

УДК 582. 657. 24

ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ОСОБИН *CENTAUREA CARPATICA* (PORC.) PORC.

Лучків Н. Ю., Парпан В. І.

Особливості розвитку особин *Centaurea carpatica* (Porc.) Porc. — Н. Ю. Лучків, В. І. Парпан. — Досліджено життєвий цикл *C. carpatica*, вивчено особливості проходження малого та великого життєвих циклів особинами досліджуваного таксону в залежності від еколого-ценотичних умов зростання виду.

Ключові слова: морфогенез, онтогенез, особина, пагін, брунька, віковий стан.

Адреса: Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника, вул. Шевченка, 57, Івано-Франківськ 76000, Україна; e-mail: luchkiv80@mail.ru; lis@il.if.ua

Features of *Centaurea carpatica* (Porc.) Porc. individuals development. — N. Luchkiv, V. Parpan — Living cycle of *C. carpatica* was studied, peculiarities of going through small and large living cycles by individuals of examined taxon depending on ecologic, cenotic conditions of individuals' growth were researched.

Key words: morphogenesis, ontogenesis, individual, sprout, bud, age-specific state.

Address: Precarpathian National University named after V. Stefanyk, Shevchenko st. 57, Ivano-Frankivsk 76000, Ukraine; e-mail: luchkiv80@mail.ru; lis@il.if.ua

Вступ

Питання вивчення життєвого циклу квіткових рослин є одними з найважливіших при дослідженні особливостей структури та організації їх популяцій і розглядалися різними авторами протягом багатьох років [1, 6, 7, 16]. Розвиток рослин включає малий та великий життєвий цикли. Малий життєвий цикл, або морфогенез монокарпічного пагона – це період його розвитку від початку закладання у вигляді недиференційованої ділянки меристеми до відмирання його після плодоношення [17]. Під великим життєвим циклом розуміємо онтогенез рослини – це період від утворення зародка в насінні до природної смерті особини, включаючи всі утворені нею клони [13, 15, 16].

Літературні відомості щодо життєвого циклу *C. carpatica* – суто оглядові і вивчалися лише в межах родини [5]. Разом з тим особливості морфогенезу монокарпічного пагона та онтогенезу особин досліджуваного таксону практично не вивчалися. Тому метою нашої роботи є вивчення особливостей розвитку особин *C. carpatica* в природних місцезростаннях та в умовах культури.

Умови та методи досліджень

Основним об'єктом досліджень виступають особини *C. carpatica* – виду родини *Asteraceae* (Волошка карпатська – рід *Centaurea*).

Дослідження проводились в екосистемах Українських Карпат, у діапазоні висот від 600 – 1300 м над р. м. Особливості розвитку особин вивчали в умовах культури та природних місцезростаннях (I – VIII). Для морфологічного дослідження рослини збирали в різних фазах розвитку [4]. Морфогенез монокарпічного пагона вивчали за загальноп-

рийнятими методиками [10 – 12]. Для вивчення процесів формування вегетативних зачатків, їх укорінення і причетність до материнської особини викопували кореневище, препарували, фіксували розміщення додаткових коренів тощо [10]. Функціонально-зональну структуру пагона досліджували за методикою І. Г. Серебрякова [14]. Дослідження морфогенезу монокарпічного пагона *C. carpatica* проводили за методикою В. В. Скрипчинського та ін. [2, 3, 11].

Особливості розвитку особин, вікову структуру і її зміни в популяціях вивчали з використанням порівняльного-морфологічного аналізу. Періоди онтогенезу і вікові стани виділялись за Т. О. Работновим з врахуванням розробок його класифікації А. А. Урановим, робіт Л. А. Жукова [6, 8, 13, 16].

Результати та їх обговорення

C. carpatica відноситься до веснянолітньозелених короткореневищних трав'янистих полікарпиків, бруньки відновлення якого розташовані близько поверхні ґрунту і захищені рештками відмерлих листків. За типом вегетації відноситься до довговегетуючих. За типом біоморф вид відноситься до неявно поліцентричного типу – характерно декілька центрів зосередження коренів, що слабо відрізняються, а також пагонів та бруньок відновлення [13]. В морфологічному відношенні *C. carpatica* представляє собою систему монокарпічних пагонів, що послідовно змінюють один одного. Загальна схема морфогенезу полягає в тому, що кожен дочірній пагін, закладаючись, в основному, в пазухах листків материнського пагона, проходить такі послідовні фази розвитку: брунька відновлення – розетка або пучок приземних зелених листків – квітконосний пагін з видовженими міжвузлями та суцвіттям, який

завершує цикл розвитку пагона формуванням плодів і насіння. Після закінчення плодоношення монокарпічні пагони тут же відмирають, за винятком своєї базальної частини, де розміщені бруньки відновлення, що дають початок новим дочірнім пагонам, а також додаткові стеблові корені.

Протягом першої половини вегетаційного періоду (березень – травень) із бруньок відновлення розвиваються озимі моноциклічні пагони *C. carpatica* та кореневище. Кореневище вкорочене, міцне, здерев'яніле, вегетативномалорухоме, характерна партикуляція. Зверху кореневище вкрите світло-коричневими лусочками; його діаметр становить 1,5 – 5 см, довжина – 15 – 20 см, глибина залягання – 20 – 25 см, у більшості зрілих рослин розміщене під кутом. Корені більш-менш товстуваті, довгі, шнуровидні, коричневі і багаторічні, відмирають поступово, разом з тією частиною, звідки вони з'явилися; на кореневищі добре помітні річні прирости. В дорослому стані у рослин функціонують додаткові контрактильні, всмоктуючі корені, які служать органами запасання поживних речовин. Для них характерне світле забарвлення і гофрована поверхня. Тривалість функціонування коренів, а отже і кількість річних приростів на кореневищі залежить від вікового стану рослини. Максимально можна нарахувати від 15 до 20 річних приростів, а всі інші перебувають в певній стадії відмирання.

У розвитку пагонової системи *C. carpatica* можна виділити декілька етапів. Перший етап характеризується моноподіальним наростанням кореневища, що призводить до утворення, в наступному році, видовженого вегетативного пагона з головним коренем і формування першої ланки кореневища за участю перших додаткових коренів. Другий етап – розвиток змішаної кореневої системи, коли кореневище формується за рахунок коротких базальних частин пагона, що несуть бруньки відновлення і додаткові корені, які щорічно входять до складу кореневища. Третій етап являє собою період збільшення числа пагонів відновлення і більш глибокої диференціації коренів на запасаючі, контрактильні та всмоктуючі. В результаті постійного збереження базальної частини пагона, за рахунок переважання кореневища, утворюється товсте розгалужене з чисельними бруньками кореневище, здатне до партикуляції.

Надземні пагони *C. carpatica* – ортотропні. В дорослому стані рослина являє собою систему моноподіальних пагонів. Формує однорічні напіврозеточні видовжені генеративні пагони з розташованими на них кошиками, зібраними в щитковидне суцвіття. В будові пагона добре виражена членистість, повторення будови вздовж повздовжньої осі: пагін складається з більш-менш однотипних членників, кожен з яких включає вузол і листок, пазушну бруньку і нижнє міжвузля. Пагони живуть один вегетаційний сезон і після цвітіння та плодоношення відмирають до основи. На основі, що залишається на рівні ґрунту формуються зимуючі бруньки. Формування пагона *C. carpatica*, відбува-

ється за рахунок його верхівкової меристеми, характерною властивістю якої є її ріст з постійною зміною зовнішньої форми конуса наростання і постійним утворенням бічних виростів на ньому. В результаті діяльності верхівкової меристеми всередині бруньки відбувається послідовне утворення нових структурних елементів пагона (метамерів) – вузлів, міжвузль, бруньок, листків. Формування кожного метамера починається із закладання листового горбика; пізніше, в акропетальному порядку, відбувається формування зачатків листків на конусі наростання; потім закладання пазушних бруньок, формування вузлів і зачатків міжвузль.

Розглянемо загальну схему розвитку монокарпічного пагона *C. carpatica*. Як уже вказувалось, у *C. carpatica* брунька поновлення у вигляді недиференційованого конуса наростання закладається на тонких базальних частинах пагона в період диференціації репродуктивних органів, у пазухах листків, що йдуть за квітконосним пагоном, ще на стадії його розвитку всередині бруньки. Бруньки формуються за рахунок діяльності верхівкової і пазушної точок росту. В сформованій бруньці закладені осьова частина, листки і зачатки пазушних бруньок, відбувається метаморфоз нижніх зачатків листочків в брунькові луски. В такому стані брунька, часто вкрита рештками відмерлих прикореневих листків, залишається до весни наступного року. Ріст бруньок відновлення починається з липня і триває до жовтня, при цьому розміри бруньок помітно збільшуються, потім вони розкриваються, утворюючи групу прикореневих, чи приземних листочків (розетку) від 5 до 15 пар, які суттєво не відрізняються по формі від звичайних стеблових листків. Тобто, асимілюючі пагони розвиваються не з весни, а тільки в другій половині, чи кінці поточного вегетаційного періоду. У відкритій верхівковий бруньці розетки восени не повністю сформована вегетативна частина пагона. Формування пагона доходить до суцвіття і на цьому зупиняється до наступної весни. Для бруньок відновлення характерним є період спокою в зимовий час.

Розетка зелених листків зберігається до снігу, але відмирає протягом зими (часто значно швидше). Після перезимовування (з настанням теплих днів), в термінальній бруньці, починають рости, закладені минулого року, метамери пагона, формуються зачатки нових стеблових листків (березень – квітень) та суцвіття (травень – червень). Внутрішньобруньковий ріст стебла – по типу верхівкового із акропетальною послідовністю. В результаті формується ортотропний пагін з видовженими міжвузлями, що закінчується суцвіттям (кінець червня – початок липня). Весняне видовження стебла відбувається без верхівкового наростання пагона, а за рахунок видовження попередньо сформованих його метамерів. Ріст стебла лінійний, пізніше доповнюється верхівковим наростанням. Із бруньок відновлення протягом вегетаційного періоду розвивається складна система пагонів –

система річного пагона чи розгалужений річний пагін, характерною особливістю якого є розвиток із однієї бруньки відновлення. В структурі пагона виражена визначена періодичність зміни укорочених і видовжених міжвузль. Ріст квітконосного пагона навесні супроводжується формуванням бруньок відновлення в пазухах його розеточних (прикореневих) листків. Квітконосний пагін рівномірно закритий листками від основи до суцвіття, форма і розмір листків поступово змінюється по всій довжині пагона. Формування репродуктивних органів спостерігається на другому році життя пагона, з кінця квітня до початку червня, в залежності від погодних умов та висотного градієнту. Після закінчення формування і росту прикореневих розеткових листків (середина квітня), у пазусі верхнього листка показується ледве помітний, закритий злегка опушеними зеленими прилистками, квітконіс. Розвиток суцвіття розпочинається появою закритих прилистків, всередині яких пізніше (середина – кінець квітня) формуються зовнішні, середні та внутрішні листочки обгортки. На початку червня (у високогір'ї на два тижні пізніше в порівнянні з дослідною ділянкою) диференціюються крайові лікковидні (стерильні), а потім внутрішні трубчасті (плідні) квітки. До середини – кінця червня (липня) диференціюються маточки і тичинки. Тоді ж починають збільшуватись в розмірах квітконіс, квітконіжка і квітколоже; диференціюються листки, наступні за квітконосом. Формування квітконоса і суцвіття супроводжується спочатку помірним, а потім інтенсивним ростом стебла, стеблообгортних листків та самого квітконоса. Головний пагін стає напіврозетковим, суцвіття ущільнюється, спостерігається забарвлення листочків обгортки від світло-коричневого до темно-бурого. Таким чином, до кінця червня – початку липня всі стеблові листки, в кількості 25 – 30, а також суцвіття на квітконосному пагоні довжиною від 20 до 40 см, повністю сформовані.

Весь період розвитку монокарпічного пагона *C. carpatica* становить близько двох років. З них три – п'ять місяців припадає на надземний розвиток, а решта – на розвиток в ґрунті. Однак абсолютний вік генеративної рослини визначити неможливо, оскільки за один вегетаційний період в парціальному кущі, як вказувалось вище, може розвиватися, цвісти та плодоносити 10 і більше генеративних пагонів різних вікових станів. Також постійно відбувається поновлення кореневища та всіх частин рослини. Загалом проходження основних етапів морфогенезу монокарпічного пагона *C. carpatica* та їх тривалість, в цілому, співпадають з аналогічними у інших багаторічних весняно-літньо-квітучих видів [13].

C. carpatica вегетативно малорухомиий вид, відноситься до неявинопіліцентричного типу біоморф. Елементом популяції є особина – неявинопіліцентрична біоморфа. В результаті вивчення великого життєвого циклу *C. carpatica* в екосистемах Українських Карпат встановлено, що в повному онтоге-

незі особин досліджуваного виду присутні такі періоди і вікові стани:

Латентний період (*sm*)

Насіння в стані спокою. Сім'янки довгасті, 3 – 3,2 см завдовжки і близько 1,2 мм завширшки, чубок ледве помітний завдовжки 1 – 1,2 мм. Даний період у *C. carpatica* триває близько двох років, пізніше здатність насіння до проростання, як правило, втрачається. Для збереження життєздатності насіння, як показали лабораторні дослідження, потрібна достатня кількість вологи та температура повітря від 15 – 18° С. Проростання насіння весняне, за час спостережень на дослідній ділянці майже не зустрічалось. Погано виражений період зимового спокою.

Прегенеративний період (*p, j, im, v*)

Проростки (*p*) мають характерну для дводольних будову [6]. З'являються в квітні – травні, біля материнської особини. Висота рослин 1,5 – 2 см. Стебло блідо-зеленого кольору. Гіпокотиль до 1 см. Головний корінь добре виражений, з'являється першим, є слабо розгалуженим, довжиною до 2 см, темно-сірого кольору. Ділянка кореневої шийки покрита рідкими волосками. Пізніше розвиваються сім'ядолі, які на поверхню ґрунту виносять шкірку насінини. Сім'ядольні листки яйцевидної форми. Живлення змішане за рахунок речовин насінини та перших асимілюючих листків.

Для ювенільних особин (*j*) характерною ознакою є поява першого листочка подібного до листка дорослої рослини із слабо вираженим жилкуванням. Співвідношення довжини листкової пластинки до черешка становить не більше 1,5 см. Висота рослини 2 – 3 см. Стебло і черешки зелені.

Іматурні рослини (*im*) характеризуються наявністю 5–6 довгочерешкових, витягнутої яйцевидної форми листків. Черешки довгі, біля основи буруваті, злегка опушені. Підземні пагони набувають вигляду вкороченого кореневища (ризом) темно-коричневого кольору. Із бруньок відновлення розвиваються 1 рідше – 2 невисокі надземні пагони. Розміри особин варіюють в залежності від екологічних умов.

Віргінільні рослини (*v*) за формою відповідають дорослим, однак дещо менші за розмірами. Рослини однопагонові. Головний пагін – напіврозеточний із 4 – 7 листками дорослого типу. Середня площа листкової пластинки 4 – 7 см². Черешки світло-зелені, біля основи злегка опушені, 5 – 9 см завдовжки. Тривалість віргінільного вікового стану складає переважно 5 і більше років.

Генеративний період (*g₁, g₂, g₃*)

Молоді генеративні рослини (*g₁*). На головному напіврозеточному пагоні формується 6 – 8 листків і 1 квітконос. Черешки світло зелені близько 8 см завдовжки, злегка опушені. Кореневище темно-коричневого кольору. На плагіотропному кореневищі формуються багаточисельні молоді додаткові корені. Практично повністю відсутні перерви у цвітінні. Тривалість цього вікового періоду – до 10 років.

Середньовікові генеративні рослини (*g₂*) характеризуються великими розмірами. Зберігається го-

ловний напіврозеточний пагін, на якому розвивається 8–10 (і більше) листків. Генеративні пагони розвиваються як осі першого порядку. В середньому їх кількість на особину складає 1,4–1,8 шт. Досягає кульмінації репродуктивна діяльність. Утворюється значна кількість дочірніх особин. Добре розвинута система додаткових коренів, які проникають на глибину 5–15 см. На темно-бурому кореневищі довжиною 5–8 см формуються 1–3 різновікові партикули, на кожній з яких формується 5–6 листків. Черешки і генеративний пагін біля основи опущені, червоно-бурого кольору. Для рослини характерні перерви у цвітінні 1 раз на 2–4 роки.

Старіючі генеративні рослини (g_3), характеризуються тим, що головний напіврозеточний пагін відмирає. Відмічається партикуляція старого кореневища, в результаті чого утворюється 2–3 рамети. Функціонують 2–3 пагони другого і більше порядків. Кожний напіврозеточний пагін має 4–5 довгочерешкових листків, решта стеблообгортні в кількості до 25–30 на пагін. Листкові пластинки зменшуються на 10–25% в порівнянні зі зрілими генеративними особинами. Черешки знизу темно-бурі, до 7 см завдовжки, злегка опущені. Кореневище потужне, темно-коричневе із чисельними старими додатковими коренями. Фрагментарно на ньому з'являються темні відмерлі ділянки. Довжина кореневища до 15 см. Вегетативне покоління ослаблене. За сприятливих умов рослина (партикулярний кущ) може цвісти і плодоносити на протязі 5 і більше років.

Сенільний період (ss, s)

Субсенільні рослини (ss) характеризуються тим, що прогресує подальша деструкція кореневої системи. Кореневище темно-коричневого кольору. На цьому етапі онтоморфогенезу у рослини формується не більше 2–4 дрібних короточерешкових розеткових листків. Довжина опущених і темно-бурі біля основи черешків, не перевищує 3–5 см. В середньому вони довші за листкові пластинки приблизно в півтора рази. Листкові пластинки біля центральної жилки вкриті простими залозистими волосками. Субсенільні особини не формують листків осінньо-зимового типу, а зимують без них. В результаті, їх сезонна вегетація наступної весни запізнюється або не починається зовсім. Інколи рослина може формувати генеративний пагін із недорозвинутими квітками. В такому віковому стані субсенільні особини залишаються від 1 до 3 років.

У сенільних особин (s) на невеликих, але ще життєздатних фрагментах кореневища розвивається 1–2 жовто-зелені листки, схожі на асимілюючі листочки ювенільних рослин. Довжина черешків 1–1,5 см, а листкових пластинок 0,7–1,2 см. Черешки бурі чи темно-коричневі, біля основи опущені. Для частини особин перед їх відмиранням характерне формальне омолодження, без зміни їх функціонального стану. Вегетативне розмноження обмежене сенільною партикуляцією. Найчастіше зустрічаються такі особини в центрі клонів. Тривалість їх життя не перевищує 2–3 місяців, відмирають восени.

Згідно системи Т. О. Работнова і ін. [13], особини *C. carpatica* протягом свого життєвого циклу проходять такі вікові стани: $Sm \rightarrow P \rightarrow j \rightarrow im \rightarrow v \rightarrow g_1 \rightarrow g_2 \rightarrow g_3 \rightarrow ss \rightarrow s$. Дані вікові стани можна розділити на чотири періоди: 1 – латентний, сюди відноситься насіння в стані спокою; 2 – прегенеративний, до якого входять проростки, ювенільні, імагурні та віргінільні рослини; 3 – генеративний період, який включає особини, що цвітуть, різних генеративних груп ($g_1 - g_3$); 4 – постгенеративний, куди відносимо субсенільні та сенільні рослини.

Проходження великого життєвого циклу особинами досліджуваного таксону в різних еколого-ценотичних умовах та різних висотах над рівнем моря, в загальних рисах, співпадають. Відмінності полягають в тому, що у рослин, популяції яких знаходяться в межах висот від 800 до 1300 м над р. м., весь прегенеративний розвиток відбувається значно швидше в порівнянні з рослинами інших місцезростань. Разом з тим, в гірських популяціях спостерігається загибель значної кількості особин до їх старості, про що свідчить надзвичайно мала кількість рослин ss і s вікових груп, а інколи і повна їхня відсутність. Часто спостерігається відмирання рослин g_2 та g_3 вікових станів і таких, що не доживають до g_3 стану, а гинуть не старіючи.

Значний вплив на проходження онтоморфогенезу особинами *C. carpatica* має антропогенний фактор, пов'язаний з багаторазовим викошуванням та випасанням худоби на територіях досліджуваних популяцій. Спостереження за популяціями I, II, де регулярно і неодноразово проводиться викошування, показали, що для них в меншій кількості, у порівнянні з іншими місцезростаннями, є характерною наявність особин старої генеративної, субсенільної та сенільної вікових груп. На нашу думку, така особливість обумовлена тим, що багаторазове цвітіння і плодоношення, яке спостерігається при частому викошуванні, призводить до виснаження і загибелі рослин на більш ранніх етапах онтоморфогенезу. Особини *C. carpatica*, згідно з класифікацією О. В. Смірної [17], можна віднести до рослин з довгим онтоморфогенезом, а за темпами розвитку вид характеризується повільним проходженням прегенеративного періоду.

В результаті спостережень виявлено, що у *C. carpatica* переважає скорочений онтоморфогенез, причиною якого може бути, як передчасна загибель особин, так і спосіб їх розмноження. Найбільша кількість рослин гине на ранніх етапах розвитку, це стосується насіння, проростків та ювенільних особин. Здатність до вегетативного розмноження спостерігається на 5–10 – в природних популяціях і на 4 – на дослідній ділянці, роках життя особин. Починається з молодого генеративного або зрідка віргінільного вікового стану, в цей час рослина набуває здатності до вегетативного розмноження і переходить в клональну стадію онтогенезу. Оскільки *C. carpatica* відноситься до вегетативномалорухомих рослин, то її великий життєвий

цикл проходить двома шляхами розвитку [6, 8]. Перший – аклональний, коли особини протягом свого життя вегетативно не розмножуються і другий – клональний, якщо вегетативне розмноження присутнє. Найбільш інтенсивно вегетативне розмноження відбувається в зрілому генеративному періоді. Ступінь омолодження вегетативного потомства неглибокий (v, g_1), часто майже відсутній.

Згідно класифікації типів онтогенезу для особин *C. carpatica* вегетативного походження характерним є скорочений онтогенез, що здійснюється в ряді поколінь особин, які з'явилися шляхом вегетативного розмноження [8]. Онтогенез особин насінневого походження закінчується старечою партикуляцією в старому генеративному (g_3) і субсенільному (ss) станах. Партикули зберігають віковий рівень материнського організму, живуть довший час і самі здатні до неодноразової партикуляції. Неповний онтогенез партикули максимально включає кінець генеративного і весь постгенеративний період, а мінімально – один онтогенетичний стан: g_3 , ss чи s. Отже, повний онтогенез *C. carpatica* складає два покоління: 1 – онтогенез особин насінневого походження; 2 – неповний онтогенез партикули.

Таким чином, великий життєвий цикл особин *C. carpatica* може реалізуватися різними шляхами. Така поліваріантність онтогенезу досліджуваного таксону забезпечує краще пристосування особин до різних еколого-ценотичних умов території зростання, що в свою чергу відіграє першочергову роль у підтриманні стійкості та рівноваги виду в межах свого ареалу.

Висновки

C. carpatica – веснянолітньозелений, короткочоревий трав'янистий полікарпик, бруньки відновлення якого розташовані близько поверхні ґрунту і захищені рештками відмерлих листків. Вид вегетативномалорухомий, відноситься до неявинополіцентричного типу біоморф. Елементом популяції є особина – неявинополіцентрична біоморфа. В морфологічному відношенні представляє собою систему монокарпичних пагонів, що послідовно змінюють один одного.

Для особин *C. carpatica* вегетативного походження характерним є повний онтогенез, що здійснюється в ряді поколінь особин, які з'явилися шляхом вегетативного розмноження. Онтогенез особин насінневого походження дещо скорочений, закінчується старечою партикуляцією в старому генеративному (g_3) і субсенільному (ss) станах. Партикули зберігають віковий рівень материнського організму, живуть довший час і самі здатні до неодноразової партикуляції. Кожна особина, чи то вегетативного, чи насінневого походження, а також її автономна частина (парціальний пагін чи кущ) мають свій онтогенетичний вік. З підняттям на рівнем моря (800–1300 м) спостерігається скорочення морфогенезу і циклу розвитку особин. Поліваріантність онтогенезу досліджуваного таксону забезпечує краще пристосування особин до різних еколого-ценотичних умов території зростання, що в свою чергу відіграє першочергову роль у підтриманні стійкості та рівноваги виду в межах свого ареалу.

1. Берко Й. М. До питання вивчення і періодизації великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин / Й. М. Берко // Укр. бот. журн. – 1976. – Т. 33, № 6. – С. 604 – 610.
2. *Біоморфология растений*: иллюстрированный словарь: [учебное пособие] / [Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А.]. – М.: Наука, 2002. – 240 с.
3. Борисова И. В. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав / И. В. Борисова, Т. А. Попова // Ботан. журн. – 1990. – Т. 75. – № 10. – С. 1420 – 1425.
4. Голубев В. Н. Методические указания к популяционно-количественному и эколого-биологическому изучению редких, исчезающих и эндемических растений. – Ялта, Б. И., 1978. – 42 с.
5. Жилиев Г. Г. Поліваріантність онтогенезу рослин видів роду *Petasites* Mill, у Карпатах / Г. Г. Жилиев // Укр. бот. журн. – 1994. – Т. 51, № 1. – С. 24–29.
6. Жукова Л. А. Введение / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 5 – 12.
7. Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения у растений / Л. А. Жукова // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44, № 3. – С. 361 – 374.
8. Жукова Л. А. Поливариантность онтогенеза луговых растений / Л. А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: МГПИ, 1986. – С. 104 – 114.
9. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Жукова Л. А. – Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. – 224 с.
10. Игнатъева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений / Игнатъева И. П. – М.: МСХА, 1983. – 56 с.
11. Марков М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных многолетних растений / М. В. Марков. – Казань: КГУ. – 1990. – 187 с.
12. Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпического побега и ритмов сезонного развития травянистых растений / В. В. Скрипчинский, Ю. А. Дударь, В. В. Скрипчинский [и др.] // Труды Ставропольского НИИ сельского хозяйства. – 1970. – Вып. 10, ч. 2. – С. 3 – 15.
13. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнова. – 1950. – Вып. 6. – С. 7–205. – (Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3. Геоботаника).
14. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / Серебряков И. Г. – М.: Советская наука, 1952. – 391 с.
15. Структура популяций (онтогенез) / К. А. Малиновський, Й. В. Царик, Г. Г. Жилиев [та ін.] // Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. – К.: Наук. думка 1998. – С. 67–92.
16. Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций / Уранов А. А. // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3 – 130.
17. *Ценопопуляций растений* (очерки популяционной биологии) / [Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В.]. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

Отримано: 3 грудня 2009 р.

Прийнято до друку: 4 лютого 2010 р.