешуи, в надземной части близ верхушки находится один зеленый ассимилирующий лист и заканчивается побег одним белым цветком.

К концу вегетации побег отмирает и под землей остается клубень. Новый побег разовьется из почки возобновления, формирующейся в пазухе одной из чешуй, расположенных в зоне возобновления, т. е. возобновление у *E. stellata* симподиальное.

Клубень ежегодно нарастая изнутри и на верхушке, постепенно отмирает в основании и снаружи. Наружные слои отмерших тканей слущиваются, а основание клубня постепенно уплощается.

IV группа. Столонно-клубневые геофиты. К этой группе жизненных форм относятся *Corydalis buschii* Nakai и *C. remota*. Эти виды

имеют разную длительность цикла развития монокарпического побега, а также различную природу клубней и столонов.

C. buschii - стolonно-клубневой геофит с удлиненными, симподиально возобновляющимися, дициклическими побегами. Взрослая генеративная особь хохлатки Буша представлена материнским клубнем с отходящими от него столонами, каждый из которых заканчивается надземным побегом (генеративным или вегетативным, в зависимости от длины stolона). В основании годичного побега формируется дочерний клубень с отходящими от него столонами. В зависимости от размера побега число stolонов колеблется от одного до 4 (Безделева, 1975). Монокарпические побеги у хохлатки Буша удлиненные, дициклические с полным или неполным циклом развития. В первый год формируется stolон, на следующий, в зависимости от размеров stolона, - вегетативный или генеративный надземный побег. Вегетативные побеги на разных stolонах одной особи отличаются по размерам, по числу чешуевидных и ассимилирующих листьев и по степени рассеченности листовой пластинки. Это побеги с неполным циклом развития, т. к. отмирают не зацветая. Генеративный годичный побег удлиненный, несет в основании клубень с отходящими от него stolонами, выше которого располагается три чешуевидных и 4-5 ассимилирующих листьев и кистевидное соцветие. В пазухах чешуевидных и ассимилирующих листьев развиваются укороченные побеги - побеги обогащения. В конце вегетации вегетативные и генеративные годичные побеги, а также материнский клубень со stolонами отмирают. Под землей остается, в зависимости от числа stolонов у материнского клубня, от одного до 4 дочерних клубней с отходящими от них stolонами. Таким образом, у хохлатки Буша наблюдается ежегодная смена как надземных, так и подземных органов и интенсивное вегетативное размножение. В результате ежегодного размножения формируются довольно плотные заросли хохлатки Буша. В таких зарослях практически полностью подавлено семенное возобновление, несмотря на то что созревает значительное количество семян, проростки встречаются исключительно редко.

Corydalis remota - в определенных экологических условиях - стolonно-клубневой геофит с двумя клубнями и одноосными, удлиненными, моноциклическими, симподиально возобновляющимися побегами. В благоприятных экологических условиях (обильное увлажнение, богатые почвы) междоузлие между нижними и верхними чешуевидными листьями растет плагиотропно и достигает 16 см в длину. В пазухе верхнего чешуевидного листа в результате утолще-

ния оси главного побега и оси пазушной почки формируется клубень, названный нами клубнем размножения (Безделева, 1972). К концу вегетации годичный побег, в том числе и его столоновидная часть, отмирает. В почве остается два клубня, из которых на будущий год вырастает два самостоятельных растения.

V группа. Клубнелуковичные геофиты. Растения, относящиеся к этой группе, имеют разные модели побегообразования и разные жизненные формы. Пока мы выделяем в этой группе две жизненные формы.

1. Симподиально-полурозеточные клубнелуковичные геофиты с замещающимися клубнелуковицами. Дочерние клубнелуковицы формируются рядом с материнской и окружены общими с ней чешуями (3 вида из рода *Gagea*, *Allium monanthum* Maxim. и *Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker).

В связи с тем что онтоморфогенез растений, имеющих вышеназванную жизненную форму, не изучен, описать процесс формирования и смены клубнелуковицы не представляется возможным. Вполне возможно, что в ходе изучения онтогенеза этих растений выяснится, что они имеют разные жизненные формы.

2. 2-осные симподиально-длиннопобеговые клубнелуковичные геофиты с замещающимися клубнелуковицами: дочерние клубнелуковицы формируются на верхушке материнского клубня (*Fritillaria ussuriensis* Maxim.). Клубнелуковица состоит из клубня, окруженного несколькими чешуями. От основания клубнелуковицы отходят слаборазвитые придаточные корни. Побег у *F. ussuriensis* удлинненный, безрозеточный. В основании побега располагается 3(4) чешуевидных листа. Начиная от середины стебля располагаются зеленые, ассимилирующие листья, причем нижние стеблевые листья в большей или меньшей степени сдвинуты в мутовки, вышерасположенные раздвинуты в спираль. Часть спирально расположенных листьев частично или полностью превращается в усики, с помощью которых растение цепляется за другие растения. Цветки пазушные, чаще один, реже два. Побег у рябчика уссурийского монокарпический, ежегодно отмирающий до зоны возобновления. По окончании вегетации этого вида в почве остаются клубнелуковицы.

Одной из существенных черт жизненной формы является ритм сезонного развития, что нашло отражение в последнем определении жизненной формы, опубликованном Т.И. Серебряковой (1972): "Жизненная форма растения - это его габитус, связанный с ритмом сезонного развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды."

Особый интерес представляет изучение годичного ритма развития у эфемероидов в связи с тем, что структуру жизненной формы и ее морфогенез у представителей этой группы растений можно познать только в связи с ритмом развития (Безделева, 1975; Костенко, 1975, 1977; Барыкина и др., 1986 и др.).

Как уже отмечалось выше, после окончания вегетации у эфемероидов в почве остаются подземные органы: корневища, клубни, клубни со столонами или клубнелуковицы с почками возобновления в виде бугорков меристемы или же с зачатками низовых чешуй, окружающих меристематические бугорки и выполняющих роль почечных чешуй. Большинство исследователей, занимавшихся изучением эфемероидов, отмечают период летнего покоя у этой группы растений, который длится до середины июля (Кожевников, 1950, Серебряков, 1950; Скрипчинские В.В. и Вл.В., 1961, 1976; Костенко, 1975, 1977; Стародубцев, 1984 и др.). Однако имеются сведения о том, что у эфемероидных ветрениц период покоя отсутствует, т. к. у них в это время наблюдается рост корневищ в длину (Барыкина и др., 1986).

В конце июля-начале августа эфемероиды выходят из состояния покоя, начинается первый, подземный этап в развитии годичного побега: формируются зачатки чешуевидных и ассимилирующих листьев. С середины августа наряду с формированием побега начинается его рост, который вначале идет довольно медленно. В это же время трогаются в рост и корни. В сентябре в почке уже видны зачатки всех вегетативных и частично генеративных органов побега, но почка пока находится довольно глубоко в почве. К концу октября, к моменту наступления холодов, годичный побег оказывается полностью сформированным, вплоть до пыльцы и семян, а верхушечная почка выносится в подстилку, где и зимует. У ряда видов (хохлатка, ветреница Радде и горичвет амурский) зачатки ассимилирующих листьев и бутоны окружены чешуевидными листьями, у других же (ветреница амурская, полуводосбор маньчжурский, лютик уссурийский) чешуевидные листья отсутствуют и бутон прикрывают ассимилирующие листья. В таком виде они зимуют и появляются на дневную поверхность следующей весной. Никаких видимых морфологических изменений в зимнее время не происходит. Многие исследователи, занимавшиеся изучением эфемероидов, отмечают для них период зимнего покоя.

Исследования В.В. и Вл.В. Скрипчинских (1961) и Т.К. Горышиной (1963, 1970) показали, что первый этап развития побега совпадает с летними повышенными температурами воздуха. В то же вре-

мя опыты, проведенные В.В. и Вл.В. Скрипчинскими, показали, что воздействие повышенных температур в первом периоде необязательно, и даже действие в это время на растение пониженных температур стимулирует развитие растений.

Во время зимнего периода покоя эфемероиды подвергаются воздействию пониженных температур, которое необходимо растениям для окончательного развития генеративных органов и для нормального начала вегетации весной (Кожевников, 1950; Скрипчинские В.В. и Вл.В., 1961, 1976; Горышина, 1963, 1970, 1972 и др.).

При наступлении благоприятных весенних температур, при наличии высокой влажности и освещенности и при отсутствии конкуренции со стороны других видов, эфемероиды выходят из состояния покоя - начинается второй, надземный период в развитии побега. Многолетние фенонаблюдения М.В. Раковой (1984) показали, что многие эфемероиды начинают вегетацию при средней температуре прогревания воздуха +5°C. Начало вегетации у лесных эфемероидов РДВ не совпадает. Первыми начинают вегетацию, часто еще при минусовых температурах воздуха, горицвет амурский и весенник звездчатый. Затем зацветают ветреницы амурская и Радде, гусиные луки, лук одноцветковый и хохлатка ползучая; несколько позже к ним присоединяются хохлатка сомнительная, а затем хохлатка расставленная, позже всех, в конце апреля - начале мая, зацветает хохлатка Буша.

Для всех эфемероидов характерно явление флорального опережения, т. е. цветение наступает значительно раньше того момента, когда побег достигнет максимального размера (Барыкина и др., 1986). Эта биологическая особенность эфемероидов становится губительной для них в связи с тем, что, зацветая первыми, они становятся объектами повышенного "внимания" со стороны людей, посещающих лес ранней весной. Собирая цветущие эфемероиды в букеты, люди наносят непоправимый ущерб как популяции вида, так и формации в целом. Дело в том, что на подземное развитие побегов расходуются питательные вещества, накопленные в подземных органах, и для развития нового побега, побега будущего года, растения должны восстановить запас питательных веществ. Эти питательные вещества образуются в листьях вегетирующего побега. Срывая цветущий побег, у которого еще не распустились листья, когда растение не успело восстановить запас питательных веществ, человек обрекает его на гибель. Численность популяций весенне-зеленых растений сокращается также и вследствие сокращения семенного возобновления, что особенно опасно для видов, у которых отсутствует вегетативное размножение.

К середине - концу мая у большинства лесных эфемероидов заканчивается фаза цветения. В конце мая - середине июня, к моменту полного облиствления леса, у эфемероидов созревают плоды и семена, и они выпадают из травяного яруса, переходя в состояние летнего покоя.

Выводы

1. Лесные эфемероиды РДВ представлены 10 жизненными формами, которые по структуре подземных органов распределяются в 5 групп.

2. Большинство лесных эфемероидов РДВ относится к симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования (10 видов): 9 видов относятся к симподиальной полурозеточной модели побегообразования и только один вид - к моноподиальной розеточной.

3. Особенности биологии эфемероидов: а) ежегодная смена подземных органов у некоторых видов, б) явление флорального опережения, в) необходимость накопления питательных веществ в подземных органах и г) отсутствие вегетативного размножения у многих эфемероидных геофитов объясняют губительное воздействие человека на эти растения. Требуется принятие неотложных мер по их защите.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П., Потапова Н.Ф., Степанов Б.П. Морфогенез побегов некоторых лесных эфемероидов рода *Anemone* L. // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1986. № 7. С. 86-92.
- Безделева Т.А. Новый способ вегетативного размножения у представителей секции *Pes-gallinaceus* Irmisch рода *Corydalis* Medic. // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 2. С. 356-361.
- Безделева Т.А. Морфогенез жизненной формы *Corydalis buschii* Nakai и ритм ее сезонного развития // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 56-67.
- Безделева Т.А., Качура Н.Н. Род *Corydalis* Vent. на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. 1988. Вып. 35. С. 123-146.
- Горышина Т.К. Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики ранневесенних дубравных эфемероидов // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 11. С. 1569-1582.
- Горышина Т.К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с.
- Горышина Т.К. Сезонная ритмика лесных травянистых растений в экспериментальном освещении // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1970. Т. 20. С. 208-224.
- Горышина Т.К. Изменения скорости развития пролески сибирской от температуры в предвесенний период как возможный механизм стабилизации весенней фенологии // Экология. 1972. № 5. С. 93-95.

- Кожевников А.В. Весна и осень в жизни растений. М.: Изд-во МОИП, 1950. 237 с.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 245 с.
- Костенко К.А. Ритм развития ветреницы амурской - *Anemone amurensis* (Korsh.) Kom. в лесах Южного Приморья. // Комаровские чтения. Владивосток, 1975. Вып. 23. С. 51-56.
- Костенко К.А. Ритм сезонного развития и большой жизненный цикл ветреницы Радде в лесах Южного Приморья // Природная флора Дальнего Востока (биология, использование, охрана). Владивосток, 1977. С. 45-48.
- Пошкурлат А.П. Горичветы СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1973. 43 с.
- Пошкурлат А.П. Филогенетические отношения видов рода *Adonis* L. // Филогения высших растений. М.: Наука, 1982. С. 105-108.
- Ракова М.В. Весеннее развитие эфемероидов в заповеднике "Кедровая падь" // Фенологические явления в Приморье. Владивосток, 1984. С. 93-104.
- Серебряков И.Г. Редакционные дополнения к книге А.В. Кожевникова "Весна и осень в жизни растений". М.: Изд-во МОИП, 1950. 237 с.
- Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Ботаника. М.: Изд-во ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84-169.
- Серебрякова Т.И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып.5. С. 112-128.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы, структура, спектр и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161-179.
- Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (Violaceae) // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 729-742.
- Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл.В. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весенне-цветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 7. С. 949-958.
- Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл.В. Морфобиологические основы онтогенеза эфемероидных геофитов и проблема его эволюционного становления // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 167-185.
- Стародубцев В.Н. Об эволюции ритма сезонного развития ранневесенних и близкородственных им видов дальневосточных ветрениц // Фенологические явления в Приморье. Владивосток, 1984. С. 70-81.
- Степанов Б.П. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 5. С. 98-113.
- Степанов Б.П. Жизненные формы и ритм сезонного развития растений хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // Реф. докл. Всесоюз. конф. по морфологии растений: М.: Изд-во МГУ, 1968а. С. 274-275.
- Степанов Б.П. К ритмогенезу весенне-зеленых лесных эфемероидов хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // Четвертое Московское совещ. по филогении растений. Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1971. Т. 2. С. 48-49.
- Трофимов Т.Т. Вегетативное размножение хохлатки Галлера // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57, вып. 3. С. 68-76.
- Форш О.Д. Особенности распространения эфемероидов под пологом хвойно-широколиственных и широколиственных лесов Южного Приморья // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969. С. 229-233.