

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

УДК 581.412 (581.522.4)



Коновалова Ирина Александровна

БИОМОРФОЛОГИЯ *SOLANUM DULCAMARA* S. L.

1.5.9. – Ботаника

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Савиных Наталья Павловна

Киров – 2022

Оглавление

Введение	3
Глава 1 Общая характеристика рода <i>Solanum</i> L.	10
Глава 2 Физико-географическая характеристика районов исследования	27
Глава 3 Материал, методы исследования и терминология, используемая при описании объекта	38
Глава 4 География, экология, практическое значение и консортивные связи <i>Solanum dulcamara</i> L.	58
Глава 5 Биоморфология и анатомическое строение отдельных органов <i>Solanum dulcamara</i> L.	75
5.1 Особенности морфологии	75
5.2 Онтоморфогенез, побегообразование, модульная организация и ритм сезонного развития	96
5.3 Анатомическое строение отдельных органов	135
Глава 6 Эволюция жизненных форм <i>Solanum dulcamara</i> L.	141
6.1 Преобразование биоморф <i>Solanum dulcamara</i> L. в онтогенезе	141
6.2 Ксерофильная и гигрофильная линии в эволюции биоморф <i>Solanum dulcamara</i> L.	147
Заключение	154
Выводы	156
Список литературы	157
Приложение	196

Введение

Биоморфология как учение о жизненных формах (биоморфах) организмов, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии и эволюции, оформилась в качестве особой отрасли биологической науки в последней четверти прошлого века (Хохряков, 1981). В системе биологических наук она находится на стыке экологии, морфологии, систематики, биологии развития, физиологии, биоценологии, биогеографии, эволюционного учения.

В конце XX в. и особенно в начале XXI в. биоморфология пополнилась новыми идеями (Савиных, Черемушкина, 2015, 2018; Нухимовский, 2020; и др.). Со второй половины XX века активизировались исследования не только наземных, но и водных и прибрежно-водных трав (Лапиров, 1988; Савиных, 2003 а, б; Лелекова, 2006; Петухова, 2008; Вишницкая, 2009; Мальцева, 2009; Ефремов, 2010; Лебедева, 2006; Мовергоз, 2012; Шабалкина, 2013; Беляков, 2016; и др.). В настоящее время биоморфология развивается не только как самостоятельная наука, но и интегрируется в другие области изучения растений (Современные подходы..., 2008; Актуальные проблемы..., 2012; Фундаментальная и прикладная биоморфология..., 2014). Одним из узловых вопросов биоморфологии остаётся изучение адаптаций растений к меняющимся условиям среды и способов трансформации их жизненных форм (Серебрякова, 1971; Барыкина, 1995; Курченко, 2002; Жмылёв, 2004 а, б; Черёмушкина, 2004; Байкова, 2006; Савиных, 2006; Татаренко, 2007; Османова, 2009; Сытин, 2009; Савинов, 2011; и др.).

Главным подходом его решения является биоморфологический анализ растений из конкретных систематических групп (Серебряков, 1964). К настоящему времени в этом плане изучены многие таксоны: семейства *Рoасеае* L. (Серебрякова, 1964, 1971, 1974), *Ranunculaceae* Juss. (Барыкина, 1995), *Pyrolaceae* Dumort. (Бобров, 2004), *Orchidaceae* Juss. (Татаренко, 2007), *Plantaginaceae* Juss. (Османова, 2009) и роды *Hedysarum* L. (Гатцук, 1967, 1970), *Potentilla* L. (Шафранова, 1967, 1970), *Corydalis* DC (Бездева, 1976), *Rhododendron* L. (Мазуренко, 1976), *Veronica* L. (Савиных, 1979 а, б, 1998, 2000, 2006), *Viola* L.

(Богомолова, 1985), *Allium* L. (Черемушкина, 2001, 2004), *Agrostis* L. (Курченко, 2002), *Saxifraga* L. (Жмылев, 2004 б), *Salvia* L. (Байкова, 2006), *Trifolium* L. (Калинкина, 2009), *Thymus* L. (Колегова, 2010), *Salix* L. (Гетманец, 2011), *Aconitum* L. (Новиков, 2012), *Ranunculus* L. (Барыкина, 1988; Мовергоз, 2012), *Rorippa* Scopoli (Шабалкина, 2013), *Scutellaria* L. (Гусева, 2019) и другие.

Особый интерес среди них представляют систематические группы с высоким богатством жизненных форм и морфологической пластичностью отдельных представителей, которые, вероятно, можно оценить как промежуточные звенья в цепи преобразований габитусов (Kononova, Savinykh, 2020). Один из таких таксонов – *Solanum* L. – древнейший род, возникший около 82–86 млн. лет назад (Wikstom et al., 2001; Magallon, 2004). Центром его происхождения и генетического разнообразия является Южная Америка (D’Arcy 1991; Hunziker, 2001; Knapp, 2013). Род включает до 2 тыс. видов, входит в десятку наиболее богатых по видовому составу родов и признан самым представительным в семействе Solanaceae (Weese & Bohs, 2007).

Центральные позиции по изменчивости габитуса среди представителей *Solanum* занимает полудревесная лиана умеренного климата – паслён сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.), ставший объектом нашего исследования. Он способен занимать территории с различным режимом увлажнения и менять свой габитус, произрастая в виде полудревесной лианы, полукустарника с приподнимающимися побегами, корнеотпрыскового полукустарника и малолетника вегетативного происхождения.

Особенности морфологии, побегообразования, модульной организации, онтоморфогенеза, ритма сезонного развития, анатомического строения вегетативных органов *S. dulcamara* ранее не изучены.

В отечественной литературе о нём содержатся фрагментарные и достаточно противоречивые с точки зрения современной науки данные. Основное внимание уделено местам его распространения, краткому описанию внешнего облика и систематического положения. Вид упоминается в различных флорах и определителях (Сырейщиков, 1910; Нейштадт, 1954; Томин, 1955; Маевский,

1961, 2014; Пояркова, 1955, 1981; Васильченко, 1965; Гроссгейм, 1967; Алексеев и др., 1971; Гейдеман, 1975; Губанов, 1976; Кобелева, 1977; Аверкиев, Аверкиев, 1985; Аветисян, 1987; Кауфман, 1889; Абрамов, 1995; Курбатский, 1996; Скворцов, 2000; Цвелев, 2000; Байтенов, 2001; Валягина-Малютина, 2001, 2012; Губанов и др., 2004; Шмидт, 2005; Тарасова, 2007; Белозеров, 2008), а также в списках прибрежно-водных трав отдельных регионов (Папченков, 2001).

Работы зарубежных авторов (D'Arcy, 1972, 1991; Buchmann & Cane, 1989; Bohs, 2005; Weese & Bohs, 2007; Li et al., 2009; Golas et al., 2010; Poczaï et al., 2011 a; Ramsay & Bryan, 2011; Knapp, 2013; Pereira et al., 2016; Kaunda & Zhang, 2019) освещают некоторые вопросы систематики и географии рода, генетической структуры *S. dulcamara*, особенностей его морфологии, экологических предпочтений и фармакологических свойств.

Комплексный биоморфологический анализ *S. dulcamara* позволит предположить основные адаптационные механизмы, возникающие у растений при освоении территорий с разным уровнем увлажнения и механическим составом субстрата; наметить возможные пути и линии эволюционных преобразований биоморф *S. dulcamara*. В результате – подтвердить возможность лианового пути в эволюции наземных трав.

Цель работы – выявление поливариантности развития *Solanum dulcamara* на основе биоморфологии для определения механизмов адаптации растений к биотопам с различным режимом увлажнения.

Задачи:

1. Изучить структурную организацию *S. dulcamara*.
2. Описать побегообразование, онтоморфогенез и сезонное развитие *S. dulcamara*, выявить спектр биоморф вида.
3. Установить особенности структурной организации и онтогенеза *S. dulcamara* с позиций поливариантности развития.
4. Выявить адаптации *S. dulcamara* к освоению территорий с различным режимом увлажнения и механическим составом субстрата.

5. Рассмотреть возможные модусы эволюционных преобразований биоморф *S. dulcamara*.

Научная новизна. В работе впервые описаны особенности структуры, онтоморфогенез, побегообразование, модульная организация, ритм сезонного развития и анатомическое строение отдельных органов *S. dulcamara*. С позиций системного подхода определена основная жизненная форма вида – «вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник», описаны пять онтобиоморф и четыре экобиоморфы. Установлена морфологическая пластичность, структурная (морфологическая, анатомическая и размерная), динамическая (феноритмологическая и темпов онтогенеза), экологическая поливариантность развития *S. dulcamara*, поливариантность размножения и путей онтогенеза. Выявлены способы адаптации растения к условиям с разным режимом увлажнения и механическим составом субстрата, установлены признаки лиан. Показана способность *S. dulcamara* к корнеотпрысковости на подвижных песчаных почвах, формированию в воде особой экобиоморфы «малолетник вегетативного происхождения». Описаны модусы морфологических преобразований биоморф *S. dulcamara*, определены возможные линии их формирования и дальнейшей эволюции.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные о морфологии, онтоморфогенезе, жизненных формах, побегообразовании, модульной организации, анатомии отдельных органов *S. dulcamara* дополняют знания основных разделов теоретической ботаники. Заключение о различных типах поливариантности развития, способах адаптации растений на разных уровнях организации, возможных путях и линиях эволюции биоморф расширяют представления об адаптационных способностях и приспособленности растений к меняющимся условиям среды. Сведения о побего- и корнеобразовании у особей *S. dulcamara* в условиях затопления могут быть использованы для расширения представлений об особенностях растения при молекулярных и генетических исследованиях по акклиматизации и адаптации растений. Биоморфологические

данные будут полезны для составителей «Биологических флор», региональных определителей растений и флористических сводок, «Онтогенетических атласов». Полученные материалы используются в лекционных, практических, лабораторных занятиях по морфологии, систематике, экологии, биоморфологии и анатомии растений, эволюционному учению, при проведении полевых практик со студентами Вятского государственного университета, экскурсий со школьниками.

Положения, выносимые на защиту. 1. Приспособленность *S. dulcamara* к условиям с различным режимом увлажнения и механическим составом субстрата обусловлены поливариантностью развития особей.

2. Современный спектр биоморф *S. dulcamara* демонстрирует возможные этапы в освоении полудревесными лианами наземной и водной среды.

Апробация результатов. Результаты исследования представлены на 20 научных конференциях: Всероссийской научной школе «Инновационные методы и подходы в изучении естественной и антропогенной динамики окружающей среды» (Киров, 2010 г.); Первой Всероссийской молодёжной научной конференции, посвящённой 125-летию биологических исследований в Томском государственном университете «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 2010 г.); IV Всероссийской конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010 г.); Международной научно-практической конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома, 2010 г.); Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» (Киров, 2010 г.); XVII Всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2010 г.); XVIII Всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2011 г.); Международной научно-практической конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома-Шарья, 2011 г.); Международной научной конференции, посвящённой 110-летию А. А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома,

2011 г.); I Научной конференции «Современная фитоморфология» (Львов, 2012 г.); Школе-семинаре с международным участием «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012 г.); Всероссийской конференции с международным участием «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург: Гощицкий, 2012 г.); II Международной научной конференции «Современная фитоморфология» (Львов, 2013 г.); XI Всероссийской научно-практической конференции-выставки инновационных экологических проектов с международным участием «Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем» (Киров, 2013 г.); XXI Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 70-летию А. И. Таскаева «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2014 г.); Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества) «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (Киров, 2014 г.); Всероссийской научной конференции «Закономерности функционирования природных и антропогенно-трансформированных экосистем» (Киров, 2014 г.); IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) (Москва, 2014 г.); XV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем» (Киров, 2017 г.); XV Всероссийской с международным участием научно-практической конференции «Экология родного края: проблемы и пути их решения» (Киров, 2020 г.); Всероссийской конференции с участием иностранных ученых «Растительное разнообразие: состояние, тренды, концепция сохранения» (Новосибирск, 2020 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 28 работ, три из них в изданиях, рекомендованных ВАК РФ для защиты кандидатских диссертаций, и одна статья в издании, включённом в международную реферативную базу данных Scopus.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 203 страницах машинописного текста, содержит 55 рисунков и 6 таблиц. Список литературы включает 444 источника, в том числе 140 иностранных.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, д-ру биол. наук, профессору Н. П. Савиных за открытые двери в мир научных исследований, переданные знания, помощь и всестороннюю поддержку на всех этапах работы. Искренне благодарю канд. биол. наук, доцента, зав. кафедрой экологии и геологии Сыктывкарского государственного университета им. Питирима Сорокина Ю. А. Боброва за помощь в сборе и обработке материала, ценные научные консультации на первых этапах выполнения работы. Особую благодарность выражаю сотрудникам кафедры биологии и методики обучения биологии Вятского государственного университета – зав. кафедрой и руководителю Научно-образовательного центра «Ботанический сад» Е. В. Лелековой, канд. биол. наук, доценту кафедры С. В. Шабалкиной, мл. научному сотруднику Научно-образовательного центра «Ботанический сад», аспиранту кафедры М. Н. Скоробогатой; сотрудникам лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН – канд. биол. наук, доценту, заведующему отделом А. Г. Лапирову, канд. биол. наук Е. А. Мовергоз; сотрудникам отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН – канд. биол. наук, ст. научному сотруднику Л. В. Тетерюк и канд. биол. наук, ст. научному сотруднику Б. Ю. Тетерюк. Сердечно благодарю родных и близких за понимание, заботу, терпение, всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах работы.

Работа выполнена в рамках тематического плана ВятГГУ «Биоморфология отдельных групп цветковых растений с позиций модульной организации» и при финансовой поддержке гранта РФФИ по проекту № 13-04-01057.

Глава 1 Общая характеристика рода *Solanum* L.

Систематическое положение. Род *Solanum* (паслён) относится к отделу Magnoliophyta, классу Magnoliopsida, подклассу Magnoliidae, надпорядку Solananae, порядку Solanales, семейству Solanaceae A. L. de Jussieu, 1789, трибе Solanoideae Hunziker, 1979, подтрибе Solaneae Dumort., 1829 (Тахтаджян, 1987; Маевский, 2014). Он входит в десятку наиболее богатых по видовому составу родов (Frodin, 2004) и считается самым представительным в семействе Solanaceae, включающим по разным данным от 1500 (Валягина-Малютина, 2001; Weese & Bohs, 2007; Kalidass & Panda, 2019) до 2000 (Kaunda & Zhang, 2019) видов.

Немногочисленные окаменелости паслёновых затрудняют установление сроков их происхождения. Однако, чрезвычайное разнообразие видов и высокая скорость видообразования в пределах рода объясняется его глубокой древностью (Samuels, 1996). Ископаемые остатки известны с миоцена в Украине (Дорофеев, 1955), Ростовской области (Дорофеев, 1959), Западной Сибири (Никитин, 1970) и плиоцена в Гомельской области (Дорофеев, 1986). Согласно современным исследованиям, они возникли во времена разделения Гондваны, примерно 82–86 млн. лет назад (Wikstom et al., 2001; Magallon, 2004).

В следствие высокого видового разнообразия, широкого географического распространения (Levin et al., 2005), морфологической пластичности особей, сходных по геному (Okoli, 1988), и наличию гибридов (Obute et al., 2006; Oyelana & Ugborogho, 2008) филогенетические отношения среди таксонов этого рода всегда были предметом споров и вызывали у исследователей интерес с эволюционной точки зрения (Sifau et al., 2018).

Solanum впервые упомянут и описан в объёме 23 видов С. Linnaeus (Linnaeus, 1753). С момента оформления рода отмечены многократные попытки учёных классифицировать его по разным признакам. По наличию или отсутствию трихом С. Linnaeus выделил две группы: *Spinosa* и *Inermia* (Bohs, 2005). Позднее R. Brown (Brown, 1810) в пределах рода описал две секции: представители первой имеют изогнутый зародыш в семени и складчатый венчик, второй – слегка

изогнутый зародыш, непарный венчик и колючки. Французский ботаник M.-F. Dunal (Dunal, 1813, 1816, 1852) в результате исследований флоры Северной и Южной Америки существенно расширил видовое разнообразие *Solanum* и разделил его на две основные группы по строению пыльника и наличию или отсутствию колючек (Knapp, 2013). Группа *Pachystemonum* объединяет растения без колючек, с относительно короткими широкими пыльниками и крупными порами, которые впоследствии увеличиваются. Растения в группе *Leptostemonum* имеют колючки и узкие дистально конические пыльники с маленькими терминальными порами, которые не увеличиваются с возрастом (Bohs, 2005). Позднее на основании этих же признаков G. Bitter (Bitter, 1919) выделил два подрода: *Eusolanum* и *Leptostemonum*.

В середине 20-го века A. Seithe (Seithe, 1962) предложил классифицировать род на две группы не по строению пыльника, а по типу трихом: «chorus subgenerum *Solanum* (L.) Seithe» и «chorus subgenerum *Stellatipilum* Seithe». Первая группа характеризуется наличием у растений неразветвленных волосков, вторая – волосков звездчатой формы.

Наиболее широко используемая таксономическая система *Solanum* предложена W. D'Arcy (D'Arcy, 1972, 1991), который делит его на 7 подродов (Melo et al., 2011). Подрод *Archaeosolanum* Marzell – один из древнейших в роде, возникший в позднем миоцене (Poczai et al., 2011 б). Это уникальная изолированная группа из 8 видов, имеющих ограниченный ареал от Новой Гвинеи через Австралию и Океанию до Новой Зеландии. Особи этих видов, в частности *S. laciniatum* Aiton и *S. linearifolium* Herasimenko, используются в качестве источника стероидного алкалоида соласодина для синтеза медицинских гормональных препаратов (Герасименко, 1965; Герасименко, Резникова, 1965; Кузнецова и др., 1973). Подроды *Bassovia* (Aubl.) Bitter (15 видов) и *Minon* Raf. [subg. *Brevantherum* (Seithe) D'Arcy, in D'Arcy (1972)] (70 видов) объединяют виды, распространенные на территории Южной Америки. Представители *Leptostemonum* (Dunal) Bitter (250–450 видов), *Potatoe* (G. Don) D'Arcy (300 видов)

и *Solanum* (200 видов) встречаются повсеместно. В монотипичный подрод *Lyciosolanum* Bitter включён один Южно-Африканский вид.

На основе анализа ДНК была предложена кластеризация рода с выделением 13 клад (Bohs, 2005; Weese & Bohs, 2007). Самая крупная из них – клада колючих паслёнов (*Leptostemonum* clade), насчитывающая около 450 видов по всему миру. Почти все её представители имеют звездчатые трихомы и колючки, узкие пыльники с коническими небольшими порами. Растения последующих клад не имеют колючек в строении органов.

Представители пяти клад – обитатели Нового Света. Самая крупная из них – *Potato* clade – объединяет 200–300 видов травянистых и полудревесных растений со сложными опушёнными листьями, корневищами или клубнями. Их плоды содержат алкалоид соланидин и не имеют каменистых клеток в строении тканей. *Geminata* clade включает 140 видов растений, которым свойственно симподиальное нарастание, наличие терминального соцветия, разветвленные трихомы и продолговатые пыльники с крупными терминальными порами, а также плоды, лишённые каменистых клеток. Часть видов (60 представителей), произрастающих на территории Америки, включены в состав *Brevantherum* clade. Растения этой клады имеют звёздчатые трихомы, продолговатые пыльники с крупными порами, зелёные или жёлтые плоды. *Cyphomandra* clade объединяет 50 видов древесных растений. Они отличаются наличием крупных хромосом, пыльников с небольшими порами, которые не открываются в продольном направлении (Bohs, 2007). Самой необычной в роде признана *Wendlandii* / *Allophyllum* clade, объединяющая всего 10 американских видов растений. Они имеют узкие конические пыльники, неразветвлённые трихомы и лопастные или рассечённые листовые пластинки.

Изолированная группа из 8 видов *Solanum*, произрастающих на территории Австралии и южной части Тихого океана (Новой Гвинеи, Новой Зеландии, Тасмании), представлена в составе *Archaeosolanum* clade. Виды в этой группе имеют уникальное для рода число хромосом $n = 23$. В тканях их плодов обнаружены каменистые клетки.

Regmandra clade и African non-spiny clade объединяют по 7 видов. В Regmandra clade находятся растения тихоокеанских прибрежных пустынь юга Америки. Это травы с перисто-рассечёнными листьями. African non-spiny clade – изолированная группа, представители которой малоизучены в таксономическом аспекте. Это кустарники и лианы, имеющие фиолетовые или белые венчики и неразветвлённые трихомы.

Всего по три вида отмечено в составе Thelopodium clade и Normania clade. Первую слагают представители Южной Америки, отличающиеся одностольными древесными жизненными формами с меньшим числом симподиев и узкими коническими пыльниками. Normania clade объединяет виды, распространённые в Испании и на северо-западе Африки. Это изолированная группа трав и полукустарников, имеющих зигоморфные венчики, пыльники с апикальными порами, сухие и редко сочные плоды с крупными семенами.

Morelloid / Dulcamaroid clade объединяет две группы. Первая включает 75 видов растений с центром распространения в тропических Андах и вторичным центром разнообразия в Африке, где встречаются полиплоидные таксоны (Särkinen et al., 2018). Это симподиально нарастающие травы с опушением вегетативных органов и наличием каменистых клеток в плодах. Анализ Morelloid clade показал, что она на 74 % состоит из однолетников / малолетников и 21 % – однолетних трав. Доля многолетних растений невелика – 5 % (рисунок 1.1).

Dulcamaroid clade объединяет 45 видов растений, также имеющих обширный ареал. Это группа изучена несколькими авторами, однако нет единого мнения о её размере и содержании (Golas et al., 2010). В кладе Dulcamaroid выделено три раздела: Jasminosolanum Seithe, Californisolanum A. Child и Dulcamara Dumort., последний из которых включает 4–5 евразийских видов секции Solanum, в том числе *S. dulcamara* L. (Child & Lester, 2001). Многие растения этой клады нарастают симподиально и отличаются вариабельностью формы листовой пластинки и типа опушения, имеют плоды без каменистых клеток.

В ходе анализа Dulcamaroid clade установлено, что она на 42 % состоит из древесных и всего на 7 % из полудревесных лиан (рисунок 1.1). К представителям последней группы, кроме *S. dulcamara*, отнесены *S. lyratum* Thunb. и *S. pyriforme* Lam. Равную с древесными лианами долю составляют кустарники. Они подразделяются на растения с жизненной формой «кустарник / небольшое дерево» (22 %) и «прямостоячий кустарник» (20 %). Как промежуточная группа отмечены виды, которые в зависимости от условий обитания становятся древесной лианой или прямостоячим кустарником. Их доля всего 9 %.

Характерной особенностью этих двух клад является не только тесная генетическая связь, но и высокая морфологическая пластичность видов. Центральные позиции по изменчивости в кладе Dulcamaroid занимает полудревесная лиана *S. dulcamara*, в кладе Morelloid – однолетник / малолетник *S. nigrum*. Эти виды, в отличие от остальных, имеют нетропическое происхождение (европейское и азиатское соответственно) и широкий ареал, обладают высоким полиморфизмом, приводящим к развитию у каждого более 50 известных вариаций.

По данным российских исследователей (Пояркова, 1955; Цвелёв, 2000) род *Solanum* включает дикорастущие и возделываемые в качестве пищевых культур растения, которые распределены по 5 секциям: Tuberarium (Dun.) Bitter, Dulcamara (Dun.) Bitter, Solanum, Melongena (Mill.) Bitter ex Marzel, Androcera (Nutt.) Bitter ex Marzel. К секции Tuberarium относится *S. tuberosum* – культурное многолетнее растение с подземными побегами, несущими клубни. Секция Dulcamara включает два вида: *S. dulcamara* и *S. kitagawae*. Самая крупная секция рода – Solanum, в которой насчитывается 4 вида: *S. nigrum*, *S. schultesii*, *S. luteum* и *S. triflorum*. Секции Melongena и Androcera включают по одному виду: *S. melongena* и *S. rostratum* соответственно.

В целом, род имеет запутанную таксономию. Одна из причин – существование видов с разными синонимами в результате небольших морфологических изменений (Heiser, 1969; Sultana & Alam, 2007).

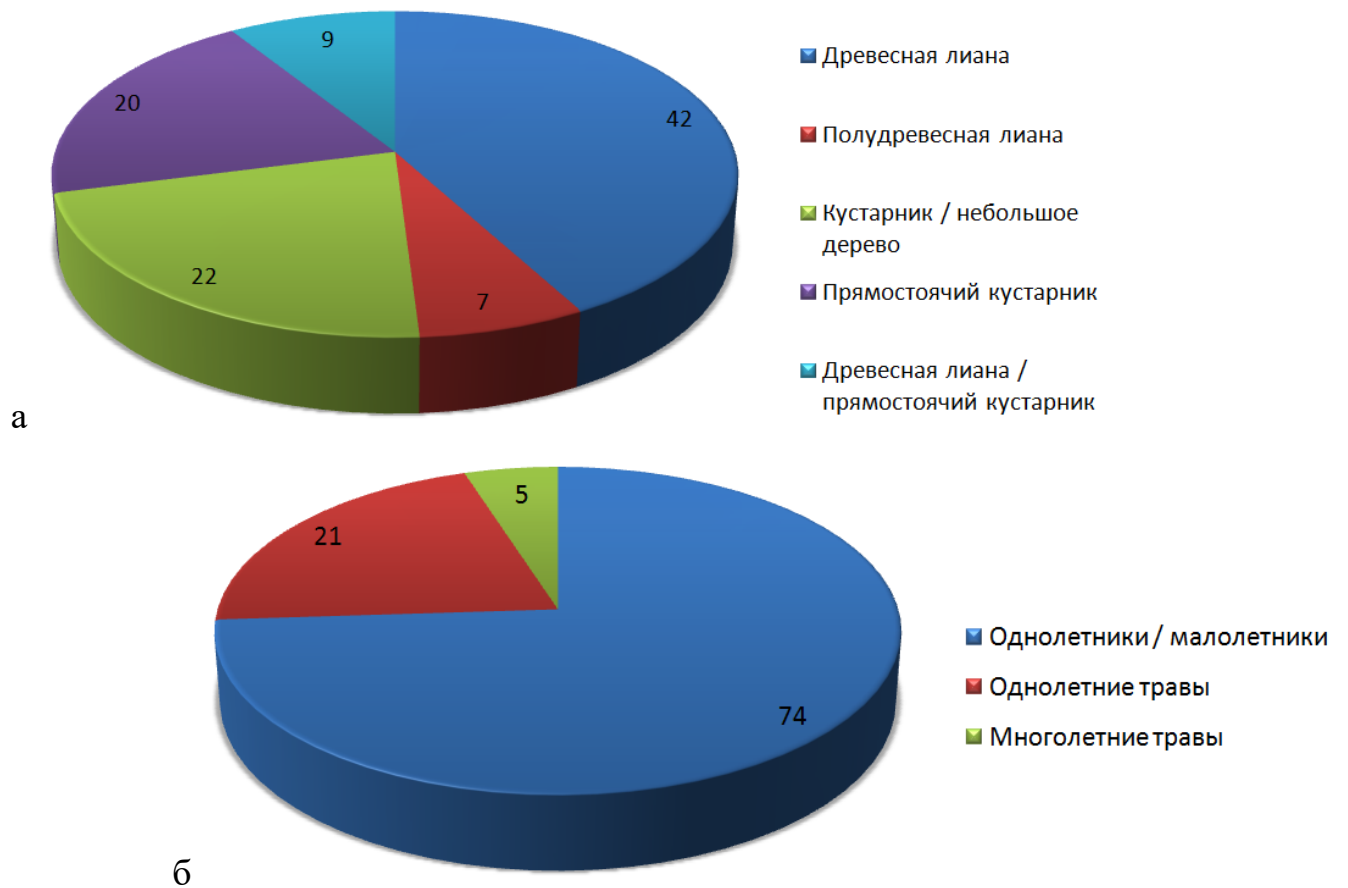


Рисунок 1.1 – Спектры жизненных форм двух клад *Solanum*: а – Dulcamaroid clade; б – Morelloid clade (по классификации: Bohs, 2005)

Географическое распространение. Растения рода *Solanum* встречаются на всех континентах, кроме Антарктиды (Vorontsova et al., 2013). Центр его происхождения и генетического разнообразия – Южная Америка, в частности леса атлантического побережья Бразилии и восточные склоны Анд от Колумбии до Аргентины (D’Arcy 1991; Hunziker, 2001; Knapp, 2013; Kalidass & Panda, 2019). Основной центр разнообразия и эндемизма в Бразилии – юго-восточное побережье, где насчитывается около 64 видов (58 % всех бразильских видов) и 20 эндемиков (Agra, 2007). Вторичные центры разнообразия охватывают Северную Америку, Азию, Восточную Африку и Океанию (Knapp et al., 2004; Kalidass & Panda, 2019). Вероятно, из-за смешения видов из двух центров видового богатства, в Аргентине отмечено наибольшее видовое разнообразие представителей клады Dulcamaroid (Knapp, 2013).

В Европе насчитывается 62 вида, принадлежащих к роду *Solanum* (Musarella, 2019). В Китае известен 41 вид, часть из которых завезены из других стран (Flora..., 1994). В Абхазии описан только один автохтонный вид с колхидско-гирканским ареалом – *S. persicum* Willd., остальные 6 видов заносные (Колаковский, 1986). В Казахстане отмечено 8 видов (Байтенов, 2001).

На территории бывшего СССР произрастает 22 вида (Пояркова, 1955), в Европейской части бывшего СССР – 17 видов (Пояркова, 1981), в Европейской части России – 9 видов (Маевский, 2014). Во флоре советского Дальнего Востока отмечено 8 видов (Игнатов, 1991), в Сибири – 4 вида (Курбатский, 1996; Иллюстрированная ..., 2009), два из которых (*S. kitagawae* и *S. nigrum*) описаны для Новосибирской области (Определитель..., 2000), два (*S. persicum* и *S. nigrum*) – для Томской области (Вылцан, 1994). На территории Крыма произрастает 6 видов (Определитель..., 1972). В Кировской области Е. М. Тарасовой (Тарасова, 2007) указано 6 видов растений: *S. dulcamara* L., *S. kitagawae* Schonbeck-Temesy, *S. melongena* L., *S. nigrum* L., *S. schultesii* Opiz., *S. tuberosum* L.

В соседних административных районах (Баранова и др., 1992; Абрамов, 1995; Маевский, 2006; Белозеров, 2008) встречаются те же виды, что и в Кировской области. В Республике Татарстан наряду с ними описан однолетник *S. schultesii* Opiz (Бакин и др., 2000). В Вологодской области отмечено три вида: *S. tuberosum*, *S. dulcamara* и *S. nigrum* (Орлова, 1997). В Нижегородской и Архангельской областях, а также в Республике Коми – два, в частности *S. dulcamara* и *S. nigrum* (Болотова и др., 1962; Аверкиев, Аверкиев, 1985; Шмидт, 2005). В Ярославской области описано 3 вида: *S. tuberosum*, *S. dulcamara* и *S. nigrum* (Определитель..., 1961). Во флоре водоёмов волжского бассейна (Лисицына и др., 2009) указан лишь один представитель рода и семейства в целом – *S. dulcamara*.

Экологическая и фитоценотическая приуроченность. Согласно системе экобиоморф гидрофильных растений, предложенной А. В. Славгородским (Славгородский, 2002) на основе работ С. Нейну (Нейну, 1960; Гейны, 1993) представители рода *Solanum* отнесены к 9 группе экобиоморф. Это

улигинозофиты – растения, короткое время связанные с литоральной экофазой, длительное – с лимозной и наземной. В основном, это многолетние травы, у которых преобладает вегетативное размножение. Такие растения являются сопутствующими в сообществах от тростниковых зарослей до пойменных лесов.

Представители рода произрастают по берегам рек, озёр, прудов, водохранилищ, окраинам болот, заселяют протоки, влажные долинные леса, кустарниковые заросли, заливные луга, ивняки (Лисицына, Папченков, 2000). Растения встречаются в местах с освещенностью более 10 %, предпочитают сухие или влажные, богатые азотом, как мелкопесчаные хорошо аэрируемые, так и тонкодисперсные водонепроницаемые, слабокислые или щелочные почвы (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983).

Морфологическое описание. Согласно данным литературных источников (Кауфман, 1889; Перфильев, 1936; Томин, 1955; Висюлина, 1960; Шпота, 1960; Родионенко, 1962; Кутателадзе, 1967; Алексеев и др., 1971; Головач, 1973; Кобелева, 1977; Никитин, 1983; Аветисян, 1987; Zhang et al., 1994; Глазкова, 2001; Зернов, 2006; Knapp, 2013; Маевский, 2014; Kumar et al., 2019) и собственным наблюдениям представители рода *Solanum* имеют следующую характеристику.

Это травы, полукустарники, кустарники и лианы, в тропических лесах – небольшие деревья. Растения часто колючие, в разной степени опушённые простыми и железистыми волосками. Трихомы переменны, встречаются одноклеточные и многоклеточные, конические и удлинённые, гладкие и ребристые, с уплощенным диском у основания и без него. Железистые трихомы имеют головки, при контакте с которыми выделяются вторичные метаболиты: терпены, эфирные масла, флавоноиды и другие компоненты, раздражающие покровные ткани вредителей (Kumar et. al., 2019).

Для растений рода характерен высокий уровень морфологической изменчивости, проявляющейся в изменчивости форм листовых пластинок, окраски венчика и плодов, степени опушения вегетативных органов (Lester, Hasan, 1991; Kalidass, Panda, 2019).

Корневая система большинства представителей *Solanum* на ранних стадиях развития стержневая, позднее она представлена узловыми стеблеродными придаточными корнями, ветвящимися до 3–4 порядков. На подвижных субстратах (на песках) на корнях часто закладываются придаточные почки с последующим развитием корневых отпрысков.

Подземная побеговая часть представлена эпигеогенным корневищем, у некоторых видов (*S. tuberosum*) – столонами, несущими клубни.

Побег ортотропный, выющийся или лежащий, часто укореняющийся в узлах, в разной степени ветвящийся. Стебель у основания многолетних трав часто одревесневший, полый, ребристый.

Листорасположение очередное или супротивное (Кобелева, 1977; Кнарр, 2013). Листья черешковые, простые цельные, лопастные, рассечённые или перистосложные, без прилистников.

Цветки собраны в немногочетковые цимозные или рацемозные соцветия, редко одиночные. Соцветия пазушные и терминальные. Последние авторами флор и определителей часто описаны как боковые. Исследования показали, что из-за особенностей развития побегов замещения терминальные соцветия принимают боковое положение, становясь псевдолатеральными (Журавлева, 2013).

Цветки паслёновых гетерохламидные: их околоцветники представлены чашечкой и венчиком (Сандина, 1981). Они обоеполые актиноморфные пятичленные, иногда зигоморфные и / или четырехчленные (Bohs et al., 2007). Некоторые авторы (Symon, 1970; Anderson, 1979; Anderson & Levine, 1982; Levine & Anderson, 1986; Anderson & Symon, 1989) отмечают, что в пределах рода встречаются виды (*S. carduiforme* F. Mueller, *S. petraeum* Symon, *S. cunninghamii* Bentham и др.) с морфологически сходными, но функционально различными (женскими и мужскими) цветками. Мужские цветки имеют нормально развитые пыльники, образующие пыльцу, уменьшенное рыльце и короткий столбик пестика, что препятствует их опылению. В то время как функционально женские цветки внешне кажутся нормально развитыми, однако образуют инертную пыльцу, наличие которой расценивается учёными в качестве «награды»

опылителя (Knapp et al., 1998). Околоцветник пятичленный. Чашечка 5(6–10)-зубчатая со сросшимися чашелистиками, остающаяся при плодах. Венчик колесовидный, узкоколокольчатый или звёздчатый из пяти белых, бледно-лилово-фиолетовых или жёлтых лепестков, иногда слегка зигоморфный, с короткой трубкой и широким отгибом.

Андроцей из пяти тычинок на коротких нитях, прикреплённых к зеву венчика. У некоторых видов (*S. lidii*, *S. vespertilio*) тычинки в пределах цветка могут иметь разную длину нитей и размеры пыльника (Bohs et al., 2007). Пыльники длинные, линейные, обычно свободные, конусообразно сближенные, нередко срастаются между собой вытянутыми в шиловидные отростки связниками в трубку вокруг столбика, раскрываются терминальными порами и редко продольными щелями (Кобелева, 1977; Bohs, 2005; Knapp, 2013). Пыльцевые зёрна мелкие сфероидальной формы с зернистой поверхностью (Куприянова, Алёшина, 1978; Edmonds, 2008). Пыльца *Solanum* чрезвычайно богата азотом (около 6,1–8,8 % сухого веса) и белком (40–56 %) по сравнению с пыльцой других видов в Solanaceae (Buchmann, Cane, 1989). Она извлекается из пыльника не в результате разрыва стомы, а через мелкие апикальные поры, что характерно лишь для 8 % всех покрытосеменных (Harris 1905; Buchmann 1983). Цветки *Solanum* опыляются только пчёлами, которые, используя быстрые сокращения мышц, передают в цветок вибрацию, выталкивающую пыльцу через мелкие поры (Buchmann, Cane, 1989).

Пестик с длинным столбиком, несущим головчатое или двулопастное рыльце. Завязь верхняя, в большинстве случаев двухгнездная с многочисленными семязпочками.

Плод – двугнездная или многогнездная сочная многосемянная ягода, округлая или овальная от желтовато-зелёного до красного, оранжевого или чёрного цвета; околоплодник тонкий, блестящий или матовый. Семена образуются из изогнутых семязпочек, линзовидные или дисковидные сплюснутые, с наростами боковых стенок, изогнутым зародышем и обильным эндоспермом (Доброхотов, 1961; Zhang et al., 1994; Knapp, 2013). Зародыш

располагается в центре или по периферии семени, в эндосперме имеются следы крахмала, белка и масла (Поддубная-Арнольди, 1982). Подсемядольная часть развитая, обычно железисто-опушённая. Семядоли продолговатые или ланцетные (Васильченко, 1965). Семена сохраняют жизнеспособность как минимум в течение 30 лет (Ramsay, Bryan, 2011).

Среди представителей *Solanum* встречаются диплоиды (*S. dulcamara*, *S. atropurpureum*, *S. gilo*, *S. melongena*, *S. nitidibaccatum*, *S. paniculatum*), тетраплоиды (*S. acaule*, *S. luteum*), гексаплоиды (*S. nigrum*), октаплоиды (*S. laciniatum*) (Bennett, 2004; Sultana & Alam, 2007; Ермишин, 2014). Несмотря на полиплоидию во многих подродах, базовое число хромосом, которое типизирует почти 85 % видов рода, равно $x = 12$ (Olmstead et al., 2008; Lou et al., 2010; Melo et al., 2011).

Характеристика жизненных форм. В большинстве литературных источников (Родионенко, 1962; Кобелева, 1977; Маевский, 2014; и др.) жизненные формы *Solanum* описаны с точки зрения длительности жизни особей как однолетние и многолетние травы, полукустарники, лианы, кустарники, в тропиках отчасти деревья.

Известные в настоящее время системы жизненных форм построены на основе различных признаков. Согласно данным этих классификаций *Solanum* имеют следующую характеристику.

По биологической системе О. Drude (Drude, 1887), представленной на основе наследственных свойств и условий существования видов семью «растительными формами», к *Solanum* можно отнести несколько. Среди них: облиственные древесные растения, в частности деревья, кустарники и лианы, а также полукустарники, гапаксантные дву- и однолетние травы и травы с длительно сохраняющимися подземными органами.

По системе форм роста Du Rietz G. E. (Du Rietz, 1931), основанной на физиономических особенностях растений, среди представителей рода встречаются кронообразующие и розеточные деревья (в тропиках), прямостоячие хтонофиты (кустарники с удлинёнными побегами), вьющиеся древесные лианы, надземно-ползучие полукустарники с переходами к травам.

Согласно системе жизненных форм В. В. Алёхина (Алёхин, 1936), разработанной для степной растительности, *Solanum* представляют собой кустарники и полукустарники, травянистые двулетники, многолетники и однолетники. Для равнин Европейской и Азиатской частей СССР В. В. Алёхин (Алёхин, 1944) выделяет другие жизненные формы. Представители *Solanum* – растения с деревенеющими стеблями (деревья, кустарники), переходного типа между деревянистыми и травянистыми (полукустарники, лианы) и растения с травянистыми стеблями (наземные травы средней высоты).

В качестве первой попытки биолого-морфологической классификации растений известна система De Candolle (De Candolle, 1818) из 8 групп растений, выделенных по длительности жизни особей, повторяемости плодоношений и типу побегов. *Solanum* следует отнести к однолетним монокарпическим растениям (*plantae monocarpicae annuae*), двулетним монокарпикам (*plantae monocarpicae biennes*), многолетним монокарпикам (*plantae monocarpicae perennes*), растениям с ежегодно плодоносящими и отмирающими побегами, но в целом длительно сохраняющимися (*plantae rhizocarpicae*), полукустарникам высотой в 30–60 см (*plantae caulocarpicae suffrutescentes*), кустарникам высотой в 0,6–3 м (*plantae caulocarpicae frutescentes*), деревцам высотой 3–7,5 м (*plantae caulocarpicae arbusculiformes*).

В системе жизненных форм Е. Warming (Warming, 1884) учитывались такие особенности растений, как способность к передвижению, повторяемость плодоношения, продолжительность жизни особей и надземных органов. Представители *Solanum* – моноциклические (однолетние) растения с моноциклическими побегами; дициклические (двулетние) растения с дициклическими побегами; многолетние поликарпические растения без или со слабой способностью к передвижению; многолетние поликарпические растения часто со значительной способностью к передвижению (передвигающиеся наземно с моно- и дициклическими побегами; передвигающиеся подземно с перезимовавшими специальными верхушечными частями подземных побегов, отмирающими при образовании надземных; корнеотпрысковые растения,

перезимовавшие, размножающиеся и передвигающиеся благодаря побегообразующим корням).

Классификация биологических типов С. Raunkiaer (Raunkiaer, 1905, 1934) основана на расположении почек возобновления относительно почвы в неблагоприятные периоды года. Согласно этой системе *Solanum* – травянистые фанерофиты, хамефиты (полукустарники и пассивные хамефиты), гемикриптофиты, криптофиты (гео- и гелофиты) и терофиты.

В системе жизненных форм Г. Н. Высоцкого (Высоцкий, 1915), основанной на способах вегетативного размножения и распространения, виды *Solanum* относятся к стержнекорневым многолетникам, не обладающим способностью свободного вегетативного размножения, корневищным и корнеотпрысковым многолетникам с активным вегетативным размножением, а также малолетникам (двулетникам, озимым и яровым однолетникам).

Согласно системе Л. Г. Раменского (Раменский, 1938), основанной на способности растений захватывать и удерживать территорию, среди *Solanum* отмечены вегетативно-неподвижные, не разрастающиеся (стержнекорневые и малолетники) и вегетативно-подвижные (ползуче-корневищные, стелющиеся и корнеотпрысковые) растения.

В биологической системе К. Linkola (Linkola, 1922) по различию зимнего и летнего состояния сорных растений представители *Solanum* – растения, перезимовывающие в виде семян, посредством почек, более или менее замкнутых, находящихся в почве или на её поверхности, или с зелёными ползучими побегами, отличающимися от летних.

В своей системе Г. М. Зозулин (Зозулин, 1959) подразделяет растения по приспособлениям к удержанию особью площади обитания. Большую часть представителей рода можно отнести к ирруптивным растениям – многолетникам, не только возобновляющимся в случае уничтожения их надземной части, но и имеющим подземные и надземные побеги, функционирующие как органы вегетативного разрастания и размножения; особь, давая новые, связанные с материнскими побеги, расширяет площадь своего обитания, вторгается,

«захватывает» площадь обитания других особей. Однолетние *Solanum* – вагативные растения, не удерживающие за отдельными особями площади обитания; размножаясь только семенами, они кочуют, «блуждают» по площади, произрастая на новых местах. Деревья тропических лесов – реддитивные растения, уступающие при росте особей своё место в случае уничтожения по какой-либо причине надземной части.

Согласно классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1964), основанной на длительности жизни надземных осей, среди *Solanum* представлены наземные с подземными и надземными корнями кронаобразующие с полностью одревесневшими удлинёнными побегами деревья; прямостоячие и лиановидные кустарники; прямостоячие, стелющиеся и лиановидные с удлинёнными несуккулентными побегами полукустарники; лиановидные травянистые поликарпики; многолетние, однолетние и лиановидные травянистые монокарпики; длиннокорневищные, клубнеобразующие и корнеотпрысковые травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа.

Для Российского Дальнего Востока (Безделев, Безделева, 2006) приведена подробная классификация жизненных форм семенных растений, основанная на ряде признаков: продолжительность жизни, ритм годичного развития, способ питания, положение почек возобновления в неблагоприятный период, степень древесности побегов, количество плодоношений в течение жизни, тип нарастания особи, высота растения, структура надземного побега, положение побега в пространстве, плотность расположения надземных побегов особи, структура подземных органов. Для *Solanum* описаны следующие жизненные формы: летнезелёный полукустарник (*S. dulcamara* L., *S. kitagawae* Schönbeck-Temesy, *S. megacarpum* Koidz.); многолетний летнезелёный травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (*S. caroliniense* L.); многолетний летнезелёный травянистый клубневой симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (*S. tuberosum* L.); одно-двулетний летнезелёный травянистый стержнекорневой моноподиально нарастающий монокарпик с

удлинённым прямостоячим побегом (*S. caroliniense*, *S. cornutum* Lam., *S. melongena* L., *S. nigrum* L., *S. triflorum* Nutt.).

Практическое значение. Род *Solanum* объединяет как дикорастущие, так и культивируемые виды. Последние являются источником пищи, богатой белками, витаминами и минералами (Asaolu & Asaolu, 2002; Oboh et al., 2005). Среди них известны *S. tuberosum*, *S. lycopersicum* и *S. melongena*, которые имеют большое сельскохозяйственное значение, обладают экономической и медицинской ценностью (Kalidass & Panda, 2019). Согласно J. G. Hawkes (Hawkes, 1990), *S. tuberosum* принадлежит к группе Petota, содержащей более 220 клубневых видов *Solanum*. Культивируемый картофель был одомашнен племенами в южно-центральной части Перу около 8 тыс. лет назад, затем мигрировал на север и на юг в Андах, осваивая всё более низкие высоты, позднее появился в прибрежной части Чили. Его диким сородичем считается *S. bukasovii* Juz. (Spooner et al., 2005). Основным центром разнообразия *S. melongena* считается индийский субконтинент, однако современные исследования показывают, что баклажаны появились в Китае еще в 59 г. до н.э. (Wang et al., 2008). Установлено, что диким их прародителем является *S. incanum* L. (Behera et al., 2006).

Во многих странах мира культивируется паслён дольчатый (*S. laciniatum* Ait.), в Африке и Южной Азии – паслён шершавый (*S. scabrum* Miller), в Америке – паслён китоский (*S. quitoense* Lam.), в Португалии и Новой Зеландии – томатное дерево, тамарилло (*S. betaceum* Cav.) (Flora..., 1994; Berinyuy et al., 2002; Ramsay, Bryan, 2011). Эти растения представляют научный интерес в селекционных исследованиях (Гавриленко, 1999; Колобаев, Рогозина, 2007; Мамедов и др., 2012; и др.). Установлено, что при скрещивании *S. melongena* с дикорастущими видами (*S. aethiopicum*, *S. macrocarpon*), межвидовым гибридам передаются основные признаки генеративных органов (форма и размер цветка, окраска, форма и размер плода) дикорастущих представителей рода (Мамедов и др., 2012).

К сорным принадлежат паслён сладко-горький (*S. dulcamara* L.), паслён чёрный (*S. nigrum* L.), паслён лохолистный (*S. elaeagnifolium* Cav.) (Перфильев, 1936; Ramsay,

Bryan, 2011). Эти растения, наряду с *S. paniculatum* L., в Аргентине и США конкурируют с культурными, в частности сахарным тростником (Andrada et al., 2003).

Некоторые виды *Solanum* (*S. aviculare*, *S. capsicastrum*, *S. crispum*, *S. laciniatum*, *S. laxum*, *S. pseudocapsicum*, *S. rantonnetii*, *S. seaforthianum*, *S. wendlandii*) обладают декоративными свойствами: (Kaunda & Zhang, 2019).

Ядовитыми, проявляющими инсектицидную активность в роде отмечены многие виды, в том числе *S. dulcamara*, *S. nigrum*, *S. persicum*.

Для изготовления красильных веществ и лаков используются плоды и семена растений. В качестве медоносов выявлены *S. nigrum*, *S. persicum* (Дикорастущие..., 2001).

Solanum в переводе с лат. означает «приносящий облегчение» (Иллюстрированная ..., 2009). Многие его представители – лекарственные травы, которые использовались в лечебных целях ещё древними греками и римлянами (Khan, 1979; Cipollini & Levey, 1997; Nagaoka et al., 2001; Shamim et al., 2004; Särkinen et al., 2018).

Фитохимические исследования видов рода показали наличие в органах растений порядка 670 соединений: 134 стероидных сапонины, 63 стероидных алкалоида, 13 гликозидов, 128 терпенов, 75 флавоноидов, 31 лигнан, 31 алкалоид, 66 стероидов, 52 фенольных соединения, 20 кумаринов, 23 жирных кислот и сложных эфиров и еще 30 видов других соединений (Растительные ресурсы..., 2011; Kaunda & Zhang, 2019). Большая часть активных веществ обнаружена в листьях и плодах растений (Pereira et al., 2016).

Хемотаксономическим маркером *Solanum* выступает стероидный алкалоид соласодин – исходный материал для синтеза медицинских гормональных препаратов (Sundari et al., 2013; Pereira et al., 2016). Это обуславливает экономическое и медицинское значение рода во всем мире. В качестве источника соласодина, содержащегося в листьях, корнях и плодах растений, в сельскохозяйственное производство активно внедряется паслён дольчатый (*S. laciniatum*) (Герасименко и др., 1958; Суворов и др., 1958; Корнева и др., 1969;

Кузнецова и др., 1973; Ташбулатов, Мартынов, 1973; Mann, 1978; Bhatnagar et al., 2004; Melo et al., 2011).

Большинство растений *Solanum* используются в народной медицине. Для лечения респираторных заболеваний, особенно бронхиальной астмы, во всем мире широко применяются плоды и листья *S. torvum*, *S. trilobatum* и *S. xanthocarpum* (Sundari et al., 2013). *S. laciniatum* используется для лечения злокачественных заболеваний крови (лейкозов) (Муравьёва, 1983). Многие виды, в том числе *S. aculeastrum* Dunal, представляют интерес в фармакологии при лечении опухолей различного происхождения (Koduru et al., 2007; Kaunda & Zhang, 2019). Известно, что растительные экстракты некоторых *Solanum* (*S. anguivi* Lam., *S. torvum* Swartz., *S. melongena*, *S. lycocarpum*, *S. nigrum*) применяются при лечении сахарного диабета (Kandimalla et al., 2015). Соланин используется при создании препаратов для лечения ревматизма, артрита и кожных заболеваний (Zhang Zhi-yun et al., 1994). Гликопротеин и полисахариды, содержащиеся в плодах растений, известны в качестве иммуномодулятора и противоракового средства (Li et al., 2009).

Глава 2 Физико-географическая характеристика районов исследования

Полевые исследования по сбору материала проводили на территории трёх регионов РФ: Кировской (2009–2014 гг.), Нижегородской (2011–2012 гг.) и Ярославской (2011–2013 гг.) областей (рисунок 2.1).



Рисунок 2.1 – Карта России с указанием регионов, в которых выполнены полевые исследования: 1 – Кировская область; 2 – Нижегородская область; 3 – Ярославская область (обозначены красным цветом)

Каждый регион обладает определенным набором физико-географических показателей, которые влияют на становление габитуса растения.

Нижегородская область входит в состав Волго-Вятского района и расположена в центральной части Восточно-Европейской равнины на Русской платформе в бассейне реки Волги и её притоков (56° с. ш. и $44^{\circ}7'$ в. д.). На северо-западе граничит с Костромской областью, на северо-востоке – с Кировской, на востоке – с республиками Марий Эл и Чувашия, на юге – с республикой Мордовия, на юго-западе – с Рязанской областью, на западе – с Владимирской и Ивановской областями.

По территории Нижегородской области происходит переход от пихтово-еловых, еловых, елово-широколиственных и широколиственных лесов к луговой степи (Бакка, Киселева, 2008). По рельефу и типам ландшафтов область разделяется на две почти равные части: лесное низинное Заволжье (площадью 42 тыс. км²) и почти безлесное возвышенное Предволжье (около 35 тыс. км²). Площадь Нижегородской области составляет 76,9 тыс. км².

Климат региона умеренно-континентальный, среднегодовая температура в Заволжье не превышает +2,3—+3°C, а на большей части Правобережья – +3,1—+3,4°C. Средняя температура января – от -13,5°C на севере области до +19°C на юге. Среднегодовое количество осадков от 610–560 мм на северо-западе до 500–430 мм на юго-востоке (Бакка, Киселева, 2008).

По территории области протекают 550 рек длиной более 10 км и 8650 речек и ручьёв длиной менее 10 км; суммарная длина всех водотоков области составляет 33 тыс. км. В регионе насчитывается 2700 озёр, прудов и водохранилищ, площадь водного зеркала которых более 1 га, а их суммарная площадь составляет 9,8 тыс. км².

Одна из экологических особенностей Нижегородской области – большое разнообразие экосистем. На её территории проходит северная, наиболее сложная граница знаменитого русского чернозёма. Рубеж между таёжно-боровой и дубравно-лесостепной зонами – р. Волга. По рекам Ветлуга и Сура проходят границы распространения многих уральско-сибирских и западноевропейских видов.

Полевые исследования проводили в окрестностях г. Дзержинск Нижегородской области, который располагается в Волжско-Окском Междуречье. Город выбрал большие площади природных территорий: участок окской поймы с лесами, лугами, болотами и водоёмами, а также массивы сосновых лесов на песчаных дюнах (Бакка, Киселева, 2008). Основной тип растительности в окрестностях города – сосновые леса – красные рамени на песчаных почвах (Трубе, Шубин, 1968). Здесь, на подвижных субстратах (песках), обнаружена и изучена одна из биоморф исследуемого вида – корнеотпрысковый полукустарник.

В других регионах полевые работы проведены в более увлажненных местах обитания вида, часто рядом с водными объектами, где растение подвергается переменному или стабильному затоплению. В Ярославской области паслён сладко-горький изучен на территории искусственного пруда в пос. Борок.

Этот регион расположен в центре Восточно-Европейской равнины (56°32'–58°55' с. ш. и 37°21'–41°12' в. д.). Область занимает часть бассейна Верхней Волги и её притоков: Которосли, Юхоти, Черёмухи, Ити и др. Её протяжённость с запада на восток в самом широком месте достигает 220 км, в самом узком – до 65 км, с севера на юг область протягивается на 275 км. Её площадь 35,9 тыс. км². На севере Ярославская область граничит с Вологодской, на востоке – с Костромской, на юго-востоке – с Ивановской, на юге – с Владимирской, на юго-западе – с Московской, на западе – с Тверской областями.

Поверхность региона представляет собой равнину, сформировавшуюся в полосе предпоследнего оледенения (Новский, 1959). Среди равнины выделяются обширные низины, сложенные рыхлыми озерными отложениями, имеющими почти плоскую поверхность, поднимающуюся не более чем до 100 м абсолютной высоты. Между низинами местность имеет волнистый рельеф. Лишь в южной части области и кое-где на крайнем её севере наблюдаются большие высоты.

Область входит в европейско-сибирскую подобласть Голарктики, которой соответствует лесная зона, подразделяемая обычно на подзоны хвойных, смешанных и широколиственных лесов (Богачев и др., 1959). Северная часть её территории относится к подзоне южных хвойных лесов с наличием широколиственных пород, а южные районы – к подзоне смешанных лесов с хвойными и широколиственными породами. Граница между подзонами южных хвойных смешанных лесов проходит с запада на восток несколько южнее г. Углича и г. Ярославля (Шаханин, 1945).

Климат Ярославской области умеренно-континентальный, с умеренно-холодной зимой и умеренно-тёплым летом. Вместе с тем климат региона имеет яркие черты переходного от морского к континентальному, что является

следствием её географического положения (Поташов, 1959). Средняя температура января в Ярославле $-10,8^{\circ}\text{C}$, а июля $+18,2^{\circ}\text{C}$.

Вся область располагается в зоне достаточного увлажнения. На её территории выпадает от 500 до 600 мм осадков в год, причём больше всего их приходится на летние месяцы (Поташов, 1959).

Ярославская область богата реками. Их насчитывается более 200 общей протяжённостью свыше 5 тыс. км (Крайнер, Студенов, 1959). Самой крупной артерией является р. Волга, которая берёт начало на Валдайской возвышенности и впадает в Каспийское море, имея длину 3690 км. В регионе насчитывается более 80 озёр, самые крупные из которых – озеро Неро площадью 5130 га и уровнем абсолютной высоты 95 м, и Плещеево озеро площадью 5002 га и уровнем 137,5 м абсолютной высоты. Самым крупным искусственным водоёмом Ярославской области и мира в целом является Рыбинское водохранилище, которое возникло в юго-восточной части Молого-Шекснинской низменности на месте существовавшего здесь в ледниковый период озера (Богачев, 1959). Площадь зеркала Рыбинского водохранилища 4560 км^2 , что составляет более $\frac{1}{8}$ части территории региона.

Ярославская область расположена в дерново-подзолистой зоне. Основные почвы – дерново-подзолистые, образовавшиеся под переменным влиянием древесной и травяно-луговой растительности (Великанов, 1959).

Основные исследования *S. dulcamara* проведены на территории Кировской области, в связи с чем этот регион в данном разделе характеризуем более детально.

В современных границах Кировская область занимает $120\,374 \text{ км}^2$ лесного Поволжья на северо-востоке Русской равнины в центрально-восточной части Европейской России между $56^{\circ}03'$ и $61^{\circ}04'$ северной широты и $41^{\circ}17'$ и $53^{\circ}56'$ восточной долготы. Область вытянута с севера на юг на 570 км, с запада на восток на 440 км; её граница имеет сложную конфигурацию и протяжённость около 3,5 тыс. км (Экологическая ..., 2001). На севере граничит с Архангельской областью и Республикой Коми, на востоке – с Пермским краем и Республикой

Удмуртия, на западе – с Нижегородской, Костромской и Вологодской областями, на юге – с республикой Марий Эл и Татарстан (Жуйкова, 2009).

Современное геологическое строение Кировской области формировалось в течение почти двух млрд. лет (Природа ..., 1999). Фундамент Восточно-Европейской платформы, где находится территория области, сложен кристаллическими породами, образовавшимися в докембрии (Окружающая ..., 1996). Сверху они перекрыты пластами палеозоя, верхняя часть которых представлена отложениями пермской системы (нижней и верхней пермью). Отложения верхней перми имеют мощность от 300 м и более и представлены казанским и татарским ярусами (Экологическая ..., 2001).

Ведущая роль в формировании крупных черт рельефа области принадлежит тектонике (Исупова, 1997). Становление рельефа Вятского Прикамья началось уже с конца палеозоя, но свой современный облик он приобрёл на неотектоническом – неогенчетвертичном – этапе геоморфологического развития. Общий итог неотектонических движений составил величину около плюс 150–200 м (Прокашев и др., 2003). Тектонические формы рельефа на территории области представлены крупными возвышенностями: Вятско-Камской возвышенностью, Вятским и Северными Увалами, которые сформировались в конце триасового и в начале юрского периодов, а также низменностями: Верхневятской, Верхнекамской, Прилузской, Кирово-Котельничской, Ветлужской, Яранско-Когшагской, Кильмезской (Жуйкова, 2009 а).

Ледниковые формы рельефа связаны с воздействием на территорию области Днепровского и Московского оледенений (Экологическая ..., 2001). Они распространены в северной части региона, так как южная его половина оледенению не подвергалась (Исупова, 1997). Формы рельефа, созданные деятельностью ледника, представлены моренными грядами и холмами в верховьях рек Камы, Вятки, Волосницы, севернее р. Чепцы, г. Кирова и на Моломо-Ветлужском междуречье (Экологическая ..., 2001).

Карстовые формы рельефа приурочены к осевой части Вятского Увала в пределах центральных и южных районов области, где карстующиеся породы

казанского яруса пермской системы выходят близко к поверхности. Наиболее характерно карст выражен в Медведском бору Нолинского района (озёра, воронки, щелевидные провалы, рвы) и в Советском районе (Соловьев, 1986).

Для Кировской области, как и для соседних регионов (Пермской, Нижегородской областей и Удмуртии), характерны оригинальные формы рельефа – пуги (местное название), или «дресвяные горы». Это холмы различных размеров и форм: одни – караваеобразные, другие – конические, третьи – вытянутые в виде глив. Они встречаются одиночно и группами, приподняты над общим уровнем водоразделов на 10–25 (до 50) м и даже на 40–50 м (Исупова, 1997).

На территории Кировской области распространены и другие морфоскульптуры: структурно-аккумулятивные (водоразделы), эрозионно-аккумулятивные и эрозионные (речные долины, лога, овраги), суффозионные (западины), эоловые (дюны), оползневые (оползни), антропогенные.

Современное положение области в глубине материка, в 800 км от Ледовитого океана и в 1000 км от Каспия, обуславливает континентальность её климата с продолжительной холодной многоснежной зимой и умеренно тёплым летом, с большими суточными и сезонными перепадами температур и влажности (Соловьев, 1986). По классификации Б. П. Алисова (1956) территория области расположена в условиях континентального климата умеренного пояса, где преобладающим является континентальный воздух умеренных широт (Климат..., 1982).

Континентальность климата чётко прослеживается в суточном, месячном, сезонном и годовом ходе температуры воздуха (Френкель, 1996). Так, средняя годовая амплитуда температур воздуха по региону, определяемая по разнице средней многолетней температуре самого холодного (январь – 13,5–15° ниже нуля) и самого тёплого месяца (июль – 17–19° выше нуля), равна 30–33° (Френкель, 1997).

Территория Вятско-Камского Предуралья в большей степени подвержена влиянию циклонов (60 %) и в меньшей – влиянию антициклонов (40 %). Преобладающими являются циклоны, приходящие с запада, а также местные циклоны, формирующиеся в континентальном умеренном воздухе вблизи

умеренного фронта, главным образом, в тёплую половину года (Прокашев и др., 2003). Влагосодержание воздуха более высокое, чем в Нижегородской области и Республике Татарстан. В среднем за год относительная влажность равна 75–79 %. Причём на крайнем юго-востоке она наименьшая (Френкель, 1997).

Благодаря особенностям климатических условий, тектонического и геологического строения, характера рельефа Кировская область богата водами (Жуйкова, 2009 б). Общая протяжённость рек в пределах области составляет приблизительно 66650 км. В области имеется 19753 водотока, свыше 1000 озёр общей площадью 14812 га и 12994 га прудов и водохранилищ, 150200 га болот, 1980 родников (Экология ..., 1996). Большая часть территории относится к бассейну р. Волги, а два северных района (Лузский и Подосиновский) – к бассейну р. Северной Двины. Главный водораздел проходит по Северным Увалам и Верхнекамской возвышенности (Экологическая ..., 2001).

Кировская область почти безраздельно владеет крупной рекой Вяткой. Из 1314 км её пути от истока в Удмуртии до слияния с Камой в Татарии более 1250 км приходится на Кировскую область (Соловьёв, 1986). В Вятку впадает большое количество притоков. Наиболее крупные правые: Кобра, Летка, Великая, Молома, Пижма; левые: Чёрная Холуница, Белая Холуница, Чепца, Быстрица, Воя, Кильмезь (Кликашева, 1997). По восточным районам протекает р. Кама, длина её в пределах области составляет 551 км. Река Юг и её самый крупный приток р. Луза (бассейн р. Северная Двина) заходят в пределы северных районов области своим средним течением. Кроме того, в области берут начало реки Ветлуга и Большая Кокшага. По характеру режима они относятся к равнинному типу.

Среди озёр региона наиболее многочисленны старичные, единичны карстовые и суффозионные. В целом Кировскую область не назовёшь озёрным краем. Вместе с прудами общее число замкнутых водоёмов составляет 5,5 тысячи (Соловьёв, 1997).

Кировская область относится к поясу интенсивного торфонакопления: здесь сосредоточено 53 % болот всего Волго-Вятского региона (Уланов, Журавлёва, 1997). Значительные площади болота занимают в северо-восточных, северо-западных и центральных районах (Природа ..., 1999).

Богата вятская земля подземными водами – и грунтовыми (безнапорными), и пластовыми (артезианскими, напорными). Глубина уровня грунтовых вод колеблется от 20–30 м на возвышенностях до нескольких метров в низинах, а в долинах рек, по оврагам они нередко выходят на поверхность в виде ключей и родников (Соловьёв, 1986).

Вследствие значительной протяжённости и разнообразия природных условий в пределах Кировской области сложились предпосылки для формирования разнообразных типов почв, число которых достигает полутора десятков (Прокашев, Охорзин, 1996). Каждый из них образуется в определённых биоклиматических и почвенно-гидрологических условиях, обуславливающих один-два ведущих, и порой несколько дополнительных процессов почвообразования (Прокашев, 1997).

Среди многообразия почв региона наиболее распространены следующие типы:

- подзолистые, болотно-подзолистые, болотные верховые, типичные для северной части области (средняя тайга);
- дерново-подзолистые, болотные низинные, занимающие центральную и, в меньшей мере, южную часть области (южная тайга и смешанные леса);
- серые лесные, встречающиеся наряду с дерново-подзолистыми почвами в зоне смешанных лесов на юге области;
- дерновые (литогенные, оглеённые, карбонатные и т.п.), повсеместно выделяемые на крупномасштабных почвенных картах области в соответствующих геоморфологических условиях;
- аллювиальные, или пойменные почвы, приуроченные к долинам больших и малых рек области (Прокашев, 1992).

Фон почвенного покрова создают подзолистые и дерново-подзолистые почвы (Прокашев и др., 2003). Первые занимают около трети площади области. Основные массивы их находятся к северу от Северных Увалов и Верхнекамской возвышенности, т.е. в северо-западных и северо-восточных районах области. Дерново-подзолистые почвы покрывают почти половину площади региона (Прокашев, Охорзин, 1996).

Материнские породы почв Кировской области разнообразны по своему возрасту и происхождению, механическому и химико-минералогическому составу. Из древних почвообразующих пород наиболее характерны отложения пермской системы возрастом свыше 200 млн. лет. В качестве материнских пород они встречаются преимущественно в центральной и южной частях области, где выступают более или менее крупными контурами на приподнятых участках Вятских Увалов и Вятско-Камской возвышенности.

Почвообразующие породы четвертичного возраста не уступают древним по распространению. Они образовались 1–2 млн. лет назад из коренных местных и перемещённых с севера наносов различного происхождения, главным образом, при участии льда днепровского и московского оледенений, а также атмосферных и речных вод (Прокашев, 1992).

Одним из ведущих агентов почвообразования является растительность. В соответствии с ботанико-географическим делением Кировская область входит в состав Уральско-Западносибирской провинции Европейской таёжной хвойнолесной области (Зубарева, 1997). На всей площади края зональной растительностью, соответствующей климату, являются леса. Однако большая протяжённость территории с севера на юг определяет различие этих лесов (Зубарева, 1996). Север и центральную часть области занимают хвойные (таёжные) леса, на юге растут широколиственно-хвойные (подтаёжные). Хвойные леса, в свою очередь, подразделяются на подзону средней и южной тайги. На севере по линии Опарино – Мураши – Нагорск – Кирс – Бисерово расположена подзона средней тайги. Срединная часть области до линии Тужа – Советск – Нолинск – Нема находится в подзоне южной тайги. Южнее этой линии начинаются смешанные или широколиственно-хвойные (подтаёжные) леса. Они образуют переходную полосу между зоной тайги и широколиственными лесами (Зубарева, 1997). Здесь преобладают широколиственные деревья – *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Ulmus laevis* Pall. В юго-восточных районах они составляют чистые липовые и дубово-липовые леса. Широколиственные деревья и кустарники присутствуют и в

хвойных лесах этой подзоны, образуя так называемые рамени – травяные ельники с липой или орешником в подлеске (Фокин, 1929, 1930). Реальные границы между подзонами весьма неровные и с научной точки зрения нуждаются в уточнении (Прокашев и др., 2003).

Меридиональное положение области, особенностью которого является соседство с европейской и уральско-сибирской территориями, наложило отпечаток на строение лесов региона. Как и в европейской тайге, древостой тёмнохвойных лесов области образован в основном *Picea abies* (L.) H.Karst., *Picea obovata* Ledeb. и *Picea* × *fennica* (Regel) Kom., а в южной тайге присутствуют растения дубрав. Влиянием восточных территорий объясняется значительная примесь *Abies sibirica* Ledeb. в древостое и наличие папоротников в напочвенном покрове леса (Зубарева, 1996).

В целом по области лесные земли занимают 8085,7 тыс. га, что составляет 67,2 % общего земельного фонда (Экологическая ..., 2001). Лесистость (лесопокрытая площадь) области равна 62,8 % (О состоянии ..., 2001).

В пределах каждой подзоны растительность также неоднородна. Наряду с зональными лесами плакоров встречаются аazonальные растительные сообщества, формирование которых вызвано разными причинами (рельеф, горные породы, геологическая история, деятельность человека) (Зубарева, 1996).

Во всех подзонах встречаются болота. Наиболее распространены низинные – травяные, кустарниковые, лесные в понижениях рельефа на водоразделах и в долинах рек. У нас проходит южная граница распространения сфагновых (верховых) болот, среди которых преобладают кустарничково-сфагновые с кассандрой или багульником и низкорослой сосной (Соловьёв, 1986).

Определённые климатические условия послеледникового периода способствовали широкому расселению сосновых лесов на территории области. Одним из таких сохранившихся древних участков является Медведский бор. От других сосняков его отличает обилие степных растений (Зубарева, 1996).

Повсеместно развита луговая растительность, представленная в основном суходолами и реже пойменными (заливными) лугами (Соловьёв, 1986). Широкая

долина р. Вятки занята пойменной растительностью с разнотравно-злаковыми, крупнозлаковыми, осоковыми лугами, с фрагментами лесов (Тарасова, 2007).

В пределах области сошлись представители восточной и западной, северной и южной флоры. Многие виды нашли у нас границу своего распространения. Современная флора области представлена 1470 видами из 124 семейств (Тарасова, 2007). Аборигенная фракция занимает 72,65 %, адвентивная – 27,35 %.

Флора области носит умеренно-бореальный характер, обусловленный расположением её территории в границах таёжной зоны (Тарасова, 2007). Преобладают бореальные виды (37,69 %), немногочисленны арктические элементы (3,13 %), большую роль играют представители лесостепи (25,64 %) благодаря обилию адвентивных видов. Поскольку территория области располагается у южной границы тайги, в большом количестве здесь произрастают неморальные и бореально-неморальные виды (18,78 %), плюризональных элементов немного (12,38 %), тропические виды занимают 2,38 %.

На территории области преобладают мезофиты (66,54 %). Наличие экотопов с повышенной влажностью определяет достаточное число гигрофитов (17,42 %), доля настоящих водных растений (гидрофитов) мала (4,83 %). В южных районах области, особенно на песчаных почвах в сухих сосновых лесах, присутствуют ксерофиты (11,22 %).

Таким образом, в исследуемых регионах имеются территории с условиями, оптимальными для произрастания исследуемого вида. В Нижегородской области, кроме корнеотпрыскового полукустарника, произрастающего на песчаных субстратах, в условиях дерново-подзолистых среднесуглинистых почв исследуемый вид обнаружен в виде полудревесной лианы. В Ярославской области на берегу пруда паслён существует в виде полукустарника с приподнимающимися побегами, полудревесной лианы и малолетника вегетативного происхождения. В Кировской области на берегу р. Вятка растение имеет вид полудревесной лианы и полукустарника с приподнимающимися побегами. Условия, в которых обнаружены и изучены биоморфы *S. dulcamara*, детально описаны в главе 4, особенности строения и развития жизненных форм вида – в разделе 5.2.

Глава 3 Материал, методы исследования и терминология, используемая при описании объекта

Solanum dulcamara L. (паслёна сладко-горького) изучали с 2010 г. по 2021 г. В качестве объекта исследования вид выбран на основании следующих критериев: европейское происхождение среди представителей *Solanum*, лиановидная жизненная форма и доступность мест произрастания для сбора особей.

В период с 2010 г. по 2014 г. проводили полевые исследования. Материал собирали на левом коренном берегу р. Вятки в окрестностях д. Малая Гора вдоль садового товарищества «Северянка», расположенного в подзоне южной тайги Кировской области (рисунок 3.1). Дополнительные данные получены в результате выездов в другие регионы. С 2011 г. по 2013 г. паслён изучали на берегу искусственного пруда в парке им. Н. А. Морозова пос. Борок Ярославской области, расположенного в подзоне южной тайги. В 2011–2012 гг. – в окрестностях г. Дзержинска, располагающемся в Волжско-Окском междуречье, зоне хвойно-широколиственных лесов Нижегородской области: на правом берегу р. Ржавка в районе Дзержинского затона и Окской набережной и в городском парке на песчаных почвах.

Во время полевых исследований сообщества характеризовали по общепринятым методикам (Сукачёв, 1928; Шенников, 1964; Ниценко, 1971; Ипатов, Кирикова, 1997) путём закладки временных пробных площадей размером 10×10 м. Ценозы, расположенные узкой полосой вдоль водоёмов, описывали в естественных границах. Всего выполнено порядка 30 геоботанических описаний.

Для каждой площадки отмечали порядковый номер, дату описания и местонахождение, визуально определяли особенности среды (влажность почвы, освещённость, характер напочвенного покрова), видовой состав с указанием фенологической фазы и обилия растений по балльной шкале J. Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1951).

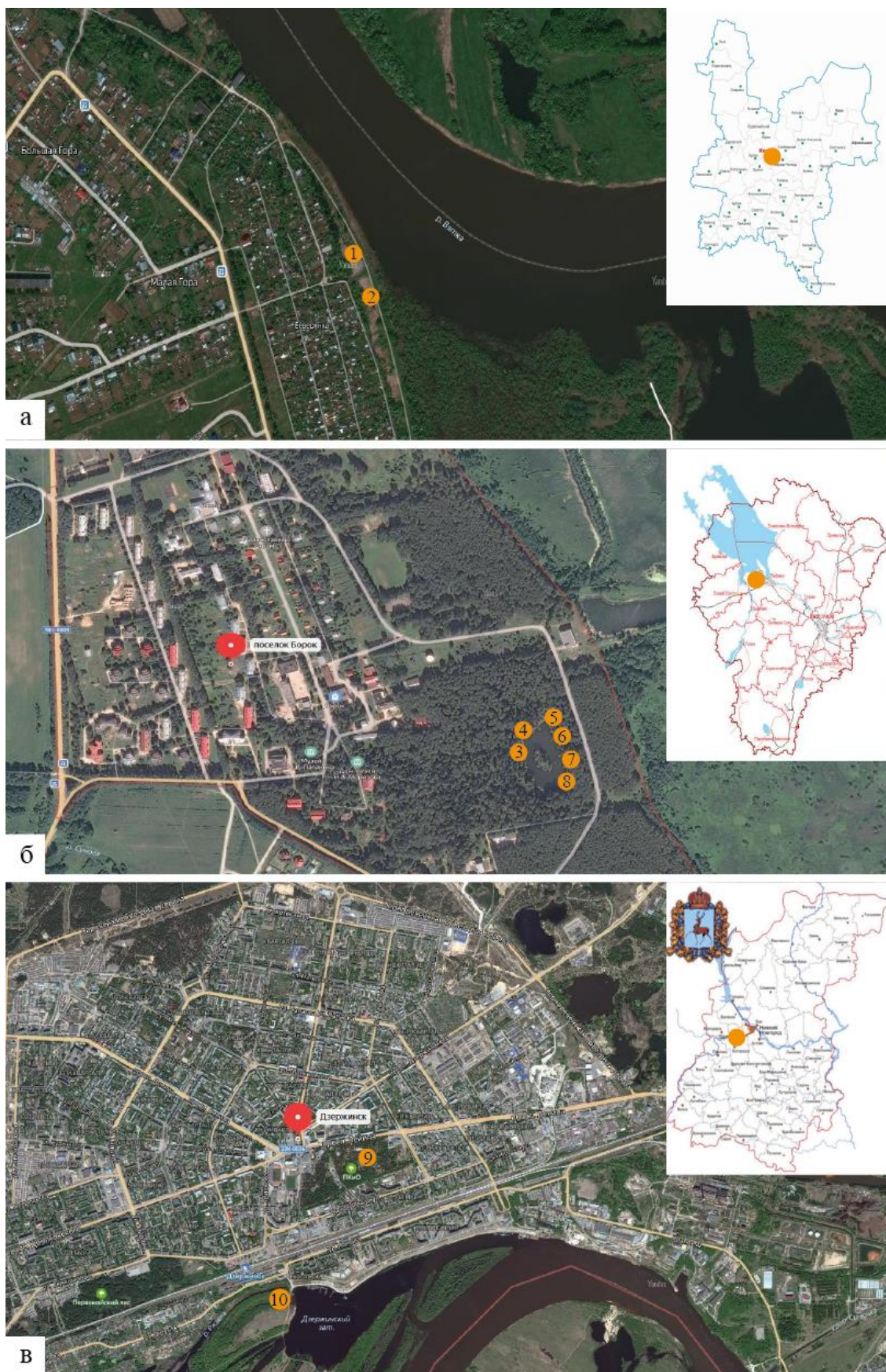


Рисунок 3.1 – Места сбора *Solanum dulcamara* на территориях (обозначены оранжевыми кружками): а – Кировской области; б – Ярославской области; в – Нижегородской области; 1–10 – номера исследуемых сообществ

Она имеет следующее содержание: г – вид чрезвычайно редок и имеет незначительное покрытие; + – вид редок и имеет малое проективное покрытие; 1 – вид представлен большим числом особей, но его покрытие невелико, или малым, но с большой площадью покрытия; 2 – вид представлен очень обильно, площадь проективного покрытия составляет 5–25 %; 3 – площадь проективного покрытия – 25–50 %; 4 – площадь проективного покрытия – 50–75 %; 5 – площадь проективного покрытия более 75 % (приложение, таблица). Описание сообществ сопровождали фотоматериалами особей исследуемого вида и внешнего облика ценоза в целом.

Наблюдали за растениями в течение всего вегетационного сезона (с III декады апреля до IV декады октября) с периодичностью в 10–15 дней в Кировской области и трижды за сезон в других регионах.

Для уточнения деталей структурной организации *S. dulcamara* в других регионах, исследованы образцы фондов 10 гербариев страны: Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE), Главного ботанического сада РАН (МНА), Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYKO), Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (IBIW), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS), Гербария им. М. Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Московского педагогического государственного университета (MOSP), Томского государственного университета (ТК), Сыктывкарского государственного университета (SYKT). Всего просмотрено более 3,5 тыс. гербарных листов из разных географических точек мира (рисунок 3.2). Образцы фотографировали, фиксировали места сбора материала, определяли жизненные формы растений, зарисовывали отдельные побеговые системы.

Различий в структурной организации особей, изученных в природе и на гербарных образцах, не выявлено. Это свидетельствует о том, что на территории трёх областей, в которых выполнены полевые исследования, выявлены все возможные биоморфы вида.

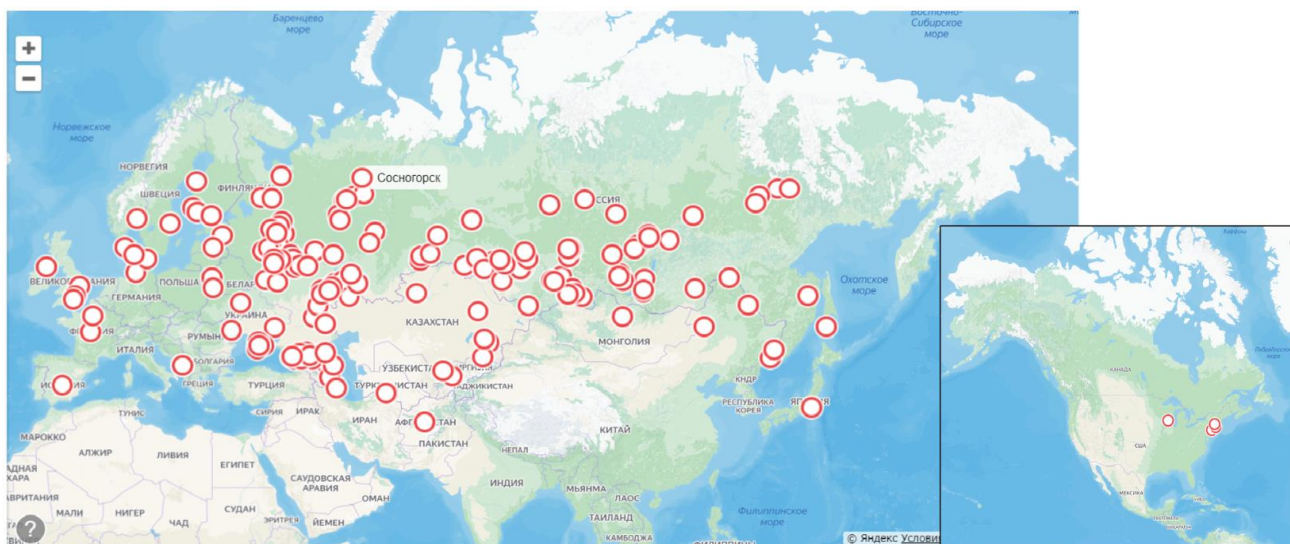


Рисунок 3.2 – Карта Евразии и Северной Америки: точками отмечены территории изученных гербарных образцов

В полевых условиях у особей *S. dulcamara* описывали типы побегов; их положение в пространстве; наличие листьев и их строение; степень воздействия особи на среду; а также учитывали ряд морфометрических показателей: число побегов, слагающих симподиальную ось; число метамеров в составе побегов разных порядков ветвления; ширину и длину листовую пластинки; длину черешка.

Для рассмотрения подземных органов растение раскапывали, стараясь сохранить целостность структур. Из естественной среды изымали часть особей, отдельные побеговые системы или органы растений (соцветия, листья, корневища) для проведения дальнейшего морфологического анализа. Всего изучено более тысячи особей, выполнено порядка 300 морфометрических измерений по указанным признакам, проведена их статистическая обработка.

Из каждого ценоза отбирали пробу почвы для определения её типа, гранулометрического состава, содержания физической глины, уровня pH, массы нитратного азота (NO_3) и обменного аммония (NH_4), используя методику, описанную в ГОСТ 17.4.4.02-2017. Точечные пробы отбирали шпателем на пробных площадках методом конверта. Масса объединенной пробы составляла не менее 1 кг. Всего отобрано 10 образцов. Они проанализированы в лаборатории ФГБУ ГЦАС «Кировского испытательного центра».

В камеральных условиях обрабатывали данные геоботанических описаний, по результатам анализа которых характеризовали типы сообществ, и путём построения лепестковых диаграмм по шкалам Д. Н. Цыганова (Цыганов, 1983) оценивали амплитуды экологического ареала исследуемого вида в целом и в границах исследуемых ценозов. Для выполнения этой работы использовали пакет программ Microsoft Office (2013).

Согласно методике Л. А. Жуковой (Жукова, 2004) определяли экологическую валентность *S. dulcamara*, которая выражается в баллах и указывает на степень пластичности вида по отношению к каждому из 9 факторов (данные по фактору переменности увлажнения почвы – fН – для модельного вида не приводятся) среды. Как отношение сумм экологических валентностей с суммой шкал вычисляли индекс толерантности вида (I_t), данные которого свидетельствуют о степени его приспособленности к совокупности всех факторов среды. Чем выше значение I_t , тем шире возможности произрастания особей вида в границах конкретных сообществ.

В ходе камеральной обработки характеризовали побеговые системы: указывали степень ветвления исходного побега; типы листьев вдоль побегов разных порядков ветвления; отмечали разнообразие форм листовых пластинок и степень их расчленения; определяли тип соцветия и его положение; изучали строение цветка; описывали тип и ёмкость почек. При оценке подземных органов отмечали тип корневой системы; наличие почек на корнях; размеры, цвет и степень ветвления стеблеродных придаточных корней; тип, способ нарастания и длительность жизни корневища; размеры слагающих его резидов; наличие на нём почек возобновления и их число. Отдельные структуры побеговых систем изучали с помощью бинокляров МСП-1 и Микромед МС-2-ZOOM со встроенным видеоокуляром. Полученные в ходе морфологического анализа результаты отражали в виде схем и рисунков с помощью графической программы Adobe Illustrator SC6, где применяли единую авторскую систему условных обозначений (рисунок 3.3).

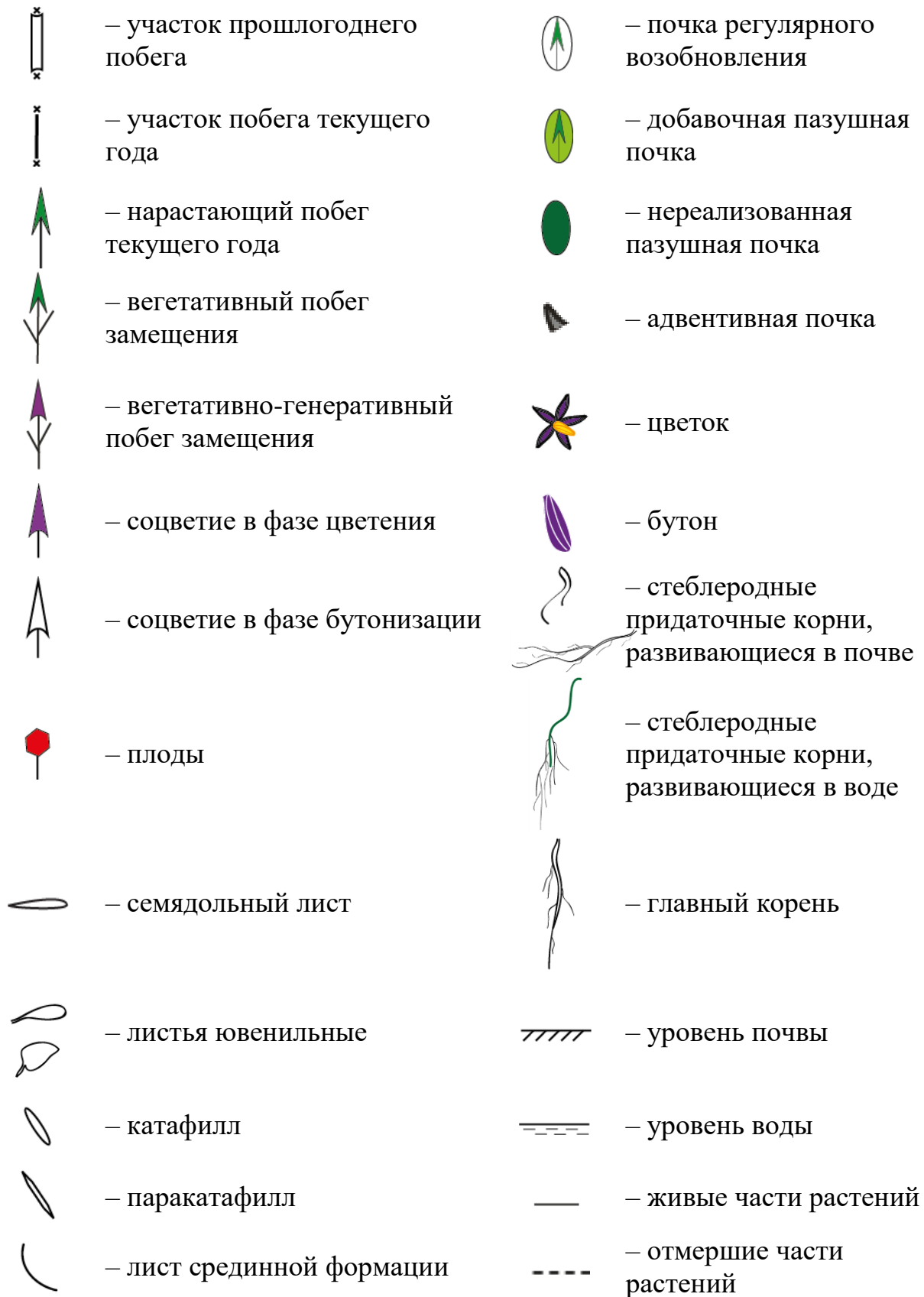


Рисунок 3.3 – Условные обозначения, используемые в схемах и рисунках

Для более детального изучения процессов побего- и корнеобразования особей, произрастающих в зоне застойного увлажнения, части побеговых систем из естественной среды (берег пруда в пос. Борок) переносили в лабораторные условия и помещали в ёмкость с водой, отобранной в местах сбора материала. Эксперимент продолжался с первых чисел мая до середины июня. За этот период у растений оценивали число тронувшихся почек; типы листьев вдоль побегов; степень их расчленения; число, размеры, цвет, порядок ветвления корней. Некоторые части побегов черенковали и помещали в воду для отслеживания сроков корнеобразования.

Из отобранных осенью в ходе полевых работ плодов извлекали семена, изучали их морфологию и хранили до весны в бумажных конвертах. В апреле в трёх повторностях закладывали эксперимент по определению всхожести с целью изучения начальных стадий онтогенеза модельного вида. Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге и в горшочках с почвой.

В лабораторных условиях изучали особенности внутреннего строения осевых органов (стебля, корней) модельного вида. Срезы выполняли вручную при помощи лезвия. Подготовленные временные препараты окрашивали по методу Мейле (Барыкина и др., 2004) и рассматривали под световыми микроскопами: тринокулярным Levenhuk D870T и бинокулярным Motic BA 300 со встроенной фотокамерой. Полученные результаты сопровождали фотоматериалами.

За основу исследования принят разработанный И. Г. Серебряковым (1948, 1949, 1952, 1954) на базе сравнительно-морфологического метода способ описания конкретных структур. Наиболее цельной биологической и структурной единицей древесных и травянистых растений признан побег (Мазуренко, Хохряков, 2010). Он состоит из осевой части (стебля), листьев, почек и развивается как «единое целое» (Гатцук, 1974, с. 101). По направлению роста побеги подразделяют (Серебряков, 1952) на ортотропные, растущие перпендикулярно, и плагиотропные, ориентированные наклонно или параллельно относительно поверхности почвы. Они относятся к изотропным, сохраняющим направление роста в течение всей жизни. Побеги, меняющие

положение в пространстве в процессе своего развития, названы анизотропными. Среди них выделяют приподнимающиеся, выющиеся, цепляющиеся, дуговидные, поникающие и другие варианты побегов. У исследуемого растения описаны выющиеся, приподнимающиеся и ортотропные побеги.

В зависимости от длины междоузлий и наличию розеточной части побеги бывают удлинёнными (с расставленными узлами и длинными междоузлиями), укороченными (с сильно сближенными узлами и короткими междоузлиями), полурозеточными (с ассимилирующими листьями на укороченной базальной и последующей удлинённой частях побега). Для *S. dulcamara* характерны только удлинённые побеги.

По числу цветений и плодоношения побеги исследуемого растения – монокарпические. Под ними, вслед за представлениями И. Г. Серебрякова (1959, с. 4) понимаем побеги, «развивающиеся из почек возобновления и завершающие свой цикл развития в течение первого, второго, третьего или, реже последующих лет образованием соцветия или одиночных цветков и отмирающие после плодоношения».

По длительности цикла развития у *S. dulcamara* выделены моноциклические и дициклические побеги. В первом случае цикл развития побегов от раскрытия почек до цветения и плодоношения завершается в течение одного вегетационного периода, во втором – двух.

В зависимости от выполняемых функций выделяют следующие типы побегов: побеги возобновления, развивающиеся в базальной части годичного побега из почек регулярного возобновления, не отмирающие в год их формирования и роста, и сохраняющиеся до следующего вегетационного периода (Серебряков, 1952). В отличие от них побеги обогащения развиваются в верхней части материнского побега, отмирают в год появления из почек, увеличивают семенную продуктивность и фотосинтезирующую поверхность растения (Серебряков, 1952). Описанные типы являются вариантами побега ветвления (Мазуренко, Хохряков, 1977). К последнему относятся и побеги

замещения (Гетманец, 2008), которые в результате симподиального нарастания формируются в составе побегового тела растения, в том числе исследуемого вида.

Побеги замещения у *S. dulcamara* относим к силлептическим (терм.: Spath, 1912), «регулярно возникающим из пазушных почек растущего побега без предшествующего периода покоя» (Грудзинская, 1960, с. 972). Появление таких побегов происходит одновременно с ростом главной оси.

В качестве особого типа побегов, описанных И. Г. Серебряковым (1959, с. 29), у изучаемого вида охарактеризованы побеги с неполным циклом развития – «отмирающие в вегетативном состоянии, не доходя до формирования цветков». Они сходны с силлептическими в том, что развиваются из почки без периода покоя, но отличаются от них на вегетативной фазе развития прекращением роста материнского побега.

Также у *S. dulcamara* обнаружены побеги, занимающие промежуточное положение между генеративными и скрытогенеративными. Последние, в понимании И. Г. Серебрякова (1959), несут на своём конусе нарастания зачаточное соцветие, но никогда не реализующееся. В нашем случае цветки на побеге развиваются до стадии бутонов.

В зависимости от положения на побеге, размеров, консистенции, окраски листовой пластинки, а также выполняемой функции, у *S. dulcamara* выделяется три формации листьев: низовая, срединная и верховая. При описании особенностей морфологии *S. dulcamara* в качестве листьев низовой формации указываем катафиллы – сидячие структуры с редуцированной листовой пластинкой. В основании побега исследуемого растения присутствуют элементы, переходные между листьями низовой и срединной формации, – паракатафиллы (терм.: Шилова, 1988). Они отличаются особой, обратнойцевидной, формой листовой пластинки и коротким черешком. Листья верховой формации у *S. dulcamara* отсутствуют. Для особей вида свойственна гетерофиллия, которую с позиций взглядов И. Г. Серебрякова (1952) понимаем как различие в структуре, величине и форме листьев метамеров единого побега. Разнообразие форм листьев срединной формации и степень их рассечённости описаны согласно

представлениям С. В. Мейена (Meyen, 1973) и Н. П. Кренке (1933–1935), а также с позиций ряда авторов (Holtan & Nake, 2003; Корона, Васильев, 2007; Knapp, 2013).

Структуру соцветия определяли, опираясь на типологический подход W. Troll (1964, 1969) и комплементарный (физиономический, ритмологический) подход Т. В. Кузнецовой (Кузнецова 1985, 1991, 1992; Кузнецова и др., 1992). Для его характеристики использовали ряд признаков: положение относительно побеговой оси; наличие и тип прицветников; порядок ветвления и способ нарастания осей. Соцветие паслёна описано как псевдолатеральное (терм.: Нуралиев, 2012): терминальное по происхождению, но занимающее физически боковое положение.

При характеристике соцветия используем термин «синфлоресценция», под которым, вслед за представлениями W. Troll (1964), понимают «всю совокупность осей цветоносного побега, включающую главную ось, заканчивающуюся терминальным цветком либо главной флоресценцией, и все параклади» (Кузнецова, 1991, с. 76). Главная ось и параклади (боковые оси) заканчиваются некоторой совокупностью цветков – флоральной единицей (Кузнецова, 1992). У исследуемого растения она представлена нижележащим междоузлием с отмершей верхушкой и пазушным цветком, т.е. неравнобоким дихазием.

На базе изучения циклов развития монокарпических побегов луговых трав рядом авторов (Шенников, 1941; Смелов, 1937; и др.) было введено понятие о малом и большом жизненных циклах. Цикл развития побега от развёртывания почки до отмирания его после плодоношения – малый цикл; от прорастания семян до отмирания всех вегетативных поколений – большой. Позднее (Серебряков, 1952, 1959; Скрипчинский и др., 1970; Серебрякова, 1971) стали выделять полный онтогенез побега – его жизнь от заложения почки до отмирания всех частей. С позиций этих представлений у *S. dulcamara* выделяем следующие фазы в развитии побега: почки, вегетативно-ассимилирующего побега, вегетативно-генеративного побега и вторичной деятельности. Последняя фаза характерна для многолетних побегов, которые существуют в виде резиды – базального участка побега (терм.: Нухимовский, 1969 а, б, 1997) – в составе корневища. Корневище,

или ризом определяем как «подземный или ползущий по поверхности почвы побег, выполняющий функции отложения запасов, возобновления и, часто, вегетативного размножения» (Серебряков, Серебрякова, 1965, с. 67). По типу формирования корневище *S. dulcamara* эпигеогенное, имеющее надземное происхождение, другими словами «вторично-подземное» (терм.: Борисова, 1960), т.к. подвергается пассивному засыпанию субстратом.

Побеговые системы *S. dulcamara* описаны с позиций концепции архитектурных моделей (Hall, Oldeman, 1970; Hall et al., 1978). Под этим термином авторы подразумевают «некоторые строго определённые варианты формирования системы побегов у тропических деревьев» (Серебрякова, 1981, с. 164). Известно, что архитектурные модели не связаны ни с размерами растения, ни с жизненными формами и не зависят от экологических условий (Борисова, 1991). Для исследуемого растения среди известных 23 вариантов архитектурных моделей выделены две наиболее полно отражающие особенности его побегообразования: модель Chamberlain и модель Leeuwenberg, для которых характерно акросимподиальное ветвление и образование одного или нескольких (соответственно) побегов замещения.

Изучая архитектурные модели у трав, Т. И. Серебрякова (1977, 1979, 1981, 1987) назвала их «моделями побегообразования», отмечая, что «представление об «архитектурном сооружении» вполне применимо к деревьям, но мало увязывается с обликом трав» (Серебрякова, 1981, с. 167). Выделены симподиальные (полурозеточная и длиннопобеговая) и моноподиальные (розеточная и длиннопобеговая) модели побегообразования (Серебрякова, 1981). Позднее в качестве особого варианта симподиальной длиннопобеговой модели предложена гемисимподиальная (Вишницкая, Савиных, 2008). У исследуемого вида описана симподиальная длиннопобеговая модель побегообразования. Для него характерно акросимподиальное нарастание, когда, согласно представлениям Л. Е. Гатцук (1970, 1974), «сильные боковые побеги сосредоточены у верхушки материнского» (Мазуренко, 1986, с. 18).

В работе использованы представления о модульной организации растений Н. П. Савиных (2002, 2007, 2008): анализ побеговых систем дан на уровне элементарного, универсального и основного модулей. Под модулем, вслед за представлениями ряда авторов (Гатцук, 1974, 1994; Шафранова, 1980; Антонова, Лагунова, 1999; Марфенин, 1999), понимаем однотипную структуру тела растения, возникающую в результате одного цикла формообразования, закономерно повторяющуюся во времени и пространстве.

Элементарный модуль – мельчайшая, простейшая, далее неделимая элементарная биоморфологическая единица побегового тела растения, закладывающаяся в течение одного пластохрона. Это элементарный метамер (терм.: Барыкина, Гуленкова, 1983), состоящий из нижележащего междоузлия, узла с отходящим от него листом, пазушной почки и её производных.

Универсальный модуль – одноосный побег, формирующийся в результате деятельности одной апикальной меристемы; элементарная биоморфологическая единица побеговой системы растения.

Основной модуль – пространственно-временная структура, которая формируется на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяется в строении зрелых генеративных особей; элементарная биоморфологическая единица особи.

В исследование структуры побегов важный вклад внесла концепция структурно-функциональных зон, предложенная W. Troll (1964). Его идеи были подхвачены и развиты отечественными ботаниками. Л. С. Мусина (1976, 1977) сформулировала представление о нижней зоне торможения. Т. И. Серебрякова с соавт. (1978, 1986) описали зоны розеточно-моноподиальных трав и ввели термин «формула», с помощью которой можно представить полный ряд структурно-функциональных зон. В дальнейшем эти работы дополнили И. В. Борисова и Т. А. Попова (1990), которые выделили верхнюю и среднюю зоны торможения, описали несколько типов схем структурно-функционального зонирования растений с симподиальным типом нарастания побегов, монокарпических многолетних растений и растений с моноподиальным типом

нарастания побегов. Н. П. Савиных (1998, 2000) охарактеризовала зону ложнотерминального интеркалярного соцветия и скрытогенеративную зону у побегов вероник. Позже эти представления были перенесены на древесные растения (Хохряков, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977; Бобров, 2009), в первую очередь на кустарники и кустарнички.

Таким образом, к настоящему времени можно выделить следующие основные структурно-функциональные зоны:

1. Нижняя зона торможения – базальный участок побега со спящими почками, служащий для вегетативного разрастания и запаса питательных веществ.

2. Зона возобновления – дуга побега с почками возобновления, из которых развиваются побеги следующего порядка.

3. Средняя зона торможения – участок побега, расположенный между зоной возобновления и зоной обогащения, характеризующийся отсутствием или недоразвитием пазушных почек и выполняющий только функцию фотосинтеза.

4. Зона обогащения – участок побега, из пазушных почек которого развиваются вегетативные или генеративные побеги второго и более высоких порядков при ветвлении последних; выполняет функцию фотосинтеза и репродукции.

5. Верхняя зона торможения – верхний участок побега, расположенный между зоной обогащения и главным соцветием, характеризующийся отсутствием или недоразвитием пазушных почек и выполняющий функцию выноса главного соцветия.

6. Зона главного соцветия – апикальный участок побега, служащий для семенного размножения.

Вслед за Н. П. Савиных (2006), впервые выделившей структурно-функциональные зоны у моноподиально нарастающей оси, считаем возможным описать подобные зоны у симподиальной оси *S. dulcamara*.

Жизненная форма *S. dulcamara* охарактеризована в соответствии с представлениями И. Г. Серебрякова (1962, 1964), С. Raunkiaer (1905, 1934), а также с позиций множественной синтетической классификации (Мейен, 1978;

Шорина, 1994; Савиных, 2003 а). Наряду с классическими (сравнительно-экологостатический, сравнительно-онтоморфологический, экспериментально-морфологический) методами изучения жизненных форм, применяли биоморфологический метод (Актуальные ..., 2012).

Под жизненной формой, вслед за И. Г. Серебряковым (1962, с. 69) понимаем «своеобразный общий облик (габитус) определённой группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определённых условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям». Более кратко И. Г. Серебряков описал жизненную форму растения как «габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» (Серебрякова, 1972). В качестве синонима «жизненной формы», вслед за А. П. Хохряковым (1981), используем термин «биоморфа», впервые введённый Б. М. Козо-Полянским (1945). Это «внешний облик растения, складывающийся в его онтогенезе и детерминированный филогенетически» (Хохряков, 1981, с. 3), т. е. та форма, которая присуща организму.

В связи с изменением габитуса *S. dulcamara* под влиянием условий среды мы сочли необходимым употребление термина «экобиоморфа» для обозначения «экологически обусловленных форм в пределах одного и того же вида» (Мазуренко, 1986, с. 29). Изначально понятие «экобиоморфа» предложил Б. А. Быков (1962), определяя его как неразрывное единство биоморф и экоморф, т.е. «совокупность видов (иногда и внутривидовых таксонов), имеющих сходные формы роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные, особенности» (Быков, 1983, с. 203). Вместо «жизненной формы» это понятие впервые описали в своих работах Е. М. Лавренко и В. М. Свешникова (1965, с. 25) как «типовую адаптационную организменную систему, существующую в определённых условиях среды».

Также для *S. dulcamara*, опираясь на представления М. Т. Мазуренко (1986) и А. П. Хохрякова (Хохряков, 1981), выделили онтобиоморфы – жизненные формы растения в определённых онтогенетических состояниях. Их понимаем как дискретные структуры, формирующиеся в ходе онтоморфогенеза особи.

Характеристику жизненной формы давали по признакам, предложенным Н. П. Савиных (2003 а): число цветений и плодоношений (поликарпик, олигокарпик, монокарпик); длительность жизни листьев (вечнозелёные, зимнезелёные, летнезимнезелёные, летнезелёные); степень вегетативной подвижности (вегетативноподвижный, вегетативн неподвижный, вегетативнослабоподвижный); число центров воздействия на среду (моноцентрический, неявнополицентрический, явнополицентрический, ацентрический); длительность жизни особи (многолетник, малолетник, однолетник, однолетник / малолетник вегетативного происхождения); длительность жизни надземных осей (древесные растения, полудревесные растения, травянистые растения); тип побеговых систем по способу нарастания (моноподиальные, симподиальные); тип подземных органов (корневища, клубни, столоны); тип (специализированная, неспециализированная), время (ранняя, нормальная, поздняя) и степень (частичная, полная) морфологической дезинтеграции; биологический тип по С. Raunkiaer (1905) (фанерофит, хамефит, гемикриптофит, криптофит, терофит).

Жизненную форму как основную биоморфу (терм.: Хохряков, 1981) определяли у растения по взрослым особям, находящимся в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1972, 1981; Савиных, 2003 б, 2006).

Путь становления этой биоморфы рассмотрен в ходе большого жизненного цикла, её онтоморфогенеза. Вслед за представлениями А. П. Хохрякова (1978, с. 358), считаем, что «стадии, или этапы, или иные подразделения онтогенеза (онтоморфогенеза) всегда в той или иной мере связаны с изменением его жизненной формы». Поэтому фазу морфогенеза рассматриваем не только как структуру («первичный побег», «рыхлый куст» и т.д.), развивающуюся в

результате конкретных преобразований, но и, вслед за Е. Л. Нухимовским (1997, 2002), как этап (временной промежуток) и процесс, в ходе которого формируется определённый габитус растения (Журавлева, Савиных, 2013; Савиных, Черемушкина, 2015). Опираясь на представления М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (Мазуренко, Хохряков, 1977), в онтоморфогенезе *S. dulcamara* выделили четыре фазы: формирования семени, формирования одноосного растения, кущение и формирование корневищного растения. В пределах фаз, по аналогии с работой М. Т. Мазуренко и Д. Б. Джобава (1992), описали онтобиоморфы, в том числе с позиций О. В. Смирновой с соавт. (Смирнова и др., 1976). При характеристике фаз онтоморфогенеза проводили соответствие с определённым периодом онтогенеза, в рамках которого описывали конкретные стадии. Тип и особенности онтогенеза определяли по классификации типов онтогенеза растений Т. А. Работнова (1950, 1969) с последующими дополнениями (Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1983, 1995). Так, на основе ряда признаков (длительность полного онтогенеза, способность завершить его в течение жизни одной или нескольких поколений особей, способность к вегетативному размножению, его время и кратность, степень омоложения партикул, продолжительность жизни особей вегетативного происхождения) Л. А. Жуковой (1995) предложена классификация, в которой выделено 2 надтипа, 3 типа и 4 подтипа онтогенеза.

I надтип. Полный онтогенез осуществляется в жизни одной особи семенного происхождения.

А-тип – вся программа онтогенеза завершается в жизни одной особи при отсутствии вегетативного размножения и постгенеративного периода.

Подтип **A₁**. Длительность онтогенеза 1–3 года при отсутствии постгенеративного периода.

Подтип **A₂**. Длительность онтогенеза 3–30 лет; есть постгенеративный период.

Б-тип – полный онтогенез реализуется в одном поколении; есть постгенеративный период.

II надтип. Полный онтогенез осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей.

В-тип – онтогенез семенной особи несколько сокращен, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном и субсенильном состояниях. Партикулы не омолаживаются, но в отличие от Б-типа живут дольше и могут неоднократно партикулировать.

Г-тип – онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни (в молодом или средневозрастном генеративном состояниях).

Подтип Г₁. Партикулы испытывают слабое омоложение на один–два онтогенетических состояния. Длительность их жизни неодинакова: от молодого генеративного до средневозрастного или до субсенильного или сенильного.

Подтип Г₂. Партикулы сильно омоложены до имматурного и ювенильного состояний.

Д-тип – полный онтогенез осуществляется в ряде поколений особей вегетативного происхождения. У семенных особей онтогенез краток, они образуют специализированные диаспоры и погибают. Возникшие из диаспор растения сильно омоложены.

Полный онтогенез растения – «генетически обусловленная, полная последовательность всех этапов развития одной или ряда поколений особей от диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах вследствие старения» (Жукова, 1995, с. 27). Неполный онтогенез – онтогенез особи при раннем её отмирании или возникновении из вегетативной диаспоры. Сокращённым назван онтогенез, в течение которого наблюдаются пропуски отдельных состояний или периодов. При преждевременной гибели растения в результате какого-либо повреждения онтогенез особи назван обрывающимся (терм.: Жукова, 1995).

С изучением онтогенеза растений связано возникновение представлений о поливариантности развития организма (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995; Поливариантность..., 2006; Современные подходы..., 2008). Это явление часто наблюдается у растений и рассматривается как проявление

модификационной изменчивости. Среди основных причин их пластичности выявлены: модульная организация, способность к неограниченному росту, прикрепленный образ жизни и мультипатентность меристематических клеток (Заугольнова и др., 1988). В настоящее время поливариантность рассматривается как «универсальное свойство живых объектов разного уровня организации» (Нотов, Жукова, 2019, с. 52). Классификация, изначально содержащая три её типа (Заугольнова, 1976), неоднократно видоизменялась и дополнялась новыми сведениями (Жукова, 1986, 1995, 2006, 2008, 2010; Поливариантность ..., 2006; Современные подходы ..., 2008). К настоящему времени известно 7 надтипов и 11 типов поливариантности онтогенеза (Нотов, Жукова, 2013, 2016, 2019):

I надтип – Структурная поливариантность

1 тип – морфологическая – выражается в структурных изменениях побеговых и корневых систем, приводящих к появлению нескольких вариантов жизненной формы взрослого растения

2 тип – анатомическая

3 тип – размерная – заключается в изменении жизненного состояния особей одной и той же онтогенетической группы

II надтип – Динамическая поливариантность

4 тип – феноритмологическая – проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей в одной ценопопуляции и в разных локальных популяциях

5 тип – темпов онтогенеза – выражается в различной скорости индивидуального развития: нормальное, замедленное, ускоренное, пропуск одного или нескольких онтогенетических состояний или периода онтогенеза, реверсии в более ранние состояния или омоложение, вторичный покой

III надтип – Поливариантность размножения

6 тип – различные варианты сочетания семенного, вегетативного и апомиктического размножения в разных ценопопуляциях

IV надтип – Поливариантность циклов воспроизведения

7 тип – поливариантность жизненных циклов у особей одного вида в разных экологических условиях

V надтип – Функциональная поливариантность

8 тип – физиологическая – проявляется в специфических особенностях физиологических процессов и их сочетаниях у особей разных онтогенетических состояний

9 тип – биохимическая – определяет различные наборы биохимических соединений у особей на разных этапах онтогенеза

VI надтип – Экологическая поливариантность

10 тип – различия экологических позиций ценопопуляций вида в разных частях его ареала по почвенным и климатическим факторам (устанавливается методами биоиндикации с помощью биологических шкал и показывает различную реализацию экологических потенций исследуемых видов)

VII надтип – Поливариантность путей онтогенеза

11 тип – полноты и типа онтогенеза

Пластичность растительного организма часто зависит от экологических предпочтений, которые для паслёна выявлены согласно точечным шкалам Н. Ellenberg (1974) и Е. Landolt (1977), амплитудно-оптимумным шкалам Л. Г. Раменского с соавт. (Раменский и др., 1956). Амплитуда экологического ареала вида для Европейской части России и в исследуемых сообществах установлена по шкалам Д. Н. Цыганова (1983).

Экологическая группа *S. dulcamara* описана по данным В. Г. Папченкова (1985, 2001, 2003, 2006) и А. Г. Лапирова (2003). Под ней понимаем группу растений, одинаково реагирующих на действие какого-либо одного фактора среды. Среди выделенных В. Г. Папченковым (2001, 2003, 2006) пяти экотопов, *S. dulcamara* осваивает территорию уреза воды, встречаясь на прибрежных отмелях с глубиной до 20–40 см на сырых, слабо залитых субстратах в виде гигрогелофита; средние уровни береговой зоны затопления, где как растение сырых местообитаний (гигрофит) часто заходит в воду у низких топких берегов; прибрежные мелководья с глубиной до 1 м в составе сообществ гелофитов.

Модусы морфологической эволюции оценены согласно представлениям А. Л. Тахтаджяна (1948; 1954, 1962, 1964), Т. И. Серебряковой

(1971, 1983), А. П. Хохрякова (1973, 1974, 1975) и Н. П. Савиных (1986, 2019). В качестве основных модусов выступают пролонгации (удлинение конечных стадий онтогенеза), аббревиации (укорочение или выпадение стадий онтогенеза) и девиации (отклонение стадий развития). Появление у *S. dulcamara* водной экобиоморфы, у особей которой развитие обрывается на границе виргинильного и раннего генеративного состояний, считаем одним из проявлений неотении. Под ней, вслед за А. Л. Тахтаджяном (1954), понимаем «генетически контролируемое растягивание ранних стадий онтогенеза предков и превращение их в дефинитивную стадию потомков, другими словами, остановку онтогенеза на более ранней стадии, чем у предков (онтогенез как бы «обрывается»)» (Серебрякова, 1983, с. 583). С позиций И. Г. Серебрякова (1955) и Л. Е. Гатцук (1974, 1976) определены возможные линии эволюционных преобразований биоморф *S. dulcamara*.

Таким образом, биоморфология исследуемого вида изучена с применением классических методов и современных подходов. Структурная и модульная организация, модели побегообразования, онтоморфогенез, ритм сезонного развития, анатомическое строение отдельных органов описаны с использованием общепринятой терминологии. Полученные данные оценены с позиций поливариантности развития и модусов морфологической эволюции.

Глава 4 География, экология, практическое значение и консортивные связи *Solanum dulcamara* L.

В главе описаны распространение, местообитание, экологические предпочтения, хромосомный состав, практическое значение и консортивные связи изучаемого вида. На основе собственных исследований проведена оценка эффективности освоения экологического пространства *S. dulcamara* в изученных сообществах.

География. *Solanum dulcamara* L. (рисунок 4.1) – паслён сладко-горький (сорочьи ягоды (Рычин, 1959); сластиха (Тарасова, 2007) – евро-западноазиатский бореальный палеарктический вид (Гроссгейм, 1967; Куликов, 2005; Тарасова, 2007; Golas et al., 2010). Это один из немногих представителей паслёновых родом из Европы. Как заносный и натурализовавшийся он широко распространён по всей Голарктике (Horvath et al., 1977; Howell, 2008) (рисунок 4.2).

Во флоре Скандинавских стран (Mossberg, Stenberg, 2010) описан на побережьях, где произрастает на влажной и питательной почве и отличается более крупными листьями. Отмечен на южном берегу Крыма, в Средней Азии и Северной Америке (Пояркова, 1981). В последнюю, по одной из версий, паслён был завезён в начале 19-го века за свои лечебные свойства, однако не исключено, что он имеет поистине циркумбореальное распространение (Knapp, 2013).

На территории европейской части России *S. dulcamara* встречается от Карелии до Черноморского побережья и от западных границ до Урала. В Сибири отмечен в юго-западной части Обского, на западе Верхне-Тобольского и единично в Барнаульском районах (Пояркова, 1955, 1981). Он довольно обычен в Северо-Западной России (Цвелёв, 2000), в средней её части встречается во всех областях (Губанов и др., 2004; Валягина-Малютина, 2012).



Рисунок 4.1 – Внешний вид особи *Solanum dulcamara*: а – Кировская область (22 июня 2011 г.), б – Ярославская область (19 августа 2010 г.)

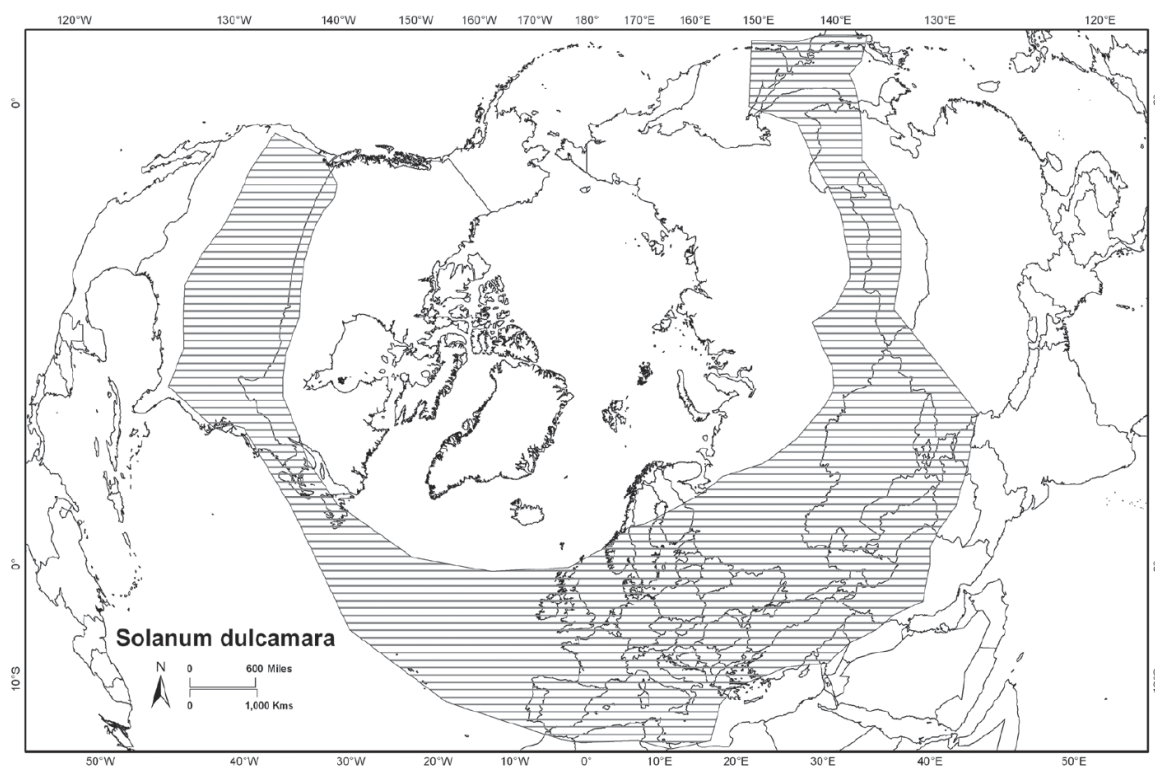


Рисунок 4.2 – Распространение *Solanum dulcamara* (по: Кнapp, 2013)

Особи вида произрастают по берегам водоёмов волжского бассейна, в частности входит в состав растительных сообществ залива и подпорных участков рек Юхоть и Улейма (Лисицына и др., 2009; Папченков, 2011). В более северных районах, в частности в Архангельской области, отмечен по рекам Ваге и Северной Двине, в других местах очень редко, не известен восточнее р. Северная Двина и бассейна р. Онеги (Шмидт, 2005).

S. dulcamara часто встречается во всех районах Ярославской, Нижегородской и Кировской областей (Определитель..., 1975; Аверкиев, Аверкиев, 1985; Тарасова, 2007).

Местообитание и экология. *S. dulcamara* – компонент широкого ряда растительных сообществ, что свойственно многим сорным видам. Его произрастание часто связано с водой и открытыми местами с обильным освещением, однако нередко он проникает под полог лесов, встречается в зарослях.

Он характерен для разнообразных фитоценозов. Это – леса разных типов (сосновые, дубовые, дубово-грабовые, берёзовые), заросли ивы и ольхи, кустарники, закустаренные степные склоны, сырые места в степи, луга, поля, овраги, берега водоёмов и морские побережья, низинные болота и антропогенно-нарушенные места обитания (обочины и насыпи дорог, вдоль заборов и по свалкам). Он встречается по морским побережьям и простирается до высоких возвышенностей в горах Италии и Альпах (Кнарр, 2013).

Это гигрофит, занимающий средние уровни береговой зоны затопления, заходя довольно часто в воду у низких топких берегов (Папченков, 1985, 2001, 2003). В последнем случае входит в состав сообществ гигрогелофитов (растений низкого уровня береговой зоны затопления, прибрежных отмелей с глубиной воды до 20 (40) см и окраин сплавин) и гелофитов (растений прибрежных мелководий с глубиной до 1 (2) м).

В Кировской области *S. dulcamara* произрастает в свойственных для него местах: по кустарниковым зарослям в поймах рек, на вырубках и по опушкам лесов, около железно-дорожных насыпей, на огородах, старых крышах зданий и балконах, в щелях на асфальте и фундаменте домов (Определитель..., 1975; Тарасова, 2007).

Несмотря на то, что это растение «всюду очень обыкновенно» (Маевский, 2014, с. 391), оно занесено в Красную книгу Смоленской области (Красная книга..., 1997) со статусом II (численность относительно высока, но резко сокращается). Вероятно, это происходит под действием лимитирующих воздействий: осушение земель, рубка леса и кустарников по берегам водоёмов.

Экологические предпочтения *S. dulcamara* определены согласно оптимумным (точечным) шкалам для равнинных (Ellenberg, 1974) и горных (Landolt, 1977) областей Зарубежной Европы. По Н. Ellenberg (Ellenberg, 1974) этот паслён – светлюбивое (7 по шкале освещенности) растение умеренного климата (5 по термоклиматической шкале), произрастающее на влажных или сырых (8 по шкале увлажнения почв), богатых азотом (8 по шкале богатства почв азотом) почвах; по шкалам Е. Landolt (Landolt, 1977) – полутеневое (3 по шкале освещенности) растение среднесухих и влажных (3 по шкале влажности) почв со средним содержанием гумуса (3 по шкале содержания гумуса), богатых (4 по шкале богатства почв минеральным питанием, особенно соединениями азота), слабокислых с $\text{pH} = 4,5\text{--}7,5$ (3 по шкале кислотности), тонкодисперсных, водонепроницаемых и плохо аэрируемых (5 по шкале механического состава и структуры).

Согласно амплитудно-оптимумным шкалам Л. Г. Раменского с соавт. (Раменский и др., 1956) для *S. dulcamara* установлены диапазоны экологических условий для лесной (северной и южной её части) и лесостепной зон (таблица 4.1).

В лесостепной зоне паслён осваивает местообитания от пустынных до болотных, в лесной – от пустынных до прибрежно-водных. Причём в северной части лесной зоны он встречается в биотопах от влажнолуговых до болотных, в южной – от сыролуговых до болотных.

Таблица 4.1 – Экологические предпочтения *S. dulcamara* по шкалам Л. Г. Раменского с соавт. (Раменский и др., 1956)

Наименование зоны	Экологическая шкала	Диапазон ступеней		Расшифровка ступней
		min	max	
Лесная	Аллювиальности почв (А)	0	7	От почв без отложения наилка до умеренно аллювиальных
	Увлажнения почв (FE)	0	105	От пустынных местообитаний до прибрежно-водной растительности
	Богатства и засоления почв (NS)	6	13	От бедных до довольно богатых почв
Северная часть лесной зоны	Увлажнения почв (FE)	71	99	От влажнолуговых до болотных
	Богатства и засоления почв (NS)	7	12	От небогатых (мезотрофных) до довольно богатых почв
Южная часть лесной зоны	Увлажнения почв (FE)	84	98	От сыролуговых до болотных
	Богатства и засоления почв (NS)	9	12	От небогатых (мезотрофных) до довольно богатых почв
Лесостепная	Увлажнения почв (FE)	0	96	От пустынных до болотных
	Богатства и засоления почв (NS)	0	11	От особо бедных (олиготрофных) до довольно богатых

Для Европейской части России Д. Н. Цыгановым (Цыганов, 1983) по 9 шкалам указан диапазон экологических предпочтений *S. dulcamara* (рисунок 4.3). По шкале увлажнения почв (Hd) паслён имеет широкий спектр значений (11–21 балл), благодаря чему осваивает почвы от сухо-лесолуговых до прибрежно-водных, в интерпретации зарубежных авторов (Golas et al., 2010; Poczai et al., 2011 a; Dawood et al., 2013; Visser et al., 2015) – от сухих равнин и дюн до водно-болотных угодий. Нередко молодые побеги с берега наплывают на открытую воду, где растение в течение двух–трёх лет существует на мелководных почвах (22 балла по шкале Hd) в виде малолетника вегетативного происхождения, о чём детально описано в разделе 5.2. Совершенно несвойственным местообитанием для него также являются сухие вершины склонов с субстратом из известнякового щебня, на которых в Республике Татарстан были встречены отдельные особи *S. dulcamara* (Марков, 1988). Вероятно, экологическая амплитуда вида шире, чем было принято полагать до сих пор.

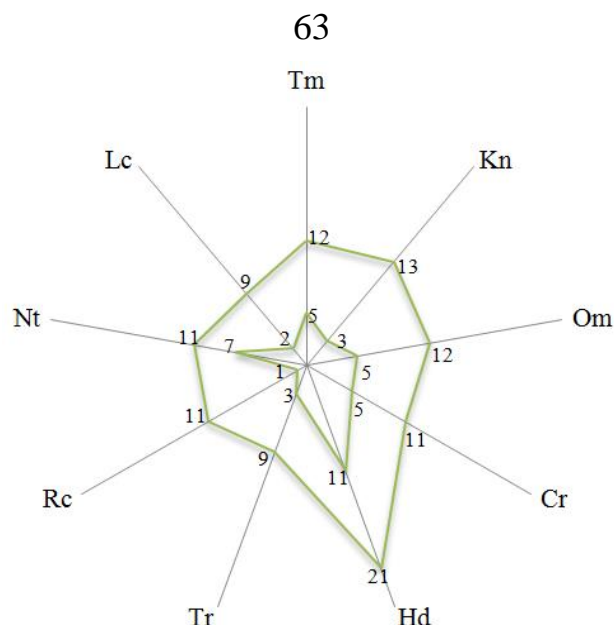


Рисунок 4.3 – Амплитуда экологического ареала *S. dulcamara* по шкалам Д. Н. Цыганова (Цыганов, 1983)

Условные обозначения – шкалы – Tm – термоклиматическая; Kn – континентальности климата; Om – омброклиматическая аридности-гумидности; Cr – криоклиматическая; Hd – увлажнения почв; Tr – солевого режима почв; Rc – кислотности почв; Nt – богатства почв азотом; Lc – освещённости-зетенения.

Способность *S. dulcamara* существовать в разных экологических условиях свидетельствует о его экологической валентности (пластичности). Она определяется как отношение числа ступеней конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах (Жукова, 2004). Согласно вышеуказанным данным, *S. dulcamara* характеризуется высокой валентностью по отношению к факторам континентальности климата ($Kn = 0,73$), освещенности-затенения ($Lc = 0,89$) и кислотности почв ($Rc = 0,85$), средней валентностью – по отношению к 5-ти факторам ($Tm = 0,47$; $Om = 0,53$; $Cr = 0,47$; $Hd = 0,48$; $Nt = 0,46$) и считается гемистенобионтным к солевому режиму почв ($Tr = 0,37$).

Формула, характеризующая отношение паслёна к набору факторов, выглядит следующим образом: $\mathcal{E}_{KnLcRc} M_{TmOmCrHdNt} C_{Tr}$.

Индекс толерантности вида (I_t), определяемый как отношение сумм экологических валентностей с суммой шкал (Жукова, 2004), равен 0,58 и в совокупности ко всем факторам характеризует вид как гемизэврибионтный. Эколого-ценотическая группа – нитрофильные растения, подгруппа – лесные нитрофилы.

Высокий уровень пластичности (эврибионтность) позволяет *S. dulcamara* занимать гидрологически контрастные среды. Современные исследования (Turesson, 1922; Turrill, 1935; Zhang et al., 2016) подтверждают наличие морфологического полиморфизма вида: под влиянием среды обитания на основе единого генотипа продуцируются различные фенотипы, и это растение представляет собой хорошую модель для изучения молекулярных основ акклиматизации и адаптации (D'Agostino et al., 2013). Установлено, что популяции паслёна в разных условиях имеют высокое сходство (80 %) генетической структуры (Golas et al., 2010).

В Кировской области особи *S. dulcamara* были исследованы и собраны в окрестностях г. Кирова и на левом коренном берегу р. Вятки в составе двух сообществ: злаково-разнотравной формации (ассоциация кострово-подмаренниково-паслёновая) и ивняка разнотравного (ассоциация – ивняк подмаренниково-паслёновый). В изученных сообществах *S. dulcamara* произрастает в основании бетонных плит, установленных для укрепления берега под углом 45°, на дерново-подзолистых среднесуглинистых (доля физической глины составляет 31 %) почвах с нейтральной реакцией почвенного раствора, содержанием нитратного азота – 9,3 мг/кг и обменного аммония – 6,7 мг/кг. Берег регулярно подвергается затоплению во время весеннего половодья, в результате которого происходит намывание грунта мощностью до 20 см. В остальное время года здесь сухо. В составе злаково-разнотравной формации *S. dulcamara* за отсутствием опоры полегает.

Ивняк подмаренниково-паслёновый описан в 20 м к западу от первого сообщества. Это кустарниковая заросль (ивняк), в пределах которой паслён произрастает как полудревесная лиана. Несмотря на то, что берег хорошо освещён, в зарослях ивы *S. dulcamara* находится в условиях сильного затенения.

В Ярославской области паслён изучен на территории искусственного пруда в парке им. Н. А. Морозова пос. Борок в составе ряда формаций и ассоциаций: ельника мёртвопокровного, ивняка разнотравного (ассоциация – ивняк камышово-паслёновый), ольшаника разнотравного (ассоциация – ольшаник

хвощёво-камышовый), разнотравно-злаковой формации (хвощёво-рогозово-вейниковая ассоциация), крушиново-ивняковой разнотравной формации (крушиново-ивняковая хвощёво-рогозовая ассоциация), разнотравной формации (камышово-рясково-водокрасовая ассоциация). В составе ельника мёртвопокровного паслён произрастает на дерново-подзолистых супесчаных (доля физической глины – 12 %) слабо-кислых ($\text{pH} = 5,3$) почвах, богатых NO_3 (36,3 мг/кг), с содержанием обменного аммония – 5,1 мг/кг. Особи *S. dulcamara* подвергаются затоплению в весенний период, однако, после спада воды побеги растения продолжают контактировать с водной средой, в результате чего развивается особый тип придаточных корней и устанавливаются другие морфологические особенности, детально описанные в разделе 5.2. Побеги текущего года растут в направлении к берегу, где лежат на влажный субстрат или при наличии опоры, используя другие растения, например, *Sorbus aucuparia* L., выются. Растительное сообщество данной территории испытывает сильное затенение, источником которого служит произрастающая рядом *Picea abies* (L.) Karst. Под её пологом формируется мёртвый напочвенный покров.

Ивняк камышово-паслёновый расположен в нескольких метрах к северу от предыдущего сообщества и представляет собой кустарниковую заросль с доминированием представителей рода *Salix* L. Паслён произрастает здесь на дерново-подзолистых супесчаных (доля физической глины – 14 %) кислых ($\text{pH} = 3,5$) почвах с содержанием NO_3 – 3,6 мг/кг и NH_4 – 8,4 мг/кг. Особи *S. dulcamara* развиваются на границе сред: базальные участки прошлогодних побегов находятся в воде, побеги текущего года – на суше. Они лежат на другие растения или выются, не контактируют с почвой и не образуют придаточных корней. Этот участок, в отличие от предыдущего, хорошо освещён.

В составе ольшаника хвощёво-камышового паслён развивается на дерново-подзолистых легкосуглинистых (с долей физической глины 23 %), кислых ($\text{pH} = 3,6$) почвах с низким содержанием нитратного азота (2,24 мг/кг) и обменного аммония (2,7 мг/кг). Многолетнее корневище *S. dulcamara* расположено на суше, прошлогодние и побеги текущего года выются, используя для опоры ствол и ветви

Alnus incana (L.) Moench. Некоторые побеги паслёна свисают с высоты 2 м. Почки возобновления расположены в кроне деревьев на высоте более 1 м.

Паслён в хвощёво-рогозово-вейниковой ассоциации произрастает на дерново-подзолистой супесчаной (содержание физической глины – 15 %) кислой ($\text{pH} = 3,5$) почве с содержанием NO_3 – 4,3 мг/кг и высоким (23,8 мг/кг) среди исследуемых ассоциаций содержанием обменного аммония. Это злаковое сообщество с достаточным освещением. Побеги *S. dulcamara* начинают своё развитие в воде, затем проникают на берег и выются, используя в качестве опоры доминирующий в сообществе *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth и собственные побеги. В конце вегетационного сезона побеги паслёна полегают вместе с травостоем и зимуют под защитой снежного покрова.

В составе крушиново-ивняковой хвощёво-рогозовой ассоциации паслён развивается на почвах того же состава, среднекислых ($\text{pH} = 4,8$) с содержанием обменного аммония – 6,3 мг/кг и наиболее богатых среди всех исследуемых сообществ нитратным азотом (43,6 мг/кг). Это кустарниковая заросль с густым моховым напочвенным покровом и небольшим затенением. Особи паслёна развиваются на границе сред. Его побеги обвивают соседние растения, в частности *A. incana* и *Salix* sp. Почки возобновления зимуют на высоте более 1 м.

В составе камышово-рясково-водокрасовой ассоциации паслён произрастает в воде наряду с водными и прибрежно-водными растениями в виде особой экобиоморфы, описанной в разделе 5.2. Его побеги частично приподнимаются над поверхностью воды, не цветут и не плодоносят. Участок сильно затенён.

В Нижегородской области *S. dulcamara* исследован на территории городского парка г. Дзержинск в составе сосняка разнотравного (ассоциация – сосняк паслёново-чистотеловый) и на правом берегу р. Ржавка в районе Дзержинского затона и Окской набережной в составе ивняка злаково-разнотравного (ассоциация – ивняк вейниково-снытиевый).

Сосняк разнотравный изучен на супесчаных (доля физической глины – 12 %) среднекислых ($\text{pH} = 4,4$) почвах с содержанием NO_3 – 4 мг/кг и NH_4 –

1,2 мг/кг. Паслён произрастает здесь в виде корнеотпрысковой жизненной формы с лежащими побегами. В составе злаково-разнотравного ивняка особи исследуемого вида развиваются на дерново-подзолистых среднесуглинистых почвах (содержание физической глины – 6,5 %). Паслён имеет вид полудревесной лианы с сильно одревесневшим и утолщенным корневищем и выющимися по опоре побегами. Почки возобновления *S. dulcamara* располагаются на высоте более 2 м в кроне деревьев.

Анализ графиков, построенных на основе геоботанических описаний, показал, что во всех изученных сообществах амплитуда экологического ареала паслёна не выходит за пределы диапазонов по шкалам Д. Н. Цыганова (таблица 4.2, рисунок 4.4).

Во всех исследованных ценозах значения шкал богатства почв азотом и освещённости-затенения расположены у нижних границ диапазонов (таблица 4.2). Эта же тенденция прослеживается по шкале увлажнения почв в пределах сообществ, исследованных в Кировской (злаково-разнотравной формации и ивняка разнотравного) и Нижегородской областях (сосняка разнотравного и ивняка злаково-разнотравного), и по термоклиматической шкале в ряде ценозов (сообщества 2–5). Близко к максимальным значениям расположены данные шкалы континентальности климата у всех изученных сообществ и шкалы увлажнения почв в диапазоне сообществ, исследованных на берегу пруда в пос. Борок Ярославской области. Ближе к крайнему максимальному пределу расположены значения всех ценозов по омброклиматической аридности-гумидности и криоклиматической шкалам. Средними значениями характеризуются данные шкал солевого режима и кислотности почв в пределах изученных сообществ. Близкое расположение значений к крайним пределам шкал свидетельствует о пластичности вида и демонстрирует степень его эврибионтности.

Таблица 4.2 – Экологическая амплитуда *S. dulcamara* по шкалам Д. Н. Цыганова (1983) в общем ареале и в исследованных сообществах Кировской, Ярославской и Нижегородской областей

Экологическая шкала, символ, диапазон	Диапазон вида по шкале	Диапазон экологических свит	Экологическая амплитуда вида в исследованных сообществах									
			Коэффициент эффективности освоения экологического пространства (%)									
			Кировской области		Ярославской области						Нижегородской области	
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Термоклиматическая (Тм) 1–17	5–12	Эубореальная – мезосредиземноморская	$\frac{7-11}{62}$	$\frac{5-12}{100}$	$\frac{5-10}{75}$	$\frac{5-10}{75}$	$\frac{5-10}{75}$	$\frac{6-10}{62}$	$\frac{7-10}{49}$	$\frac{6-11}{75}$	$\frac{6-10}{62}$	$\frac{6-10}{62}$
Континентальности климата (Кп) 1–15	3–13	Океаническая 2-ая – континентальная 1-ая	$\frac{8-11}{36}$	$\frac{3-12}{90}$	$\frac{7-10}{36}$	$\frac{7-11}{45}$	$\frac{5-12}{73}$	$\frac{7-11}{45}$	$\frac{7-11}{45}$	$\frac{7-12}{55}$	$\frac{4-11}{73}$	$\frac{5-11}{63}$
Омброклиматическая шкала аридности-гумидности (Ом) 1–15	5–12	Мезоаридная 2-ая – эугумидная	$\frac{6-11}{75}$	$\frac{5-11}{87}$	$\frac{7-10}{49}$	$\frac{7-10}{49}$	$\frac{7-10}{49}$	$\frac{7-9}{38}$	$\frac{7-9}{38}$	$\frac{6-11}{75}$	$\frac{6-11}{75}$	$\frac{7-10}{49}$
Криоклиматическая (Cr) 1–15	5–11	Криотермная 1-ая – акриотермная	$\frac{7-9}{43}$	$\frac{5-11}{98}$	$\frac{6-10}{70}$	$\frac{6-9}{55}$	$\frac{6-10}{70}$	$\frac{6-9}{55}$	$\frac{6-11}{85}$	$\frac{5-10}{85}$	$\frac{6-11}{85}$	$\frac{7-9}{43}$
Увлажнения почв (Hd) 1–23	11–21	Сухолесолуговая – прибрежноводная	$\frac{11-13}{27}$	$\frac{11-13}{27}$	$\frac{16-17}{17}$	$\frac{13-15}{27}$	$\frac{16-17}{17}$	$\frac{13-16}{35}$	$\frac{13-15}{27}$	$\frac{17-21}{42}$	$\frac{11-13}{27}$	$\frac{11-15}{42}$
Солевого режима (Tr) 1–19	3–9	Гликосемиолиготрофная – гликоэвтрофная	$\frac{5-6}{27}$	$\frac{5-6}{27}$	$\frac{5-7}{41}$	$\frac{5-6}{27}$	$\frac{5-7}{41}$	$\frac{5-8}{54}$	$\frac{5-7}{41}$	$\frac{5-9}{70}$	$\frac{5-8}{54}$	$\frac{5-8}{54}$
Кислотности почв (Rc) 1–13	1–11	Гиперацидофильная 1-ая – субалкалифильная 2-ая	$\frac{5-7}{27}$	$\frac{7-11}{45}$	$\frac{5-6}{18}$	$\frac{5-7}{27}$	$\frac{5-7}{27}$	$\frac{5-7}{27}$	$\frac{5-7}{27}$	$\frac{5-7}{27}$	$\frac{6-9}{35}$	$\frac{7-10}{35}$
Богатства почв азотом (Nt) 1–11	7–11	Субнитрофильная 2-ая – нитрофильная 4-ая	$\frac{7-9}{60}$	$\frac{7-9}{60}$	$\frac{7-8}{40}$	$\frac{7-8}{40}$	$\frac{7-8}{40}$	$\frac{7-8}{40}$	$\frac{7-8}{40}$	$\frac{7-8}{40}$	$\frac{7-9}{60}$	$\frac{7-8}{40}$
Освещённости-затенения (Lc) 1–9	2–9	Полянная – ультратеневая	$\frac{2-3}{25}$	$\frac{2-3}{25}$	$\frac{3-5}{37}$	$\frac{3-4}{25}$	$\frac{3-5}{37}$	$\frac{3-4}{25}$	$\frac{3-4}{25}$	$\frac{2-4}{37}$	$\frac{3-5}{37}$	$\frac{2-4}{37}$

Примечание: 1 – злаково-разнотравная формация (ассоциация кострово-подмаренниково-паслёновая); 2 – ивняк разнотравный (ассоциация – ивняк подмаренниково-паслёновый); 3 – ельник мёртвопокровный; 4 – ивняк разнотравный (ассоциация – ивняк камышово-паслёновый); 5 – ольшаник разнотравный (ассоциация – ольшаник хвощёво-камышовый); 6 – разнотравно-злаковая формация (ассоциация хвощёво-рогозово-вейниковая ассоциация); 7 – крушиново-ивняковая разнотравная формация (ассоциация крушиново-ивняковая хвощёво-рогозовая ассоциация); 8 – разнотравная формация (ассоциация камышово-рясково-водокрасовая ассоциация); 9 – сосняк разнотравный (ассоциация – сосняк паслёново-чистотеловый); 10 – ивняк злаково-разнотравный (ассоциация – ивняк вейниково-снытьевый)

Эффективность освоения экологического пространства *S. dulcamara* в исследуемых сообществах различна и оценена при помощи коэффициента экологической эффективности (таблица 4.2). Максимально полно (60–100 %) вид осваивает экологическое пространство во всех сообществах, за исключением ивняка разнотравного на берегу пруда в пос. Борок (ассоциация – ивняк камышово-паслёновый) по термоклиматической шкале, в ряде сообществ (2, 3, 5, 7–9) по криоклиматической шкале, в четырёх ценозах по шкалам континентальности климата (сообщества 2, 5, 9 и 10) и омброклиматической аридности-гумидности (сообщества 1, 2, 8, 9), в трёх ценозах (1, 2, 9) по шкале богатства почв азотом и лишь в одном (сообщество 8) по шкале солевого режима почв.

Таким образом, в ряде изученных ценозов вид реализует свои потенции наполовину (50–60 %). Это наблюдается в сообществе водных и прибрежно-водных растений на территории искусственного пруда в пос. Борок (камышово-рясково-водокрасовая ассоциация) по термоклиматической шкале, в ивняке разнотравном (ассоциация – ивняк камышово-паслёновый) и разнотравно-злаковой формации (хвощёво-рогозово-вейниковая ассоциация) по шкале континентальности климата, в этом же сообществе (ахвощёво-рогозово-вейниковая ассоциация) и сообществах, изученных на территории Нижегородской области, по шкале солевого режима и в трёх сообществах (ценозы левого коренного берега р. Вятка и мёртвопокровного ельника на территории пруда в пос. Борок) по шкале богатства почв азотом. По трём шкалам (освещённости-затенения, увлажнения и кислотности почв) паслён осваивает экологическое пространство во всех изученных сообществах всего от 17 % до 45 %. Подобная ситуация наблюдается в отдельных сообществах по шкалам: солевого режима (сообщества 1–5, 7), богатства почв азотом (сообщества 3–8, 10), термоклиматической шкале (сообщество 7), континентальности климата (сообщества 1, 3, 4, 6, 7), омброклиматической аридности-гумидности (сообщества 3–7, 10) и криоклиматической (сообщества 1 и 10) шкале.



Рисунок 4.4 – Амплитуды экологического ареала *Solanum dulcamara* по шкалам Д. Н. Цыганова (1) и реализованные экологические ниши (2)



Рисунок 4.4 – Амплитуды экологического ареала *Solanum dulcamara* по шкалам Д. Н. Цыганова (1) и реализованные экологические ниши (2) (продолжение)

Условные обозначения – 1 – злаково-разнотравная формация (ассоциация кострово-подмаренниково-паслёновая); 2 – ивняк разнотравный (ассоциация – ивняк подмаренниково-паслёновый); 3 – ельник мёртвопокровный; 4 – ивняк разнотравный (ассоциация – ивняк камышово-паслёновый); 5 – ольшаник разнотравный (ассоциация – ольшаник хвощёво-камышовый); 6 – разнотравно-злаковая формация (ассоциация хвощёво-рогозово-вейниковая ассоциация); 7 – крушиново-ивняковая разнотравная формация (ассоциация крушиново-ивняковая хвощёво-рогозовая ассоциация); 8 – разнотравная формация (ассоциация камышово-рясково-водокрасовая ассоциация); 9 – сосняк разнотравный (ассоциация – сосняк паслёново-чистотеловый); 10 – ивняк злаково-разнотравный (ассоциация – ивняк вейниково-снытьевый)

Различная степень реализации экологических позиций *S. dulcamara* в изученных ценозах свидетельствует о его экологической поливариантности. Осуществление потенций на 60 % и менее позволяет утверждать о том, что условия исследуемых биотопов не оптимальны, а лишь достаточны для существования вида.

Хромосомный состав. *S. dulcamara* – аллогамный диплоидный ($2n = 2x = 24$) вид с размером генома ~ 780 Мб (Bennett, Leitch, 2011). Для него характерна высокая вариабельность диплоидного хромосомного набора: $2n = 24\text{--}28, 48, 72$ (Пояркова, 1981; Kiran et al., 2016).

Практическое значение. С древних времён *S. dulcamara* ценится своими лечебными свойствами: Педаний Диоскорид в своих работах отмечал его мочегонные свойства, Плиний Старший указывал на способность растения заживлять раны.

Органы *S. dulcamara* содержат алкалоиды, среди которых соланин, соласодин и β -соламарин проявляют антибактериальную (Kumar et al., 2009) и противогрибковую (Bakshi et al., 2008) активность; β -соламарин – цитотоксическую в отношении клеток саркома 180 (Kurchan et al., 1966). Помимо алкалоидов, в листьях и семенах растения содержатся тритерпеноиды, в подземных и надземных органах – стероидные сапонины, в плодах – каротиноиды, в семенах – высшие жирные кислоты: лауриновая, миристиновая, пальмитиновая, пальмитолеиновая, маргариновая, стеариновая, олеиновая и линолевая (Беленовская, Битюкова, 2011). Последняя отмечена в составе масла в листьях паслёна (Afacan et al., 2017). На силос паслён не используется, т.к. сохраняет в нём свои ядовитые свойства (Нейштадт, 1954).

Растение обладает антимикробным, противовоспалительным, тромболитическим действием, используется при кожных заболеваниях, основанных на нарушении обмена веществ, воспалениях дыхательных путей, желудочно-кишечного тракта и мочевыводящих путей (Frohne, 1993; Bharatan et al., 2002). Токсический эффект вызывают ягоды растения, которые оказывают раздражение на желудочно-кишечный тракт и провоцируют рвоту; их экстракт обладает антигипергликемической активностью (Sabudak et al., 2015).

В результате развития длинного корневища, *S. dulcamara* в Европе считается вредным для садов растением (Knapp, 2013). Однако, благодаря декоративным свойствам рекомендуется для озеленения территорий и является одним из компонентов коллекций древесных лиан Ботанических садов, в

частности Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Мартынов, 2018) и Самарского государственного университета (Жавкина, 2007).

Консортивные связи. Основные опылители *S. dulcamara* – шмели – *Bombus* spp. (рисунок 4.5 – а), распространители семян – птицы (Pasquet et al., 2008; Golas et al., 2010). Центральная часть цветка поглощает ультрафиолетовое излучение и рассматривается насекомыми-опылителями (шмелями) как тёмный проводник к конусу пыльника (Buchmann et al., 1977).

Европейскими учёными (Turrill, 1935) установлено, что *S. dulcamara* не самоопыляется и при изоляции от посещения насекомых не образует семян. Однако, исследования, основанные на натурализованных американских коллекциях, показывают, что паслён способен к скрещиванию и развитию семян без насекомых-опылителей (Eijlander & Stiekema, 1995; Vallejo-Marín & O'Brien, 2006). Вероятно, способность к самоопылению у *S. dulcamara* проявляется в зависимости от места произрастания вида.

Чаще всего на паслёне обнаруживаются жесткокрылые насекомые сем. Листоеды (Chrysomelidae Latreille, 1802): *Epitrix* Foudras, 1860, *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824, представители рода *Psylliodes* Latreille, 1825, которые выгрызают небольшие отверстия (Calf & M. van Dam., 2012) в листьях (рисунок 4.5 – в, г). Среди чешуекрылых насекомых, питающихся мезофиллом листа, отмечены личинки *Acrolepia autumnitella* Curtis, 1838. Пыльцой и бутонами питаются имаго и личинки жуков-блестянок, в частности *Pria dulcamarae* Scopoli, 1763 и личинки галлицы *Contarinia cuniculator* Condrashoff, 1961. Установлено, что раневые участки при этом являются экстрафлоральными нектарниками с активной секрецией сахаров из флоэмы, которые привлекают муравьёв (Formicinae Lepeletier, 1836) и божьих коровок (Coccinellidae Latreille, 1807) – естественных врагов травоядных насекомых (Wäckers, 2002; Calf & M. van Dam., 2012; Lortzing et al., 2016). Наряду с *S. tuberosum* и *S. lycopersicum* вегетативные органы *S. dulcamara* поражают порядка 19 видов грибов и грибоподобных организмов (Кокаева, 2016).

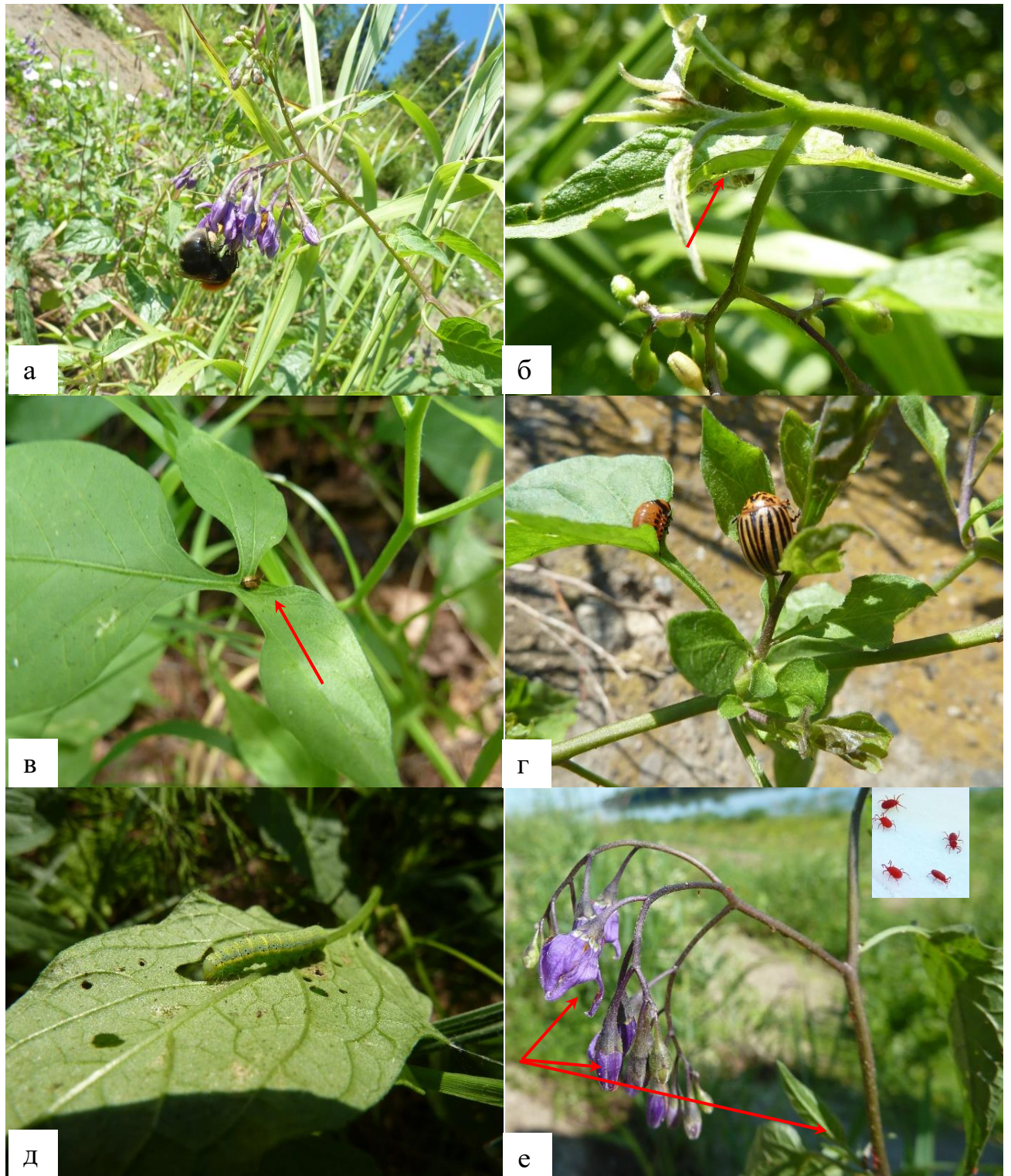


Рисунок 4.5 – Обнаруженные на *Solanum dulcamara* насекомые (19 июля 2011 г.): а – представитель рода *Bombus* Latreille, 1802; б – представитель отряда Araneae Clerck, 1757; в – представитель рода *Psylliodes* Latreille, 1825; г – имаго и личинка *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824, д – личинка насекомого; е – представители подкласса Acari Leach, 1817

Глава 5 Биоморфология и анатомическое строение отдельных органов

Solanum dulcamara L.

5.1 Особенности морфологии

Впервые *S. dulcamara* упоминается в работах древнегреческого врача Педания Diosкорида как дикая виноградная лоза с листьями, как у *S. nigrum*, и красными плодами. Основная жизненная форма *S. dulcamara* по мнению большинства авторов флор и определителей (Сырейчиков, 1910; Нейштадт, 1954; Томин, 1955; Маевский, 1961; Пояркова, 1955; Васильченко, 1965; Алексеев, 1971; Гейдеман, 1976; Губанов, 1976; Кобелева, 1977; Аветисян, 1987; Кауфман, 1889; Абрамов, 1995; Валягина-Малютина, 2001, 2012; Губанов и др., 2004; Шмидт, 2005; Кнарр, 2013; и др.) – лиановидный полукустарник с толстым ползучим деревянистым корневищем и длинными, ветвистыми, у основания одревесневающими, выющимися стеблями. Некоторые (Скворцов, 2000; Маевский, 2014; и др.) отмечают в строении особи лазающие побеги. Е. Л. Нухимовский (Нухимовский, 2002, с. 460) описывает *S. dulcamara* как «полегающе-стеблелазящий полукустарник».

Побеги паслёна совершают нутационные движения, соприкасаются с опорой и обвивают её, поэтому называть его лазающей лианой не совсем корректно из-за отсутствия специализированных органов для нахождения и закрепления тела растения на опоре. Согласно представлениям И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1962), *S. dulcamara* – лиановидный полукустарник со слабыми побегами, опирающимися на соседние растения, а в случае отсутствия опоры стелющимися по земле и укореняющимися.

Вид достаточно полиморфен по ряду морфологических признаков: опушению вегетативных органов, размеру и рассечённости листовой пластинки, цвету венчика, форме плода. Это послужило причиной выделения новых таксонов. Так, прибрежная форма *S. dulcamara* с крупными сочными листьями отмечена как *S. marinum* (Bab.) Pojark. и *S. littorale* Raab. Растения с ортотропными побегами, длинными корневищами и малоцветковыми соцветиями

из болотистых районов вокруг горячих источников Азербайджана описаны как *S. kieseritzkii* С.А. Мей. Особи с простыми цельными яйцевидными или широкояйцевидными листьями, шаровидными ягодами и без опушения, произрастающие преимущественно в Сибири, названы *S. depilatum* Kitag. (син. *S. kitagawae* Schonb.-Tem.), с опушением – *S. persicum* Willd. ex Roem. & Schult. (Knapp, 2013; Маевский, 2014). Некоторые авторы (Скворцов, 2000) отмечают, что вопреки названию *S. depilatum* в строении органов, как и *S. dulcamara*, имеет волоски, а различия между видами заключаются лишь в формах листовых пластинок и плодов. Крупноплодные растения с восточной части азиатского ареала – вар. *S. macrocarpum* L. В Кировской области слабо ветвистая форма *S. dulcamara* с цельными листьями описана как *S. depilatum* Kitag., с простыми цельными листьями – *S. persicum* Willd. ex Roem. & Schult. (Определитель..., 1975).

Изучение образцов *S. dulcamara* и других европейских таксонов показало (Golas et al., 2010) отсутствие между ними генетических различий, что также подтверждает высокий полиморфизм *S. dulcamara*.

Вегетативная сфера. Целостное растение *S. dulcamara* в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии образовано подземной (корневой и побеговой) и надземной (побеговой) системами. Корневая система представлена ветвящимися до второго и более порядков узловыми и междоузлиевыми стеблеродными придаточными корнями, формирующимися в год развития побегов при полегании последних на влажный субстрат или затоплении (Журавлёва, Савиных, 2012; Dawood et al., 2013; Zhang et al., 2015).

Побеговая часть включает: симподиально нарастающее эпигеогенное корневище из резидов и комплекс симподиальных осей из серии монокарпических побегов (рисунок 5.1, 5.2). Каждый такой побег, за редким исключением, заканчивается соцветием. Согласно литературным данным (Нухимовский, 2002) и собственным исследованиям симподиальные оси паслёна достигают 4–8 м в длину.



Рисунок 5.1 – Внешний вид особи *Solanum dulcamara* (19 августа 2010 г.)

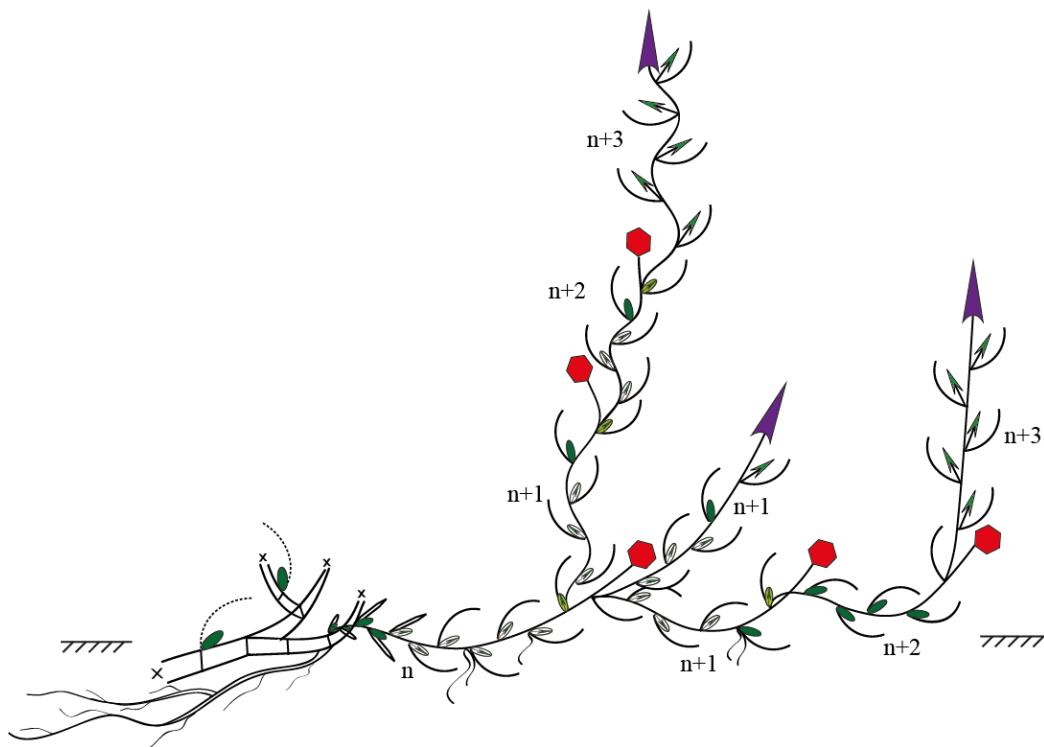


Рисунок 5.2 – Схема особи *Solanum dulcamara*: побег текущего года (n), на базе которого сформировались две симподиальные оси с монокарпическими побегами, ветвящимися до четвёртого порядка

В верхней части побега у паслёна наблюдается заторможенность роста листьев и междоузлий. Особенно хорошо это прослеживается в строении побегов, находящихся в фазе бутонизации. Значения площадей листовых пластинок и длин междоузлий стремительно уменьшаются от первого метамера к последнему (в данном случае к шестому), расположенному под соцветием (рисунок 5.3).

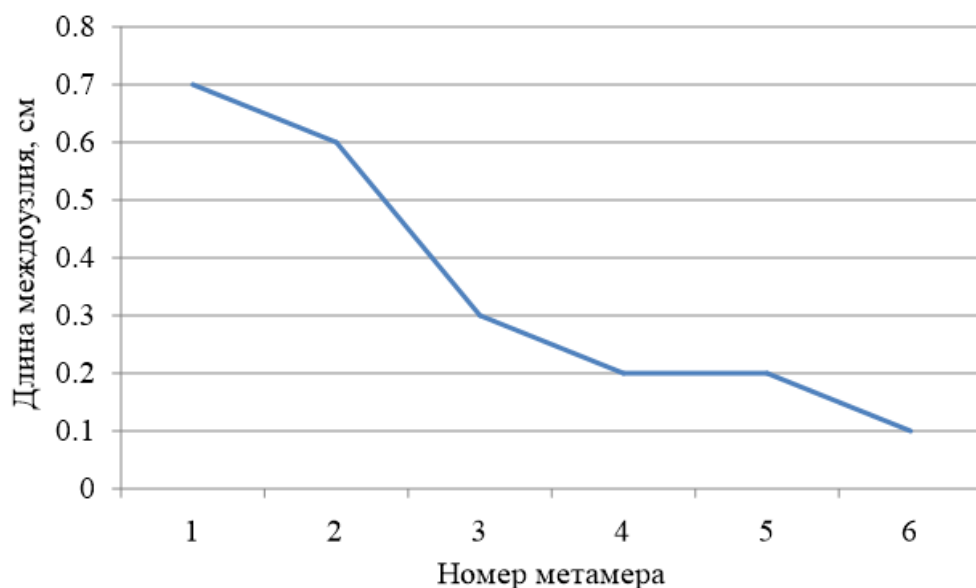
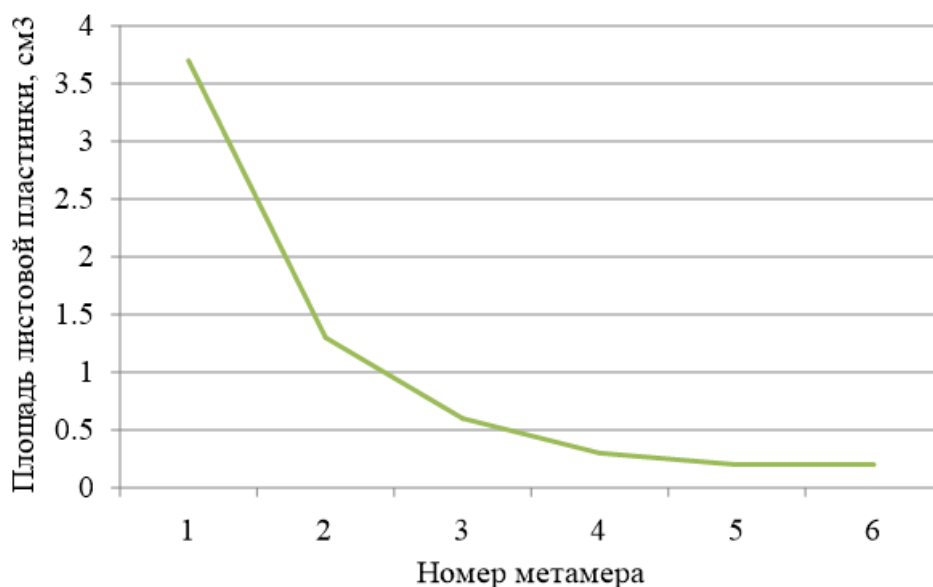


Рисунок 5.3 – Площади листовых пластинок (а) и длины междоузлий (б) от первого до шестого метамера МСП у *Solanum dulcamara*

Стебли желтовато-зеленоватые, покрытые серой трещиноватой пробкой и густо усаженные бугорчатыми чечевичками, ребристые, перекрученные вокруг своей оси. У основания побега стебли полые, ближе к верхушке – выполненные.

Они редко голые, чаще опушённые простыми или разветвлёнными белыми трихомами, причём плотность опушения крайне изменчива, на что указывал также S. Knapp (2013).

Стебли паслёна обвивают опору в направлении по (Головач, 1973) и против движения часовой стрелки (рисунок 5.4 – а, б). Их диаметр у основания исходного¹ побега достигает 1,5–3 см (рисунок 5.4 – в). Нередко побеги *S. dulcamara* зимуют на высоте более 2–3 м над уровнем почвы в кроне кустарников. Это возможно благодаря обнаруженным в стеблях растения белкам с криопротекторными свойствами, которые защищают тилакоиды мембран от вымерзания (Newton & Duman, 2000).

Все зелёные части, в том числе стебли особей, произрастающих на открытых освещённых местах, имеют фиолетовый оттенок в результате выработки антоциана (рисунок 5.5 – а, б). Его высокий уровень, выявленный в тканях *S. dulcamara*, определяет антиоксидантную активность, позволяющую применять растение в лечении сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний (Чупахина и др., 2010).

Лист черешковый, без прилистников, цельнокрайний; листорасположение очередное. Листья, как и стебли, опушены. Наряду со степенью опушения органов форма листовой пластинки *S. dulcamara* крайне изменчива.

Большинство авторов флор и определителей (Головач, 1973; Гейдеман, 1975; Кобелева, 1977; Раменская, Андреева, 1982; Губанов с соавт., 2004; Валягина-Малютина, 2012; и др.) определяют её яйцевидной, продолговато-яйцевидной, яйцевидно-ланцетной или ланцетной, заострённой, с сердцевидным или клиновидным основанием.

¹ Под исходным понимаем побег, развивающийся из почки регулярного возобновления в текущем году (побег n-го порядка ветвления).



Рисунок 5.4 – Стебель *Solanum dulcamara*: а – обвивает опору по направлению движения часовой стрелки (27 июля 2011 г.), б – против движения часовой стрелки (4 августа 2011 г.), в – у основания исходного побега (4 августа 2011 г.)

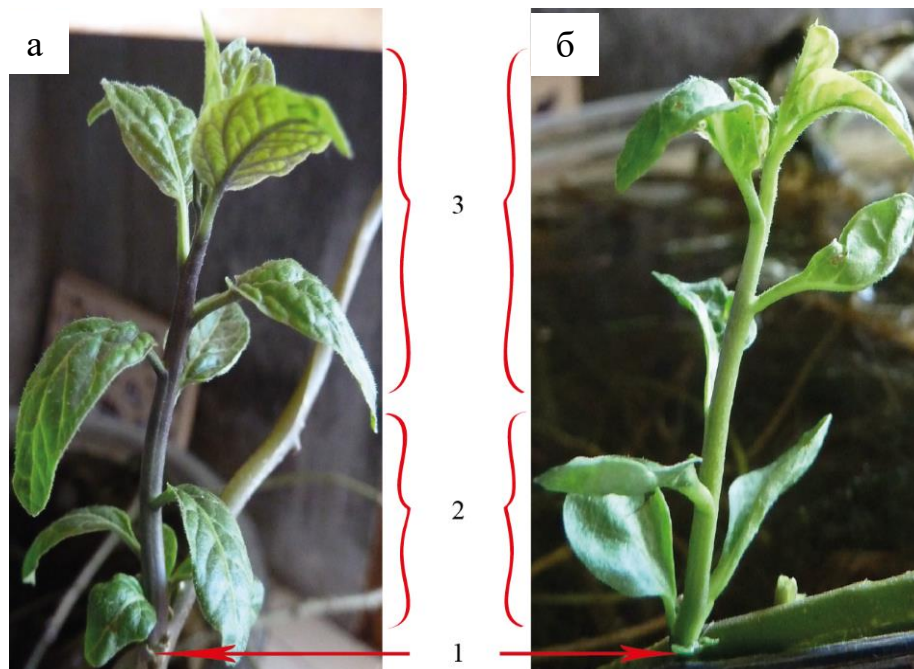


Рисунок 5.5 – Побеги *Solanum dulcamara*, развивающиеся из почек возобновления на приростах прошлого года: а – на свету, б – при затенении (11 марта 2013 г.)

Условные обозначения – 1 – лист низовой формации (катафилл), 2 – листья переходного типа (паракатафиллы), 3 – листья срединной формации.

Многие исследователи (Аветисян, 1987; Абрамов, 1995; Скворцов, 2000; Цвелев, 2000; и др.) отмечают, что листья базальных и медиальных участков стебля цельные, а верхние имеют разную степень расчленения у основания с образованием двух небольших, супротивно расположенных лопастей (Раменская, Андреева, 1982; Скворцов, 2000), долей (Головач, 1973; Гейдеман, 1975; Кобелева, 1977; Аветисян, 1987; Абрамов, 1995; Цвелев, 2000; Губанов, 2004), сегментов (Валягина-Малютина, 1998) или листочков (Кауфман, 1889); причём верхняя доля листа всегда крупнее нижних. Согласно мнению других авторов (Кобелева, 1977; Пояркова, 1981) листья паслёна состоят из трёх, редко пяти, долей; иногда все листья на побегах отдельные или все цельные.

Результаты собственных исследований показали, что листья низовой формации – катафиллы – встречаются у *S. dulcamara* редко (часто формируются, но в процессе развития побега опадают): они сидячие с редуцированной до чешуи листовой пластинкой (рисунок 5.5 – 1). В основании побега представлены структуры, переходные между листьями низовой и срединной формации – паракатафиллы (терм. по: Шилова, 1988). Они имеют листовую пластинку обратнойцевидной формы и короткий черешок (рисунок 5.5 – 2). Листья верховой формации в большинстве случаев отсутствуют, соцветия эбрактеозные.

В отличие от низовых и верховых, листья срединной формации полиморфны. Для *S. dulcamara* свойственна гетерофиллия: в пределах одного монокарпического побега встречаются листья срединной формации различной формы с общей тенденцией к усложнению – от цельных до расчленённых на лопасти, доли, сегменты (рисунок 5.6–5.8).

В результате анализа работ (Корона, Васильев, 2007) по вопросам изменчивости листьев, у паслёна обнаружены все варианты расположения надразов, выделенных Н. П. Кренке (Кренке, 1933–1935): левостороннее, правостороннее и симметричное. Собственные наблюдения показывают, что ассиметричные формы листьев встречаются чаще и, по-видимому, в целом свойственны исследуемому виду.

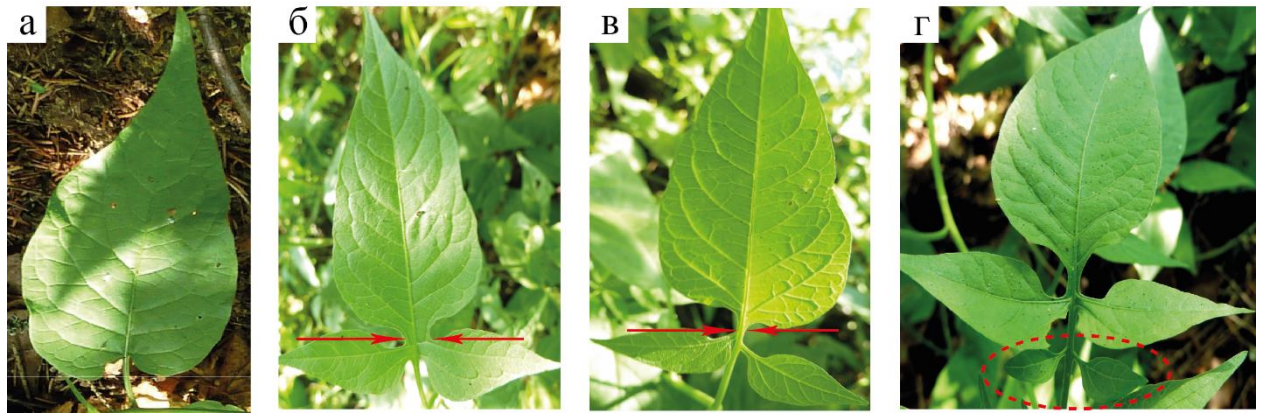


Рисунок 5.6 – Варианты листьев срединной формации *Solanum dulcamara* (21 июля 2011 г.): а – цельный, б – раздельный с тремя долями, в – рассечённый с тремя сегментами, г – рассечённый с пятью сегментами



Рисунок 5.7 – Листовая серия исходного монокарпического побега *Solanum dulcamara*: 1 – лист низовой формации, 2–6 – листья переходного типа, 7–15 – листья срединной формации

Согласно представлениям С. В. Мейена (Meyen, 1973) ряд листьев от простого цельного до перисто-рассечённого – «пиннация». Это явление описано у многих видов, в том числе у *S. dulcamara*: «Series simple leaf – pinnate leaf (text – Fig. 1, I – V). The series within a species is described in: *Drynaria quercifolia* (L.) Bory, *Gazania longiscapa* DC, *Arctotis stoechadifolia* Berger, *Leontodon autumnalis* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Catananche coerulea* L., ***Solanum dulcamara* L.**, *S. tuberosum* L., *Scabiosa columbaria* L., *Knautia arvensis* Coult., *Rubus caesius* L., *Oenanthe pimpinelloides* L., *Francoa ramosa* D. Don, *Prunus avium* L., *Pyrus malus* L., *Salix caprea* L., *Dahlia variabilis*, *Pistacea vera* (L.) Mill., *P. mutica* Fisch., *Lepidium perfoliatum* L., *Acer negundo* L., *Clematis vitalba*, *Aegopodium podagraria* L., *Fraxinus excelsior* L., *Fagus silvatica* L., in various species of *Crepis*, *Sonchus*, *Hakea*, and many others. The same transition within a genus, and more so within a family, is so common that further examples are nearly unnecessary» (Meyen, 1973, p. 210–211).

Согласно схеме С. В. Мейена (Meyen, 1973), которая демонстрирует варианты расчленения листьев и других уплощённых частей тела растения, для *S. dulcamara* прослеживается рацемический ряд – линия преобразования листьев от простого к перисто-рассечённому с пятью сегментами (рисунок 5.9). Среди перисто-лопастных листьев у модельного вида обнаружены варианты с лопастью либо справа, либо слева от центральной жилки, либо с обеих сторон от неё. Среди перисто-раздельных чаще встречаются те же варианты расположения долей, что и у перисто-лопастных. Перисто-рассечённые листья обладают бóльшим разнообразием расположения сегментов: кроме вышеперечисленных у паслёна встречаются листья с двумя сегментами справа от центральной жилки, двумя справа и одним слева, двумя справа и двумя слева от неё.

Таким образом, *S. dulcamara* демонстрирует все переходы в структуре листа от простых цельных до перисто-рассечённых с двумя, тремя и пятью сегментами.

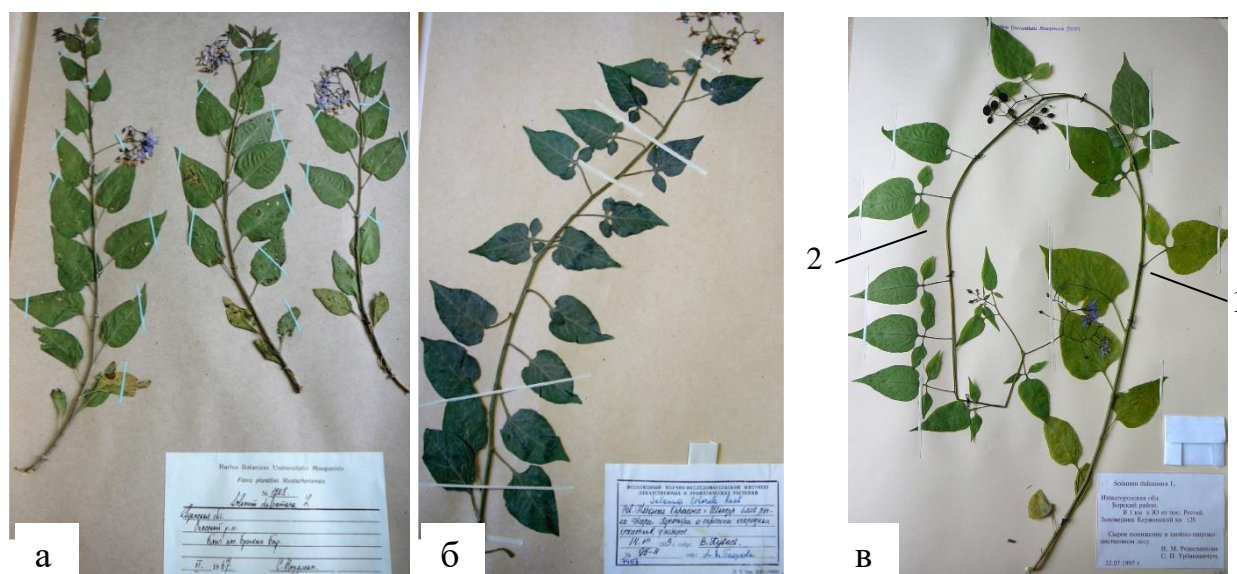


Рисунок 5.8 – Варианты монокарпических побегов *Solanum dulcamara* с цельными (а), цельными и рассечёнными (б) и с рассечёнными (в) листьями срединной формации

Условные обозначения – 1 – побег n-го порядка ветвления, 2 – побег n+1 порядка ветвления

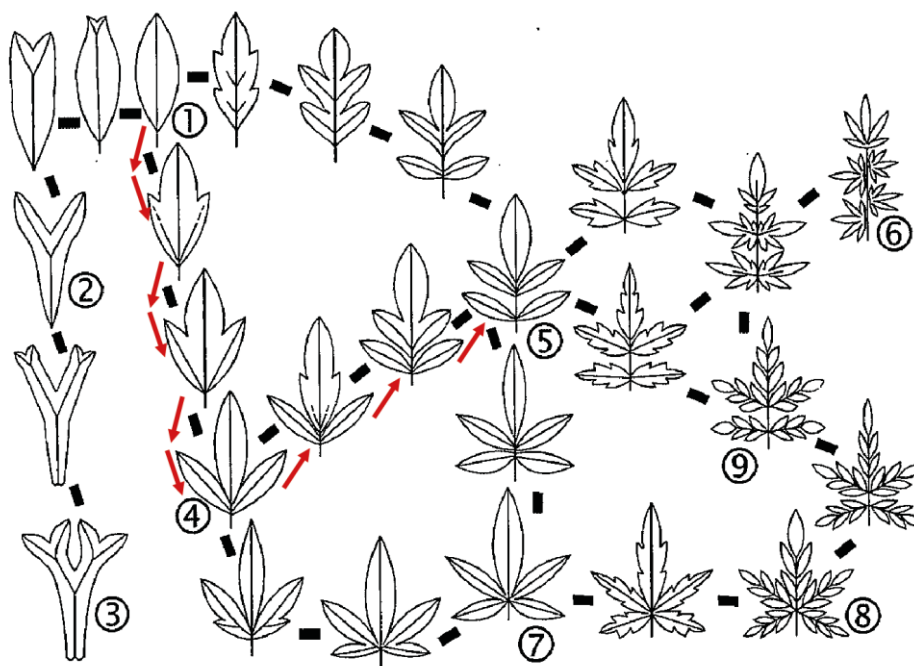


Рисунок 5.9 – Схема расчленения листьев и других уплощённых частей тела растения (Меуен, 1973). Красными стрелками обозначен путь преобразований формы листовой пластинки от простой цельной (1) к перисто-рассечённой с пятью сегментами (5)

Условные обозначения – линия 1–2–3 – переход от простого цельного листа к вильчатому (фуркация); линия 1–4–5–6 и линия 1–4–5–9 – переходы от простого цельного листа к перистому (пиннация); линия 1–4–7–8 – переход от простого листа к пальчатому (пальмация)

Морфология листьев является сложной и регулируется набором взаимодействующих генов (Holtan & Hake, 2003). Вероятно, изменения формы листа происходят в результате влияния освещения и содержания питательных веществ на гормональный баланс (Knapp, 2013). Предполагаем, что у *S. dulcamara* это явление можно расценивать как модификационный ответ на условия среды в период развития листа, приводящий к неравномерному росту краевой меристемы. Подобно развитию асимметричных листьев *Tilia cordata* Mill. (Серебряков, 1952), у паслёна меристема также не распределяется по всему краю листа, а локализуется в нескольких точках пластинки, которые обладают разной интенсивностью роста.

Наряду с формой листовой пластинки у *S. dulcamara* варьирует и её размер. Установлено, что листья срединной формации растений открытых мест обитания имеют относительно короткую и узкую листовую пластинку: от $6,3 \pm 0,1$ до $8,6 \pm 0,4$ см длиной и от $2,8 \pm 0,1$ до $4,5 \pm 0,1$ см шириной. Такие размеры листовых пластинок имеют особи паслёна в злаково-разнотравной формации (ассоциация кострово-подмаренниково-паслёновая) на берегу р. Вятка, а также в ивняке разнотравном (ассоциация – ивняк камышово-паслёновый) и разнотравно-злаковой формации (ассоциация хвощёво-рогозово-вейниковая) на берегу пруда в пос. Борок. В более затенённых ценозах её размеры превалируют. В составе ивняка разнотравного, исследованного в Кировской области (ассоциация – ивняк подмаренниково-паслёновый), и мёртвопокровного ельника в Ярославской области встречены особи *S. dulcamara* с максимальными средними значениями по данному параметру: $11,8 \pm 0,4$ см длиной и $8,5 \pm 0,5$ см шириной. Длина черешка варьирует в соответствии с размерами листовой пластинки: короткий черешок (минимальные средние значения: $2,1 \pm 0,08$ см) отмечен у особей освещённых мест обитания, длинный (максимальные средние значения: $4,9 \pm 0,4$ см) – у растений затенённых ценозов (таблица 5.1, рисунок 5.10).

Вид полиморфен по ряду других морфологических параметров. Под влиянием условий окружающей среды у него варьирует: число побегов в симподиальной оси, степень их ветвления и число метамеров в составе

монокарпических побегов разных порядков (Savinykh, Konovalova, 2019; Konovalova, Savinykh, 2020). Результаты собственных исследований подтвердили литературные данные (Zhang et al., 2016): во влажной среде обитания растения характеризуются длинными, слаборазветвлёнными побегами, в засушливых местах – короткими и сильноветвящимися. Особи *S. dulcamara*, произрастающие в условиях переменного увлажнения / обводнения (сообщества берега пруда в пос. Борок, за исключением ольшаника), имеют в составе симподиальной оси не более одного–двух монокарпических побегов, в то время как у растений на суше (ценозы, исследованные в Кировской и Нижегородской областях, а также ольшаник разнотравный в Ярославской области) ветвление достигает 3–6 порядков (таблица 5.1, рисунок 5.11). Исходный побег в первом случае в среднем включает от $25 \pm 1,2$ до $35,9 \pm 0,5$ метамеров, во втором – от $10,4 \pm 0,3$ до $15,2 \pm 0,5$. Вне зависимости от условий среды у особей с увеличением порядка ветвления число метамеров в составе побега уменьшается в среднем до $5,2 \pm 0,4$.

Часто показатели влажности и освещённости влияют на строение особи в совокупности. Так, в тенистых влажных местах побеговая система паслёна – симподий из одного–двух монокарпических побегов, сложенных множеством элементарных метамеров с крупными листьями. На открытых сухих местах он имеет сильноветвящиеся симподиальные оси с меньшим числом метамеров в составе монокарпических побегов и менее крупными листьями в узлах.

Видоизменения формы и размеров органов *S. dulcamara*, их числа в составе побега и побеговых систем демонстрируют морфологическую и размерную поливариантность этого растения.

Таблица 5.1 – Морфометрические параметры особей *Solanum dulcamara* в исследованных сообществах

Признак	Исследуемые сообщества по уменьшению интенсивности освещения слева направо									
	6	1	4	7	5	9	10	3	8	2
Длина листовой пластинки, см	6,7±0,1	6,3±0,1	8,6±0,4	10,4±0,5	9,7±0,6	9,5±0,2	10,5±0,6	11,8±0,4	10,2±0,3	10,4±0,5
Ширина листовой пластинки, см	2,8±0,1	4,5±0,1	3,7±0,2	5,2±0,2	5,6±0,4	6,1±0,1	6,8±0,3	6,2±0,3	7,2±0,4	8,5±0,5
Площадь листовой пластинки, см ²	18,7	28,4	31,8	54,1	54,3	57,9	71,4	73,2	73,4	88,5
Длина черешка, см	2,4±0,08	2,3±0,1	2,1±0,08	3,9±0,2	3,3±0,3	3,8±0,4	4,3±0,1	3,7±0,1	3,5±0,1	4,9±0,4
Признак	Исследуемые сообщества по увеличению степени увлажнения слева направо									
	5	9	1	10	2	7	3	4	8	6
Число побегов в симподии, шт.	4,6±0,5	4,5±0,1	4,2±0,3	3,2±0,1	3,2±0,1	2,2±0,4	1,5±0,2	1,4±0,1	1,3±0,2	4
Число метамеров в составе										
исходного побега (n-го порядка ветвления), шт.	10,4±0,3	11,3±0,5	15,2±0,5	12,4±0,3	13±0,4	25,2±0,7	25±1,2	30,5±0,6	35,2±0,4	1,4±0,1
побега n+1 порядка ветвления, шт.	10,4±0,6	11,2±0,3	9,4±0,6	9,6±0,4	11,5±0,4	11,8±0,3	19±0,5	12±0,3	9,2±0,1	30,5±0,6
побега n+2 порядка ветвления, шт.	7,6±0,3	6,8±0,4	9,8±0,5	7,3±0,2	7,5±0,4	12,5±0,6	6,2±0,4	–	–	12±0,3
побега n+3 порядка ветвления, шт.	5,8±0,6	5,9±0,5	9,1±0,3	8,4±0,1	7,2±0,1	8,2±0,3	–	–	–	–
побега n+4 порядка ветвления, шт.	5,2±0,4	–	7,3±0,2	6,3±0,6	–	6,7±0,2	–	–	–	–
побега n+4 порядка ветвления, шт.	5,5±0,5	–	6,5±0,4	5,7±0,4	–	–	–	–	–	–

Примечание 1 – злаково-разнотравная формация; 2 – ивняк разнотравный; 3 – ельник мёртвопокровный; 4 – ивняк разнотравный; 5 – ольшаник разнотравный; 6 – разнотравно-злаковая формация; 7 – крушиново-ивняковая разнотравная формация; 8 – разнотравная формация; 9 – сосняк разнотравный; 10 – ивняк злаково-разнотравный

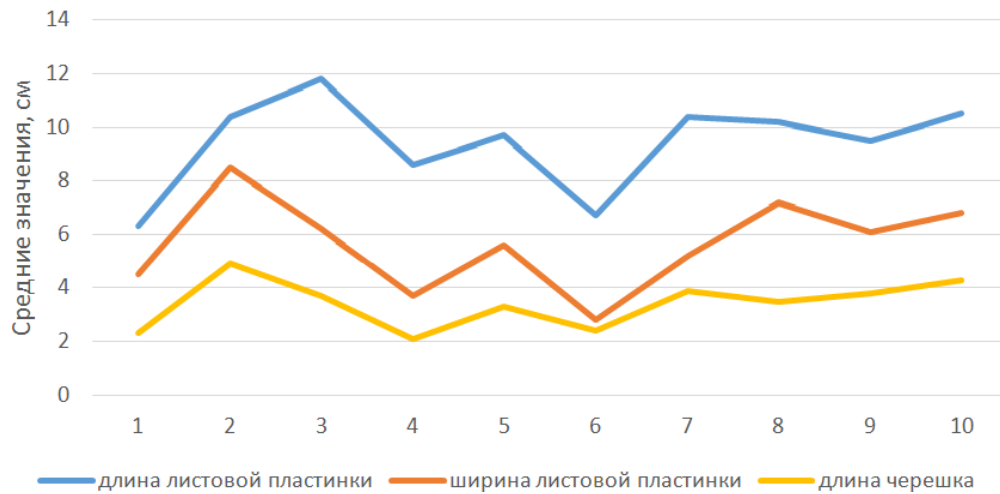


Рисунок 5.10 – Соотношение размеров листовой пластинки и длины черешка у особей *Solanum dulcamara* в исследуемых сообществах: 1–10 – исследуемые ценозы

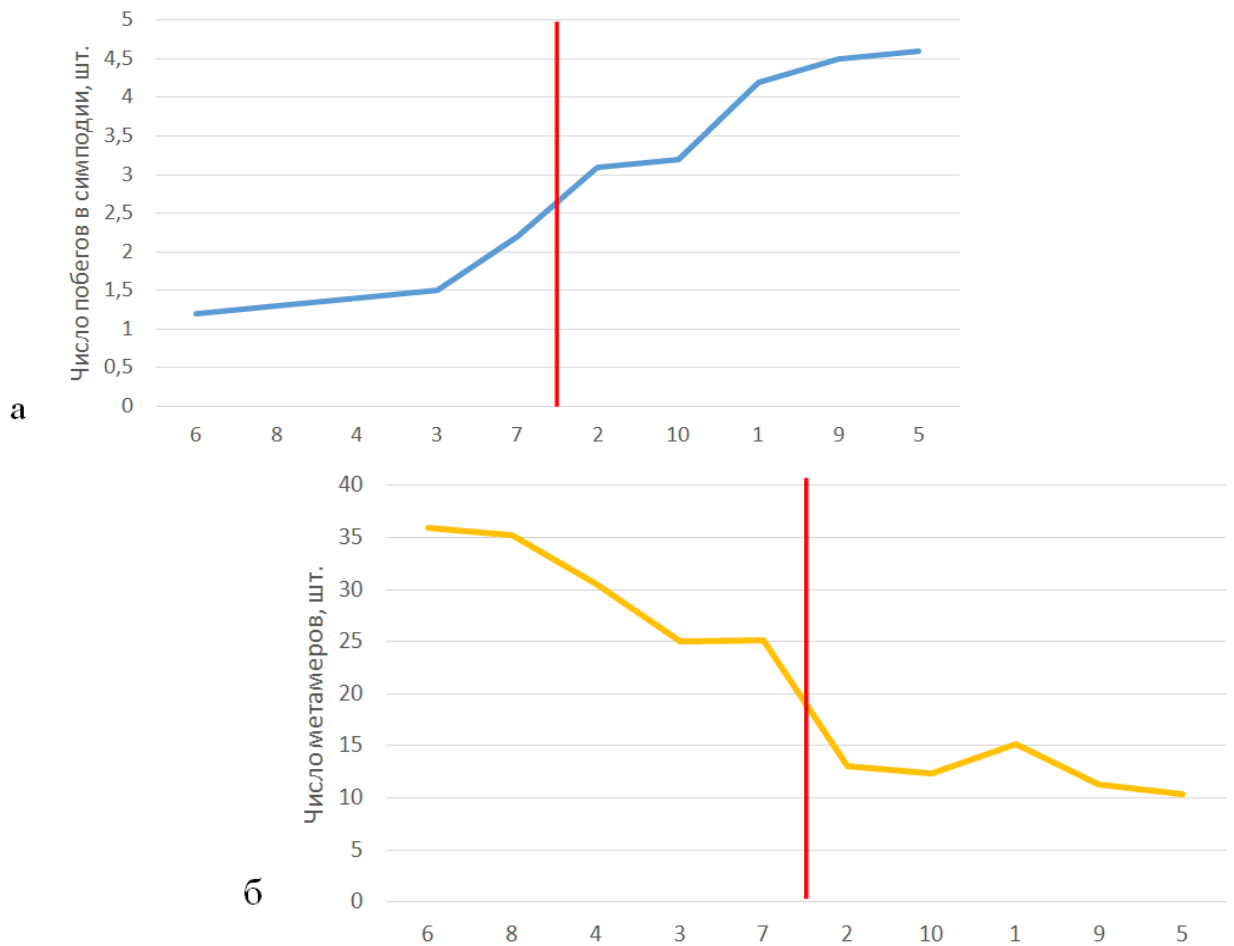


Рисунок 5.11 – Число монокарпических побегов в составе симподиальной оси (а) и число метамеров исходного побега (б) у *Solanum dulcamara* в исследуемых сообществах

Условные обозначения – 3, 4, 6–8 – сообщества, в которых особи вида произрастают у уреза воды; 1, 2, 5, 9, 10 – сообщества, в которых особи вида произрастают в наземно-воздушной среде. Красной линией отмечена граница сред

Генеративная сфера. Цветки *S. dulcamara* обоеполые, актиноморфные, 5-членные. Венчик звёздчатый 1,2–2,2 см в диаметре с короткой трубкой и широким отгибом от белого до лилового цвета (рисунок 5.12 – а, б). Особи с белыми цветками встречаются редко: мы обнаружили их однажды на левом берегу р. Вятка в составе разнотравного ивняка. Несмотря на то, что *S. dulcamara* произрастает здесь в условиях достаточной освещённости, зелёные части растения не приобретают фиолетовый цвет. Такая форма вида авторами флор и определителей (Тарасова, 2007) описана как *albiflora*. Андроцей из пяти тычинок, прикреплённых к основанию трубки венчика. Пыльники свободные, сближенные в виде конуса, открываются на верхушке двумя парами. Пыльцевые зёрна круглые, относительно других представителей рода мелкие 11,5–13 мкм (Quran, 2004). Гинецей синкарпный из 2 карпелл (рисунок 5.13).

У основания каждого лепестка венчика расположена пара зелёных точек, часто окружённых белой тканью. Они по-разному интерпретированы, в том числе как псевдо-нектарии (Knapp, 2013) для привлечения опылителей, однако конкретных исследований по этому вопросу не проводилось.

Плод – яйцевидная (рисунок 5.11 – в) или обратнаяйцевидная (рисунок 5.12 – г) ягода до 2 см длиной. В незрелом состоянии, как и у всех представителей семейства, содержит ядовитый алкалоид соланин, который не полностью разрушается при созревании. В связи с этим, некоторые авторы (Шлякова, 1982) считают вид зоохорным, другие (Тарасова, 2007) – автохорным. В процессе созревания ягоды меняют свой цвет от зелёного до ярко-красного. Однако, Н. N. Jensen (Jensen, 1944) на пляже юго-западной части Балтийского моря (Дания) описал форму *S. dulcamara* L. var. *marinum* forma *aurantiibaccatum*, которая сохраняет в течение всего вегетационного сезона оранжевый цвет плодов. Предполагаем, что этот морфологический признак, наряду с другими, вариабелен в пределах вида.

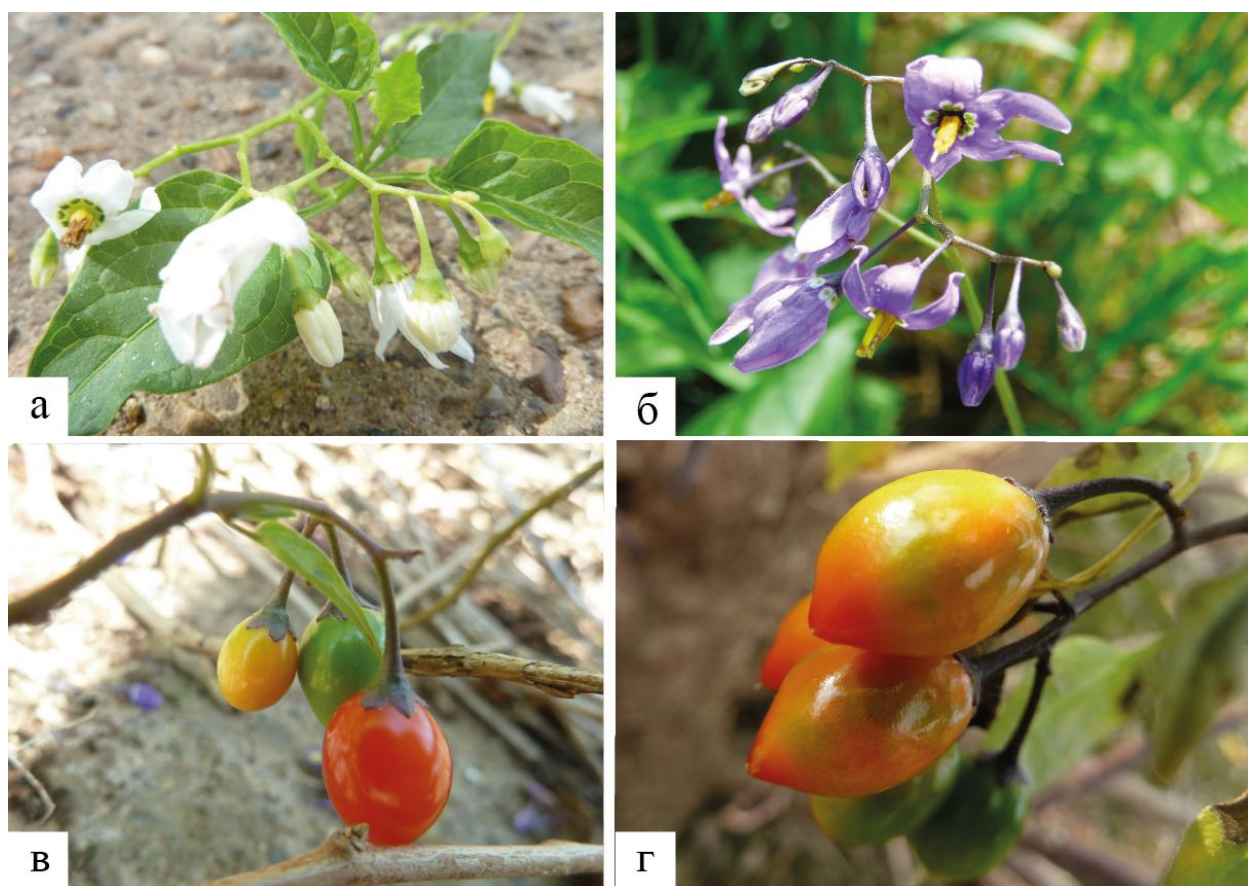


Рисунок 5.12 – Соцветие *Solanum dulcamara* в фазе цветения и плодоношения: а – белые цветки (4 августа 2011 г.), б – лиловые цветки (19 августа 2010 г.), в – ягоды яйцевидной формы разной степени зрелости (19 июля 2011 г.), г – ягоды обратнойцевидной формы (22 сентября 2012 г.)

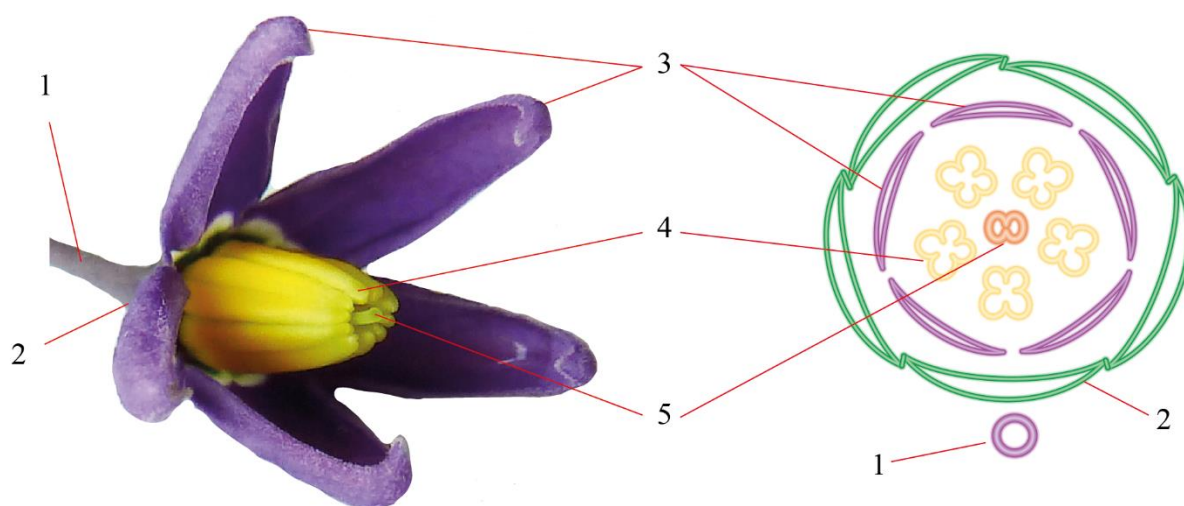


Рисунок 5.13 – Строение цветка *Solanum dulcamara* (слева – фото, справа – диаграмма)

Условные обозначения – 1 – цветоножка, 2 – чашелистик, 3 – лепестки, 4 – андроцей, 5 – гинецей.

Цветки собраны по 6–15 в соцветия, структура которых трактуется неоднозначно. При характеристике цветорасположения используется определённый набор равноценных признаков. Их общий список очень велик и практически ничем не ограничен (Кузнецова и др., 1992). В своём исследовании мы использовали только те, с помощью которых можно, на наш взгляд, наиболее полно характеризовать морфологию соцветия *S. dulcamara*.

Первое, на что обращают внимание морфологи при анализе соцветия, – его *положение относительно побеговой оси*. На первый взгляд и по данным авторов некоторых флор и определителей (Сырейщиков, 1910; Томин, 1955; и др.), соцветие *S. dulcamara* боковое (рисунок 5.14). Другими (Danert, 1958) оно описано как терминальное на конце каждой симподиальной единицы.

Анализ более ранних фаз развития соцветия показал, что одновременно с его формированием, трогаются в рост пазушные почки в составе двух нижерасположенных вегетативных метамеров побега: сначала ближайшая к соцветию (рисунок 5.15 – 1), затем более удалённая (рисунок 5.15 – 2). При этом черешки кроющих листьев этих метамеров продолжают развитие, часто прирастая к оси развёртывающегося бокового побега (рисунок 5.15 – б, в). Развиваясь почти с такой же скоростью что и соцветие, побег замещения 1 сдвигает его из терминального положения в боковое. Именно наличие эпифильных сдвигов и вносит некоторую неясность в определение расположения соцветия *S. dulcamara*. Поскольку эти сдвиги совершаются на очень ранних стадиях развития, определить их у цветущего побега непросто. Подобное развитие побегов, при котором рост междоузлий резко обгоняет рост листьев, свойственно растениям лианоидных жизненных форм и способствует снижению веса растущих верхушек побегов, что имеет большое значение при закреплении тела растения на опоре. Это явление описано (Нуралиев, 2012) у представителей рода *Schefflera*, соцветия которых определены как псевдолатеральные: терминальные по происхождению, но занимающие фактически боковое положение.



Рисунок 5.14 – Положение соцветия *Solanum dulcamara*: 1 – побег n -го порядка ветвления, развивающийся из почки возобновления, 2 – побег $n+1$ порядка ветвления

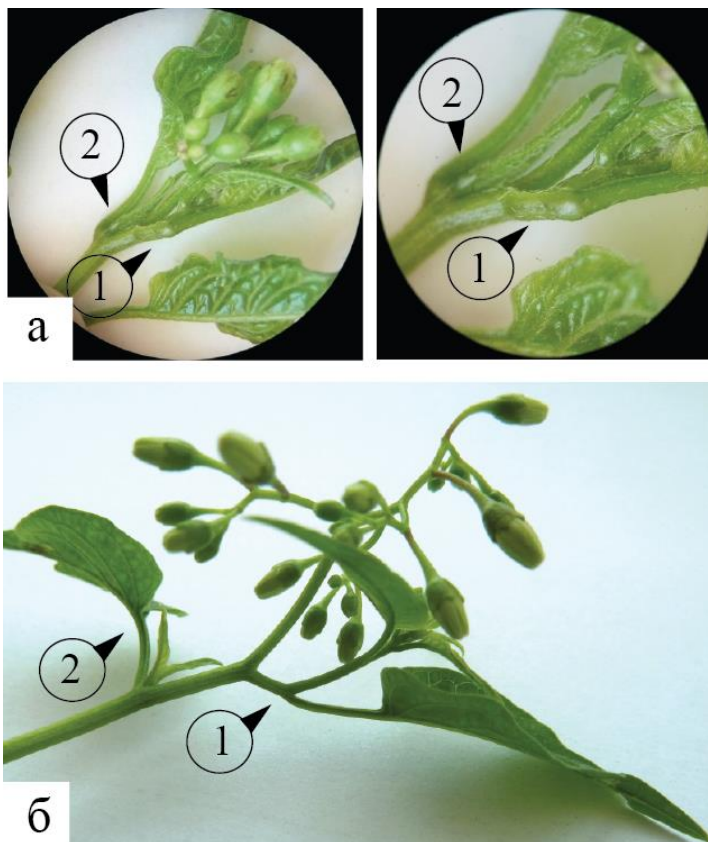


Рисунок 5.15 – Положение соцветия *Solanum dulcamara* на побеге: а – во время закладки, б – в фазе бутонизации, в – схема. Пояснения в тексте

Этот термин – псевдолатеральное соцветие – уточняющий особенности положения соцветия в системе побегов, применим и для определения цветорасположения паслёна.

Не менее важный признак – *наличие и тип прицветников*. В характеристике парциального соцветия паслёна авторы единодушны: оно эбрактеозное. Наши исследования подтверждают обычное отсутствие брактей. Однако, встречены соцветия, в которых присутствуют листья срединной формации, вероятно, из-за эпифильных сдвигов или, возможно, в результате некоторых изменений в реализации генотипа особи (рисунок 5.16).

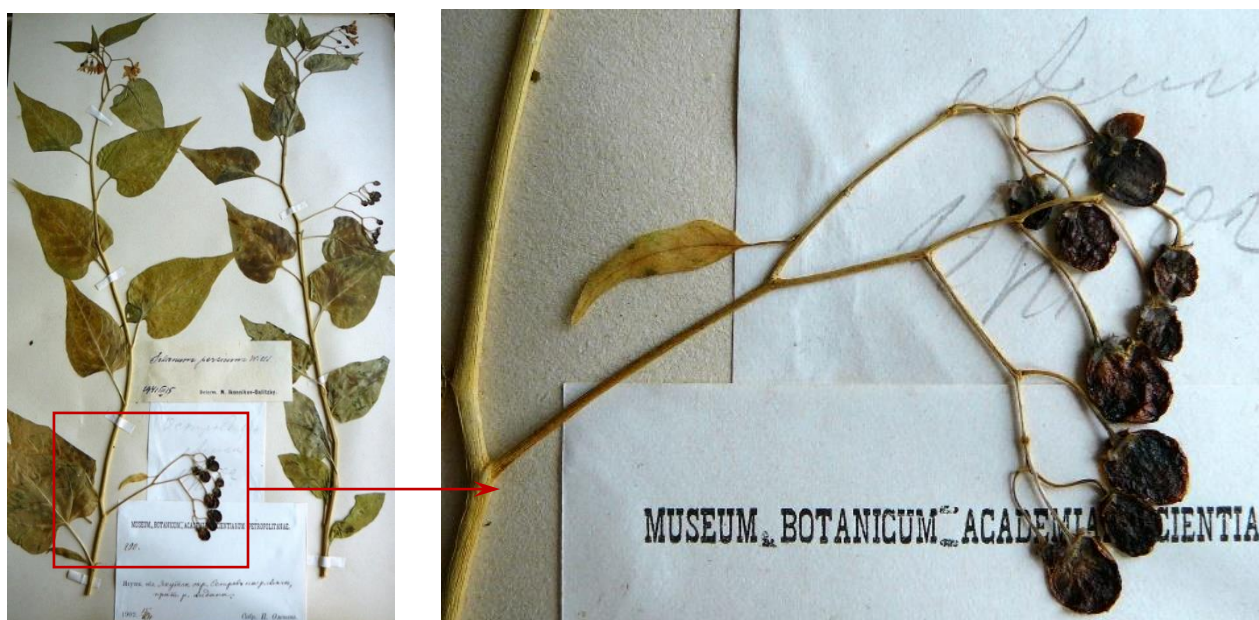


Рисунок 5.16 – Лист срединной формации в соцветии одного из монокарпических побегов *Solanum dulcamara* (гербарный лист из коллекции Ботанического института РАН)

Согласно литературным данным, учитывая *порядок ветвления и способ нарастания осей*, соцветие *S. dulcamara* характеризуют по-разному: метёлка (Маевский, 1961), зонтик (Сырейщиков, 1910; Висюлина, 1960; Аветисян, 1987) или щиток (Томин, 1955). Однако, оно имеет удлинённую главную ось и цветки, располагающиеся в разных плоскостях, что противоречит определению последних двух понятий (рисунок 5.14).

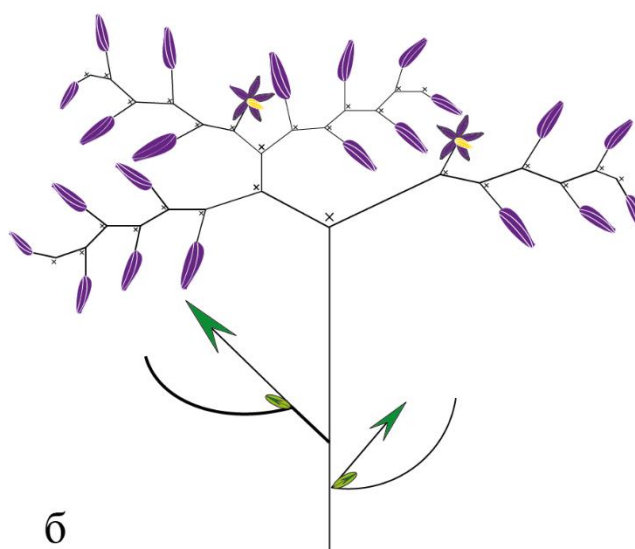
Детальный анализ соцветия на ранних стадиях развития показал, что в его основании чётко прослеживается симподиальное нарастание (Журавлёва, 2013). В результате этого характеризуем соцветие как цимозное; по наличию двух боковых осей замещения – это дихазий (рисунок 5.17). Такой же вариант соцветия описывает Т. В. Кузнецова с соавторами (Кузнецова и др., 1992) у близкого родственника *S. dulcamara* – *Solanum tuberosum* L., цветки в дихазии которого занимают терминальное положение, а боковые ветви представляют собой завитки. В нашем случае речь идет о сложном неравнобоком дихазии: в одну сторону формируется одна ветвь, в другую – две–три (рисунок 5.17 – б). Боковые оси при этом на первый взгляд представляют собой монохазии-завитки, как у *S. tuberosum*.

На границе вегетативного и генеративного участков в структуре соцветия присутствуют бугорки (рисунок 5.18 – а, б, в). Зарубежные авторы (Turrill, 1935; Knapp, 1989) интерпретируют их как «sleeve» – рукав, который является продолжением оси соцветия и основанием цветоножки. Это характерная особенность рода в целом. Такие бугорки могли возникнуть в процессе редукции кроющего листа, в пазухе которого находится цветок. Расположение проводящих тканей на продольном срезе (рисунок 5.18 – в) подтверждает пазушное положение цветка по отношению к оси. Этим соцветие отличается от типичного дихазия.

Анализируя процесс развития боковой оси, полагаем, что после того, как снимается апикальное доминирование, из одной пазушной почки развивается цветок, из другой – ось следующего порядка. Она в дальнейшем снова формирует новый цветок и ось (рисунок 5.19). Соцветие ветвится в среднем до 6-ти порядков. Оно заканчивается прекращением симподиального нарастания, когда ось следующего порядка не образуется. Флоральной единицей является нижележащее междоузлие с отмершей верхушкой и пазушным цветком. Это можно считать элементом старения оси, также как упрощение монокарпических побегов ветвления у верхушки оси.

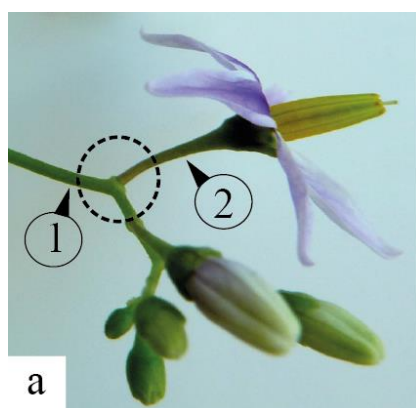


а

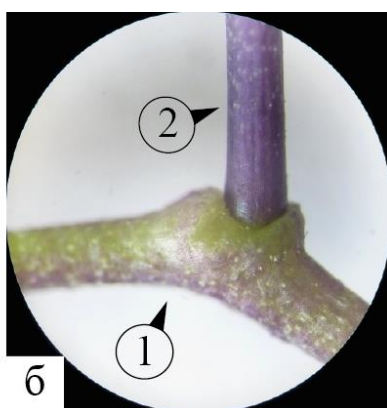


б

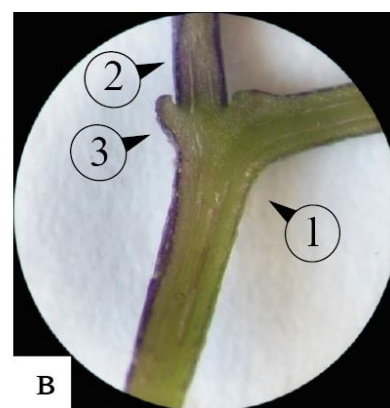
Рисунок 5.17 – Соцветие *Solanum dulcamara*: а – внешний вид, б – схема



а



б



в

Рисунок 5.18 – Часть соцветия *Solanum dulcamara*: а – внешний вид, б – участок с редуцированным листом, в – продольный срез через участок с редуцированным листом

Условные обозначения – 1 – вегетативный участок соцветия, 2 – генеративный участок соцветия, 3 – редуцированный лист.

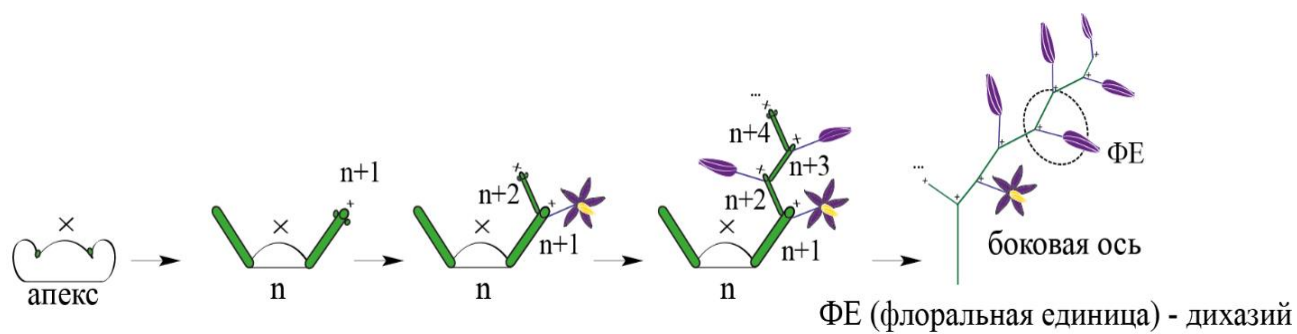


Рисунок 5.19 – Схема развития боковой оси соцветия *Solanum dulcamara*: пояснения – в тексте

С позиции физиономического подхода соцветие паслёна характеризуется как псевдолатеральное эбрактеозное с пазушными цветками в составе симподиальных парциальных соцветий. Согласно ритмологическому подходу – это сложный неравнобокий дихазий, боковые оси которого типологически представляют собой монохазии, а фактически – неравнобокие дихазии.

Принимая во внимание типологический подход W. Troll (Troll, 1964, 1969), соцветие *S. dulcamara* – синфлоресценция, основной флоральный элемент которой – неравнобокий дихазий. Соцветие открытое, т.к. апикальная меристема не преобразуется в цветок, поэтому синфлоресценция полителическая с тремя–четырьмя боковыми осями и акропетальным зацветанием.

5.2 Онторморфогенез, побегообразование, модульная организация и ритм сезонного развития

Онторморфогенез. В онторморфогенезе *S. dulcamara* выделяем четыре фазы с образованием пяти онтобиоморф и шести экобиоморф.

Фаза I – формирование семени – начинается с образования зиготы и продолжается до начала прорастания семени; в результате образуется *онтобиоморфа 1* – семя (рисунок 5.20 – а). Оно от жёлтого до светло-коричневого цвета, размером 2×3 мм, овальное, сплюснутое с боков, с шероховатой поверхностью. Согласно литературным данным (Артюшенко, 1990) оно уплощённое (applanatum) кремового (cremeum) цвета. Семядоли молочного оттенка, гладкие. Согнутый или спиральный зародыш располагается в центре семени, занимая $\frac{3}{4}$ его объема (Поддубная-Арнольди, 1982). По мнению одних авторов (Жукова, 1987) эндосперм имеет мощность в несколько слоёв клеток, другими (Тахтаджян, 1987) он описан как обильный. Результаты собственных исследований подтверждают представления Г. Я. Жуковой.

К концу вегетационного сезона (сентябрь–октябрь) семена созревают в плодах (ягодах), которые опадают на поверхность земли и зимуют под листовым опадом и снегом. Эта фаза онторморфогенеза соответствует двум

периодам онтогенеза – эмбриональному и латентному; онтогенетическое состояние – покоящиеся семена (se).

Фаза II – формирование одноосного растения – начинается от начала прорастания семени (рисунок 5.20 – б) весной и продолжается до конца первого вегетационного сезона. Прорастание семян надземное (рисунок 5.21 – а). Согласно литературным данным (Pegtel, 1985) и результатам собственных лабораторных экспериментов установлено, что для прорастания семенам *S. dulcamara* необходим комплекс условий. Помимо рыхлого и влажного субстрата, крайне важным критерием выступает относительно высокая (25–30°C) постоянная температура почвы. Эти условия не всегда соблюдаются в местах обитания растения, вероятно, поэтому семенные особи в природе встречаются нечасто. За период исследования молодые популяции *S. dulcamara* с большим числом проростков мы обнаружили только весной 2011 г. по краю уреза воды вдоль левого коренного берега р. Вятки (Кировская область), а также в месте произрастания корнеотпрысковой биоморфы на супесчаных почвах в городском парке (Нижегородская область). В местах постоянного избыточного увлажнения в составе отдельных ценозов на берегу пруда в пос. Борок (Ярославская область) зафиксированы единичные находки проростков. Здесь преобладает вегетативный способ поддержания ценопопуляций.

Фаза II онтоморфогенеза соответствует прегенеративному периоду онтогенеза. Она включает стадии проростка (р), ювенильного (j) и виргинильного (v) растений (рисунок 5.21).

Надсемядольное междоузлие 4–5 мм длиной, тёмно-зелёное, волосистое (Васильченко, 1965). Семядоли проростков продолговатые, при основании клиновидные, с выраженной главной жилкой, 14 мм длиной и 5–6 мм шириной на черешках длиной 5 мм. У особей ювенильного онтогенетического состояния семядоли сохраняются до конца вегетационного периода, появляются 1–3 черешковых листа.



Рисунок 5.20 – Внешний вид семян *Solanum dulcamara*: а – группа сухих семян, б – прорастающее семя

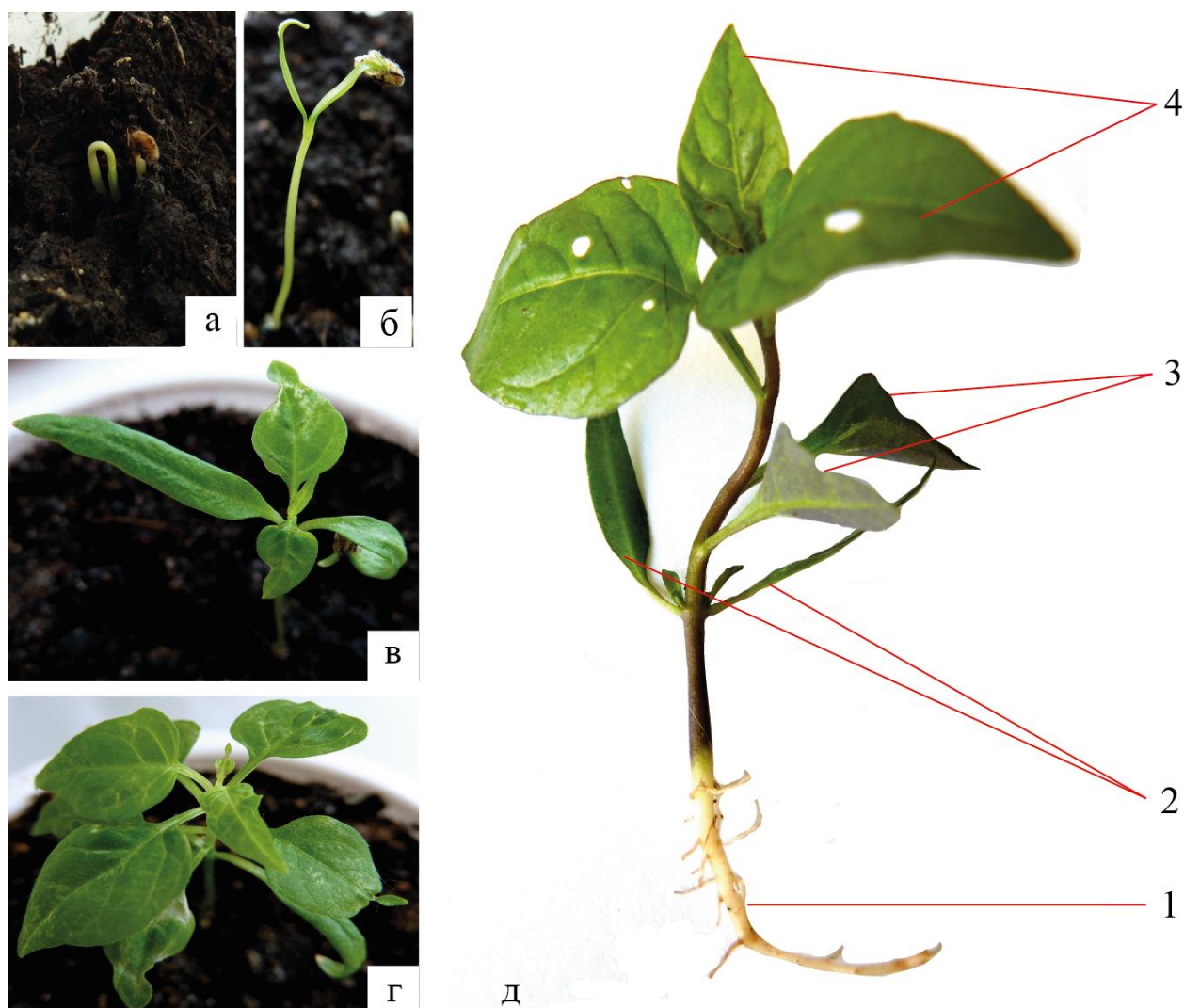


Рисунок 5.21 – Начальные этапы онтогенеза *Solanum dulcamara*: а, б – проросток; в – ювенильное растение; г – виргинильное растение

Условные обозначения – 1 – главный корень, 2 – семядольные листья с тронувшимися в рост пазушными почками, 3 – ювенильные листья, 4 – листья срединной формации. Корни растения частично удалены.

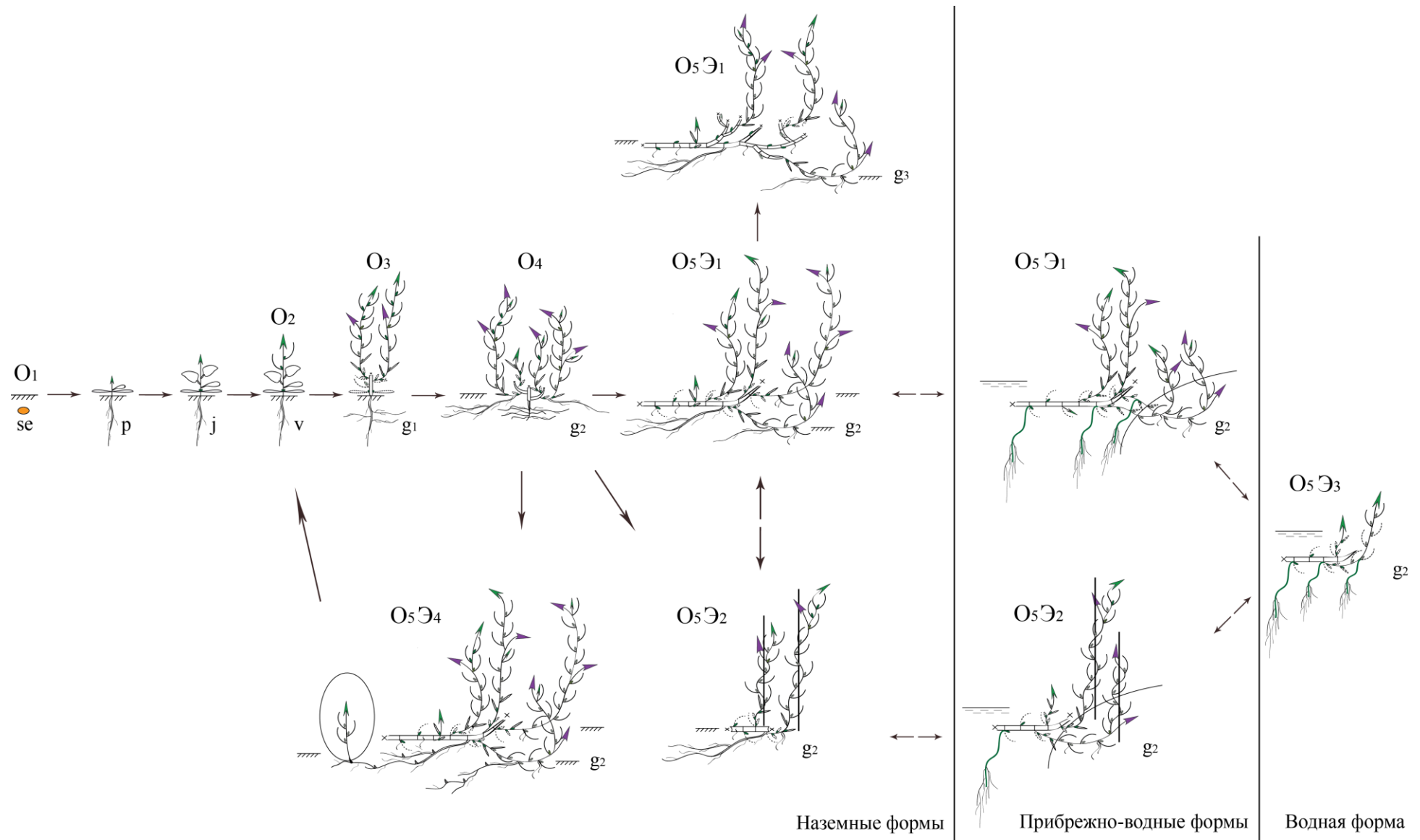


Рисунок 5.22 – Схема онтоморфогенеза *Solanum dulcamara*: O₁–O₅ – онтобиоморфы; Э₁–Э₄ – экобиоморфы. Вертикальными линиями обозначены границы сред

Первый лист яйцевидный, на верхушке тупой, при основании клиновидный. Второй – яйцевидный, при основании сердцевидный, с заметной средней жилкой и восходящими перистыми основными. Третий лист сходен со вторым, при основании неравнобокий, по краю волнистый. У особей виргинильного онтогенетического состояния развиваются цельные листья срединной формации. Они яйцевидно-сердцевидные или треугольно-яйцевидные.

Имматурное (im) онтогенетическое состояние не выражено в результате отсутствия переходных признаков от ювенильных растений к взрослым.

Развитие растений до виргинильного онтогенетического состояния происходит за один вегетационный период, к зиме листья опадают, верхняя часть побега отмирает за исключением базального и медиального участков с почками возобновления. В некоторых случаях осенью трогается в рост ряд почек в средней части побега.

Эта фаза онтоморфогенеза завершается развитием *онтобиоморфы 2* – вегетативно-неподвижное моноцентрическое стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативное растение (рисунок 5.22). В понимании О. В. Смирновой с соавт. (Смирнова и др., 1976) – это первичный побег.

Фаза III – кущение – продолжается с момента формирования побегов возобновления на резиде одноосного растения до партикуляции особи. Фаза длится до 5–7 лет и сопровождается последовательной сменой в онтогенезе двух онтобиоморф. Весной второго года на резиде развёртываются почки регулярного возобновления с образованием исходных монокарпических побегов. Одновременно с их цветением развивается верхняя пазушная почка (иногда две), дающая начало побегу замещения последующего порядка. В результате акросимподиального нарастания формируется симподиальная ось из одного-двух силлептических побегов последовательных порядков. Так происходит становление *онтобиоморфы 3* – вегетативно-неподвижного поликарпического моноцентрического стержнекорневого симподиально нарастающего прямостоячего полукустарника (рисунок 5.22). В понимании О. В. Смирновой с соавт. (Смирнова и др., 1976) – это первичный куст. Растение в этот период

характеризуется как молодое генеративное, побеги орторопные. Корневая система представлена главным корнем не более 5–7 см длиной и горизонтально растущими шнуровидной формы боковыми, длиной до 7–12 см. Они незначительно ветвятся с образованием коротких тонких сосущих корешков.

В конце каждого вегетационного периода происходит отмирание надземных частей растения, сохраняются лишь базальные участки исходных побегов с почками регулярного возобновления. В качестве резидов они входят в состав эпигеогенного корневища. Модель побегообразования – симподиальная длиннопобеговая.

При полегании исходных побегов на субстрат и / или пассивном засыпании грунтом их базальных участков развиваются узловые и междоузлиевые стеблеродные придаточные корни. Они до 3–5 см длиной, тонкие, неветвящиеся. Из-за образования новых центров закрепления, которые достаточно сложно выявить, растение приобретает незначительную вегетативную подвижность. Верхушки побегов растения совершают нутационные движения в поисках опоры, их положение в пространстве меняется: при наличии опоры они выются, при отсутствии – полегают на субстрат. Так формируется *онтобиоморфа 4* – вегетативно-слабоподвижный поликарпический неявнополицентрический симподиально нарастающий лиановидный полукустарник со смешанной корневой системой (рисунок 5.22). По О. В. Смирновой с соавт. (Смирнова и др., 1976) – это рыхлый куст.

На пятый год жизни особи главный корень выражен слабо, он утолщается в базальной части до 0,5 см, одревесневает, темнеет, покрывается продольными трещинами и начинает отмирать. Сохраняются боковые равномерно утолщенные корни длиной не более 15 см. Стеблеродные придаточные корни шнуровидные, равномерно утолщенные (до 0,1 см), длиной до 15–20 см, покрытые мелкими тонкими сосущими корешками. Они слабо ветвятся (до двух–трёх порядков), располагаются горизонтально в поверхностном слое почвы. В понимании Т. И. Серебряковой (1988) – это ростовые корни, снабжающие растение

минеральными солями. Дополнительно они выполняют функцию запаса питательных веществ за счёт накопления зёрен крахмала в клетках паренхимы коры.

На 7 год корневая система особи образована многочисленными придаточными корнями, возникающими в узлах и междоузлиях резидов и базальных участков побегов текущего года. В результате морфологической дезинтеграции эпигеогенного корневища происходит вегетативное размножение особи с образованием партикул. Этот процесс повторяется на протяжении ряда поколений.

Фаза IV – формирование корневищного растения – начинается с момента морфологической дезинтеграции особи в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии и продолжается до отмирания всех вегетативных потомков. В фазе клона растение существует десятки лет.

В результате партикуляции развивается *онтобиоморфа 5* – вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник (рисунок 5.22). Это жизненная форма *S. dulcamara* преимущественно встречается в природе. С таким габитусом растение существует в течение всего последующего онтогенеза. Эта кустящаяся партикула по О. В. Смирновой с соавт. (Смирнова и др., 1976).

На этом этапе развития особи, особенно в условиях подвижного субстрата (песчаные и супесчаные почвы), в поверхностном слое почвы формируется система ветвящихся стеблеродных придаточных корней общей длиной до 2 м и более. Они горизонтальные, акропетально ветвящиеся до 5–7 порядков. Такая система, по И. Г. Серебрякову (1952), носит название специализированной. Молодые корни достаточно тонкие, длиной 25–30 см, белые. С возрастом они приобретают тёмный цвет, утолщаются до 0,5–0,7 см в диаметре, одревесневают. На каждом корне образуются недолговечные тонкие сосущие корешки.

Наряду с основной функцией (снабжение растения водой с минеральными солями), а также запасом питательных веществ, корни *S. dulcamara* обеспечивают вегетативное размножение особи. Это возможно в результате развития адвентивных почек с последующим образованием корневых отпрысков. Подобное явление отмечено на песчаном субстрате в сосняке разнотравном (Нижегородская

область) и однократно на корнях, развивающихся в воде. Согласно представлениям И. Г. Серебрякова (1964), корневые отпрыски могут появляться в условиях улучшенного роста или при поранении главного побега или корня. На развитие их у *S. dulcamara*, вероятно, влияют два фактора: подвижность грунта и возможные повреждения надземной части растения (например, в результате кошения). В виду того, что в ряде исследованных сообществ адвентивные почки и корневые отпрыски не обнаружены, корнеотпрысковость у *S. dulcamara* считаем факультативной.

Расположение придаточных почек по длине корня неравномерное, они образуются как на прямых участках, так и в местах ветвления (рисунок 5.23). Почка вегетативная, состоит из 5–10 листовых зачатков и конуса нарастания. При её развитии образуется вегетативный побег с удлинённым этиолированным базальным участком, что способствует выносу верхушечной почки на поверхность субстрата. Омоложение происходит до виргинильного онтогенетического состояния. Морфологическая целостность особи сохраняется на протяжении 4–7 лет. За этот период у дочерних образований развивается корневая система из совокупности стеблеродных придаточных корней за счёт укоренения базальных участков побегов.

Фазы III и IV онтоморфогенеза соответствуют генеративному периоду онтогенеза. Растений, находящихся в постгенеративном онтогенетическом состоянии, в исследуемых сообществах не обнаружено. Окончание онтогенеза особи проследить сложно из-за способности её к вегетативному разрастанию, размножению и омоложению потомков.

Онтогенез *S. dulcamara*, согласно представлениям Л. А. Жуковой (Жукова, 1995), неполный и заканчивается многократной партикуляцией особи в зрелом генеративном состоянии (Г-тип). Партикулы испытывают слабое омоложение – на 1–2 онтогенетических состояния (Г₁-подтип).



Рисунок 5.23 – Внешний облик *Solanum dulcamara*: а – корнеотпрысковой биоморфы; б – парциального образования с придаточными корнями и корневыми отпрысками; в – фрагмента системы стеблеродных придаточных корней

Условные обозначения – 1 – адвентивные почки, 2 – корневые отпрыски.

На ход онтоморфогенеза *S. dulcamara* существенно влияют условия окружающей среды. На базе лиановидного полукустарника со смешанной корневой системой (онтобиоморфа 4) и длиннокорневищного лиановидного полукустарника (онтобиоморфа 5) под действием различных факторов среды формируется ряд экибиоморф (терм.: Лавренко, Свешникова, 1965) – экологически обусловленных форм вида (рисунок 5.22):

1) при отсутствии опоры – летнезелёный поликарпический вегетативно-подвижный длиннокорневищный полукустарник с приподнимающимися побегами с нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией; мезофит и гемикриптофит на суше, гигрогелофит в условиях переменного увлажнения – *экобиоморфа 1*;

2) при наличии опоры в результате нутационных движений побегов формируется летнезелёная поликарпическая вегетативно-подвижная длиннокорневищная полудревесная лиана с нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией; микрофанерофит (Журавлёва, Савиных, 2012; Savinykh, Konovalova, 2019) – *экобиоморфа 2*;

3) в воде развивается стелющееся растение с живой двухлетней частью, укореняющееся в год формирования побегов, не цветущее и не плодоносящее (цветки развиваются лишь до стадии бутонов). Подавление репродуктивной функции, вероятно, вызвано стрессом на условия избыточного увлажнения (Zhang et al., 2016). Возможно, в виде такой своеобразной неспециализированной диаспоры (туриона) растение переживает неблагоприятные условия среды. Такую биоморфу понимаем как летнезелёный вегетативно-подвижный длиннокорневищный малолетник вегетативного происхождения с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией; гигрогелофит – *экобиоморфа 3*;

4) в условиях подвижного песчаного субстрата, редко в воде, формируется летнезелёный поликарпический вегетативно-подвижный корнеотпрысковый полукустарник с нормальной полной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит – *экобиоморфа 4* (рисунок 5.24 – г, д).

Таким образом, в онтоморфогенезе *S. dulcamara* в пределах четырёх фаз последовательно сменяются пять онтобиоморф и четыре экобиоморфы: полукустарник с приподнимающимися побегами, полудревесная лиана, малолетник вегетативного происхождения и корнеотпрысковый полукустарник (рисунок 5.24). Это свидетельствует о морфологической поливариантности вида.

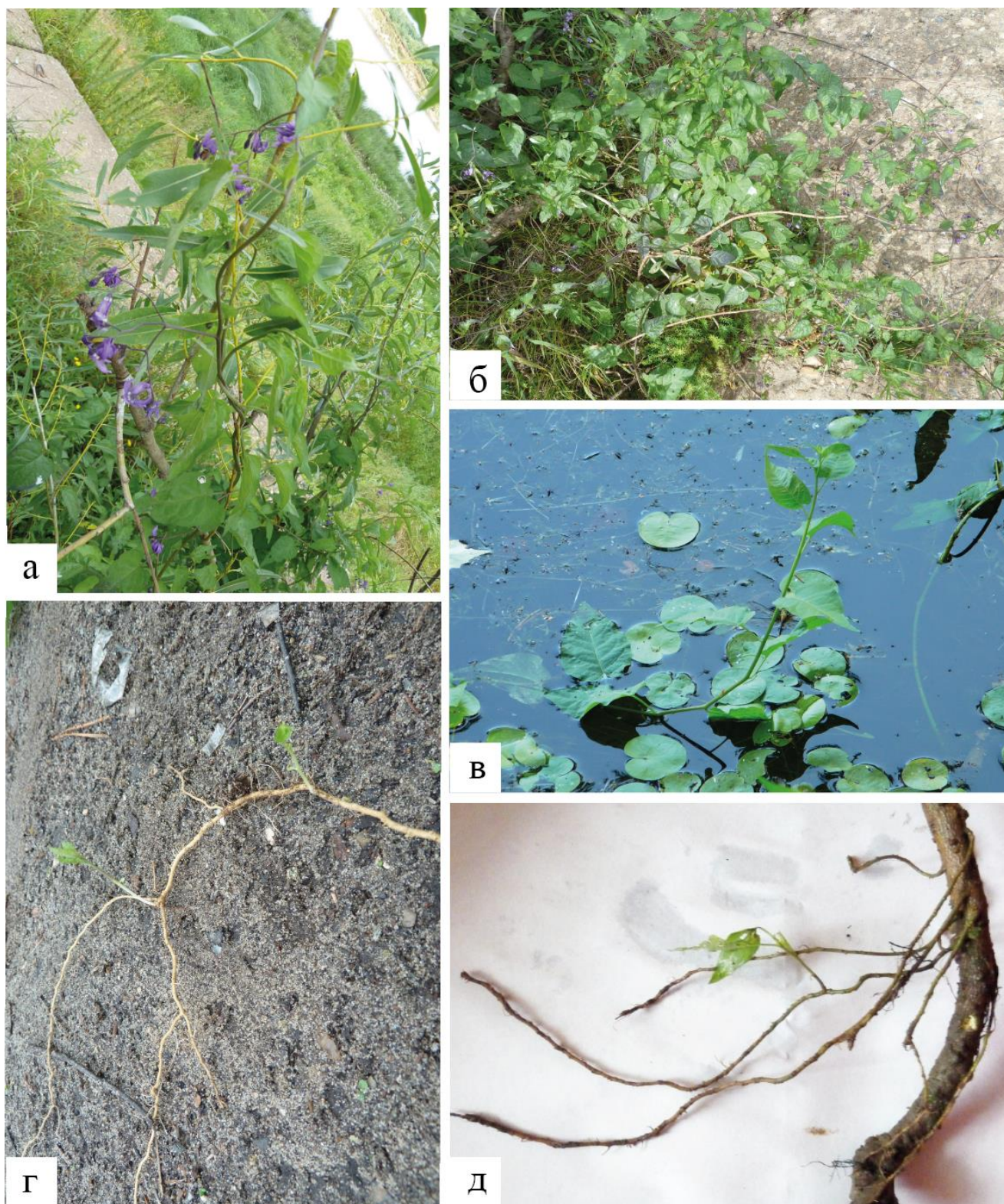


Рисунок 5.24 – Экобиоморфы *Solanum dulcamara*: а – полудревесная лиана; б – полукустарник с приподнимающимися побегами; в – малолетник вегетативного происхождения; корневые отпрыски длиннокорневищного полукустарника: г – на песчаном субстрате, д – в воде

Модульная организация. С позиций модульной организации (Савиных, 2000, 2002, 2006) в качестве основного модуля *S. dulcamara* мы рассматриваем симподиальную ось из серии монокарпических побегов. Она представлена в зависимости от условий среды моно- или дихазием с разным числом порядков ветвления замещающих осей. Части основного модуля функционально различны: базальные участки монокарпических побегов входят в состав корневища, благодаря развитию которого растение приобретает вегетативную подвижность, занимает и осваивает территорию; однолетние части побеговой системы выполняют ассимилирующую функцию и семенного воспроизведения.

В качестве универсального модуля выступает монокарпический побег. Он обладает пластичностью и демонстрирует 29 вариантов (без учёта корней – 12). По происхождению и степени развития выделено три типа побегов:

1) монокарпические побеги возобновления (МПВ) – побеги, развивающиеся из почек регулярного возобновления на прошлогодних резидях (побеги условно n -го порядка ветвления или исходные побеги);

2) монокарпические силлептические побеги (МСП) – побеги, развивающиеся при акросимподиальном нарастании из почек обогащения на приростах текущего года, т.е. на побегах n -го порядка ветвления (побеги $n+1$ и последующих порядков ветвления или побеги замещения);

3) силлептические побеги (СП) – побеги вегетативные, согласно терминологии И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1959)² – побеги с неполным циклом развития (побеги последнего порядка ветвления).

Среди МПВ выделено 15 вариантов побегов. Они различаются по положению в пространстве на приподнимающиеся (рисунок 5.33 – 1–7) и вьющиеся (рисунок 5.33 – 8–15); степени ветвления – моно- (рисунок 5.33 – 1, 3, 5–8, 10, 12, 14, 15) и дихазии (рисунок 5.33 – 2, 4, 9, 11, 13); наличию придаточных корней – с корнями (рисунок 5.33 – 3–7, 12–15) и без них (рисунок 5.33 – 1, 2, 8–11); типу корней, характерных для наземных (рисунок 5.33 – 3, 4, 12,

² МСП и побеги с неполным циклом развития подобны силлептическим, но отличаются прекращением роста материнского побега. Пролептическими их назвать нельзя с связи с отсутствием периода покоя у почек, из которых они образуются.

13), прибрежно-водных (рисунок 5.33 – 6, 15) и водных (рисунок 5.33 – 5, 7, 14) экобиоморф; степени развития генеративных органов – цветущие (рисунок 5.33 – 1–6, 8–15) и с неразвёрнутым соцветием (рисунок 5.33 – 7).

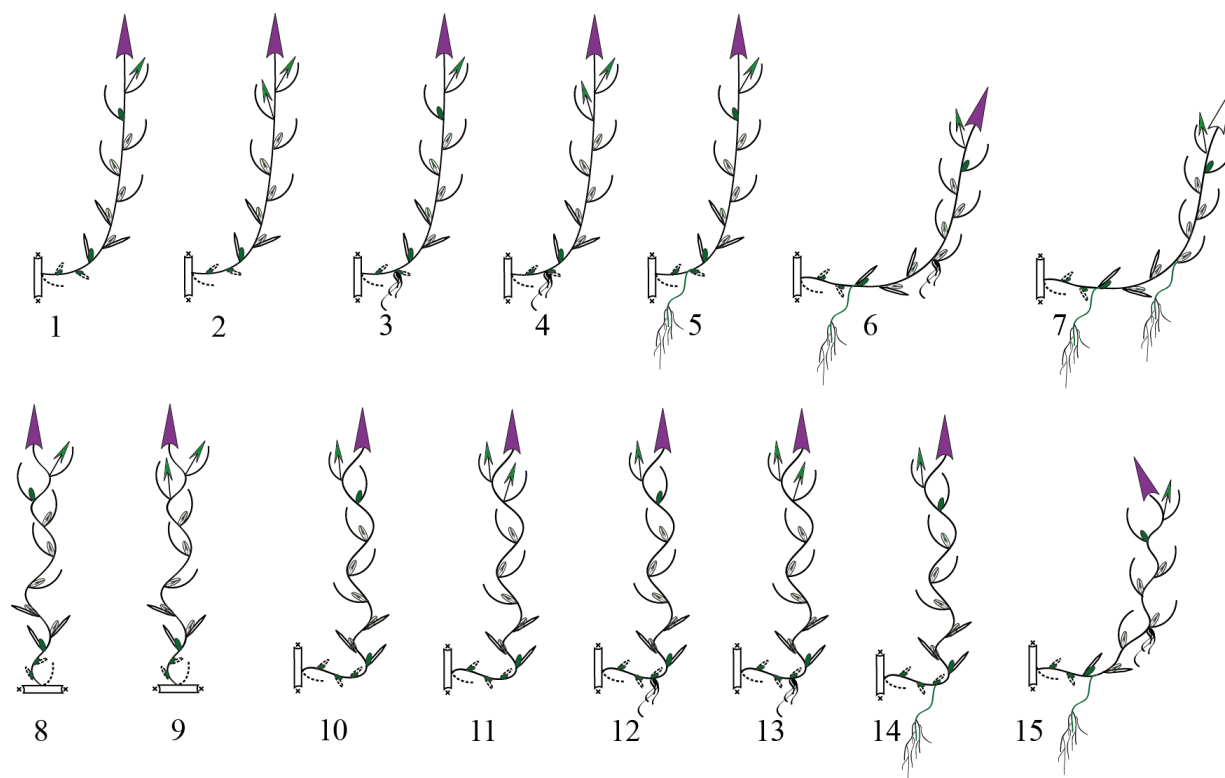


Рисунок 5.33 – Варианты МПВ *Solanum dulcamara*: пояснения в тексте

Среди МСП выделено 13 вариантов побегов: по положению в пространстве среди них отмечены ортотропные (рисунок 5.34 – 1, 2), приподнимающиеся (рисунок 5.34 – 4–9) и выющиеся (рисунок 5.34 – 10–14); по степени ветвления – поли- (рисунок 5.34 – 2) и монохазии (рисунок 5.34 – 1, 4–14); по наличию и типу придаточных корней – без корней (рисунок 5.34 – 1, 2), с корнями, присущими наземным (рисунок 5.34 – 4, 12), прибрежно-водным (рисунок 5.34 – 7, 13) и водным (рисунок 5.34 – 6, 8, 9, 14) экобиоморфам; по длительности жизни – моно- (рисунок 5.34 – 1, 2, 4–8, 10–14) и дициклические (рисунок 5.34 – 9) побеги; по степени развития генеративных органов – цветущие (рисунок 5.34 – 1, 2, 4–7, 10–14) и с неразвёрнутым соцветием (рисунок 5.34 – 8, 9).

Среди СП выделен один вариант побега, который не цветёт и отмирает в конце вегетационного периода (рисунок 5.34 – 3).

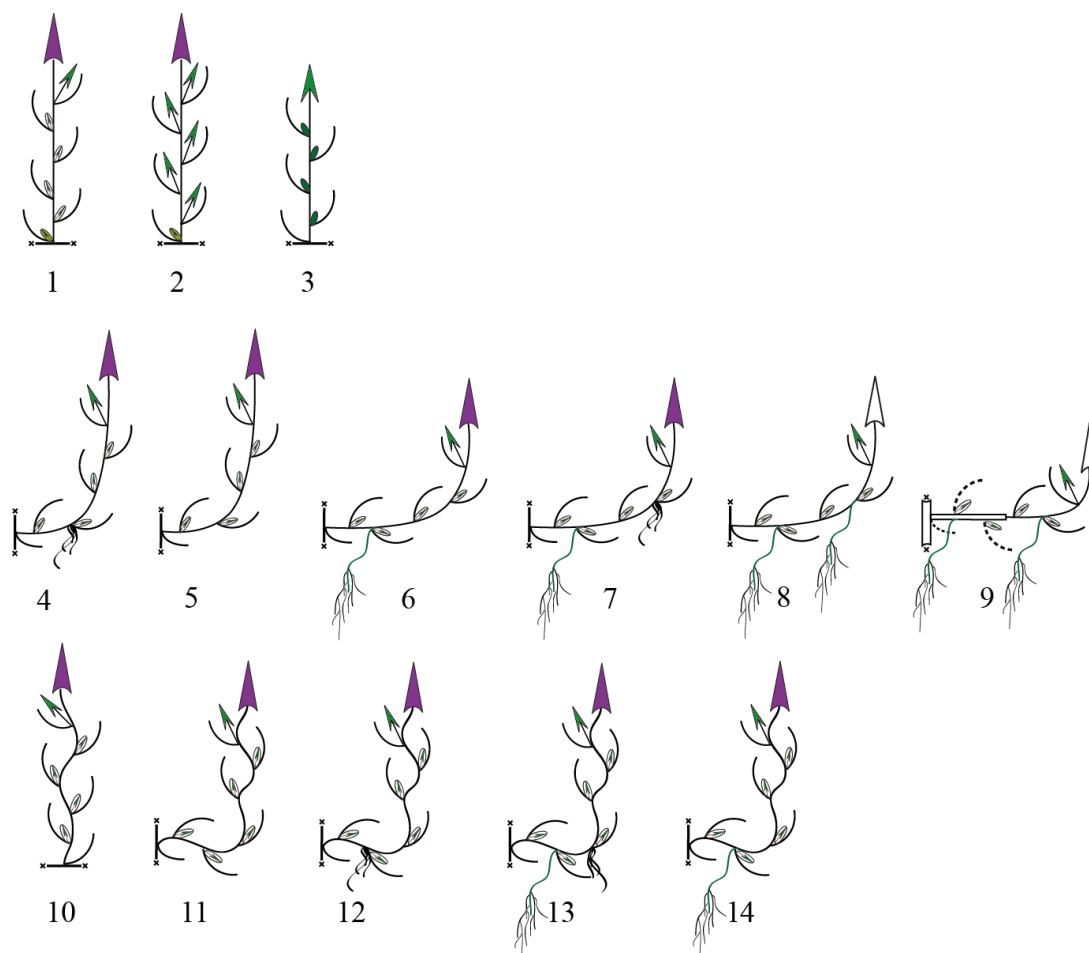


Рисунок 5.34 – Варианты МСП и СП *Solanum dulcamara*: пояснения в тексте

Каждый из вышеописанных побегов включает ряд элементарных метамеров. С позиций модульной организации (Савиных, 2000, 2002, 2006) – это элементарные модули – наименьшие неделимые частицы тела растения. Признаки, по которым описано их разнообразие, приведены в таблице 5.2.

Таблица 5.2 – Признаки variability элементарного модуля

Признак	Характеристика признака		
	Катафилл	Паракатафилл	Лист срединной формации
Тип пазушной структуры	Почка	Побег замещения	Сериальный комплекс
Степень развития соцветия	из бутонов		из цветков
Наличие корней	Есть		Нет
Цвет корней и наличие ветвления	Бурые неветвящиеся		Зелёные ветвящиеся

Всего в побеговой системе *S. dulcamara* выявлено 56 вариантов элементарных модулей (без учёта корней – 20). Они формируются на основе метамеров с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой, выделенных по типу листа: а) катафилла, б) паракатафилла, в) листа срединной формации (рисунок 5.35 – А, Б, В). Меньшим разнообразием обладают метамеры с длинным междоузлием, выделенные по типу терминальных структур: а) со сложным неравнобоким дихазием (фаза цветения), б) редуцированным сложным неравнобоким дихазием (фаза бутонизации) (рисунок 5.35 – Г, Д).

На основе первого варианта метамера формируется пять элементарных модулей, выделенных по типу листа (катафилла и отмершего катафилла), наличию и типу придаточных корней (рисунок 5.35 – А, А₁). Второй вариант метамера в два раза превышает первый по числу вариаций, выделенных по типу пазушной структуры (почка регулярного возобновления, нереализованная почка, вегетативно-генеративный побег), типу листа (паракатафилла и отмершего паракатафилла), наличию и типу придаточных корней (рисунок 5.35 – Б, Б₁₋₄).

Наибольшее разнообразие элементарных модулей формируется на основе метамера с длинным междоузлием, узлом с листом срединной формации и пазушной почкой: 33 варианта (без учёта корней – 11) (рисунок 5.35 – В). Они выделены по следующим признакам: тип пазушной структуры (почка, побег, сериальный комплекс), степень её развития (от почки до вегетативно-генеративного побега), тип листа (лист срединной формации и отмерший лист срединной формации), наличие и тип придаточных корней (рисунок 5.35 – В₁₋₁₀). Разнообразие этих элементарных модулей определяется вариабельностью пазушных структур и развитием сериальных комплексов из: 1) вегетативного побега замещения и добавочной пазушной почки (рисунок 5.35 – В₇); 2) вегетативно-генеративного побега замещения и добавочной пазушной почки (рисунок 5.35 – В₈); 3) вегетативно-генеративного и вегетативного побегов замещения (рисунок 5.35 – В₉); и 4) двух вегетативно-генеративных побегов замещения (рисунок 5.35 – В₁₀). Эти модули чаще встречаются в зоне обогащения на монокарпическом побеге (рисунок 5.36).

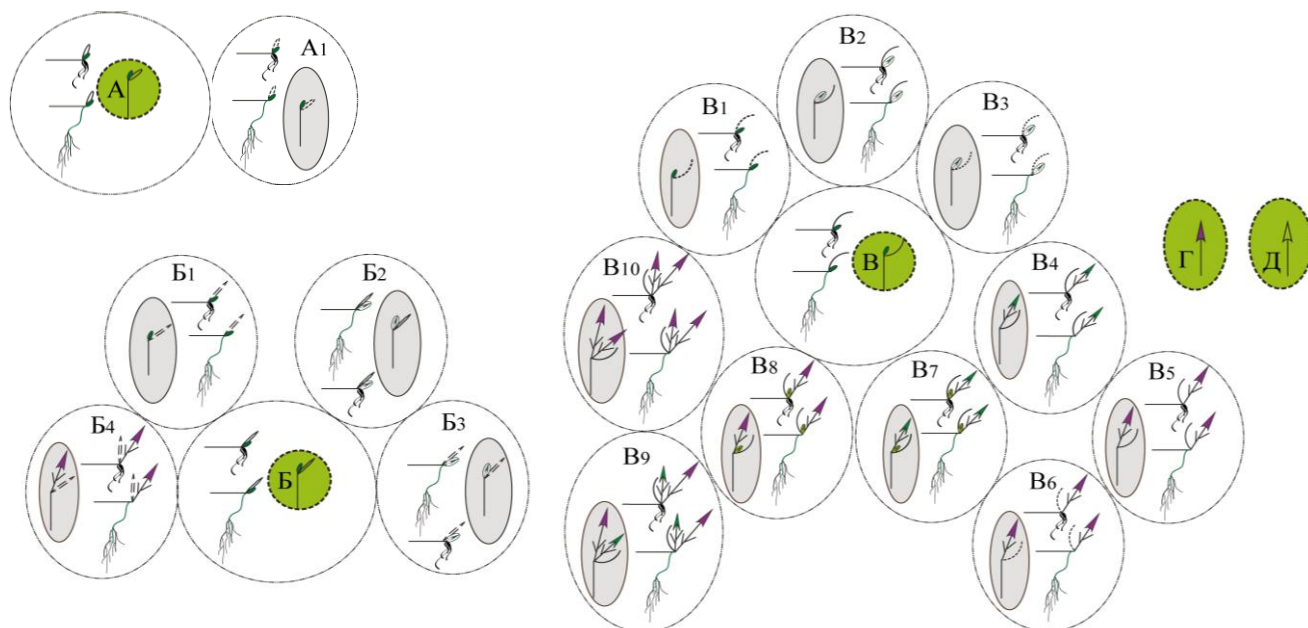


Рисунок 5.35 – Варианты элементарных модулей *Solanum dulcamara*: зеленым цветом обозначены модули, выделенные по типу листа: А – катафилла; Б – паракатафилла; В – листа срединной формации; и терминальной структуры: Г – развитого соцветия (фаза цветения); Д – редуцированного соцветия (фаза бутонизации); серым цветом отмечены модули, выделенные по типу боковых и пазушных структур; остальные – по типу придаточных корней

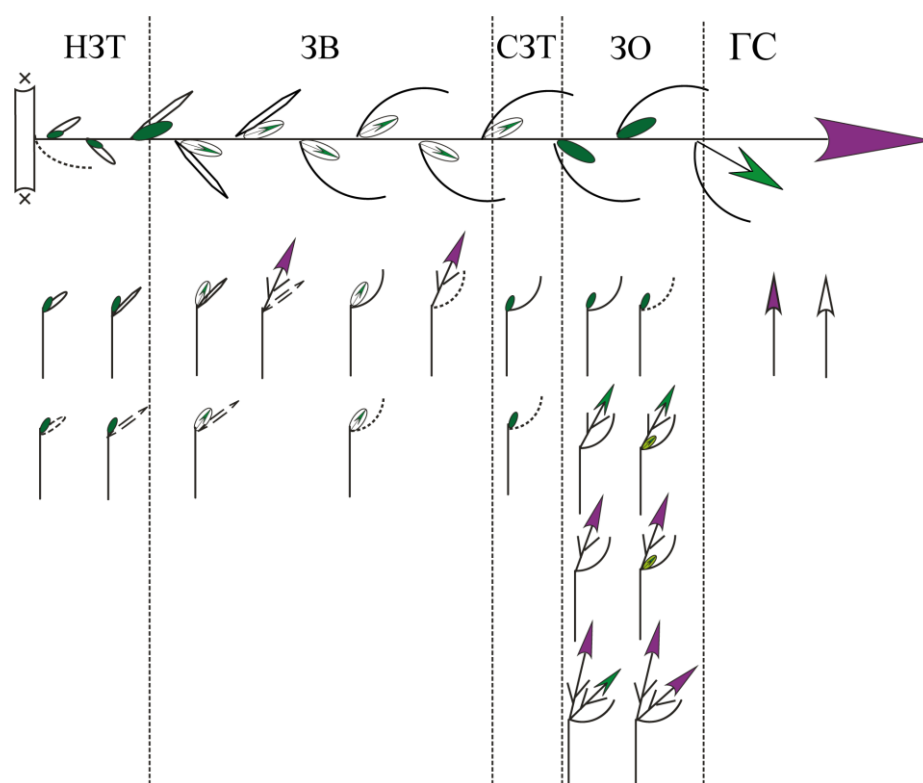













Рисунок 5.36 – Схема распределения элементарных модулей *Solanum dulcamara* в пределах монокарпического побега: НЗТ – нижняя зона торможения; ЗВ – зона возобновления; СЗТ – средняя зона торможения; ЗО – зона обогащения; ГС – главное соцветие

Таблица 5.3 – Строение элементарных модулей *Solanum dulcamara*

Схема модуля	Характеристика элементарного модуля
	Длинное междоузлие (ДМ), узел с катафиллом (листом низовой формации) и нереализованной пазушной почкой
	ДМ, узел с отмершим катафиллом и нереализованной пазушной почкой
	ДМ, узел с паракатафиллом (листом переходного типа) и нереализованной пазушной почкой
	ДМ, узел с отмершим паракатафиллом и нереализованной пазушной почкой
	ДМ, узел с паракатафиллом и почкой регулярного возобновления
	ДМ, узел с отмершим паракатафиллом и почкой регулярного возобновления
	ДМ, узел с паракатафиллом и вегетативно-генеративным побегом
	ДМ, узел с листом срединной формации и почкой регулярного возобновления
	ДМ, узел с отмершим листом срединной формации и почкой регулярного возобновления
	ДМ, узел с листом срединной формации и нереализованной пазушной почкой
	ДМ, узел с отмершим листом срединной формации и нереализованной пазушной почкой

Продолжение таблицы 5.3

Схема модуля	Характеристика элементарного модуля
	ДМ, узел с листом срединной формации и вегетативным побегом
	ДМ, узел с листом срединной формации, сериальным комплексом из вегетативного побега замещения и добавочной пазушной почки
	ДМ, узел с листом срединной формации и вегетативно-генеративным побегом
	ДМ, узел с отмершим листом срединной формации и сериальным комплексом из вегетативно-генеративного побега замещения и добавочной пазушной почки
	ДМ, узел с листом срединной формации и сериальным комплексом из вегетативно-генеративного и вегетативного побегов замещения
	ДМ, узел с листом срединной формации и сериальным комплексом из двух вегетативно-генеративных побегов замещения
	ДМ, узел с отмершим листом срединной формации и вегетативно-генеративным побегом замещения
	ДМ и сложный неравнобокий дихазий (фаза цветения)
	ДМ и редуцированный сложный неравнобокий дихазий (фаза бутонизации)

Таким образом, *S. dulcamara* обладает структурной (морфологической) поливариантностью структур на уровне двух категорий модулей: элементарного и универсального (рисунок 5.37). Это обеспечивает пластичность основного модуля – симподиальной оси, развивающейся по типу моно- или дихазия в зависимости от условий среды, и встраивание особи в среду.

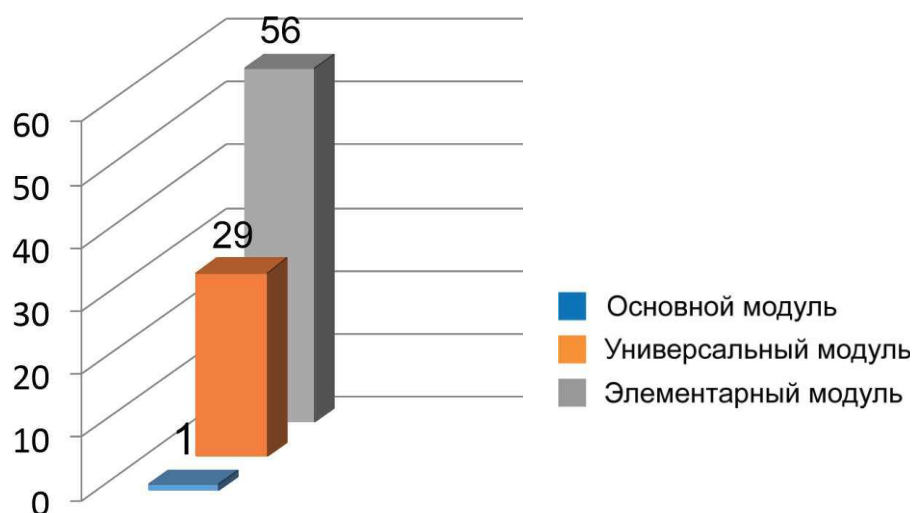


Рисунок 5.37 – Разнообразие структур на уровне основного, универсального и элементарного модулей

Очевидно, что адаптивность к качественно новым условиям среды обеспечивается аperiодичностью развития растения и единой морфологической структурой – симподиальной осью из серии МПВ, МСП и СП, определяющей габитус растения. Побеговые системы во всех условиях обитания формируются по единому алгоритму: симподиальная длиннопобеговая модель побегообразования. Это один из внутренних генетически предопределенных факторов, определяющий габитус растения. Условиями среды регламентируется число элементарных метамеров, их тип в составе отдельных побегов МПВ и МСП, число МСП в составе симподиальной оси, а также длительность фазы вегетативного ассимилирующего побега. Очевидно, что основой пластичности *S. dulcamara*, как и других растений, является модульная организация, обеспечивающая не только структурную поливариантность, как у многих видов, но и существование его в виде разных экобиоморф.

Побегообразование. В природе *S. dulcamara* в силу своей поливариантности произрастает в различных по степени увлажнения условиях. Типичной для него является как наземная, так и прибрежно-водная среда.

В наземных условиях, как указывалось выше, растение встречается в виде полудревесной лианы, полукустарника с приподнимающимися побегами и корнеотпрыскового полукустарника.

Его корневая система образована ветвящимися до второго и более порядков придаточными корнями длиной до 30 см и более (рисунок 5.25 – б). Они образуются в год формирования побега только при полегании его на влажный субстрат, выполняют функцию закрепления, поглощения воды и минеральных веществ, запаса крахмала, а также расселения и размножения особи.

Подземная побеговая система представлена симподиально нарастающим эпигеогенным корневищем из резидов (терм. по: Нухимовский, 1997). Они образуются из сохраняющихся базальных участков побегов, которые в конце вегетационного сезона без наличия опоры полегают на субстрат под тяжестью формирующейся побеговой системы и покрываются листьями, ветошью, другим опадом, а на подвижных субстратах засыпаются песком, то есть не развиваются в почве изначально, как корневища гипогеогенные. Резид остается живым 3–7 лет, редко более, отмирает с проксимального конца.

Надземная часть побеговой системы образована непогрузившимися в грунт резидами и побеговыми системами из серии монокарпических побегов, сформировавшимися в текущем году (рисунок 5.25 – а).

МПВ образуются из почек регулярного возобновления на резидках. В период цветения трогаются в рост чаще две верхние почки побега, что даёт начало сразу двум симподиальным осям, увеличивая тем самым не только ассимилирующую поверхность, но и репродуктивное усилие растения в целом. В пазухах двух верхних листьев побега формируются добавочные почки, которые после реализации первых в побег замещения, также трогаются в рост. В процессе роста под своей тяжестью побеги полегают основанием, чаще всего укореняются, одревесневают, при нахождении опоры выются. Зимой часть их отмирает, в состав

многолетнего тела растения включаются те участки с почками возобновления, которые были под защитой лиственного опада, снежного покрова или располагались в кроне небольших деревьев и кустарников (вьющаяся форма). Чаще всего это базальный и средний участки побега.

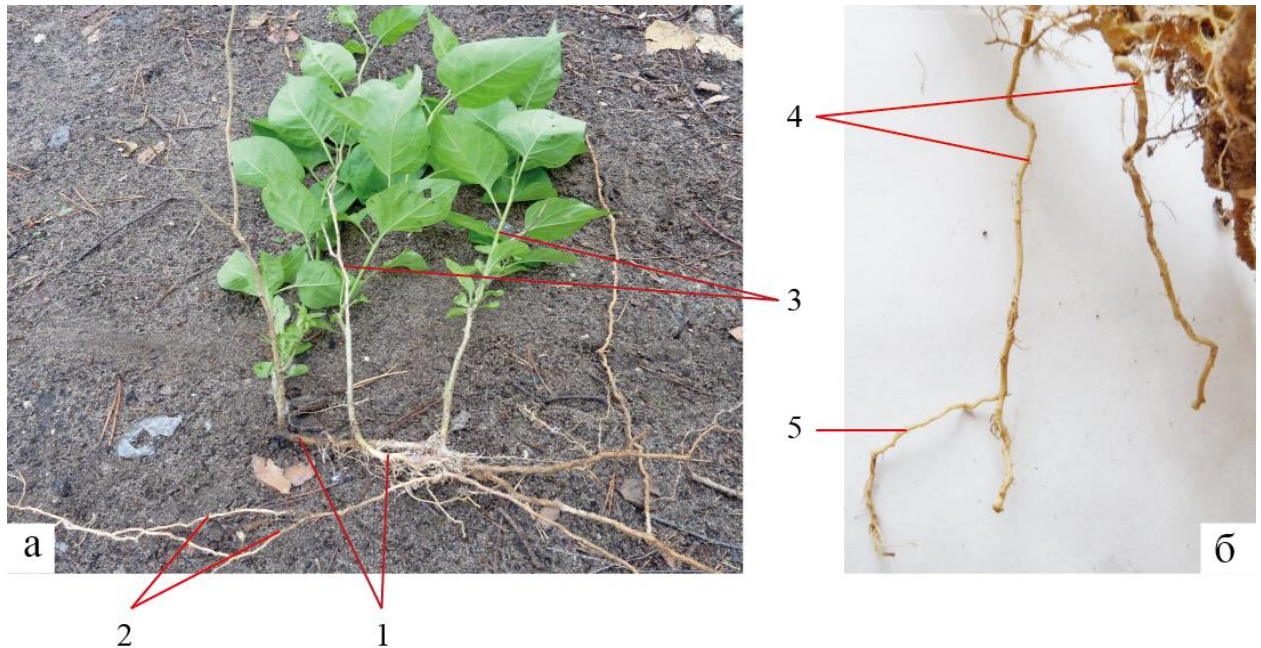


Рисунок 5.25 – Внешний облик *Solanum dulcamara*: а – особи, произрастающей в наземных условиях; б – придаточных корней

Условные обозначения – 1 – эпигеогенное корневище; 2 – придаточные корни; 3 – побеги текущего года; 4 – придаточные корни первого порядка ветвления; 5 – корни второго порядка ветвления.

Они могут быть в виде пяти вариантов универсальных модулей (рисунок 5.33 – 2, 4, 9, 11, 13), образованных 37 вариантами элементарных. Такие побеги в своём развитии проходят четыре фазы морфогенеза, которые мы выделяем согласно представлениям И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1952, 1959) с последующими дополнениями (Скрипчинский и др, 1970; Серебрякова, 1971).

1. **Фаза почки** продолжается 11–12 месяцев: с конца весны прошлого года до весны текущего. Почка морфологически открытая. Защиту от испарения обеспечивают плотные опушенные катафиллы (рисунок 5.26), благодаря чему почки сохраняются зимой как на поверхности почвы, так и в кроне кустарников. К осени почка возобновления вегетативная, состоит из 9–15 листовых зачатков и конуса нарастания. Соцветие формируется только весной после развёртывания всех заложенных метамеров.

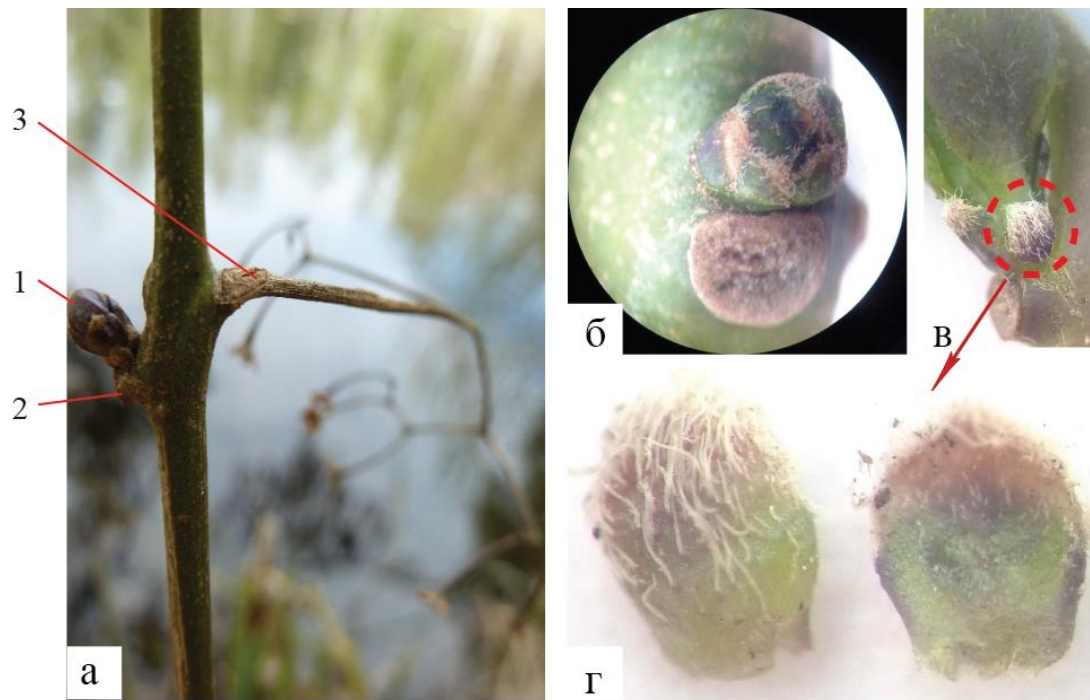


Рисунок 5.26 – Фрагмент прошлогоднего побега *Solanum dulcamara* (а)

Условные обозначения – 1 – почка возобновления; 2 – листовый рубец; 3 – отмершее соцветие; б – внешний вид почки возобновления; в – развёртывающаяся почка (красным отмечены опушённые катафиллы); г – опушённые катафиллы.

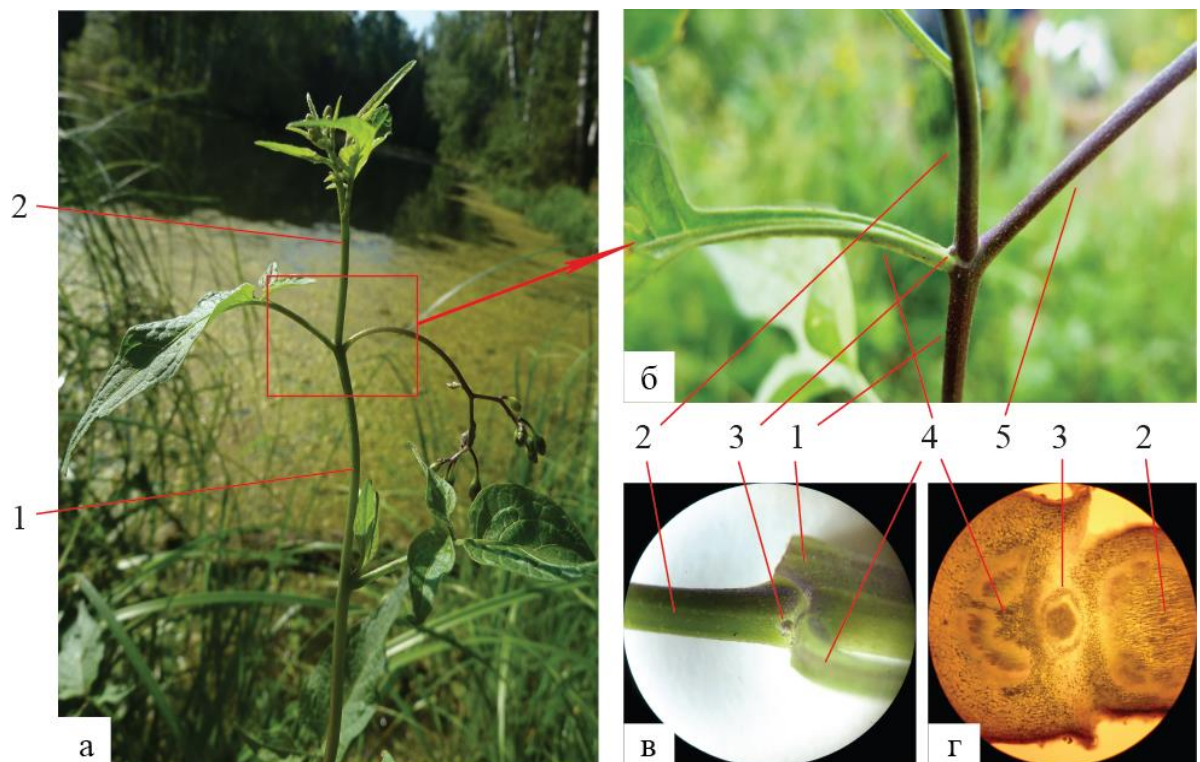


Рисунок 5.27 – Фрагменты *Solanum dulcamara*: а – симподиальной оси; б, в – побега с сериальным комплексом; г – поперечного среза стебля

Условные обозначения – 1 – побег возобновления, 2 – побег замещения, 3 – дополнительная почка, 4 – кроющий верхний лист побега возобновления, 5 – соцветие.

2. Фаза вегетативного ассимилирующего побега недлительна (один-два месяца): это период развёртывания уже заложенных с осени метамеров побега с катафиллами, паракатафиллами и листьями срединной формации. Побег нарастает ортотропно и выполняет функцию образования и накопления питательных веществ.

3. Фаза бутонизации, цветения, плодоношения – период до четырёх месяцев. В конце весны закладывается соцветие, побег переходит к цветению и плодоношению в середине лета. При этом он полегает основанием и укореняется или вьётся по опоре. Для него характерно акросимподиальное нарастание: в пазухах листьев верхних метамеров МПВ одновременно с наличием побегов замещения формируются добавочные почки (рисунок 5.27). Они морфологически открытые, вегетативно-генеративные, содержат по 5–7 листовых зачатков, зачатки соцветий и конусы нарастаний. Их развитие приводит к образованию сериальных комплексов из побега замещения и добавочной почки, либо из двух побегов замещения (в случае реализации добавочной почки в побег). При акротонном ветвлении МПВ образуется симподий-дихазий, что в целом соответствует архитектурной модели Leeuwenberg, которая формируется в результате акросимподиального нарастания и образования нескольких побегов замещения у древесных растений (Hall, Oldeman, 1970; Hall et al., 1978). По классификации Т. И. Серебряковой (Серебрякова, 1977, 1981) способ образования побеговых систем соответствует симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования.

4. Фаза вторичной деятельности. В зависимости от расположения МПВ относительно субстрата в пределах этой фазы выделены три подфазы:

4.1. Подфаза вторичного вегетативного ассимилирующего побега продолжается с момента опадения плодов в конце лета и длится около двух месяцев до окончания листопада. Побег выполняет функцию ассимиляции, поставки минеральных веществ и воды за счёт деятельности придаточных корней и опорную функцию для побегов последующих порядков ветвления.

4.2. Подфаза надземного резиды, которая заканчивается отмиранием верхней части побега с соцветием. Базальный и средний участки с почками регулярного возобновления сохраняются до весны в составе надземной части корневища. Весной почки трогаются в рост, формируются новые симподиальные побеговые системы. Резид при этом выполняет функцию закрепления, опоры и снабжения боковых побегов минеральными веществами и водой. Этот период длится от нескольких месяцев до двух–трёх и более лет в зависимости от степени подвижности субстрата.

4.3. Подфаза подземного резиды наступает после пассивного погружения его в грунт. Длительность от 3–7, реже более 10 лет. Разрушение этих участков приводит к вегетативному размножению особи.

В строении МПВ выделены, подобно монокарпическим побегам у длиннопобеговых трав (Борисова, Попова, 1990), следующие структурно-функциональные зоны (рисунок 5.28 – а):

- нижняя зона торможения (один–два метамера, в узлах которых находятся катафиллы и паракатафиллы);
- зона возобновления (5–7 метамеров, почки которых развиваются на следующий год в МПВ, в узлах расположены паракатафиллы и листья срединной формации);
- средняя зона торможения (один–два метамера с листьями срединной формации, пазушные почки которых не трогаются в рост);
- зона обогащения (один–два метамера с листьями срединной формации, из пазушных почек которых развиваются побеги замещения);
- главное соцветие.

Поэтому МПВ – моноциклические, приподнимающиеся или выющиеся, укореняющиеся, одревесневающие, соответствуют монокарпическим побегам трав в понимании W. Troll (Troll, 1964) и И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1952).

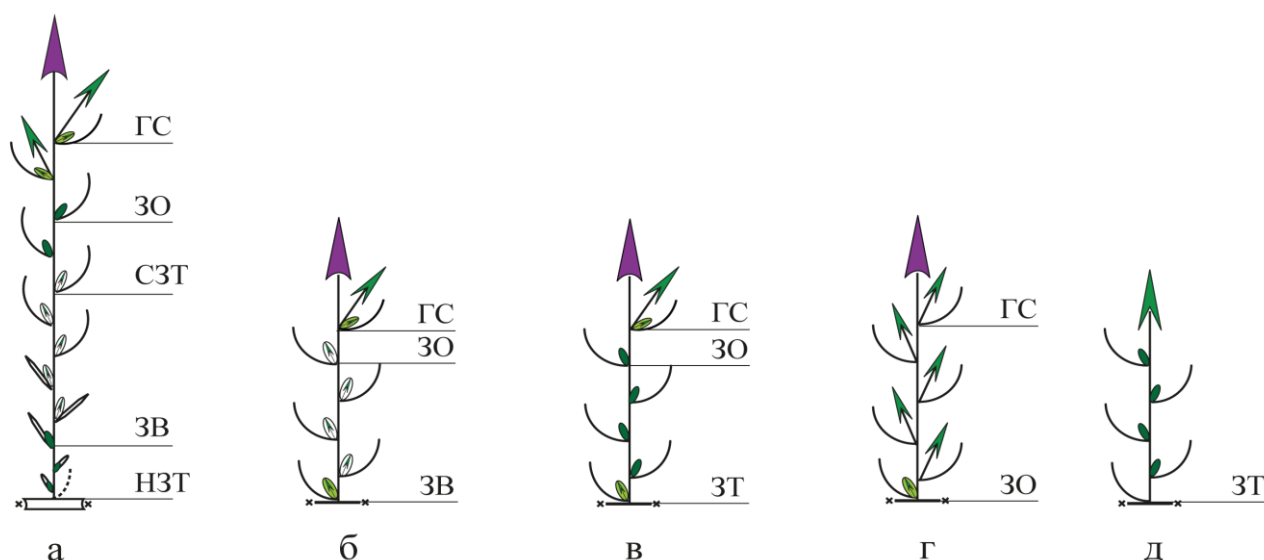


Рисунок 5.28 – Структурно-функциональная зональность монокарпических побегов *Solanum dulcamara* на суше: а – МПВ (n-го порядка); б – МСП, входящий в состав многолетней оси растения (n+1, n+2 или n+3); в – МСП, отмирающий в конце вегетационного периода (n+2, n+3); г – МСП предпоследнего порядка ветвления (n+3); д – СП (n+4)

Условные обозначения – НЗТ – нижняя зона торможения; 3В – зона возобновления; СЗТ – средняя зона торможения; 3О – зона обогащения; ГС – зона главного соцветия; 3Т – зона торможения

МСП – побеги второго–четвертого порядков ветвления в составе симподиальной оси, образуются из почек обогащения МПВ и МСП предшествующих порядков ветвления. Морфогенез их обусловлен положением в побеговой системе. У МСП второго–третьего порядков ветвления отмирает после плодоношения только соцветие, а остальная часть, как и у МПВ, входит в состав многолетней симподиальной оси растения с образованием эпигеогенного корневища. Они встречаются в виде 6 вариантов универсальных модулей (рисунок 5.33 – 1, 4, 5, 10, 11, 12), сформированных 23 вариантами элементарных.

В развитии таких побегов выделяем четыре фазы:

1. **Фаза почки** длится до одной недели: инициальная силлептическая пазушная почка закладывается в конце фазы вегетативного побега предыдущего порядка ветвления. Она входит в состав верхнего метамера побега с листом срединной формации. Почка морфологически открытая, вегетативно-генеративная, содержит 5–7 листовых зачатков, зачатки соцветия и конус нарастания.

2. Фаза вегетативного ассимилирующего побега продолжается около одной–двух недель: это время образования метамеров с листьями срединной формации. Побег нарастает ортотропно и выполняет функцию образования и накопления питательных веществ.

3. Фаза бутонизации, цветения, плодоношения длительностью около четырёх месяцев. Побег переходит к цветению и плодоношению во второй половине лета. Плоды развиваются до середины осени, затем опадают. Побег меняет положение в пространстве (вьётся или полегает) и ветвится. У побегов четвёртого порядка часто трогаются в рост все почки, формируя вегетативные побеги. В пазухах верхних листьев срединной формации могут формироваться сериальные комплексы за счёт развития дополнительной почки и реализации её в побег замещения.

4. Фаза вторичной деятельности продолжается с момента опадения плодов и заканчивается отмиранием верхней части побега с соцветием. Остальная часть входит в состав многолетней симподиальной оси растения с образованием эпигеогенного корневища.

В строении МСП второго-третьего порядков ветвления выделяем следующие структурно-функциональные зоны (рисунок 5.28 – б):

- зона возобновления (6–7 метамеров, почки которых развиваются на следующий год, в узлах расположены листья срединной формации);
- зона обогащения (один–два метамера с листьями срединной формации, из пазушных почек которых развиваются побеги замещения);
- главное соцветие.

Эти побеги (МСП всех порядков) по строению и функциям аналогичны МПВ, но отличаются происхождением, отсутствием периода покоя почек, меньшим числом метамеров зоны возобновления и отсутствием в ней метамеров с листьями переходного типа. Зона торможения у них выполняет дополнительные функции: в данном случае – возобновления.

МСП третьего–четвертого порядков ветвления могут быть в виде двух вариантов универсальных модулей (рисунок 5.34 – 1, 2), образованных 19

вариантами элементарных; отмирают в конце вегетационного сезона целиком, поэтому в их развитии нет фазы вторичной деятельности; выражены структурно-функциональные зоны (рисунок 5.28 – в):

- зона торможения (6–7 метамеров с листьями срединной формации, пазушные почки которых не трогаются в рост);
- зона обогащения (один–два верхних метамера с листьями срединной формации, из пазушных почек которых развиваются побеги замещения);
- главное соцветие.

У МСП последних порядков ветвления в конце осени (октябрь – начало ноября) трогаются в рост все пазушные почки, способствуя увеличению ассимилирующей поверхности растения и накоплению питательных веществ. У этих побегов присутствуют лишь зона обогащения из 5–7 метамеров и главное соцветие (рисунок 5.28 – г).

Таким образом, МСП – моноциклические монокарпические побеги, приподнимающиеся или выющиеся, у которых с увеличением порядка ветвления постепенно исключаются структурно-функциональные зоны возобновления и торможения.

Побеги с неполным циклом развития (СП) формируются в самом конце вегетационного сезона, представлены одним вариантом универсального (рисунок 5.34 – 3) и шестью вариантами элементарных модулей. Это – ортотропные побеги замещения последних порядков ветвления (рисунок 5.28 – д). Они полностью отмирают во время первых заморозков в фазу вегетативного ассимилирующего побега. По аналогии с МСП у этих побегов выражена только зона торможения.

Следует отметить, что зона обогащения у МПВ функционально является зоной возобновления для формирования системы МСП. Это отличает *S. dulcamara* от типичных монокарпических побегов травянистых, и даже древесных растений. Она обеспечивает вынос растения в верхние ярусы, что свойственно лианам. В конце вегетационного сезона, когда пробуждаются все почки и формируются СП,

реализуются все потенции растения для обеспечения успешной перезимовки и развития растения в следующем году.

Перечисленные выше побеги за один вегетационный период образуют симподиально нарастающую побеговую систему четырёх–пяти порядков ветвления. В структуре растения она выступает как целостная структурно-функциональная единица, образующая биоморфу растения. В зависимости от её размеров и числа резидов в её составе возможно формирование трех вариантов симподиальной оси: 1) метамеры резидов МПВ (рисунок 5.29 – а), 2) метамеры резидов МПВ и первого в составе оси МСП (рисунок 5.29 – б), 3) метамеры резидов МПВ и двух (трех) последующих МСП (рисунок 5.29 – в).

Строение симподиальной оси коррелирует с габитусом растения и условиями среды. Побеговая система полукустарника с приподнимающимися побегами без опоры формируется по второму варианту развития симподиальной оси (при суровой зиме – по первому); полудревесная лиана – по третьему; корнеотпрысковый полукустарник – по второму или третьему в зависимости от наличия опоры.

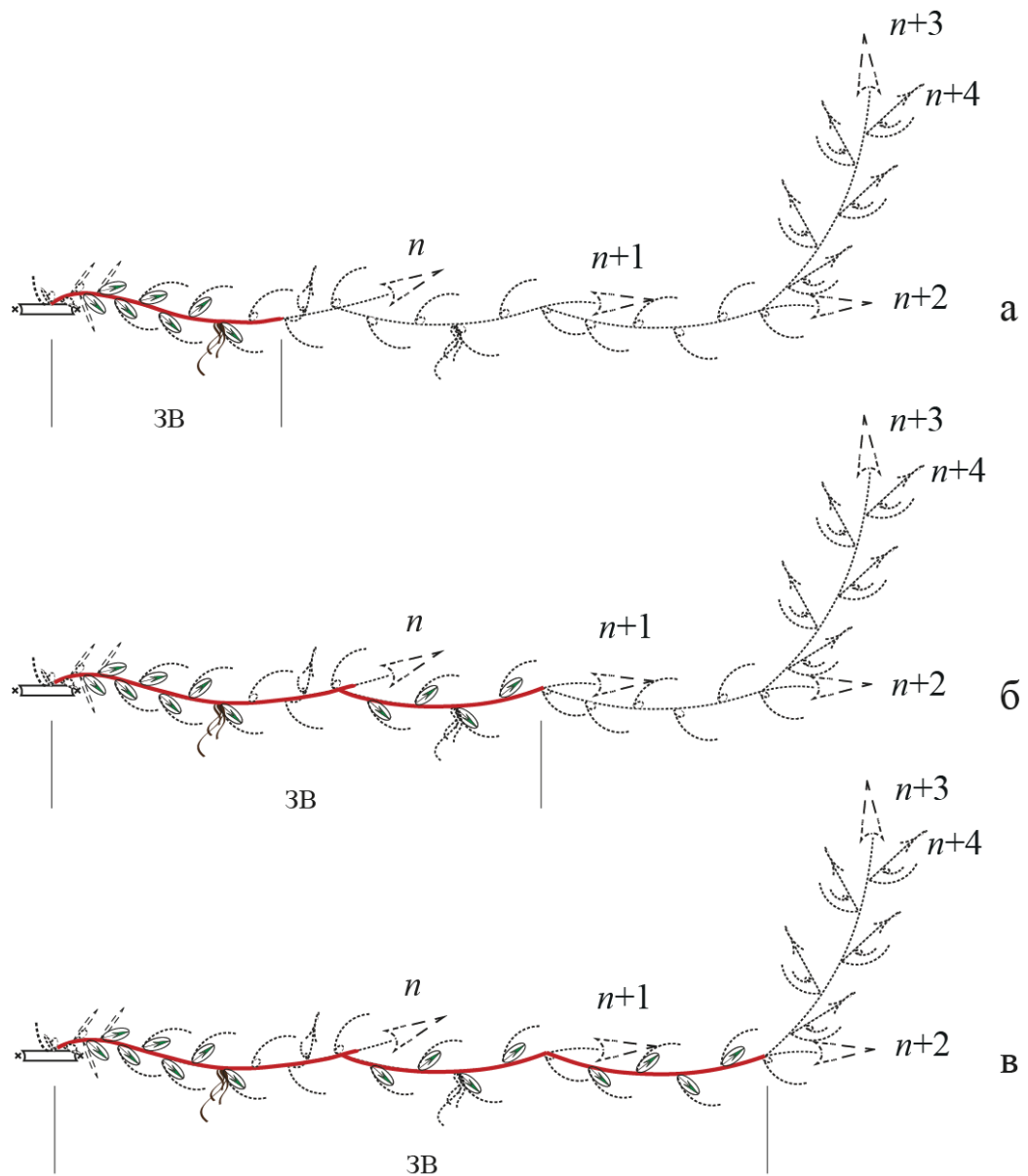


Рисунок 5.29 – Структурно-функциональное зонирование симподиальной оси *Solanum dulcamara*: а, б, в – варианты строения оси; ЗВ – зона возобновления (отмечена красной линией)

В условиях переменного увлажнения / обводнения при меняющемся уровне воды по сезонам года у взрослого растения *S. dulcamara* корневая система представлена корнями двух типов (рисунок 5.30). В год формирования побега и весной следующего года развиваются придаточные корни длиной до 30 см и более в толще воды; зелёные, в отличие от наземных форм. Известно, что они образуются из корневых примордиев куполообразной формы преимущественно в базальной части стебля уже в первые сутки после затопления; при отсутствии контакта с водой примордии остаются спящими (Dawood et al., 2013). При продвижении в грунт корни теряют хлорофилл и цвет (рисунок 5.30 – ж). Весной следующего года они обильно ветвятся: эндогенно развиваются корни второго и больших порядков длиной до 15–20 см, этиолированные, располагающиеся как в воде, так и в грунте. И те, и другие в первую очередь выполняют функцию поглощения минеральных веществ, и служат для закрепления растения. Установлено также, что развитие таких корней стимулирует содержание углеводов в органах растения (Zhang et al., 2017).

Образование придаточных корней такого типа характерно и для представителей других семейств, в том числе видов рода *Oryza* L. (Poaceae), и расценивается как адаптация к затоплению или прекращению снабжения кислородом в водных культурах (Смирнова, 1980; Dawood et al., 2013). Установлено, что такие корни часто концентрируются у поверхности воды, где содержится больше кислорода, и «лучше приспособлены к слабой аэрации, чем первоначальные» (Смирнова, 1980, с. 64). Однако, при полном погружении побеговых систем в воду, образование придаточных корней у *S. dulcamara* подавляется. Это объясняется (Zhang et al., 2015) низкой эффективностью аэробного дыхания из-за ограниченной диффузии кислорода в ткани растения, что приводит к прекращению энергоёмких процессов, таких как деление клеток. Кроме того, при низких концентрациях кислорода затрудняется процесс превращения крахмала в сахар, который необходим для дыхания, что в свою очередь тормозит рост органов (Perata et al., 1997).

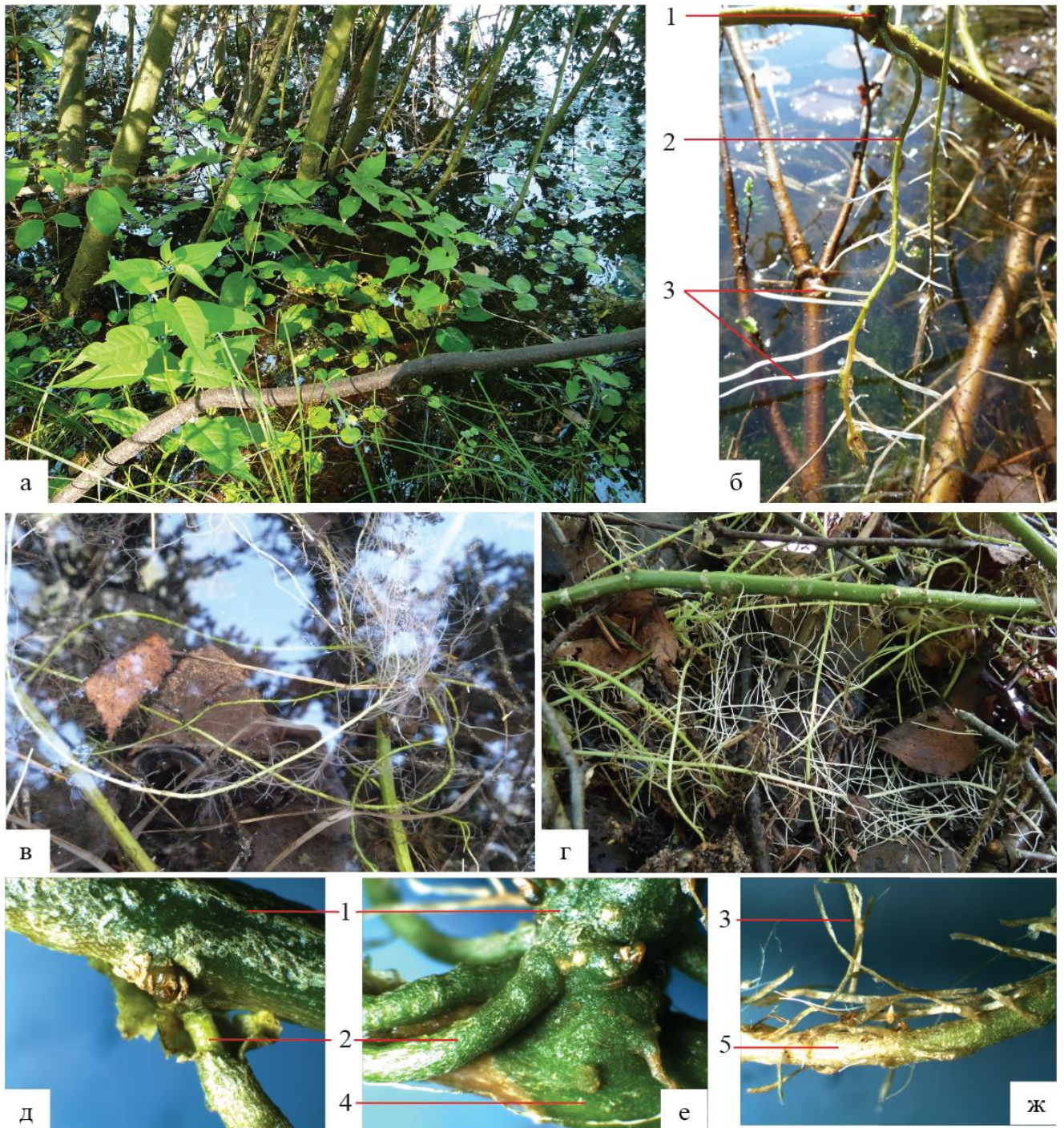


Рисунок 5.30 – *Solanum dulcamara* в условиях переменного увлажнения: а – внешний вид особи (19 августа 2010 г.); б – часть побеговой системы с корнями двух типов (9 мая 2011 г.); в – развитие корневой системы в воде (9 мая 2011 г.); г – корни на поверхности почвы после спада воды (21 июня 2011 г.); д – часть побега текущего года с узловым придаточным корнем (14 ноября 2013 г.); е – придаточные корни в основании побега текущего года; ж – часть корня первого порядка ветвления

Условные обозначения – 1 – часть побега текущего года, 2 – придаточный корень первого порядка ветвления, 3 – придаточные корни второго порядка ветвления, 4 – часть побега прошлого года, 5 – граница перехода зелёной части корня в этиолированную.

Грунтовая часть побеговой системы, как и подземная у наземной формы, у этих растений представлена эпигеогенным корневищем из системы резидов. Под влиянием активных процессов гниения в воде они разрушаются на второй–третий год, морфологическая целостность и длительность жизни особей сокращаются.

Надгрунтовая часть (водная и воздушная) представлена непогружившимися в грунт резидами и побегами текущего года. Среди них тоже встречаются три типа монокарпических побегов.

МПВ подобны таковым у наземных экобиоморф; представлены 10 вариантами универсальных (рисунок 5.33 – 1, 3, 5–8, 10, 12, 14, 15) и всеми возможными 56 вариантами элементарных модулей. В условиях прибрежий они более массивные: содержат до 35 метамеров и более, с толстыми стеблями и более крупными листьями. Установлено (Zhang et al., 2015), что биомасса особи в условиях переменного затопления напрямую зависит от числа развивающихся придаточных корней.

Части побеговых систем, погружённые в воду, безлистны (листья формируются, но быстро опадают). Это указывает на ограниченные способности *S. dulcamara* к подводному фотосинтезу.

В развитии МПВ выделяется также четыре фазы морфогенеза.

1. **Фаза почки** длится один год. Почка возобновления закладывается в конце весны, чаще в начале лета прошлого года и реализуется только в конце апреля – начале мая следующего. Её ёмкость и строение подобно почкам наземных биоморф. Раньше в рост трогаются почки, расположенные на поверхности хорошо прогретой почвы или над поверхностью водоёма, позднее (начало июня) – почки, расположенные непосредственно в воде (рисунок 5.31).

2. **Фаза вегетативного ассимилирующего побега** продолжается около двух месяцев. Развитие побега и закладка соцветия начинается позднее из-за более длительного прогревания воды. В отличие от наземных ортотропных побегов они полегают на дно под своей тяжестью.

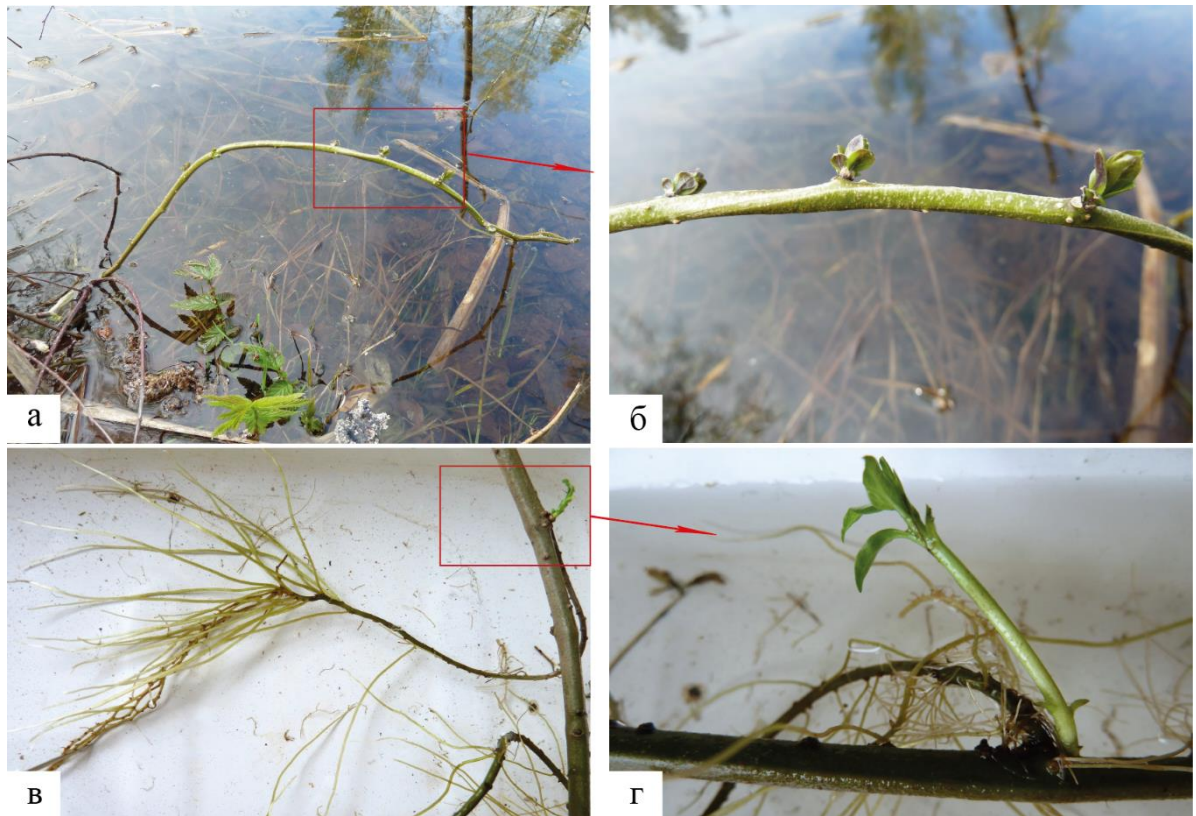


Рисунок 5.31 – Развитие почек возобновления *Solanum dulcamara*: а, б – над поверхностью воды (8 мая 2011 г.), в, г – в воде (9 июня 2011 г.)

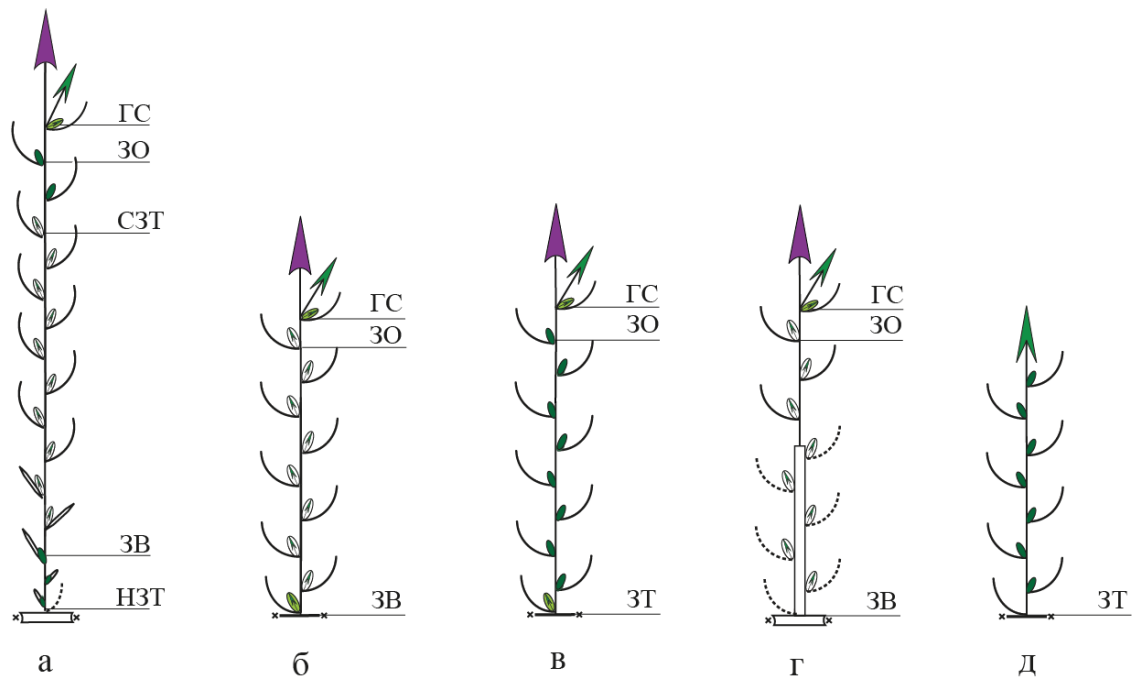


Рисунок 5.32 – Структурно-функциональная зональность монокарпических побегов *Solanum dulcamara* в условиях переменного увлажнения: а – МПВ (n-го порядка); б – МСП, входящий в состав многолетней оси растения (n+1, n+2 или n+3); в – МСП, отмирающий в конце вегетационного периода (n+2, n+3); г – дициклический МСП (n+3); д – СП (n+4)

3. Фаза бутонизации, цветения длится около двух месяцев. Соцветие паслёна часто не развёртывается. Такие побеги мы понимаем, как промежуточный тип между скрытогенеративными, описанными И. Г. Серебряковым (Серебряков, 1959, с. 30), которые «несут на своем конусе нарастания зачаточное заложенное соцветие, но никогда его не раскрывают», и настоящими генеративными, которые нормально цветут. Чаще во время цветения трогается в рост только одна почка верхнего метамера побега, развивается симподий-монохазий, что в целом соответствует архитектурной модели Chamberlain, которая формируется в результате акросимподиального нарастания и образования побегов замещения у древесных растений (Hall, Oldeman, 1970; Hall et al., 1978). Модель побегообразования, согласно представлениям Т. И. Серебряковой (1977, 1981), как и у наземных форм, симподиальная длиннопобеговая.

4. Фаза вторичной деятельности. Помимо выделенных для наземных форм, выделяется подфаза водного резиды, которая продолжается два–три года. Побег в это время располагается на границе сред или полностью в воде.

Структурно-функциональная зональность отличается большими размерами зоны возобновления (рисунок 5.32 – а). В воде растение приобретает вид особой экобиоморфы – малолетника вегетативного происхождения, существующего неограниченно долго в виде клона из регулярно возникающих особей вегетативного происхождения.

МСП в условиях прибрежий на границе воды и суши отличаются большей длительностью жизни, становятся дициклическими (рисунок 5.32 – г). Это связано с перезимовкой побегов в воде и переносом цветения на следующий год. Судьба таких особей различна. Некоторые «возвращаются» на берег за счёт развития побегов, растущих в направлении суши. В последующем на их основе формируются описанные ранее наземные экобиоморфы. Если растение остается в воде, оно существует как малолетник вегетативного происхождения.

МСП, входящие в состав многолетней части оси, встречаются в виде 12 вариантов универсальных модулей (рисунок 5.34 – 1, 4–14), образованных 35 вариантами элементарных; МСП, отмирающие в конце вегетационного сезона,

могут быть в виде трёх вариантов универсальных модулей (рисунок 5.34 – 1–3), сформированных 26 вариантами элементарных.

В условиях прибрежий также формируются силлептические побеги (рисунок 5.32 – д). Они встречаются в виде двух вариантов универсальных модулей (рисунок 5.34 – 3), образованных 9 вариантами элементарных.

МПВ, МСП и СП слагают симподиальную ось третьего типа (рисунок 5.29 – в). В отличие от наземных биоморф, она недолго сохраняет морфологическую целостность.

Таким образом, в прибрежно-водных условиях паслён существует в виде трёх экобиоморф: полудревесной лианы, полукустарника с приподнимающимися побегами и малолетника вегетативного происхождения. Особи этих жизненных форм отличаются бóльшим числом метамеров в составе побегов, бóльшей длительностью их жизни (дициклические побеги), отсутствием цветения и развитием побеговых систем по типу симподиев-монохазиев. По-видимому, отсутствие семенного размножения компенсируется у растений с этой биоморфой ранней морфологической дезинтеграцией и вегетативным образованием потомков. Это демонстрирует поливариантность рамерную и путей онтогенеза растений *S. dulcamara*.

Ритм сезонного развития. Развитие побеговых систем *S. dulcamara* (рисунок 5.38) в течение вегетационного периода изучали в пределах злаково-разнотравной формации, расположенной на левом коренном берегу р. Вятки (Кировская область), и частично в ряде сообществ на берегу пруда в пос. Борок (Ярославская область).

Развитие особей оценивали в рамках фенологических фаз, описанных И. Н. Бейдеман (Бейдеман, 1954) для деревянистых растений: вегетативная, бутонизации, цветения, плодоношения, окончания вегетации и относительного покоя.

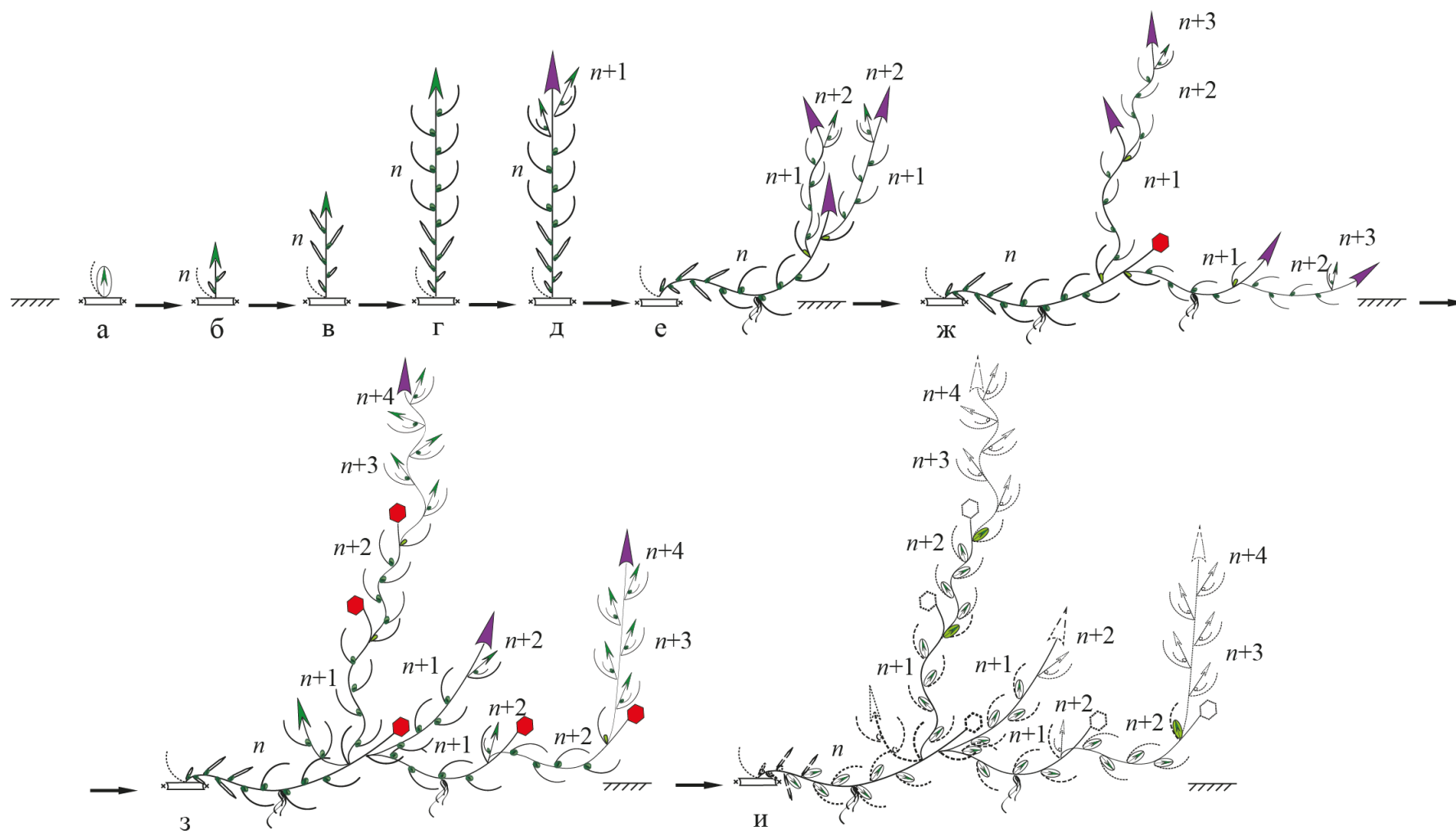


Рисунок 5.38 – Сезонное развитие *Solanum dulcamara*: а–г – вегетативная фаза, д–ж – бутонизация и цветение, з – плодоношение, и – окончание вегетации и фаза относительного покоя

Вегетативная фаза начинается с конца апреля и продолжается в течение 4–6 недель (рисунок 5.39). Начало развития побеговых систем зависит от температуры и уровня воды. На суше особь в это время представляет собой полукустарник или полудревесную лиану, в воде – специализированную диаспору – партикулу, отделившуюся от материнской особи в результате ранней морфологической дезинтеграции и перезимовавшую в водоёме.

После схода весеннего паводка уже в первую неделю мая (08.05.2011 г.) на побегах прошлого года набухает и трогается в рост в хаотичном порядке неопределённое число почек регулярного возобновления. Это свидетельствует о диффузном ветвлении, свойственном *S. dulcamara*, и сближающим его с лианами.

В связи с медленным прогреванием воды весеннее пробуждение растений в водной среде запаздывает по сравнению с растениями наземными (Михайловская, 1964). Поэтому в местах сильного затопления сроки начала вегетации паслёна сдвигаются до первых чисел июня (09.06.2013 г.). Первые метамеры таких побегов вытянуты, имеют листья с редуцированными листовыми пластинками, которые быстро опадают. В наземно-воздушной среде побег принимает привычные очертания. За короткий промежуток времени (до середины июня) у особей развёртываются все заложенные с осени метамеры с катафиллами, паракатафиллами и листьями срединной формации. В воде у таких побегов развиваются стеблеродные неветвящиеся придаточные корни первого, а у побегов прошлого года – второго порядка ветвления.

Фаза бутонизации начинается с момента закладки соцветия (с 4 декады мая). Она непродолжительна, т.к. уже во второй половине июня отмечено начало цветения МПВ. Одновременно с образованием соцветия происходит акросимподиальное нарастание и акротонное ветвление побега за счёт развития одной–двух верхних пазушных почек с формированием силлептических побегов замещения. В это время МПВ полегают и укореняются в узлах, при нахождении опоры – выются, их базальные участки одревесневают. Побеги замещения развиваются стремительно, быстро зацветают и ветвятся, формируется симподий нескольких порядков ветвления. Об этом детально описано в разделе 4.2.

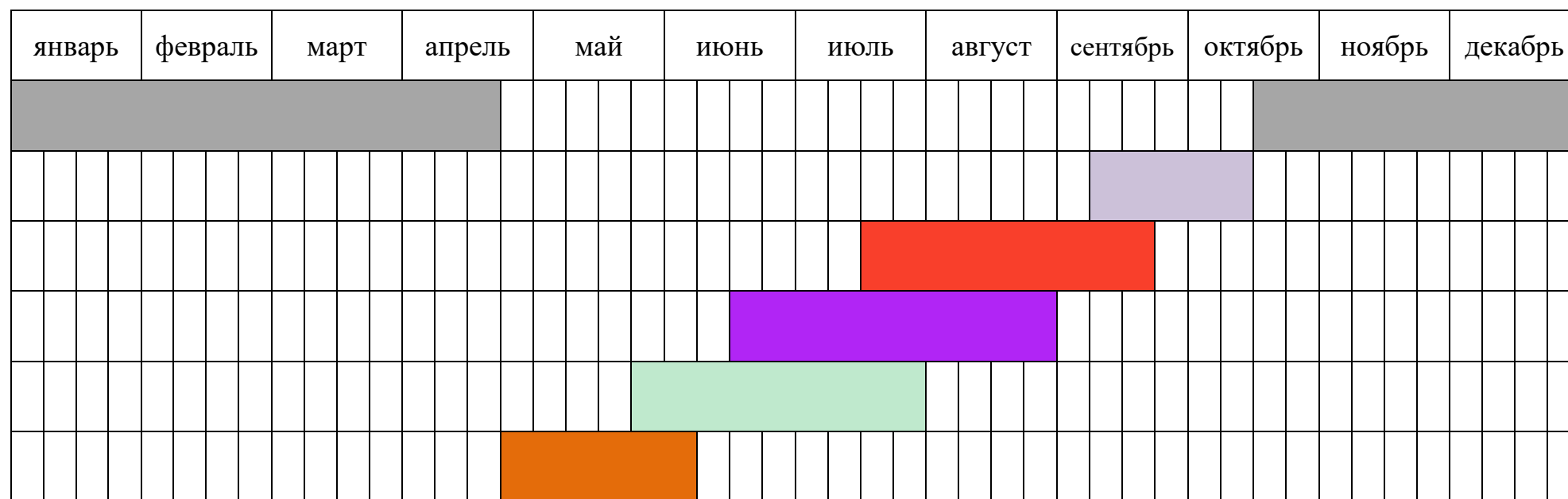


Рисунок 5.39 – Фенологические фазы развития *Solanum dulcamara*:

- – вегетативная
- – бутонизации
- – цветения
- – плодоношения
- – окончания вегетации
- – относительного покоя

В результате такого развития происходит растяжение фаз бутонизации, цветения и плодоношения, что способствует успешной длительной репродукции особи. Массовое цветение приходится на 2–3 декаду июля и продолжается до второй декады августа. Начало плодоношения отмечено в середине июля (23.07.2012 г.). Созревание плодов продолжается до 3 декады сентября (22.09.2011 г.). Следует отметить еще раз, что особи, развивающиеся в воде, не цветут и не плодоносят.

Фаза окончания вегетации начинается в 3–4 декаде сентября и длится до выпадения снега. В это время у побегов последних порядков ветвления продолжается созревание плодов, происходит подготовка растений к периоду покоя: у них желтеют и опадают листья, отмирают неодревесневшие части побегов (рисунок 5.40 – б), засыхают соцветия. У особей, произрастающих вдали от водоёмов, листья полностью опадают уже к 4 декаде сентября (рисунок 5.40–а). В эту фазу отмечено развитие силлептических вегетативных побегов последних порядков ветвления, которые отмирают при наступлении первых холодов; возможна реализация некоторых пазушных и сериальных почек, часть из которых также не успевает зацвести и отмирает (рисунок 5.40 – в, г). Это указывает на аperiодичность *S. dulcamara*.

Фаза относительного покоя начинается с выпадения снега и продолжается до его таяния и вскрытия водоёмов (2 и 3 декады апреля). В это время все физиологические процессы растений замедляются.

Таким образом, у *S. dulcamara* выражены все фенологические фазы, описанные И. Н. Бейдеман (1954) для древесных растений. Они имеют разную продолжительность. Сроки их наступления смещаются на более позднее время у особей, развивающихся в воде, что демонстрирует феноритмологическую поливариантность этого вида. Способность растения к итеративному ветвлению, растяжение фаз бутонизации–цветения–плодоношения, развитие СП в конце вегетационного периода, свидетельствуют об аperiодичности развития паслёна и подтверждают тропическое происхождение его рода.

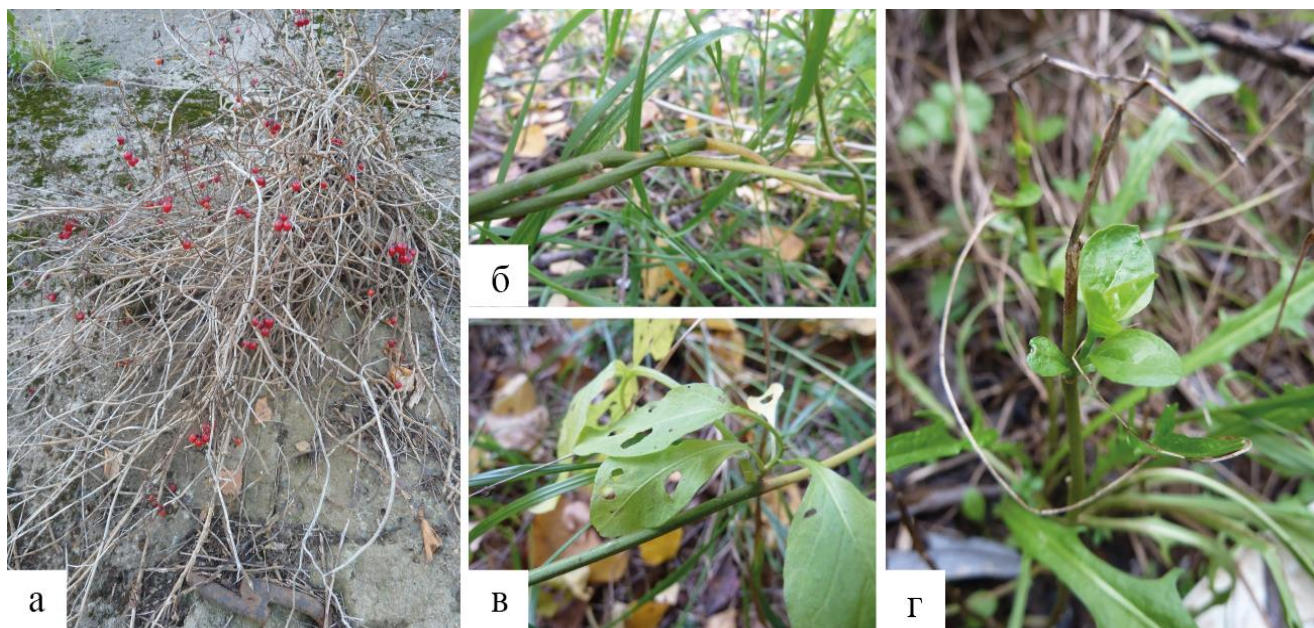


Рисунок 5.40 – *Solanum dulcamara* в конце вегетационного периода: а – оголённые скелетные оси со зрелыми плодами (22 сентября 2012 г.), б – отмирающие части безлистных стеблей (2 октября 2011 г.), в – развитие пазушной почки на границе живого и отмирающего участков побега (2 октября 2011 г.), г – развитие пазушной почки у семенной особи текущего года при отмершей верхней части побега (20 сентября 2011 г.)

Именно там, в условиях почти полного отсутствия сезонных колебаний, произрастают «вечноцветущие» виды, у особей которых цветки и плоды появляются либо одновременно, либо поочередно через короткие промежутки времени (Ричардс, 1961). На разных ветвях одного дерева можно наблюдать бутоны, цветки и плоды. Также неравномерно в пределах особи происходит смена листьев: на одних побегах они опадают, на других еще сохраняются. Вероятно, предковые формы *Solanum* обладали подобными темпами роста, проявляющимися в настоящем у *S. dulcamara* даже в условиях сезонного климата.

5.3 Анатомическое строение отдельных органов

Условия среды обитания оказывают влияние на внутреннее строение осевых органов *S. dulcamara*.

В строении стебля выделяется три анатомо-топографические зоны: покровная ткань, первичная кора и центральный цилиндр. В верхней части

побегов МПВ и МСП на уровне второго–третьего метамеров под соцветием, а также на всём протяжении побегов СП, стебель выполненный, покрыт однослойной эпидермой из клеток прямоугольной формы, плотно сомкнутых между собой, покрытых тонким слоем кутикулы и мелкими многоклеточными трихомами. Ниже третьего метамера под соцветием у МПВ и МСП стебель полый, покрыт пробкой из ровных рядов клеток прямоугольной формы. Глубже расположены слой феллогена и два слоя феллодермы. В перидерме хорошо просматриваются чечевички (рисунок 5.41 – г). К феллодерме примыкает слой хлорофиллоносной паренхимы, которая на срезе имеет вид сплошного зелёного кольца из клеток овальной формы. Ковнутри от неё мощностью в 5–7 рядов залегают клетки коровой паренхимы, содержащие хлоропласты и кристаллы оксалата кальция, которые, по-мнению зарубежных авторов (Kandimalla et al., 2015), защищают растение от поедания животными, делая его ядовитым. Ближе к периферии клетки коровой паренхимы мелкие, прямоугольной формы, плотно сомкнутые между собой. Их размеры увеличиваются центростремительно, при этом форма становится овальной, близкой к округлой, расположение более рыхлым. Граница первичной коры и стелы трудно различима, эндодерма не выражена.

По расположению проводящих тканей стебель *S. dulcamara* переходного типа. На уровне второго–третьего метамеров под соцветием в его строении просматриваются основные и добавочные открытые проводящие пучки, позднее, ниже второго метамера по побегу, он становится непучковым (рисунок 5.41 – а, б). Кнаружи от камбия просматривается флоэма, представленная группами ситовидных трубок, клетками-спутницами и лубяной паренхимой.

На границе между флоэмой и корой располагаются небольшие группы склереидов, что является общей чертой представителей Solanaceae (рисунок 5.41 – д). Они придают растениям прочность на разрыв, делают их более гибкими и эластичными. Глубже расположены вторичные и первичные элементы ксилемы. Сосуды ксилемы крупные (100–150 мкм), что в целом характерно для лиан семейства (*S. dulcamara* и *S. jasminoides*), со скалярно-междурядными порами и небольшими спиральными утолщениями (Schweingruber et al., 2013).

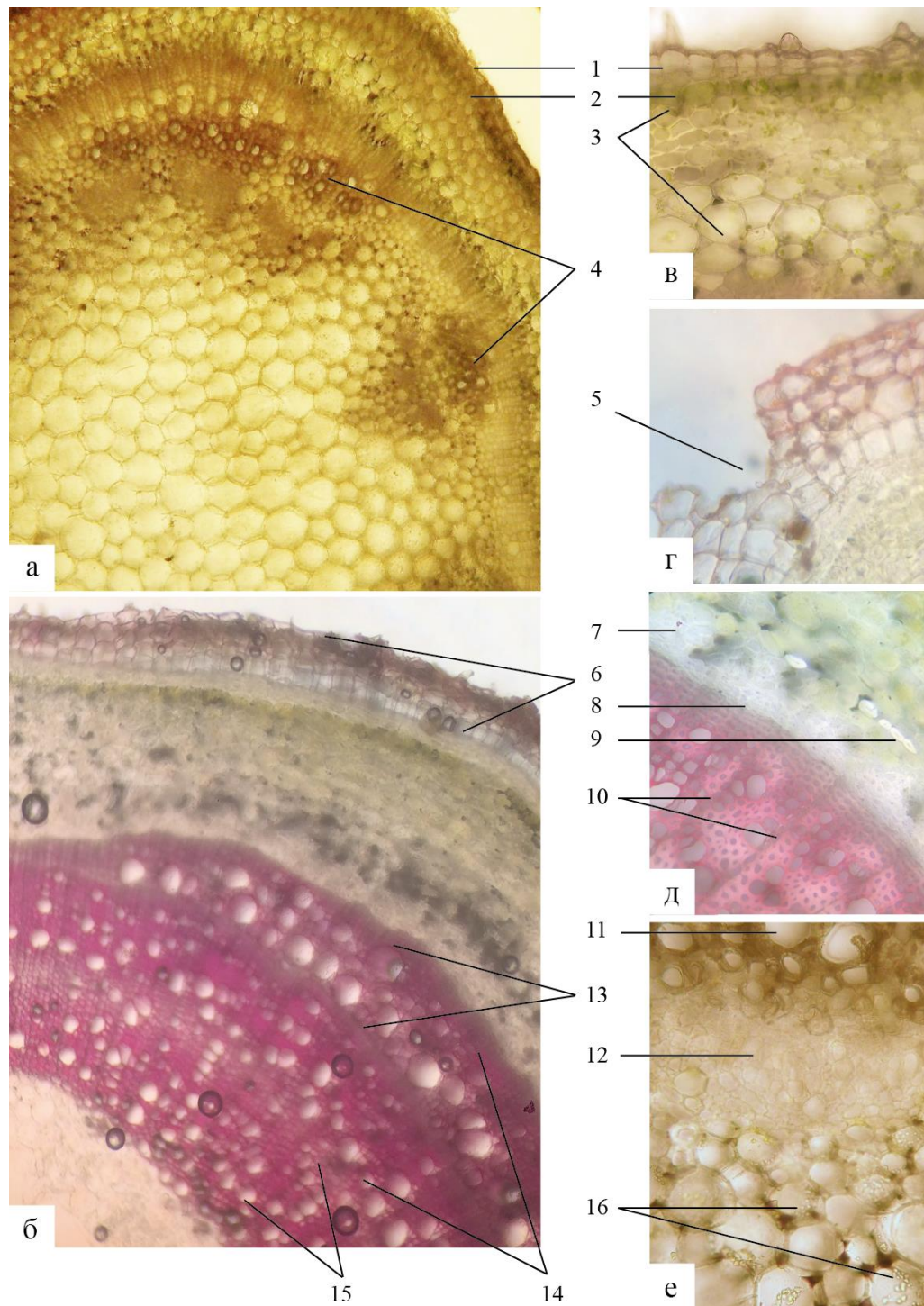


Рисунок 5.41 – Анатомическое строение стебля *Solanum dulcamara*: фрагменты поперечных срезов: а – стебля МСП на уровне второго–третьего метамера под соцветием; б – стебля в базальной части МПВ; в – первичной коры; г – перидермы; д – границы первичной коры и стелы; е – границы проводящих структур и сердцевины

Условные обозначения – 1 – эпидерма; 2 – хлорофиллоносная паренхима; 3 – паренхима коры; 4 – сосудисто-волокнистые проводящие пучки; 5 – чечевичка; 6 – перидерма; 7 – наружная флоэма; 8 – камбий; 9 – склереиды; 10 – сердцевинные лучи; 11 – сосуд ксилемы; 12 – внутренняя флоэма; 13 – годовичное кольцо древесины; 14, 15 – ксилема; 16 – паренхима сердцевины.

Для представителей *Solanum*, в том числе паслёна, свойственно наличие медуллярной или внутриксиллярной флоэмы в виде обособленных участков вокруг сердцевины, что характеризует проводящие пучки как биколлатеральные (рисунок 5.41 – е).

Камбий имеет вид сплошного кольца из одного–двух рядов плотно расположенных клеток. Формирование элементов ксилемы и флоэмы происходит с неодинаковой скоростью, ксилема нарастает гораздо быстрее, как и у других видов цветковых растений (Лотова, 2007). Поэтому на срезе более старой части стебля прежде всего виден мощный слой древесины, гистологические элементы которой расположены правильными радиальными рядами. Это характерно для большинства древесных растений. Переход между ранней и поздней древесиной довольно резкий, сосуды поздней древесины заметно мельче. На срезе, выполненном в базальной части побега МПВ, хорошо просматриваются два годичных кольца.

Наряду с широкопросветными сосудами ксилемы, у *S. dulcamara* существует ряд приспособительных черт к лиановидному образу жизни. Каждый сосуд древесины имеет обкладку из живых клеток древесной паренхимы, которая плотно соприкасается с живыми клетками сердцевинных лучей. Такое строение проводящей системы способствует быстрому продвижению воды и минеральных веществ от корней к верхушкам побегов, находящимся нередко в кроне кустарников (Михайловская, 1964).

Сердцевина сложена крупными тонкостенными рыхло расположенными паренхимными клетками округлой формы с множеством кристаллов оксалата кальция и небольшим числом зёрен крахмала (рисунок 5.41 – е). Постепенно клетки паренхимы разрушаются с образованием крупной центральной полости.

Условия среды обитания также накладывают отпечаток на внутреннее строение корневой системы *S. dulcamara*. Оно изучено на поперечных срезах, выполненных на уровне базальных участков придаточных корней первого порядка ветвления у наземной и прибрежно-водной экобиоморф. Исследованные корни имеют вторичное строение (рисунок 5.42 – а).

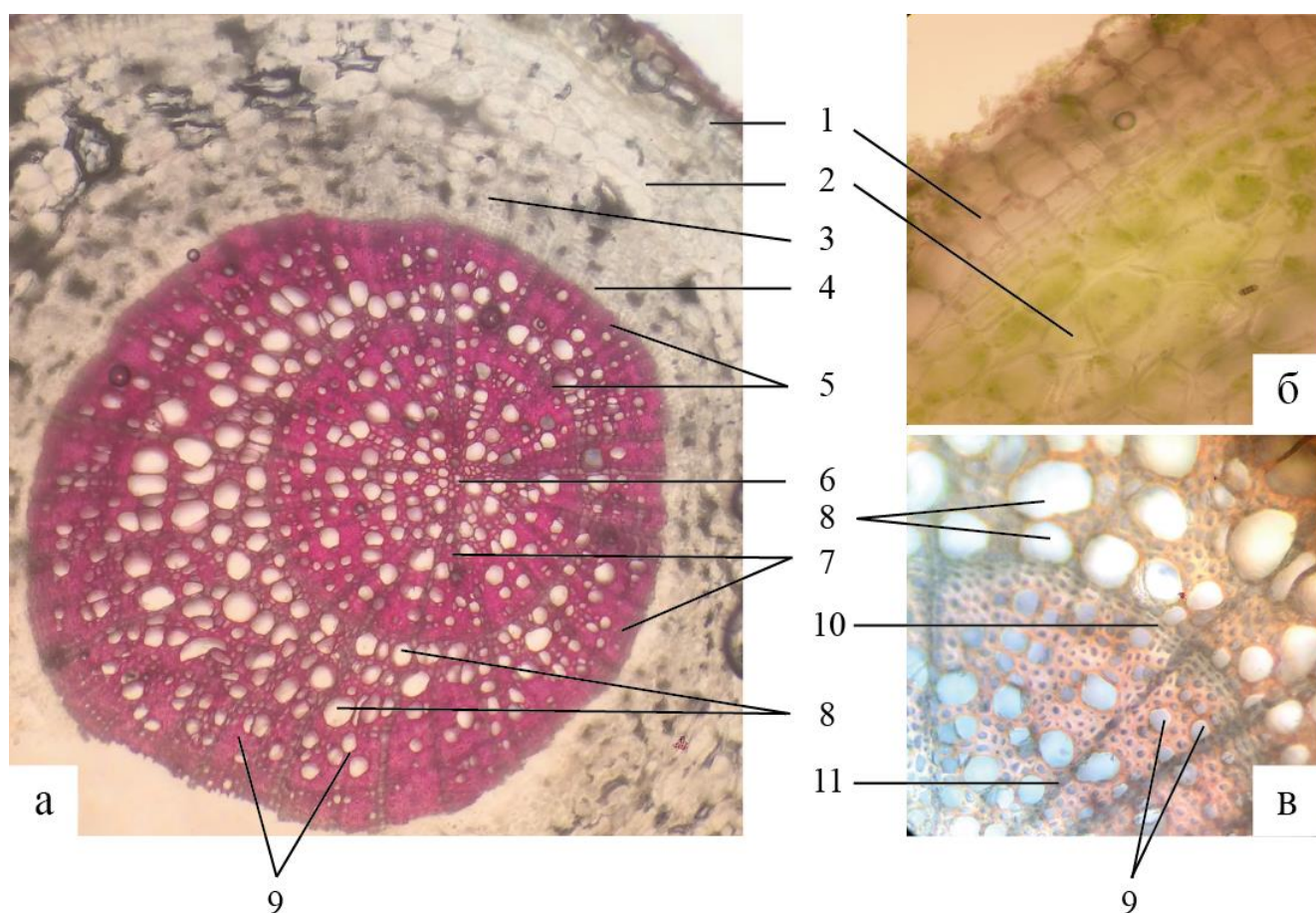


Рисунок 5.42 – Анатомическое строение корня *Solanum dulcamara*: фрагменты поперечных срезов: а – базальной части корня первого порядка ветвления наземной экобиоморфы; б – перидермы и вторичной коры прибрежно-водной экобиоморфы; в – древесины

Условные обозначения – 1 – перидерма; 2 – паренхима коры; 3 – флоэма; 4 – камбий; 5 – годовое кольцо древесины; 6 – первичная ксилема; 7 – вторичная ксилема; 8 – сосуды весенней древесины; 9 – сосуды осенней древесины; 10 – граница между годовыми кольцами; 11 – сердцевинный луч.

На поперечном срезе видны: покровная ткань, паренхима вторичной коры и центральный цилиндр. Перидерма многослойная; состоит из нескольких рядов пробки, которые с возрастом корня увеличиваются в числе, и однорядных феллогена и феллодермы. Наличие опробковевших тканей, в отличие от водных растений, позволяет корням паслёна сохраняться и функционировать после спада воды, когда они оказываются на поверхности почвы. Коровая паренхима толстая, представлена крупными вытянутыми рыхло расположенными клетками с большим числом крахмальных зёрен. У корней прибрежно-водных экобиморф, развивающихся при контакте с водой, паренхимные клетки содержат хлоропласты

(рисунок 5.42 – б). Это позволяет корням фотосинтезировать. Клетки коры со временем разрушаются с образованием воздушных полостей. Развитие межклеточных пространств имеет большое приспособительное значение в процессе дыхания в водной среде, практически лишённой кислорода (Смирнова, 1980).

С клетками коровой паренхимы граничат радиальные тяжи флоэмы, прерывающиеся сердцевинными лучами. Стела занимает значительный объём корня. В ней располагается большое число крупных сосудов, окружённых толстостенными одревесневшими клетками паренхимы, примыкающими к клеткам однорядных сердцевинных лучей. Сосуды ранней древесины значительно крупнее (рисунок 5.42 – в). У корней второго года жизни выражены годовые кольца. Камбий имеет вид сплошного кольца из двух рядов плотно расположенных толстостенных клеток прямоугольной формы.

Таким образом, *S. dulcamara* обладает рядом адаптационных черт на тканевом уровне к условиям повышенного увлажнения, свойственным для большинства водных и прибрежно-водных трав. В строении стебля это – 1) наличие склеренхимной обкладки наружной флоэмы; 2) развитие хлорофиллоносной паренхимы и центральной полости; 3) запас зёрен крахмала в клетках коры. У придаточных корней при вторичных изменениях отмечено: 1) длительное время сохраняющаяся первичная кора; 2) развитие хлорофиллоносной паренхимы; 3) запас зёрен крахмала. Слабое развитие механических тканей в строении осевых органов объясняет существование этого вида как полукустарника с приподнимающимися побегами, симподиальные оси которого лежат под собственной тяжестью. В тоже время оси отличаются пластичностью, что способствует развитию лианоидной жизненной формы. В качестве адаптивного к этой стратегии жизни признака у паслёна отмечаем крупные сосуды древесины, окружённые живыми клетками древесной паренхимы, что не свойственно остальным представителям *Solanum*. Все эти особенности демонстрируют анатомическую поливариантность вида.

Глава 6 Эволюция жизненных форм *Solanum dulcamara* L.

S. dulcamara встречается преимущественно в виде лиановидного полукустарника. Формирование этой биоморфы заканчивается в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии после полной нормальной специализированной морфологической дезинтеграции. Результаты натурных и камеральных исследований позволили выявить у паслёна серию признаков лиан. Это позволяет считать его не только одним из немногих европейских представителей *Solanum* со свойствами лиан, но и лиановидных полукустарников умеренного климата в целом.

6.1 Преобразование биоморф *Solanum dulcamara* L. в онтогенезе

В онтогенезе особи *S. dulcamara* последовательно сменяется несколько онтобиоморф. В молодом генеративном онтогенетическом состоянии особи имеют вид стержнекорневого прямостоячего полукустарника (СПП), образованного совокупностью акросимподиально нарастающих осей из серии монокарпических побегов двух–трёх порядков ветвления (рисунок 6.1 – А): возобновления (МПВ) и силлептических (МСП). Подробнее это описано в разделе 5.2. Становление лиановидного полукустарника от прямостоячих форм делает паслён уникальным объектом исследования наряду с другими лианами, как *Dalbergia tamarindifolia* (Баранов, 1960) и *Croton nuntians* (Gallenmüller et al., 2004), развивающимися на начальных этапах онтогенеза в виде небольших прямостоячих кустарников.

Побегообразование *S. dulcamara* подобно итеративному у гигрофитов и гидрофитов: непрерывное образование за вегетационный период нескольких, следующих друг за другом силлептических побегов ветвления, формирующих ось растения. Возможно, это – признак исходных форм, возникший как адаптация к условиям тропического климата и результат аperiodичности современных форм.

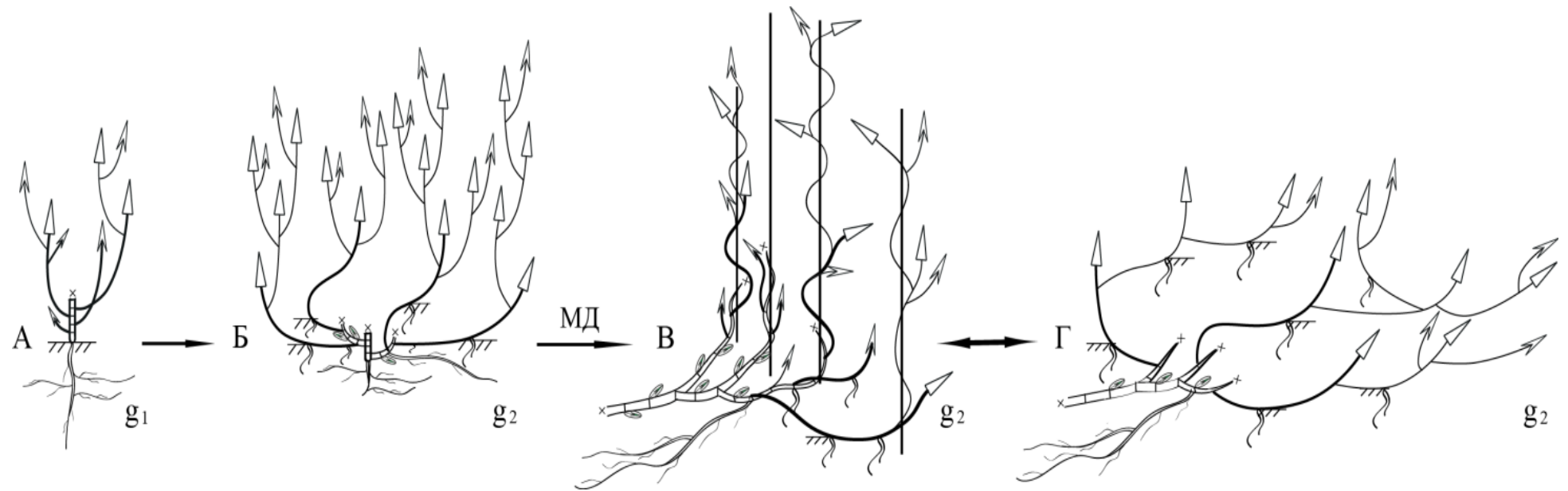


Рисунок 6.1 – Становление основной жизненной формы *Solanum dulcamara* в онтогенезе: А – стержнекорневой прямостоячий полукустарник (СПП); Б – полукустарник со смешанной корневой системой (ПСКС); В – длиннокорневищный лиановидный полукустарник (ДЛП); Г – длиннокорневищный полукустарник с приподнимающимися побегами (ДППП); МД – морфологическая дезинтеграция. Исходные побеги особей обозначены жирными линиями, листья с пазушными структурами не отмечены

В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии число монокарпических побегов в составе симподия увеличивается до четырёх–пяти. Под их тяжестью исходный побег полегает основанием и укореняется, изменяется положение побегов в пространстве с вертикального на горизонтальное. Базальные участки, в узлах и междоузлиях которых образуются придаточные корни, включаются в состав зоны возобновления побега, а позднее в виде резиды слагают симподиально нарастающее эпигеогенное корневище. Это изменение, которое существенно преобразует жизненную форму и обеспечивает вегетативную подвижность растения, считаем пролонгацией (надставкой) в ходе онтогенеза на уровне особи. Так развивается полукустарник со смешанной корневой системой – ПСКС (рисунок 6.1 – Б).

В результате нормальной полной морфологической дезинтеграции растение переходит с системы главного корня на систему стеблеродных придаточных корней. Вслед за Т. И. Серебряковой (1983) подобные преобразования с эволюционной точки зрения расцениваем как пролонгацию на уровне монокарпического побега. Таким образом, согласно представлениям Н. С. Воронина (1964), у растения появляется возможность интенсивного обновления корневой системы. Онтогенез особи в этом случае приобретает непрерывный характер: «вновь образующиеся придаточные корни, следуя за нарастающими частями побегов, предотвращают их старение» (Мазуренко, 1986, с. 28). Формируется основная, наиболее часто встречающаяся, жизненная форма *S. dulcamara* – летнезелёный вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический симподиально нарастающий длиннокорневищный лиановидный полукустарник – ДЛП (рисунок 6.1 – В).

При отсутствии опоры побеги растения полегают, в вертикальном положении остаются только их верхушки, образуется особая биоморфа – длиннокорневищный полукустарник с приподнимающимися побегами – ДППП (рисунок 6.1 – Г). Эту стелющуюся жизненную форму вида считаем факультативной. Впервые её описала М. Т. Мазуренко (1980) для стланиковых

форм деревьев. Такие растения, согласно А. Л. Тахтаджяна (1966), – эволюционно более продвинутые по сравнению с прямостоячими.

В связи с этим на основании биогенетического закона считаем возможным определить следующие этапы и модусы вероятных трансформаций биоморф у *S. dulcamara*: 1. СПП в результате пролонгаций на уровне побега (появление придаточных корней) и побеговой системы (развитие побегов замещения третьего и более порядков ветвления), а также девиации на уровне особи (полегание побегов) трансформировался в ПСКС; 2. ПСКС при аббревиации онтогенеза особи (морфологическая дезинтеграция), пролонгации (развитие эпигеогенного корневища) и девиации (закручивание стебля) на уровне особи преобразовался в ДЛП. Пролонгацию в развитии побеговых систем и существование растения в виде лианы обеспечивает аббревиация фазы почки в развитии монокарпического побега (Савиных, 2019). Эти модусы, вслед за представлениями ряда авторов (Хохряков, 1975; Серебрякова, 1983; Хохряков, Мазуренко, 1991), считаем основными в эволюции жизненных форм растений.

Независимо от условий произрастания побеги паслёна «стремятся» найти опору и, обвивая её, вынести ассимилирующую поверхность в условия оптимального освещения. Эта особенность позволяет считать лианы вторичной жизненной формой растений, сложившейся в ходе адаптации к обитанию в тенистых лесах, в качестве предковой группы которой выступают растения-гелиофиты (Баранов, 1960).

Одним из основных критериев, характеризующих лиановидную жизненную форму, по мнению ряда авторов (Серебряков, 1962, 1964; Головач, 1973; Addo-Fordjour and Rahmad, 2015), является наличие слабых стеблей, неспособных постоянно сохранять вертикальное положение. Малые затраты ресурсов растения на структурную поддержку побегов обуславливают их быстрый рост и вынос ассимилирующей массы в условия благоприятного освещения (Schnitzer and Bongers, 2002; Tang et al., 2012). Многие из них при этом увеличивают число побеговых систем. У паслёна подобная потенция реализуется за счёт развития добавочных почек и как следствие – пазушных сериальных комплексов.

Отсутствие способности самостоятельно удерживать побеги в ортотропном положении обуславливают один из основных лимитирующих распространение лиан факторов – вырубку лесов и зарослей кустарников.

Среди механизмов закрепления тела растения на опоре *S. dulcamara*, по мнению ряда авторов (Bongers et al., 2005; Addo-Fordjour et al., 2008, 2012), обладает наиболее широко распространённым способом с точки зрения богатства видов в разных регионах мира – скручиванием стебля. Он позволяет лианам населять разные типы насаждений и взбираться на деревья с диаметром стволов до 30 см, в то время как растения, имеющие приспособления к лазанию в виде усиков или крючков, чаще встречаются в молодых вторичных лесах с деревьями небольшого диаметра и густой травянистой растительностью (Pinard and Putz, 1994; Baars et al., 1998; Addo-Fordjour et al., 2012).

Все побеги *S. dulcamara* развиваются как вьющиеся с длинными междоузлиями и ассимилирующими листьями. Это сближает его с травянистыми видами лиан, такими как *Humulus lupulus*, *Convolvulus* и *Phaseolus* (Серебряков, 1962). По сравнению с подавляющим большинством лиан умеренного климата, обвивающих опоры против движения часовой стрелки, паслён демонстрирует редкое явление: его побеги обвивают опоры в разных направлениях, что расширяет его возможности в поиске.

Несмотря на то, что побеги *S. dulcamara*, как и многих других вьющихся растений, лежат при отсутствии опоры, их верхушки стабильно направлены вверх и совершают круговые нутации. А. Г. Головач (1973) характеризует эту фазу в их развитии как поисковую, имеющую большое биологическое значение: так растение при одновременном росте обеспечивает захват и более надёжное закрепление на новой территории.

При этом у паслёна наблюдается опережение удлинения междоузлий над ростом листьев в верхней части побега. Это способствует снижению веса верхушек побегов, приводит к эпифильным сдвигам и как следствие – смещению терминального соцветия в боковое положение.

Последнее в ходе эволюции лиан открывает гораздо бóльшие возможности для роста побегов в длину. Узловым этапом выступают растения, у которых верхушечная почка замещается боковой, позднее преобразующейся в соцветие. Так происходит переход от моноподиального – более примитивного типа роста (Серебряков, 1952) – к симподиальному нарастанию побегов, который характерен для ряда деревянистых лиан, в том числе представителей родов *Hedera*, *Clematis*, *Parthenocissus* (Эргашева, 2013). Наряду с известными растениями *Cissus* (Brandt, 1911) и *Vitis* (Баранов, 1960), *S. dulcamara* демонстрирует переходную форму, у которой в онтогенезе совершается смещение сформированного соцветия в сторону от активно развивающегося побега замещения. Так при симподиальном (эволюционно продвинутом) нарастании побегов паслён имеет псевдолатеральное соцветие. Это изменение расцениваем как девиацию на уровне побега и особи.

В строении самого соцветия *S. dulcamara*, по сравнению с другими *Solanum*, наблюдаются преобразования в виде терминальной аббревиации – редукции цветка одной из боковых осей дихазия. Вероятно, её стерильность обусловлена, как и у *Vitis* (Баранов, 1960), недостатком питания. Предполагаем, что эти изменения имеют большой биологический смысл, учитывая, что у некоторых лиан (*Passifloraceae*, *Sapindaceae*) в результате редукции соцветий в ходе эволюции образовались усики. У виноградовых (Баранов, 1960) стерильные веточки соцветий обрели способность к движению и оказались полезным придатком для закрепления тела растения на опоре. Не исключаем, что *S. dulcamara* демонстрирует переходную форму в ряду подобных преобразований.

Быстрый рост побегов лиан требует накопления большого количества запасных питательных веществ и быструю их транспортировку к местам потребления. У *S. dulcamara* основным органом, выполняющим запасающую функцию, выступают придаточные корни, в клетках коровой паренхимы которых сосредоточены зёрна крахмала. Расширение функций корней расцениваем как пролонгацию в их развитии.

У паслёна обнаружены некоторые особенности внутреннего строения, служащие в качестве приспособлений для облегчения веса тела. Среди них:

раннее опробкование клеток сердцевины стебля, их отмирание с образованием крупной полости, незначительное число склеренхимных механических элементов в строении стебля и наличие широкопросветных сосудов. Последнее типично для всех лиан и только для *S. dulcamara* среди всех представителей *Solanum*.

Таким образом, *S. dulcamara* демонстрирует ряд особенностей в строении, обеспечивающих успешное существование особей в виде лианы. Слабые стебли, способные к круговым нутациям, и псевдолатеральное положение соцветия способствуют нахождению, обвитию опоры и выносу ассимилирующей массы к свету. Облегчение веса тела реализуется за счёт опережение удлинения междоузлий над ростом листьев в верхней части побега, наличия центральной полости в стебле, малого числа механических элементов в строении осевых органов, широкопросветных сосудов. Объём ассимилирующей массы увеличивается в результате образования сериальных комплексов. Питание побегов частично реализуется за счёт запаса углеводов в корнях растения. *S. dulcamara* демонстрирует наиболее продвинутые способы побегообразования (симподиальное нарастание) и закрепления тела растения на опоре (скручивание стебля) среди лиан.

Лиановидный облик биоморф *S. dulcamara* можно рассматривать как реализацию признаков исходных форм *Solanum* у современных видов клады *Dulcamaroid*.

6.2 Ксерофильная и гигрофильная линии в эволюции биоморф *Solanum dulcamara* L.

Дальнейшие преобразования габитуса *S. dulcamara* были возможны в рамках ксерофильной и гигрофильной линий эволюции биоморф. На сухих песчаных почвах в результате пролонгации (образование адвентивных почек на придаточных корнях) возникает корнеотпрысковый полукустарник – КП (рисунок 6.2 – Д).

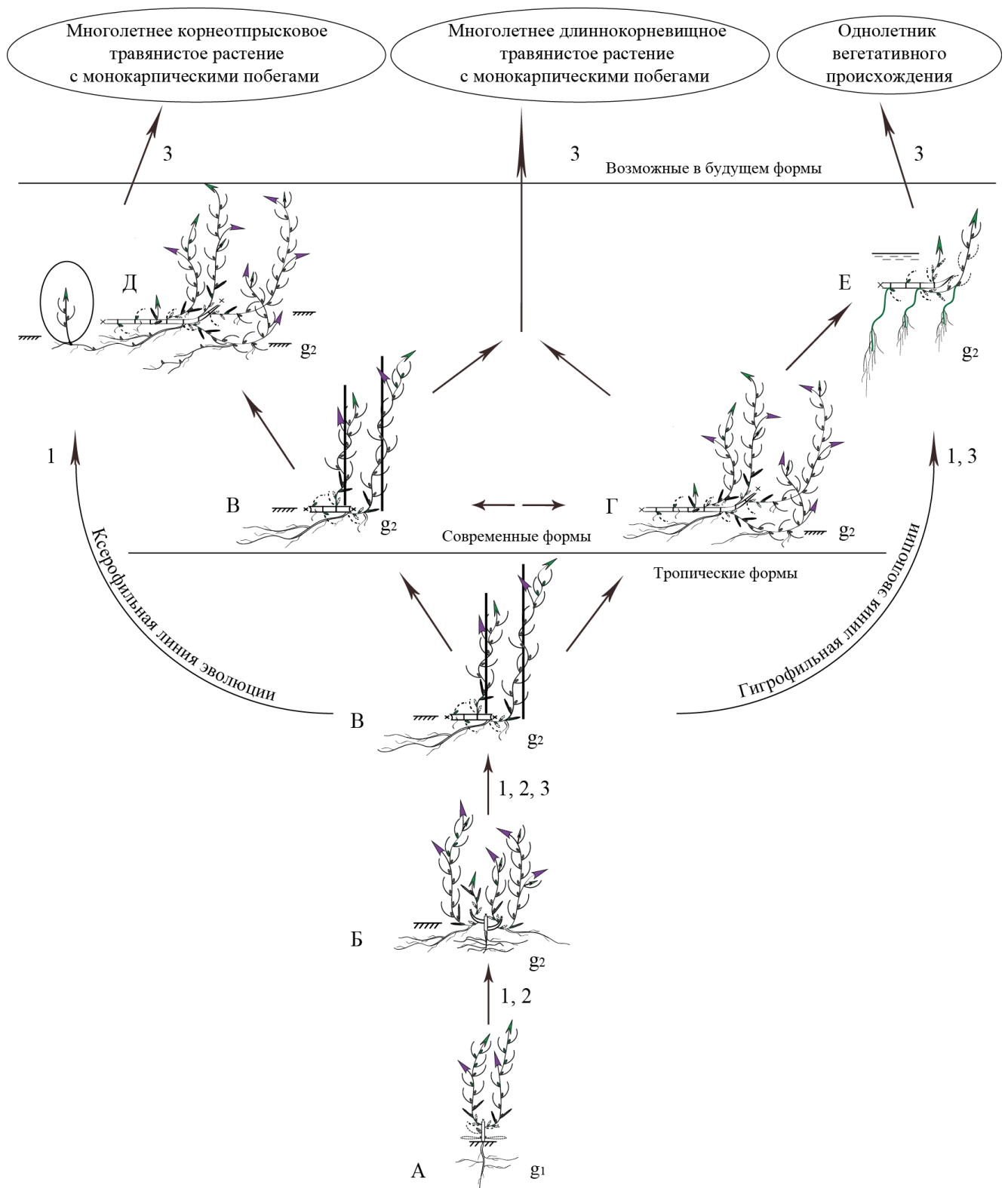


Рисунок 6.2 – Эволюционные преобразования биоморф *S. dulcamara*: А – стержнекорневой прямостоячий полукустарник; Б – полукустарник со смешанной корневой системой; В – длиннокорневищный лиановидный полукустарник; Г – длиннокорневищный полукустарник с приподнимающимися побегами; Д – корнеотпрысковый полукустарник; Е – малолетник вегетативного происхождения; 1 – пролонгации; 2 – девиации; 3 – аббревиации

Эта линия преобразований биоморфы *S. dulcamara* направлена на повышение функции вегетативного размножения с последующим омоложением особи за счёт деятельности придаточных корней (в иных условиях функцию вегетативного размножения выполняет эпигеогенное корневище), а также расселения материнского растения, занятие и освоение соседних территорий вегетативными потомками. Образование последних рассматриваем как пролонгации на уровне особи. Благодаря регулярному вегетативному воспроизведению и размножению происходит пролонгация онтогенеза генеты. Однако, дальнейших преобразований габитуса в этих условиях не отмечено. Вероятно, ксерофильную линию эволюции паслёна можно считать боковой и пока не завершённой.

Явление корнеотпрыскости крайне редко, но проявляется у экобиоморф *S. dulcamara*, произрастающих на границе сред вода – суша. В этом случае корневые отпрыски образуются на придаточных корнях, развивающихся в воде. Наблюдения показали, что жизнеспособность вегетативных потомков в этом случае низка и практически никогда не завершается успешным вегетативным размножением особи. Подобное явление рассматриваем как пролонгацию. Однако, в воде, в отличие от наземных условий, эти изменения не могут быть подхвачены естественным отбором в связи со слабой конкурирующей способностью молодых особей к жизни в этой среде.

Наибольшие изменения претерпевают особи *S. dulcamara* при освоении водной среды в рамках гигрофильной линии эволюции (рисунок 6.2). Типичным местом обитания паслёна являются низкие и средние уровни береговой зоны затопления.

Как растение уреза воды (гигрогелофит), он встречается на прибрежных отмелях (рисунок 6.3 – А). В воде у особей развиваются такие же, как у наземной формы, шнуровидные, равномерно утолщенные, придаточные корни. Однако, они зелёные, ветвящиеся на второй год с образованием на верхушке множества длинных этиолированных корней. Последние ветвятся слабо, до двух–трёх порядков. Наряду с поглощением минеральных веществ и закреплением растения у берега, они участвуют в процессе фотосинтеза благодаря накоплению хлоропластов в клетках коровой паренхимы. Такие придаточные корни

развиваются на всём протяжении побега сразу же по мере погружения его в воду: удалённость растения от берега более не влияет на изменение их структуры. Подобное новообразование рассматриваем как пролонгацию на уровне отдельного корня.

В структуре побеговой системы также наблюдается ряд преобразований: развитие её в виде симподия-монохазия; сокращение числа монокарпических побегов в составе оси до двух–трёх. Подобная редукция, вероятно, компенсируется увеличением числа (часто до 35) метамеров в составе этих побегов. В этом случае наблюдается параллельное действие двух модусов эволюции: терминальной аббревиации на уровне побеговой системы и пролонгации на уровне составляющих её элементов (монокарпических побегов). Так, при сохранении итеративного ветвления, у паслёна происходит упрощение строения симподиальной оси.

В этих условиях для особей *S. dulcamara* характерно вегетативное и семенное воспроизведение: семенные особи разного возраста присутствуют по берегам водоёмов. При продвижении в воду, растение утрачивает эту способность (семена в воде не прорастают), размножение происходит только вегетативным путём.

Осваивая средние уровни береговой зоны затопления, *S. dulcamara* проявляет себя как растение сырых местообитаний (гигрофит) (рисунок 6.3 – Б).

Развитие паслёна как гигрофита обуславливает ещё одну надставку (терминальную пролонгацию) на уровне побега, которая проявляется в появлении дициклических монокарпических побегов (рисунок 6.3 – Б). Стабильность водной среды и аperiodичность растения – основные причины их возникновения. Удлинение фазы вегетативного ассимилирующего побега в его морфогенезе имеет важное биологическое значение: растение рационально использует и осваивает жизненное пространство.

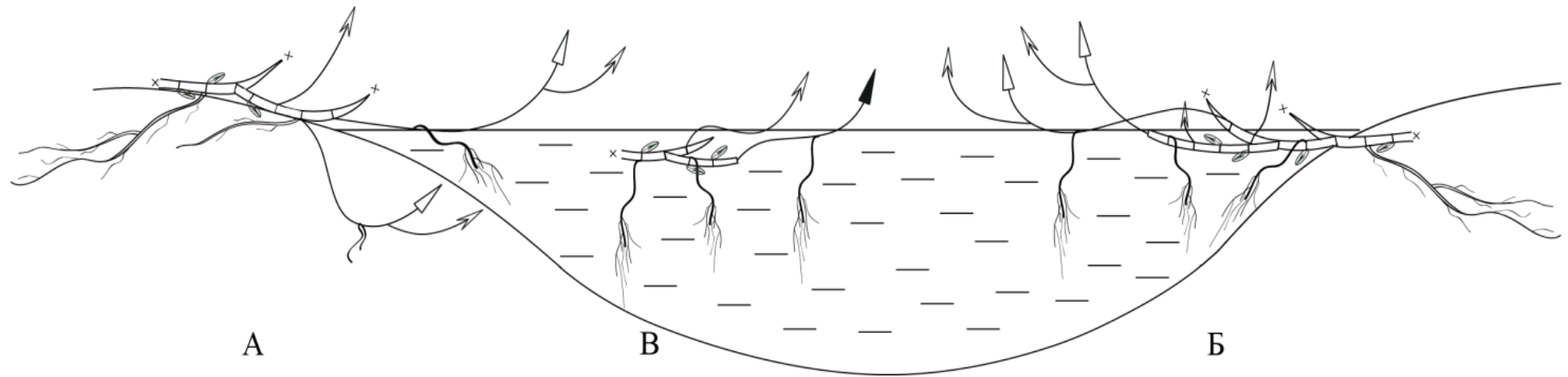


Рисунок 6.3 – Гигрофильная линия преобразований жизненной формы *Solanum dulcamara*: А – гигрогелофит; Б – гигрофит; В – гелофит

Как гелофит, *S. dulcamara* встречается не часто и занимает прибрежные мелководья с глубиной до 1 м. Появление водной жизненной формы обусловлено направлением роста побеговых систем, в данном случае – от берега вглубь водоёма. Отмирание (перегнивание междоузлий стебля) в этих условиях преобладает над процессами нарастания, морфологическая дезинтеграция происходит рано. В результате образуется недолгоживущее слабоветвящееся растение – малолетник вегетативного происхождения (рисунок 6.3 – В). Узловым моментом в ряду преобразований особи в этой линии становится редукция семенного размножения: соцветие закладывается, но не раскрывается. Если в условиях прибрежий побеги *S. dulcamara* часто переходят к цветению только на второй год, удаляясь от берега и наплывая на открытую воду, у растений полностью прекращается образование цветков. Самоподдержание особей в этом случае только вегетативное, онтогенез рамет неполный, что в целом характерно, по мнению Н. П. Савиных и С. В. Шабалкиной (2016), для ряда водных трав. Наблюдаемые изменения рассматриваем как аббревиации: терминальные (редукция соцветия) и базальные (ранняя морфологическая дезинтеграция, сокращение длительности жизни побеговых систем и их числа), приводящие из-за ранней морфологической дезинтеграции к аббревиации онтогенеза целостной особи. Последний, согласно представлениям Н. П. Савиных (2019), – основной модус эволюционных преобразований биоморф при освоении растениями водной среды.

В связи с тем, что онтогенез исходной особи малолетника вегетативного происхождения в воде обрывается на границе виргинильного и раннего генеративного онтогенетических состояний, водную экобиоморфу *S. dulcamara*, вероятно, можно считать одним из проявлений неотении.

Описанные выше преобразования жизненных форм в рамках ксерофильной и гигрофильной линий у *S. dulcamara*, вероятно, происходят благодаря способности особей к итеративному ветвлению. Такой тип нарастания обеспечивает пролонгацию на уровне побеговых систем и повышает способность к вегетативному расселению и закреплению на территории, а при

морфологической дезинтеграции – к вегетативному размножению особи с пролонгацией большого жизненного цикла.

В условиях сезонного климата от габитусов, подобных современным экобиоморфам *S. dulcamara* возможны дальнейшие адаптации особей в рамках указанных направлений. В ксерофильной линии на подвижных субстратах в соответствии с теми же модусами морфологической эволюции возможно формирование корнеотпрысковых многолетних длиннопобеговых трав с типичными монокарпическими ортотропными или анизотропными побегами. В мезофильной линии на более стабильных субстратах (дерново-подзолистых почвах) – длиннокорневищных травянистых растений с теми же типами побегов. Завершающим этапом гигрофильной линии может стать развитие однолетника вегетативного происхождения (рисунок 6.2). Модель побегообразования во всех случаях останется симподиальной длиннопобеговой.

Таким образом, происходящие изменения габитуса особей *S. dulcamara* в онтогенезе демонстрируют возможные этапы трансформации жизненных форм у *Solanum* от исходных древесных прямостоячих форм до полудревесных длиннокорневищных лиан. С другой стороны, они показывают возможные будущие преобразования полудревесных лиан в ксерофильной, мезофильной и гигрофильной линиях эволюции. По-видимому, формирование трав в этом роде в условиях современной геологической эпохи пока не завершён.

Заключение

Основная жизненная форма *S. dulcamara* – вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник. Габитус растения формируется 56 и 29 вариантами элементарных универсальных модулей соответственно, что свидетельствует о структурной (морфологической) поливариантности *S. dulcamara* и обеспечивает пластичность основного модуля – симподиальной оси из серии разных типов монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития.

В онтоморфогенезе *S. dulcamara* последовательно чередуются пять онтобиоморф: семя; стержнекорневое моноподиально нарастающее травянистое растение; стержнекорневой симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник; симподиально нарастающий лиановидный полукустарник со смешанной корневой системой; длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник с системой стеблеродных придаточных корней. Онтогенез особей соответствует Г-типу, Г1-подтипу. На основе лиановидного полукустарника со смешанной корневой системой и длиннокорневищного полукустарника формируется четыре экобиоморфы: в наземных (на дерново-подзолистых почвах) и прибрежно-водных условиях при наличии опоры – полудревесная лиана, без опоры – полукустарник с приподнимающимися побегами; на песчаных субстратах – корнеотпрысковый полукустарник; в воде – малолетник вегетативного происхождения.

У современных биоморф прослеживаются черты лиан на уровне отдельных органов: 1) стебли, способные к круговым нутациям; псевдолатеральное положение соцветия; опережение удлинения междоузлий над ростом листьев в верхней части побега; акросимподиальное нарастание; образование сериальных комплексов; 2) на тканевом уровне: широкопросветные сосуды ксилемы с обкладкой из живых клеток древесинной паренхимы; слабое развитие элементов механических тканей; наличие центральной полости.

Адаптации *S. dulcamara* к условиям повышенного увлажнения реализуются в виде модусов: 1) пролонгации на уровне побега (увеличение числа метамеров в составе монокарпического побега, появление дициклических побегов, особого типа придаточных корней); 2) аббревиации (сокращение длительности жизни симподиальных осей, ранняя морфологическая дезинтеграция), которые приводят к сокращению онтогенеза особи и образованию малолетника вегетативного происхождения; на песчаных субстратах – пролонгация на уровне особи (образование адвентивных почек на придаточных корнях).

Усиление этих тенденций способно привести к образованию длиннопобеговых трав сезонного климата.

Выводы

1. *S. dulcamara* – полиморфный вид с поливариантностью развития на всех уровнях изучения: особи, основного, универсального и элементарного модулей.

2. Способность к поливариантности развития обеспечивает виду освоение разнообразных экологических ниш с формированием нескольких экобиоморф и возможность нескольких линий в эволюции.

3. Становление основной жизненной формы *S. dulcamara* в ходе эволюции могло быть обеспечено следующими возможными модусами морфологической эволюции: пролонгациями на уровне побега и особи, девиациями на уровне особи и аббревиацией онтогенеза.

4. Дальнейшая реализация модусов возможно обеспечит формирование уже известных наземных и водных трав в этом роде по ксерофильной и гигрофильной линиям эволюции.

5. Подтверждена возможность лианового пути в эволюции наземных трав.

Список литературы

1. Абрамов Н. В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. 192 с.
2. Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1985. 320 с.
3. Аветисян Е. М. *Solanaceae* // Флора Армении. *Verbenaceae–Lentibulariaceae* / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Ереван: Изд-во Академии Наук Армянской ССР, 1987. С. 166–186.
4. Актуальные проблемы современной биоморфологии: коллективная монография / под. ред. Н. П. Савиных. Киров: Изд-во ООО «Радуга ПРЕСС», 2012. 610 с.
5. Алексеев Ю. Е., Вехов В. Н., Гапочка Г. П., Дундин Ю. К., Павлов В. Н., Тихомиров В. Н., Филин В. Р. Травянистые растения СССР / Отв. ред. Т. А. Работнов. Т. 2. М.: Изд-во «Мысль», 1971. 289 с.
6. Алёхин В. В. Растительность СССР в основных зонах // Основы ботанической географии. М.–Л.: Биомедгиз, 1936. С. 306–681.
7. Алёхин В. В. География растений: Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии. М.: Сов. наука, 1944. 455 с.
8. Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с.
9. Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 49–59.
10. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л., 1990. 204 с.
11. Байкова Е. В. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 248 с.
12. Байтенов М. С. Флора Казахстана в 2-х т. Т. 2. Родовой комплекс флоры. Алматы: Ғылым, 2001. 280 с.
13. Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Изд-во Казанского ун-та, 2000. 496 с.

14. Бакка С. В., Киселева Н. Ю. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Н. Новгород, 2008. 560 с.
15. Баранов П. А. Опыт анализа приспособительной эволюции лазающих растений // Труды МОИП. Отд. биол.: Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии. 1960. Т. III. С. 27–42.
16. Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии / Под. Ред. проф. Туганаева В. В. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1992. 141 с.
17. Барыкина Р. П. Особенности структуры и развития водных лютиков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 34–144.
18. Барыкина Р. П. Эколого-морфологические закономерности соматической эволюции в семействе Лютиковые (*Ranunculaceae* Juss.): Научный доклад д-ра биол. наук. М., 1995. 46 с.
19. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
20. Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 114–124.
21. Безделева Т. А. Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов *Corydalis* Vent.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 16 с.
22. Безделев А. В., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
23. Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 120 с.
24. Беленовская Л. М., Битюкова Н. В. Сем. Solanaceae // Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и

биологическая активность. Т. 4. / Отв. Ред. А. Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 91–92.

25. Белозеров П. И. Флора Костромской области. Кострома: Изд-во КГТУ, 2008. 197 с.

26. Беляков Е. В. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Турфасеae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2016. 21 с.

27. Бобров Ю. А. Биоморфология некоторых видов семейства *Pyrolaceae*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 18 с.

28. Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2009. 130 с.

29. Богачев В. К. Рыбинское водохранилище // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 251–263.

30. Богачев В. К., Шаханин Н. И., Шаханина О. Д. Флора и растительность // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 284–327.

31. Богомолова Т. В. Сравнительно-морфологический анализ жизненных форм некоторых видов рода *Viola* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.

32. Болотова В. М., Дедов А. А., Лашенкова А. Н. Определитель высших растений Коми АССР / Под ред. А. И. Толмачева. М., Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1962. 359 с.

33. Борисова И. В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1360–1367.

34. Борисова И. В. Основные жизненные формы двудольных растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 1. С. 19–33.

35. Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.

36. Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1962. 436 с.

37. Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.

38. Валягина-Малютина Е. Т. Деревья и кустарники зимой: Определитель древесных и кустарниковых пород по побегам и почкам в безлистном состоянии. М.: Изд-во КМК, 2001. С. 239–240.
39. Валягина-Малютина Е. Т. Деревья и кустарники средней полосы европейской части России. Иллюстрированный определитель. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 458 с.
40. Васильченко И. Т. Определитель всходов сорных растений. Л.: Изд-во «Колос», 1965. С. 317–319.
41. Великанов Д. А. Почвенный покров // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 254–283.
42. Вишницкая О. Н. Биоморфология некоторых сплывинообразующих гигрогелофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 21 с.
43. Вишницкая О. Н., Савиных Н. П. Формирование жизненной формы *Menyanthes trifoliata* (*Menyanthaceae*) // Растительные ресурсы. 2008. № 3. С. 1–8.
44. Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. зап. Калужского пед. ин-та (естеств. фак-т). 1964. Вып. 13. С. 3–179.
45. Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. Т. 39. № 4. 1978. С. 555–562.
46. Висяюлина О. Д. *Solanaceae* // Флора УРСР / Под ред. М. И. Котова. Т. IX. Киев: Академия Наук Украинского РСР, 1960. С. 5–364.
47. Вылцан Н. Ф. Определитель растений Томской области / Под ред. С. В. Гудошникова. Томск: Изд-во Томского университета, 1994. 298 с.
48. Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. по приклад. бот., генет. и селекц. 1915. Т. 5. С. 1113–1464.
49. Гавриленко Т. А. Межродовая, межвидовая, внутривидовая гибридизация пасленовых на примере родов *Solanum* и *Lycopersicon* (генетические и биотехнологические аспекты): автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 1999. 40 с.

50. Гатцук Л. Е. Морфогенез копеечника кустарникового *Hedysarum fruticosum* Pall. при постоянном уровне субстрата // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 9–34.
51. Гатцук Л. Е. Элементы структуры жизненных форм гемаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 21 с.
52. Гатцук Л. Е. Гемаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. № 1. С. 100–112.
53. Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Труды МОИП. 1976. Т. 42. С. 55–130.
54. Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: Межвузовский сборник научных трудов. М.: Прометей, 1994. С. 18–19.
55. Гейдеман Т. С. Определитель высших растений Молдавской ССР. Кишинёв: Штиинца, 1975. 576 с.
56. Гейны С. Жизненные формы водных макрофитов и их классификация // Макрофиты-индикаторы изменений природной среды. Киев, 1993. С. 21–28.
57. Герасименко И. И. Новые формы *Solanum* L. подрода *Archaeosolanum* Bitter // Бюлл. Глав. Бот. Сада. Вып. 59. М.: Наука, 1965. С. 71–73.
58. Герасименко И. И., Кибальчич П. Н., Лабенский А. С., Балашова Е. Г. Паслён птичий как источник стероидного сырья // Медицинская промышленность СССР. № 2. 1958.
59. Герасименко И. И., Резникова С. А. К систематике видов *Solanum* L. подрода *Archaeosolanum* Bitter // Бюлл. Глав. Бот. Сада. Вып. 59. М.: Наука, 1965. С. 74–77.
60. Гетманец И. А. Модульная организация побегового тела ив // Вестник ТвГУ: Сер. Биология и экология. 2008. № 25 (85). С. 47–50.
61. Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 34 с.

62. Глазкова Е. А. Флора островов восточной части Финского залива: состав и анализ / Под ред. Р.В Камелина. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. 348 с.
63. Головач А. Г. Лианы, их биология и использование. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. 259 с.
64. ГОСТ 17.4.4.02–2017. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. М.: Стандартформ, 2018. 12 с.
65. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа / Отв. ред. А. А. Фёдоров. Т. VII. Umbelliferae – Scrophulariaceae. Л.: Наука. Ленинградское отд-ние, 1967. 866 с.
66. Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. Т. 45. № 7. 1960. С. 968–978.
67. Губанов И. А. Дикорастущие полезные растения СССР. М.: Мысль, 1976. 360 с.
68. Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрывосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. 520 с.
69. Гусева А. А. Морфогенез видов рода *Scutellaria* L. и структура их ценопопуляций в Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2019. 18 с.
70. Дикорастущие полезные растения России / Отв. ред. А. Л. Буданцева, Е. Е. Лесиовская. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. 663 с.
71. Доброхотов В. Н. Семена сорных растений. М.: Сельхозиздат, 1961. 414 с.
72. Дорофеев П. И. К палеокарпологическим исследованиям третичной флоры Казахстана // Мат-лы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1955. Т. 1.
73. Дорофеев П. И. Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской области // Проблемы ботаники. М.; Л., 1959. Т. 4. С. 143–189.
74. Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре дер. Дворец на Днепре // Проблемы палеобот. Л., 1986. С. 44–71.

75. Ермишин А. П. Генетические особенности аллотетраплоидных диких видов картофеля (*Solanum*) как объекта селекции // Весці Нацыянальнай Акадэміі Навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. 2014. № 1. С. 23–31.
76. Ефремов А. Н. Телорез алоэвидный *Stratiotes aloides* L. (*Hydrocharitaceae*) в южной части Западно-Сибирской равнины: анатомо-морфологические особенности, ценобитическое значение, продуктивность: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010. 23 с.
77. Жавкина Т. М. К особенностям коллекций лиановых растений в Ботанических садах // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2007. № 8 (58). С. 351–360.
78. Жмылев П. Ю. Эволюция жизненных форм растений: суждения и предположения // Журнал общей биологии. 2004 а. Т. 65. № 3. С. 232–249.
79. Жмылев П. Ю. Род *Saxifraga* L. (*Saxifragaceae*): биоморфология, систематика и эволюция жизненных форм: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004 б. 42 с.
80. Жуйкова И. А. Географическое положение Кировской области // Региональная экология: Учебное пособие / Под ред. Л. В. Кондаковой. Киров, ВятГГУ, 2009. С. 29–30.
81. Жуйкова И. А. Рельеф Кировской области // Региональная экология: Учебное пособие / Под ред. Л. В. Кондаковой. Киров, ВятГГУ, 2009 а. С. 34–36.
82. Жуйкова И. А. Климат Кировской области // Региональная экология: Учебное пособие / Под ред. Л. В. Кондаковой. Киров, ВятГГУ, 2009 б. С. 37–42.
83. Жукова Г. Я. *Solanaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. С. 241–248.
84. Жукова Л. А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361–374.
85. Жукова Л. А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. С. 104–114.

86. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
87. Жукова Л. А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. В 2 кн. Кн 1. М.: Наука, 2004. С. 256–270.
88. Жукова Л. А. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. С. 7–32.
89. Жукова Л. А. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров: Лобань, 2008. Разд. 6.3. С. 240–260.
90. Жукова Л. А. Новый вариант классификации поливариантности развития организмов и популяций // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: мат. Всеросс. конф. Йошкар-Ола, 2010. С. 76–81.
91. Журавлева И. А. Цветорасположение *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Modern Phytomorphology: 2nd International Scientific Conference on Plant Morphology (14–16 May 2013, Lviv, Ukraine). Lviv, 2013. Vol. 3. S. 147–152.
92. Журавлева И. А., Савиных Н. П. Жизненная форма *Solanum dulcamara* (Solanaceae) в разных экологических условиях // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 25. № 3. Тверь, 2012. С. 101–111.
93. Журавлева И. А., Савиных Н. П. Онтоморфогенез паслёна сладко-горького // Вестник Тюменского гос. ун-та. Медико-биол. науки. 2013. № 6. С. 7–14.
94. Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и в пространстве // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 187–196.
95. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
96. Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006. 664 с.

97. Зозулин Г. М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центр.-черноз. гос. заповедн. им. В. А. Алёхина. 1959. Вып. 5. С. 3–315.
98. Зубарева Л. А. Растительный покров // Природа, хозяйство, экология Кировской области / Отв. ред. В. И. Колчанов, А. М. Прокашев. Киров, 1996. С. 222–264.
99. Зубарева Л. А. Растительный покров // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров, 1997. С. 343–362.
100. Игнатов М. С. *Solanaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевич. Т. 5. СПб: Изд-во «Наука», 1991. С. 276–282.
101. Иллюстрированная энциклопедия растительного мира Сибири / И. А. Артёмов и др. В. П. Седельников. Новосибирск: Арта, 2009. 392 с.
102. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология: Учебник. СПб: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. 316 с.
103. Исупова Е. М. Рельеф // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров, 1997. С. 112–141.
104. Калинкина В. А. Жизненные формы и онтоморфогенез *Trifolium lupinaster* L. и *Trifolium pacificum* Vobr.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2009. 20 с.
105. Кауфман Н. Московская флора или описание высших растений и ботанико-географический обзор Московской губернии. М., 1889. С. 760.
106. Кликашева А. Н. Реки // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров, 1997. С. 175–199.
107. Климат Кирова / Под. ред. М. О. Френкеля и Ц. А. Швер. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 215 с.
108. Кобелева Т. П. *Solanaceae* // Флора Северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачёва. Т. IV. Л.: Изд-во «Наука», 1977. С. 98–102.
109. Козо-Полянский Б. М. Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение // Труды Воронеж. гос. ун-та. 1945. Т. 13. № 1. С. 46–50.

110. Кокаева Л. Ю. Микобиота пораженных листьев *Solanum tuberosum* L., *S. lycopersicum* L. и *S. dulcamara* L. // автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2016. 22 с.
111. Колегова Е. Б. Морфогенез видов рода *Thymus* L. и структура их ценопопуляций в Хакасии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 17 с.
112. Колаковский А. А. Флора Абхазии (Второе переработанное и дополненное издание). Т. IV. Тбилиси: «Мецниереба», 1986. 358 с.
113. Колобаев В. А., Рогозина Е. В. Использование в скрещиваниях разнообразия видов рода *Solanum* усиливает проявление горизонтальной устойчивости картофеля к фитофторозу // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: тезисы докладов II Вавиловской международной конференции. Санкт-Петербург, 2007. С. 487–489.
114. Корнева Е. И., Острцова И. Н., Кондратенко П. Т. Биологические особенности паслёна дольчатого и его внутривидовых гибридов // Растительные ресурсы. Т. 5. Вып. 2. 1969. С. 197–201.
115. Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2007. 279 с.
116. Крайнер Н. П., Студенов Н. С. Реки и озера // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 215–250.
117. Красная книга Смоленской области. Смоленск, 1997. 295 с.
118. Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость. Т. 1. // Тр. Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева. М.: Изд-во биол. ин-та им. К. А. Тимирязева, 1933–1935. 860 с.
119. Кузнецова Г. К., Головкина Г. И., Шаин С. С. Некоторые морфо-физиологические особенности паслёна дольчатого // Интродукция новых лекарственных растений: сборник научных работ / Под. ред. Н. И. Майсурадзе. М.: ВИЛР, 1973. С. 149–152.
120. Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветия. I. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля. Бюл. МОИП. Отделение биологии. 1985. Т. 90. Вып. 3. С. 62–72.

121. Кузнецова Т. В. Морфология соцветий: современное состояние // Ботаника. Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1991. Т. 12. С. 51–174.
122. Кузнецова Т. В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. Журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7–24.
123. Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб: Химико-фармацевтический ин-т, 1992. 128 с.
124. Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Ильменский гос. заповедник, 2005. 537 с.
125. Куприянова Л. А., Алёшина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Lamiaceae-Zygophyllaceae. Л.: Наука. Ленинградское отд-ние, 1978. 256 с.
126. Курбатский В. И. *Solanaceae* // Флора Сибири. Т. 12: Solanaceae – Lobeliaceae / Сост. А. В. Положий, С. Н. Выдрин, В. И. Курбатский и др. В 14 томах. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН. 1996. С. 8–12.
127. Курченко Е. И. Род *Agrostis* L. в России и сопредельных странах: Морфология, систематика, эволюционные отношения: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2002. 44 с.
128. Кутателадзе Ш. И. *Solanaceae* // Флора Кавказа. Umbelliferae–Scrophulariaceae. Т. VII. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. С. 437–451.
129. Лавренко Е. М., Свешникова В. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ. биол. 1965. Т. 23. № 3. С. 12–37.
130. Лапиров А. Г. Биология рдеста гребенчатого: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1988. 16 с.
131. Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоёмов // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 5–22.
132. Лебедева О. А. Биология шелковника волосистостлистного: *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.: дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 176 с.

133. Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, ВятГГУ, 2006. 19 с.
134. Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоёмов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.
135. Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2009. 219 с.
136. Лотова Л. И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений. Изд. 3-е, испр. М.: КомКнига, 2007. 512 с.
137. Мазуренко М. Т. Основные направления адаптации жизненных форм рода рододендрон к экстремальным условиям // Матер. пятого москов.совещ. по филогении растений (декабрь 1976 г.). М.: Наука, 1976. С. 104–107.
138. Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока: структура и морфогенез. М: Наука, 1980. 231 с.
139. Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера. М., 1986. 209 с.
140. Мазуренко М. Т., Джобава Д. Б. Этапы морфогенеза *Castanea sativa* (*Fagaceae*) в горах Аджарии // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 43–54.
141. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников // АН СССР, Дальневост. науч. центр, Ин-т биол. проблем Севера. М.: Наука, 1977. 160 с.
142. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Некоторые понятия биоморфологии // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. / Ботан. сад-институт ДВО РАН. Владивосток, 2010. Вып. 5. С. 106–116. <http://botsad.ru/journal/number5.htm>
143. Маевский П. Ф. Осенняя флора Средней полосы Европейской части СССР. Определитель. М.: Государственное учебно-педагогическое изд-во Министерства просвещения РСФСР, 1961. 150 с.

144. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Тов-во научн. издан. КМК, 2006. 600 с.
145. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2014. С. 390.
146. Мальцева Т. А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 22 с.
147. Мамедов М. И., Пышная О. Н., Шмыкова Н. А., Верба В. А., Джос Е. А., Супрунова Т. П. Межвидовая гибридизация в роде *Solanum* L. и ее использование в селекции // Овощи России. № 2 (15). ВНИИССОК: ФГБНУ «Федеральный научный центр овощеводства», 2012. С 10–21.
148. Марков М. В. Находка *Solanum dulcamara* (*Solanaceae*) в несвойственном ему местообитании // Бот. журн. 1988. Т. 3. № 9.
149. Мартынов Л. Г. Виды древесных лиан в коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 3. С. 14–20. doi: 10.31140/j.vestnikib.2018.3(205).2
150. Марфенин Н. Н. Концепции модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6–16.
151. Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.
152. Михайловская М. С. Строение растений в связи с условиями жизни. М., 1964. 92 с.
153. Муравьёва Д. А. Тропические и субтропические лекарственные растения. М.: Медицина, 1983. 336 с.
154. Мовергоз Е. А. Биоморфология *Ranunculus circinatus* Sibth. и *R. × glueckii* A. Félix ex C. D. K. Cook (*Ranunculaceae*) в Верхнем Поволжье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2012. 19 с.
155. Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.

156. Мусина Л. С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекарневых жизненных форм трав в некоторых группах сложноцветных: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.

157. Нейштадт М. И. Определитель растений средней полосы Европейской части СССР: Пособие для сред. Школы. 4-е изд. М.: Учпедгиз, 1954. 489 с.

158. Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР / Отв. ред. В. Т. Васильченко. Л.: Изд-во «Наука», 1983. С. 315–317.

159. Никитин В. П. Четвертичные флоры Западной Сибири (семена и плоды) // История развития растительности внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности в позднеплиоценовое и четвертичное время. М., 1970. С. 245–371.

160. Ниценко А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1971. 184 с.

161. Новиков А. В. Особенности строения побега видов рода *Aconitum* L. (*Ranunculaceae* Juss.) Восточных Карпат: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2012. 23 с.

162. Новский В. А. Рельеф // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 142–172.

163. Нотов А. А., Жукова Л. А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2013. Вып. 32. № 31. С. 293–330.

164. Нотов А. А., Жукова Л. А. Поливариантность развития биосистем: основные задачи и направления исследований // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А. А. Уранова (г. Пенза, 10–14 мая 2016 г.) / под ред. Н. А. Леоновой. Пенза: Изд-во ПГУ, 2016. С. 148–150.

165. Нотов А. А., Жукова Л. А. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2019. № 1. С. 52–61. DOI: 10.1134/S0002332919010077
166. Нуралиев М. С. Разнообразие соцветий в Азиатской группе рода *Schefflera* (Araliaceae): эволюция и биологическое значение // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: Мат-лы международной научной конференции, посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета (г. Тверь, 21-24 ноября 2012). Тверь, 2012. С. 198–199.
167. Нухимовский Е. Л. О термине и понятии «каудекс»: Современное состояние вопроса. 2 // Вестник МГУ. Сер. биол.-почвовед. 1969 а. № 1. С. 55–62.
168. Нухимовский Е. Л. О термине и понятии «каудекс»: Многообразие каудексов и их отличия от других структурных образований. 3 // Вестник МГУ. Сер. биол.-почвовед. 1969 б. № 2. С. 71–77.
169. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: в 2 т. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
170. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: в 2 т. М.: Оверлей, 2002. Т. 2. 858 с.
171. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 3. Теория интегральной соматической эволюции. М.: Тровант, 2020. 674 с.
172. О состоянии окружающей природной среды Кировской области в 2000 году: Региональный доклад. Киров: ООО «Триада-С», 2001. 224 с.
173. Окружающая природная среда Кировской области / Под ред. Т. Я. Ашихминой и др. Киров: Вятский госпедуниверситет, 1996. 480 с.
174. Определитель высших растений Крыма / Под общ. ред. проф. Н. И. Рубцова; АН СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 550 с.
175. Определитель растений Кировской области: в 2-х ч. / сост. Ф. А. Александров, Л. А. Зубарева, В. П. Клирсова, Л. И. Красовский и др. Ч. 2. Киров: Кир. гос. пед. ин-т им. В. И. Ленина, 1975. 303 с.

176. Определитель растений Новосибирской области / И. Б. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло и др. Новосибирск: Наука. Сибирское предприятие РАН, 2000. 492 с.
177. Определитель растений Ярославской области / Под общ. науч. ред. В. К. Богачева. Ярославль: Кн. изд-во, 1961. 500 с.
178. Османова Г. О. Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (*Plantaginaceae* Juss.): автореф. ... дис. д-ра биол. наук. Оренбург, 2009. 37 с.
179. Орлова Н. И. Определитель высших растений Вологодской области. Вологда: ВШУ, изд-во «Русь», 1997. 264 с.
180. Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. № 6. 1985. С. 8–13.
181. Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
182. Папченков В. Г. О классификации растений водоёмов и водотоков // Гидробиотаника: методология, методы: мат-лы Школы по гидробиотанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 23–26.
183. Папченков В. Г. Различные подходы к классификации растений водоёмов и водотоков // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2006. С. 5–16.
184. Папченков В. Г. Растительный покров залива и подпорных участков рек Юхоть и Улейма // Ярославский педагогический вестник. 2011. Т. III. № 1. С. 119–127.
185. Перфильев И. А. Флора Северного края. Двудольные. Ч. 2, 3. Архангельск: Северное краевое издательство, 1936. С. 292–293.
186. Петухова Д. Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 19 с.

187. Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М.: наука, 1982. 348 с.
188. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. 326 с.
189. Поташов И. Я. Климат // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 173–214.
190. Пояркова А. И. Сем. CXLI. Паслёновые – *Solanaceae* Pers. // Флора СССР. В 30 т. Том 22 / Под ред. Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 8–123.
191. Пояркова А. И. *Solanaceae*. В: Флора Европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 179–201.
192. Природа Кировской области / Под ред. М. М. Пахомова, А. Г. Шурыгиной. Киров, 1999. 256 с.
193. Прокашев А. М. Почвы Вятского края (Учебное пособие). Киров: Кировский пединститут, 1992. 88 с.
194. Прокашев А. М. Жизнь почв // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров, 1997. С. 468–486.
195. Прокашев А. М., Жуйкова И. А., Пахомов М. М. История почвенно-растительного покрова Вятско-Камского края в послеледниковье / Ответственный редактор А. М. Прокашев / Киров, 2003. 143 с.
196. Прокашев А. М., Охорзин Н. Д. Почвы и почвенный покров // Природа, хозяйство, экология Кировской области / Отв. ред. В. И. Колчанов, А. М. Прокашев. Киров, 1996. С. 196–221.
197. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.-Л., 1950. Вып. 6. С. 77–204.
198. Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 141–149.

199. Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с.
200. Раменский Л. Г. Введение и комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
201. Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
202. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 4. Семейства Caprifoliaceae – Lobeliaceae / Отв. ред. А. Л. Буданцев. СПб.; М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. 630 с.
203. Ричардс П. У. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностранной литературы, 1961. 449 с.
204. Родионенко Г. И. *Solanaceae* // Деревья и кустарники СССР / Отв. ред. С. Я. Соколов. Т. VI. М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1962. С. 87–110.
205. Рычин Ю. В. Древесно-кустарниковая флора. Определитель: Пособие для учителей сред школы. М.: Учпедгиз, 1959. 292 с.
206. Савинов И. А. Основные модусы морфологической эволюции в порядке Celastrales // *Turczaninowia*. 2011. Т. 14. № 3. С. 53–61.
207. Савиных Н. П. Побегообразование и взаимоотношение жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979 а. Т. 84. Вып. 3. С. 92–105.
208. Савиных Н. П. Сравнительное морфологическое исследование жизненных форм вероник секции *Veronica*: дис. ... канд. биол. наук. М.: 1979 б. 202 с.
209. Савиных Н. П. К вопросу о происхождении ползучих растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 1. С. 64–71.
210. Савиных Н. П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (Scrophulariaceae) и их происхождение // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 34–41.

211. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 450 с.
212. Савиных Н. П. Модули у растений // Тез. докл. II Межун. конф. по анат. и морфол. растений (Санкт-Петербург, 14–18 октября 2002 г.). СПб, 2002. С. 95–96.
213. Савиных Н. П. О жизненных формах водных растений // Гидрботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидрботанике (Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003 а. С. 39–48.
214. Савиных Н. П. Онтогенез и его особенности у водных растений // Гидрботаника: методология и методы: Матер. Школы по гидрботанике (Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003 б. С. 98–105.
215. Савиных Н. П. Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
216. Савиных Н. П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас: науч. издание. Т. 5. Йошкар-Ола, 2007. С. 15–34.
217. Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров, 2008. С. 47–69.
218. Савиных Н. П. Эволюция жизненных форм цветковых растений в формировании биологического разнообразия // Известия РАН. Сер. биологическая. 2019. № 1. С. 72–80. DOI: 10.1134/S0002332919010119
219. Савиных Н. П., Шабалкина С. В. Самоподдержание растений разных биоморф в условиях переменного увлажнения // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А. А. Уранова (г. Пенза, 10–14 мая 2016 г.) / под ред. Н. А. Леоновой. Пенза: Изд-во ПГУ, 2016. С. 165–168.
220. Савиных Н. П., Черёмушкина В. А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журнал. 2015. № 5. С. 659–670. DOI: 10.15372/SEJ20150501

221. Савиных Н. П., Черёмушкина В. А. Основные направления биоморфологии в России // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2018. Вып. 19. С. 45–51. doi: 10.17581/bbgi1906
222. Сандина И. Б. Структурные особенности побега и цветка Solanaceae с точки зрения закономерностей работы апикальных меристем // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 1. С. 16–29.
223. Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 1: Запасающие органы, положение цветков на побеге и время зацветания видов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. Вып. 2. С. 49–60.
224. Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 2: Специализация цветоносных побегов, заложение цветков и время зацветания // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54. Вып. 1. С. 47–62.
225. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
226. Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Уч. записки МГПИ им. В. П. Потемкина. 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 3–20.
227. Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, Отд. биол. 1955. Т. 60. № 3. С. 71–91.
228. Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина. 1959. Т. 100, вып. 5. С. 3–37.
229. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.
230. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.–Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
231. Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67–81.

232. Серебрякова Т. И. Жизненные формы некоторых злаков лесной зоны и возможные пути их эволюции // II Моск. совещ. по филогении раст.: тез. докл. М., 1964. С. 64–67.
233. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
234. Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника». М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.
235. Серебрякова Т. И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 116–152.
236. Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112–128.
237. Серебрякова Т. И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 97–107.
238. Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–179.
239. Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 69, № 5. С. 579–593.
240. Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. Межвуз. сборник научн. трудов. М.: МПГИ им В. И. Ленина, 1987. С. 3–19.
241. Серебрякова Т. И. Ботаника. Морфология и анатомия растений. 2-е издание, переработанное. М.: «Просвещение», 1988. 480 с.
242. Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–66.

243. Серебрякова Т. И., Павлова Н. Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae) // Ботанический журнал. 1986. Т. 71. № 2. С. 154–167.

244. Сковорцов В. Э. Атлас-определитель сосудистых растений таёжной зоны Европейской России: определитель по генеративным и вегетативным признакам, региональные списки редких и охраняемых видов. М.: Гринпис России, 2000. 587 с.

245. Скрипчинский В. В., Дударь Ю. А., Шевченко Г. Т. Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпического побега и ритмов сезонного развития травянистых растений // Труды Ставропольского НИИ сельского хозяйства. Вып. X: Морфогенез растений. Ч. 2. Ставрополь, 1970. С. 2–15.

246. Славгородский А. В. Ключ для определения экобиоморф гидрофильных растений Центральной России // Ботанический журнал. Т. 87. № 3. 2002. С. 78–85.

247. Смелов С. П. Вегетативное возобновление злаков // Бот. журн. 1937. Т. 22. № 3. С. 296–325.

248. 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.

249. Смирнова Н. Н. Эколого-физиологические особенности корневой системы прибрежно-водных растений // Гидробиологический журнал. Экологическая физиология и биохимия водных растений и микроорганизмов. Т. XVI. № 3. 1980. С. 60–72.

250. Современные подходы к описанию структуры растений / Под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. Киров: ООО «Лобань», 2008. 355 с.

251. Соловьев А. Н. Сокровища вятской природы. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, Кировское отделение, 1986. 159 с.

252. Соловьёв А. Н. Озёра // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров, 1997. С. 200–222.

253. Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. III. М., 1910. 397 с.
254. Сытин А. К. Асрагалы (*Astragalus* L., Fabaceae) Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 2009. 49 с.
255. Суворов Н. Н., Ярославцева З. А., Соколова Л. В., Морозовская Л. М., Овчинникова П. Д., Мурашова В. С., Лейбельман Ф. Я., Воробьёв М. А. Синтез кортизона из соласодина // Медицинская промышленность СССР. № 2. 1958.
256. Сукачёв В. Н. Растительные сообщества. Введение в фитосоциологию. Л., М.: Книга, 1928. 232 с.
257. Тарасова Е. М. Флора Вятского края. Ч. 1. Сосудистые растения. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2007. 440 с.
258. Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (*Orchidaceae* Juss.) России и Японии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 49 с.
259. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Изд-во МОИП, 1948. 301 с.
260. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленинградск. ун-та, 1954. 216 с.
261. Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. Изд. 2-е. М., 1962.
262. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л.: Наука, 1964. 236 с.
263. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений / Академия наук СССР. Ботанический институт имени В. Л. Комарова. М.-Л.: Наука, 1966. 611 с.
264. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
265. Ташбулатов А., Мартынов Ю. Ф. Некоторые физико-механические особенности паслёна дольчатого // Интродукция новых лекарственных растений: сборник научных работ / Под. ред. Н. И. Майсурадзе. М.: ВИЛР, 1973. С. 233–239.

266. Томин М. П. *Solanaceae* // Флора БССР. Т. IV. Минск: Изд-во Академии Наук Белорусской ССР, 1955. С. 318–334.
267. Трубе Л. Л., Шубин А. Ф. Горьковская область: природа и население. Горький: Волго-Вятское книжное изд-во, 1968. 127 с.
268. Уланов А. Н., Журавлёва Е. Л. Болота // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров, 1997. С. 223–237.
269. Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8.
270. Уранов А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как волновая функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–35.
271. Фокин А. Д. Краткий очерк растительности Вятского края // Вятский край. Вятка, 1929. С. 1–20.
272. Фокин А. Д. Три года работы геоботанического отряда Вятской почвенной экспедиции // Вятское хозяйство. № 2–3. Вятка, 1930. С. 1–32.
273. Френкель М. О. Климат // Природа, хозяйство, экология Кировской области / Отв. ред. В. И. Колчанов, А. М. Прокашев. Киров, 1996. С. 115–135.
274. Френкель М. О. Климат // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров, 1997. С. 142–174.
275. Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). Киров: Изд-во ООО «Радуга ПРЕСС», 2014. 358 с.
276. Хохряков А. П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. С. 59–69.
277. Хохряков А. П. Формы и этапы полимеризации в эволюции растений // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 3. С. 331–345.
278. Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Изд-во «Наука». Сибирское отд-ние, 1975. 203 с.

279. Хохряков А. П. Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости» // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 141–155.
280. Хохряков А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 3. С. 357–372.
281. Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
282. Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Базальные и медиальные девиации в эволюции жизненных форм высших растений // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 1. С. 45–53.
283. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура / отв. ред. А. А. Уранов и Т. И. Серебрякова. М., 1976. 214 с.
284. Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. С. 535–537.
285. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
286. Черемушкина В. А. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2001. 32 с.
287. Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск, 2004. 277 с.
288. Чупахина Г. Н., Масленников П. В., Скрыпник Л. Н., Фролов Е. М. Оценка антиоксидантного статуса растений различных экологических групп Куршской косы // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта. 2010. Вып. 7. С. 77–83.
289. Шабалкина С. В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (сем. *Cruciferae* Juss.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. 20 с.
290. Шаханян Н. И. Ботанико-географическая характеристика Ярославской области // Учёные записки ЯГПИ. Ярославль, 1945. Вып. 6(16). С. 3–152.

291. Шафранова Л. М. О некоторых фозможных путях перехода от кустарников к травам на примере рода *Potentilla* L. s. l. // НДВШ. Биол. науки. 1967. № 7. С. 70–76.
292. Шафранова Л. М. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка (*Potentilla* L. s. l.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 30 с.
293. Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 61. № 3. С. 437–448.
294. Шенников А. П. Луговедение. Л.: Изд-во Ленинг. ун-та, 1941. 512 с.
295. Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. 447 с.
296. Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука, 1988. 212 с.
297. Шлякова Е. В. Определитель сорно-полевых растений Нечерноземной зоны. Л.: Колос. 1982. 208 с.
298. Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. 346 с.
299. Шорина Н. И. Опыт синтетического подхода к классификации биоморф папоротников // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 8–9.
300. Шпота Е. И. Solanaceae. *Solanum* L. // Флора Киргизской ССР. Определитель растений Киргизской ССР. Т. IX. Фрунзе: Изд-во Академии Наук Киргизской ССР, 1960. С. 171–173.
301. Экологическая безопасность региона (Кировская область на рубеже веков) / Под ред. Т. Я. Ашихминой, М. А. Зайцева. Киров: Вятка, 2001. 416 с.
302. Экология родного края / Под. ред. Т. Я. Ашихминой. Киров: Вятка, 1996. 720 с.
303. Эргашева Г. Н. Древовидные лианы в условиях сухих субтропиков Таджикистана: интродукция, биология, экология и использование: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2013. 33 с.

304. Addo-Fordjour P., Anning A. K., Atakora E. A., Agyei P. S. Diversity and distribution of climbing plants in a semi-deciduous rain forest, KNUST Botanic Garden, Ghana. *Int J Bot.* 2008. 4:186–195.
305. Addo-Fordjour P., Rahmad Z. B., Shahrul A. M. S. Effects of human disturbance on liana community diversity and structure in a tropical rainforest, Malaysia: implication for conservation. *J Plant Ecol.* 2012. 4:391–399.
306. Addo-Fordjour P., Rahmad Z. B. Liana Assemblages in Tropical Forests of Africa and Southeast Asia: Diversity, Abundance, and Management. *Biodiversity of Lianas.* 2015. pp. 81–98.
307. Afacan A. M., Sabudak T., Ortakoy T., Kiyak G. Investigation of Antioxidant Activity and Fatty Acid Contents of *Solanum dulcamara* // *Chemistry of Natural Compounds.* 2017.
308. Agra M. de F. Diversity and distribution of *Solanum* subg. *Leptostemonum* in Brazil / D.M. Spooner, L. Bohs, J. Giovannoni, R.G. Olmstead, D. Shibata (Eds.) // VI International Solanaceae Conference : Genomics Meets Biodiversity. Madison, Wisconsin, USA, *Acta Hortic.*, 2007. 1:745.1.
309. Anderson G. J. Dioecious *Solanum* species of hermaphroditic origin is an example of broad convergence. *Nature* 1979. Vol. 282. P. 836–838.
310. Anderson G. J., Levin D. A. Three taxa constitute the sexes of a single species of dioecious *Solanum*. *Taxon.* 1982. Vol. 81. P. 667–672.
311. Anderson G. J., Symon D. E. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution.* 1989. Vol. 43. P. 204–219.
312. Andrada B. A., Nora M. D. A., Adriana V. P. Caracterizacio'n citolo'gica em *Solanum nigrum* L. *Agro Sur.* 2003. Vol. 31. P. 77–81.
313. Asaolu M. F., Asaolu S. S. Proximate and mineral composition of cooked and uncooked *Solanum melongena*. *Int. J. Food Sci. Nutr.* 2002. Vol. 53. P. 103–107.
314. Baars R., Kelly D., Sparrow A. S. Liane distribution within native forest remnants in two regions of the South Island, New Zealand. *N Z J Ecol.* 1998. 22:71–85
315. Bakshi N., Kumar P., Sharma M. Antidermatophytic activity of some alkaloids from *Solanum dulcamara* // 2008.

316. Behera T. K., Sharma P., Singh B. K., Kumar G., Kumar R., Mohapatra T., Singh N. K. Assessment of genetic diversity and species relationships in eggplant (*Solanum melongena* L.) using STMS markers. *Sci Hortic.* 2006. Vol. 107. P. 352–357.
317. Bennett M. D. Perspectives on polyploids in plants: ancient and neo. *Biol J Lin Soc.* 2004. Vol. 82. P. 411–423.
318. Bennett M. D., Leitch I. J. Nuclear DNA amounts in angiosperms: targets, trends and tomorrow. *Ann Bot.* 2011. Vol. 107. No. 3. P. 467–590.
319. Berinyuy J. E., Fontem D. A., Focho D. A., Schippers R. R. Morphological diversity of *Solanum scabrum* accessions in Cameroon. *Plant Genetic Resources Newsl.* 2002. Vol. 131. P. 42–48.
320. Bharatan V., Humphries C. J., Barnett J. R. Plant names in homeopathy: an annotated checklist of currently accepted names in use. The Natural History Museum, London. 2002.
321. Bhatnagar P., Bhatnagar M., Nath A. K., Sharma D. R. Production of solasodine by *Solanum laciniatum* using plant tissue culture technique. *Indian J Exp Biol.* 2004. Vol. 42. No. 10. P. 1020–1023.
322. Bitter G. Die papuasischen Arten von *Solanum*. 1919. *Bot. Jahrb.* 55: 59–113.
323. Bohs L. Major clades in *Solanum* based on *ndhF* sequence data. In: Keating RC, Hollowell VC, Croat TB (eds) *A Festschrift for William G. D'Arcy: the legacy of a taxonomist*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis (Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical) Garden. 2005. Vol. 104. P. 27–49.
324. Bohs L. Phylogeny of the Cyphomandra clade of the genus *Solanum* (Solanaceae) based on ITS sequence data. *Taxon.* 2007. Vol. 56. No. 4. P. 1012–1026. DOI: 10.2307/25065901
325. Bohs L., Weese T., Myers N., Lefgren V., Thomas N., A. van Wagenen, S. Stern Zygomorphy and Heteranthery in *Solanum* in a Phylogenetic Context. *Acta Hort.* 2007. P. 201–224. DOI: 10.17660/ActaHortic.2007.745.8
326. Bongers F., Parren M. P. E., Swaine M. D., Traoré D. Forest climbing plants of West Africa: introduction. In: Bongers F, Parren MPE, Traore' D (eds) *Forest*

climbing plants of West Africa: diversity, ecology and management. CAB International, Wallingford. 2005. pp 5–18.

327. Brandt M. Untersuchungen über den Sprossaufbau der Vitaceen mit besonderer Berücksichtigung der afrikanischen Arten. Berlin. Diss. 1911.

328. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 2. Aufl. 2-te umgearb. u vermehrt. Wien: Springer-Verlag, 1951.

329. Brown R. Prodrum florum novae hollandiae (ed 1). London. 1810.

330. Buchmann S. L. Buzz Pollination in Angiosperms. In: Jones CE, Little RJ (eds) Handbook of Experimental Pollination Biology, Van Nostrand-Rheinhold Inc., N. Y., 1983. P. 73–113.

331. Buchmann S. L., Jones C. E., Colin L. J. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *S. xanti* (Solanaceae) in southern California. Wasmann Journal of Biology. 1977. Vol. 35. P. 1–25.

332. Buehmann S. L., Cane J. H. Bees assess pollen returns while sonication of *Solanum* flowers. Oecologia. 1989. Vol. 81. P. 289–294.

333. Calf O. W., M. van Dam N. Bittersweet bugs: the Dutch insect community on the nightshade *Solanum dulcamara* // Entomologische Berichten. 2012. Vol. 72(3). P. 193–198.

334. Child A., Lester RN. Synopsis of the genus *Solanum* L. and its infrageneric taxa. In: van den Berg RG, Barendse GWM, van der Weerden GM, Mariani C (eds) Solanaceae V: advances in taxonomy and utilization. Nijmegen University Press. 2001. P. 39–52.

335. Cipollini M. L., Levey D. J. Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: Implications for frugivory and seed dispersal. Ecology. 1997. Vol. 78. P. 799–809.

336. D'Agostino N., Golas T., van de Geest H., Bombarely A., Dawood T., Zethof J., Driedonks N., Wijnker E., Bargsten J., Nap J.-P., Mariani C., Rieu I. Genomic analysis of the native European *Solanum* species, *S. dulcamara*. BMC Genomics. 2013. Vol. 14 P. 356.

337. D'Arcy W. G. Solanaceae studies II: Typification of subdivisions of *Solanum*. Ann Miss Bot Gard. 1972. Vol. 59. P. 262–278.
338. D'Arcy W. G. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. In: Hawkes JG, Lester RN, Nee M, Estrada-R N (eds) Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution. Royal Botanic Gardens, Kew. 1991. P. 75–137.
339. Danert S. Die Verzweigung der Solanaceen im reproduktiven Bereich. Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Klasse für Chemie, Geologie und Biologie. 1958. Vol. 1957. P. 1–183.
340. Dawood T., Rieu I., Wolters-Arts M., Derksen E. B., Mariani C., Visser E. J. W. Rapid flooding-induced adventitious root development from preformed primordia in *Solanum dulcamara*. AoB Plants. 2013. Vol. 6.
341. De Candolle A. P. Regni vegetabilis systema naturalis: in 2 vol. Vol. 1. 1818.
342. Drude O. Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen // Schenk. Handbuch der Botanik. 1887. Bd. 11, 2.
343. Du Rietz G. E. Life-forms of terrestrial flowering plants. Uppsala. 1931.
344. Dunal M-F. Histoire naturelle, medicale et economique des Solanum et des genres qui ont ete confondus avec eux. Montpellier. 1813.
345. Dunal M-F. Solanaceae. In: Candolle AP de (Ed) Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. V. Masson, Paris. 1852. Vol. 13(1). P. 1–690.
346. Dunal M-F. Solanorum generumque affinium synopsis. Montpellier. 1816.
347. Edmonds J.M. Pollen morphology of *Solanum* L. section *Solanum* // Botanical Journal of the Linnean Society. 2008. Vol. 88(3). P. 237–251.
348. Eijlander R., Stiekema W. J. Biological containment of potato (*Solanum tuberosum*): outcrossing to the related wild species black nightshade (*Solanum nigrum*) and bittersweet (*Solanum dulcamara*). Sexual Plant Reproduction. 1995. Vol. 7. P. 29–40.
349. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen, 1974. 97 s.
350. Flora of China. Vol. 17: Verbenaceae through Solanaceae. 1994. P. 314–325.
351. Frodin D. G. History and concepts of big plant genera. Taxon. 2004. Vol. 53. P. 753–776. doi: 10.2307/4135449.

352. Frohne D. *Solanum dulcamara* L. – Bittersweet (woody nightshade). 1993.
353. Gallenmüller F., Rowe N., Speck T. Development and growth form of the neotropical liana *Croton nuntians*: the effect of light and mode of attachment on the biomechanics of the stem. J Plant Growth Regul. 2004. 23:83–97. DOI: 10.1007/s00344-004-0045-z
354. Golas T. M., Feron R. M. C., R. G. van den Berg, G. M. van der Weerden, Mariani C., Allefs J. J. H. M. Genetic structure of European accessions of *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Plant Syst. Evol. 2010. Vol. 285. P. 103–110.
355. Halle F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson, 1970. 178 p.
356. Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 312 p.
357. Harris J. A. The dehiscence of anthers by apical pores. Missouri Bot Gard 16th Ann Rept. 1905. P. 167–257.
358. Hawkes J. G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. Belhaven, London, UK. 1990.
359. Heiser C. B. Nightshades: the paradoxical plants. WH Freeman, San Francisco. 1969.
360. Hejny S. Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebene. Bratislava, 1960. 489 s.
361. Holtan HEE., Hake S. Quantitative trait analysis of leaf dissection in tomato using *Lycopersicon pennelli* segmented introgression lines. Genetics 165. 2003. P. 1541–1550.
362. Horvath I, Bernath J, Tetenyi P. Effect of the spectral composition of light on dry matter production in *Solanum dulcamara* ecotypes of different origin. Acta Agron Acad Sci Hung. 1977. Vol. 26. P. 346–354.
363. Howell C. Consolidated list of environmental weeds in New Zealand. DOC Research & Development Series 292. Science & Technical Publishing Department of Conservation. 2008.

364. Hunziker A. T. Genera Solanacearum: the genera of Solanaceae illustrated, arranged according to a new system. ARG Gantner, Liechtenstein. 2001.
365. Jensen H. N. Ny Form af *Solanum dulcamara* L. Botanisk tidsskrift. Dansk botanisk forening. Bind 46. Hefte 3. København: Ernær Munksgaards forlag, 1944. P. 272.
366. Kalidass C., Panda P. C. The genus *Solanum* L. (Solanaceae) in Eastern Ghats of India. Bhubaneswar: Regional Plant Resource Centre, 2019. 82 pp.
367. Kandimalla R., Kalita S., Choudhury B., Kotoky J. A review on anti-diabetic potential of genus *Solanum* (Solanaceae). Journal of Drug Delivery & Therapeutics. 2015. Vol. 5. No. 1. P. 24–27.
368. Kaunda J. S., Zhang Y.-J. The Genus *Solanum*: An Ethnopharmacological, Phytochemical and Biological Properties Review. Natural Products and Bioprospecting. 2019. Vol. 9. P. 77–137. <https://doi.org/10.1007/s13659-019-0201-6>
369. Khan R. *Solanum melongena* and its Ancestral Forms. In: The Biology and Taxonomy of Solanaceae, J. Hawkes, R. N. Lester, A. D. Skelding (Eds.). Academic Press, London, 1979. P. 629–636.
370. Kiran Y., Doğan G., Demirkan Z. *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) Türünün Karyolojik Yönden İncelenmesi // BEÜ Fen Bilimleri Dergisi. 2016. Vol. 5(2). P. 238–241.
371. Knapp S. A revision of the Dulcamaroid Clade of *Solanum* L. (Solanaceae) // PhytoKeys. 2013. Vol. 22. P. 1–432.
372. Knapp S. A revision of the *Solanum nitidum* species group (section Holophylla pro parte: Solanaceae). Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany). 1989. Vol. 19. P. 63–112.
373. Knapp S., Bohs L., Nee M., Spooner D. M. Solanaceae – a model for linking genomics with biodiversity. Comp Funct Genomics. 2004. Vol. 5. P. 285–291.
374. Knapp S., Persson V., Blackmore S. Pollen morphology and functional dioecy in *Solanum* (Solanaceae). Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 210. P. 113–139.
375. Koduru S., Grierson D. S., Afolayan A. J. Ethnobotanical information of medicinal plants used for treatment of cancer in the Eastern Cape Province, South Africa. Curr Sci. 2007. Vol. 92. P. 906–908.

376. Konovalova I. A., Savinykh N. P. Biomorphs *Solanum dulcamara* L. and their contribution in seasonal climate grasses origin // BIO Web of Conferences. 2020. Vol. 24. 6 p. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400039>
377. Kumar K., Adaikala Raj G., Siva Kumar K. Taxonomic Study on the Wild Species of Genus *Solanum* L. in the Southern Western Ghats of Tamil Nadu. Int J Pharmacogn Chinese Med. 2019. Vol. 3. No. 4. P. 1–9. DOI: 10.23880/ipcm-16000187
378. Kumar P., Sharma B., Bakshi N. Biological activity of alkaloids from *Solanum dulcamara* L. // Nat. Prod. Res. 2009. Vol. 23. № 8. P. 719–723.
379. Kupchan S. M., Barboutis S. J., Knox J. R., Lau-Cam C. A. Beta-Solamarine: Tumor Inhibitor Isolated from *Solanum dulcamara* // Science. 1966. Vol. 150. № 705. P. 1827–1828.
380. Landolt E. Okologische Zeigerwerts zur Sweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. H. 64. S. 1-208.
381. Lester R. N., Hasan S. M. Origin and domestication of the brinjal eggplant, *S. melongena*, from *S. incanum*, in Africa and Asia. In: Hawkes JG, Lester RN, Nee M, Estrada NR (eds) Solanaceae III: Taxonomy, chemistry, evolution. Royal Botanic Gardens, Kew, 1991. P. 369–387.
382. Levin D. A., Anderson, G. J. Evolution of dioecy in an Amefrican *Solanum*. In D'Arcy, W. G., (Ed.): Solanaceae: biology and systematics. New York: Columbia University Press, 1986. P. 264–273.
383. Levin R. A., Watson K., Bohs L. A four-gene study of evolutionary relationships in *Solanum* section Acanthophora. American Journal of Botany. 2005. Vol. 92(4): 603–612.
384. Li J., Li Q. W., Gao D. W., Hans Z. S., Lu W. Z. Antitumor and immunomodulating effects of polysaccharides isolated from *Solanum nigrum* Linne. Phytother. Res. 2009. Vol. 23(11). P. 1524–1530.
385. Linkola K. Zur Kenntnis der Überwinterung der Unkräuter und Ruderalpflanzen in der Gegend von Helsingfors // Soc. Zoolog. – Botan. Fenn. Vanamo. 1922. T. 1. № 7.
386. Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

387. Lortzing T., Calf O. W., Böhlke M., Schwachtje J., Kopka J., Geuß D., Kosanke S., M. van Dam N., Steppuhn A. Extrafloral nectar secretion from wounds of *Solanum dulcamara* // Nature Plants. 2016. Vol. 2(5): 16056. P. 1–6.
388. Lou Q., Iovene M., Spooner D. M., Buell C. R., Jiang J. Evolution of chromosome 6 of *Solanum* species revealed by comparative fluorescence in situ hybridization mapping. Chromosoma. 2010. Vol. 119. P. 435–442. DOI 10.1007/s00412-010-0269-6
389. Magallon S. A. 2004. Dating lineages: molecular and paleontological approaches to the temporal framework of clades. Int. J. Pl. Sci. 165: S7–S21.
390. Mann J. D. Production of soladine for the pharmaceutical industry. Adv Agron. 1978. Vol. 30. P. 207–245.
391. Melo C. A. F., Martins M. I. G., Oliveira M. B. M., Benko-Iseppon A. M., Carvalho R. Karyotype analysis for diploid and polyploid species of the *Solanum* L. Plant Syst. Evol. 2011.
392. Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspects. The Botanical Review. Vol. 39. 1973. P. 205–260.
393. Mossberg B., Stenberg L. Den nya Nordiska Floran. Sweden: Wahlström & Widstrand, 2010. 928 pp.
394. Musarella C. M. *Solanum torvum* Sw. (Solanaceae): a new alien species for Europe. Genet Resour Crop Evol. 2019. P. 1–8. doi:10.1007/s10722-019-00822-5
395. Nagaokaa T., Goto K., Watanabe A., Sakata Y., Yoshihara T. Sesquiterpenoids in root exudates of *Solanum aethiopicum*. Zeitschrift für Naturforschung C. 2001. Vol. 56. P. 707–713.
396. Newton S. S., Duman J. G. An osmotin-like cryoprotective protein from bittersweet nightshade *Solanum dulcamara* // Plant Molecular Biology. 2000. Vol. 44(5). P. 581–589.
397. Oboh G., Ekperigin M. M., Kazeem M. I. Nutritional and haemolytic properties of eggplants (*Solanum macrocarpon*) leaves. J. Food Composition Anal. 2005. Vol. 18. P. 153–160.

398. Obute G. C., Benjamin C. N., Okoli B. E. Cytogenetic studies on some Nigerian species of *Solanum* L. (Solanaceae). African Journal of Biotechnology. 2006. Vol. 5(9). P. 689–692.
399. Okoli B. E. Cytotaxonomic studies of five West African species of *Solanum* L. (Solanaceae). Feddes Repertorium. 1988. Vol. 99(5–6). P. 183–187.
400. Olmstead R. G., Bohs L., Migid H. A., Santiago-Valentin E., Garcia V. F., Collier S. M. 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. Taxon 57 (4): 1159–1181.
401. Oyelana O. A., Ugborogho R. E. Phenotypic variation of F1 and F2 populations from three species of *Solanum* L. (Solanaceae). African Journal of Biotechnology. 2008. Vol. 7(14). P. 2359–2367.
402. Pasquet R. S., Peltier A., Hufford M. B., Oudin E., Saulnier J., Paul L., Knudsen J. T., Herren H. R., Gepts P. Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2008. Vol. 105. P. 13456–13461.
403. Pegtel D. M. Germination in populations of *Solanum dulcamara* L. from contrasting habitats. New Phytologist. 1985. Vol. 100. No. 4. P. 671–679.
404. Perata P., Guglielminetti L., Alpi A. Mobilization of endosperm reserves in cereal seeds under anoxia. Ann. Bot. 1997. 79(Suppl): 49–56.
405. Pereira I. S. P., Rodrigues V. F., Vega M. R. G. Flavonoides do Gênero *Solanum* // Rev. Virtual Quim. Vol. 8. No 1. 2016. P. 4–26. DOI: 10.5935/1984-6835.20160021
406. Pinard M. A. , Putz F. E. Vine infestation of large remnant trees in logged forest in Sabah, Malaysia: biomechanical facilitation in vine succession. J Trop For Sci. 1994. 6:302–309.
407. Pocza P., Hyvönen J., Symon D. E. Phylogeny of kangaroo apples (*Solanum* subg. *Archaeosolanum*, Solanaceae) // Mol Biol Rep. 2011. Vol. 38. P. 5243–5259.
408. Pocza P., Varga I., Bell N. E., Hyvönen J. Genetic diversity assessment of bittersweet (*Solanum dulcamara*, Solanaceae) germplasm using conserved DNA-

derived polymorphism and intron-targeting markers. *Ann Appl Biol.* 2011. Vol. 159. No. 1. P. 141–153.

409. Ramsay G., Bryan G. *Solanum*. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. 2011. P. 259–271.

410. Raunkiaer C. Types biologiques pour la geographie botanique. Oversigt over det Kgl. // *Danske Videnskabernes Selsk. Forhandl.* 1905. № 5. S. 347–437.

411. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

412. Sabudak T., Kaya O., Çukurova E. A new biflavonoid from *Solanum dulcamara* L. and investigation of anti-hyperglycaemic activity of its fruit extract // *Nat. Prod. Res.* 2015. Vol. 29(4). P. 308–314.

413. Samuels B. J. *Solanum incanum sensu lato* (Solanaceae): Taxonomy, Phylogeny and Distribution. Ph. D thesis, University of Birmingham, UK. 1996. 109 pp.

414. Savinykh N. P., Konovalova I. A. Shoot Systems of *Solanum dulcamara* L. // *Biology Bulletin.* 2019. Vol. 46. № 6. pp. 570–576. DOI: 10.1134/S1062359019060116

415. Särkinen T., Poczei P., Barboza G. E., Gerard M. van der Weerden, Baden M., Knapp S. A revision of the Old World Black Nightshades (Morelloid clade of *Solanum* L., Solanaceae) // *PhytoKeys.* 2018. Vol. 106: 1–223.

416. Seithe A. Die Haararten der Gattung *Solanum* L. und ihre taxonomische Verwertung. *Botanische Jahrbucher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie.* 1962. Vol. 81. P. 261–336.

417. Schnitzer S. A., Bongers F. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol Evol.* 2002. 17:223–230.

418. Schweingruber F. H., Börner A., Schulze E.-D. Atlas of Stem Anatomy in Herbs, Shrubs and Trees. Vol. II. 2013. P. 415.

419. Shamim S., Ahmed S. W., Azhar I. Antifungal activity of *Allium*, *Aloe* and *Solanum* species. *Pharm. Biol.* 2004. Vol. 42. P. 491–498.

420. Sifau M. O., Adekoya K. O., Ogunkanmi L. A., Oboh B. O., Ogundipe O. T. Morphological variability among nigerian eggplants (*Solanum* L.) and their wild relatives. FUW Trends in Science & Technology Journal. 2018. Vol. 3. No. 2A. P. 507–512.
421. Spath H. Der Johannistrieb. Berlin, 1912. 91 s.
422. Spooner D. M., McLean K., Ramsay G., Waugh R., Bryan G. J. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. Proc Natl Acad Sci USA. 2005. Vol. 102. P. 14694–14699. doi:10.1073/pnas.0507400102
423. Sultana S. S., Alam S. S. Differential fluorescent chromosome banding of *Solanum nigrum* L. and *Solanum villosum* L. from Bangladesh. J Mendel Soc Cytol. 2007. Vol. 72. P. 213–219.
424. Sundari S. G., Rekha S., Parvathi A. Phytochemical evaluation of three species of *Solanum* L. International Journal of Research in Ayurveda and Pharmacy. 2013. Vol. 4(3). P. 420–425.
425. Symon D. E. Dioecious solanums. Taxon 1970. Vol. 19. P. 909–910.
426. Tang Y., Kitching R. L., Cao M. Lianas as structural parasites: a re-evaluation. Chin Sci Bull. 2012. 57:307–312.
427. Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 s.
428. Troll W. Die Infloreszenze. B. II, T. 1. Jena: Gustav Fischer verlag, 1969.
429. Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas. 1922. Vol. 3. P. 15–350.
430. Turrill W. B. *Solanum dulcamara* and its inflorescence. Botanical Exchange Club Reports. 1935. Vol. 11. P. 82–89.
431. Vallejo-Marin M., O'Brien H. E. Correlated evolution of self-incompatibility and clonal reproduction in *Solanum* (Solanaceae). New Phytologist. 2006. Vol. 173. P. 415–421.
432. Visser E. J. W., Zhang Q., De Gruyter F., Martens S., Huber H. Shade affects responses to drought and flooding-acclimation to multiple stresses in bittersweet (*Solanum dulcamara* L.). Plant Biology. 2015. Vol. 18. P. 112–119.

433. Vorontsova M. S., Stern S., Bohs L., Knapp S. African spiny *Solanum* (Subgenus *Leptostemonum*, Solanaceae): a thorny phylogenetic tangle. Bot. J. Linn. 2013. Vol. 173. P. 176–193.
434. Wäckers F. Geraffineerde suikers, zoete beloningen in mutualistische interacties Entomologische Berichten 2002. Vol. 62. P. 2–7.
435. Wang J.-X., Gao T.-G., Knapp S. Ancient Chinese literature reveals pathways of eggplant domestication. Ann Bot. 2008. Vol. 102. P. 891–897. doi:10.1093/aob/mcn179
436. Warming E. Über perenne Gewächse // Bot. Centralblatt. 1884. Bd. 18. № 19. S. 16–22.
437. Weese T. L., Bohs L. A three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (Solanaceae). Systematic Botany. 2007. Vol. 32. No. 2. P. 445–463.
438. Wikstrom N., Savolainen V., Chase M. W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci. 268: 2211–2220.
439. Zhang Q., Huber H., Boerakker J. W. T., Bosch D., H. de Kroon, Visser E. Environmental factors constraining adventitious root formation during flooding of *Solanum dulcamara* // Functional Plant Biology. 2017. Vol. 44(9).
440. Zhang Q., Peters J. L., Visser E. J. W., H. de Kroon, Huber H. Hydrologically contrasting environments induce genetic but not phenotypic differentiation in *Solanum dulcamara* // Journal of Ecology. 2016. Vol. 104. P. 1649–1661.
441. Zhang Q., Visser E. J. W., de Kroon H., Huber H. Life cycle stage and water depth affect flooding-induced adventitious root formation in the terrestrial species *Solanum dulcamara*. Annals of Botany. 2015. Vol. 116. P. 279–290.
442. Zhang Zhi-yun, Lu An-ming, W. G. D'Arcy. Flora of China. 2017: 300–332. 1994.
443. Zhang Z-Y, Lu A-M, D'Arcy WG (1994) Solanaceae. In: Wu Z-Y, Raven PR (Eds) Flora of China. 17: 300–332.
444. Quran S. Pollen morphology of Solanaceae in Jordan. Pakistan Journal of Biological Sciences. 2004. Vol. 7 (9). P. 1586–1593.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица – Сводная таблица геоботанических описаний с участием *Solanum dulcamara*

Вид растения	Номер сообщества									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Местонахождение	Кировская область, левый коренной берег р. Вятка, окрестности д. Малая гора		Ярославская область, пос. Борок, берег искусственного пруда в парке им. Н. А. Морозова						Нижегородс кая область, городской парк г. Дзержинск	Нижегородс кая область, правый берег р. Ржавка
Местообитание	Злаково-разнотравная формация (кострово-подмаренниково- паслёновая ассоциация)	Ивняк разнотравный (ивняк подмаренниково- паслёновый)	Ельник мёртвопокрошный	Ивняк разнотравный (ивняк камышово-паслёновый)	Ольшаник разнотравный (ольшаник хвощёво-камышовый)	Разнотравно-злаковая формация (хвощёво-рогозово-вейниковая ассоциация)	Крушиново-ивняковая разнотравная формация (крушиново-ивняковая хвощёво- рогозовая ассоциация)	Разнотравная формация (камышово-рясково-водокрасовая ассоциация)	Сосняк разнотравный (сосняк паслёново-чистотеловый)	Ивняк злаково-разнотравный (ивняк вейниково-снытьевый)
Характер почв	Дерново- подзолистая среднесуглинистая		Дерново- подзолистая супесчаная		Дерново- подзолистая легкосуглин истая	Дерново-подзолистая супесчаная		Дерново- подзолистая легкосуглин истая	Супесчаная	Дерново- подзолистая среднесугли нистая
pH почвы	7,2		5,3	3,5	3,6	3,5	4,8	3,6	4,4	6,5
<i>Acer negundo</i> L.	+									
<i>Achillea millefolium</i> L.				+						

Продолжение таблицы

Вид растения	Номер сообщества									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Achillea ptarmica</i> L.										2
<i>Adoxa moschatellina</i> L.									+	
<i>Aegopodium podagraria</i> L.										2
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.						+	+			
<i>Ajuga reptans</i> L.									+	
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench					3		+			+
<i>Alopecurus pratensis</i> L.										1
<i>Amoria repens</i> L.	+			+		+				
<i>Anthemis arvensis</i> L.	+									
<i>Arctium lappa</i> L.	+								+	
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	1	+							1	

Продолжение таблицы

Вид растения	Номер сообщества									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.									+	
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	2	+								
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth						3	+			
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth										2
<i>Carex acuta</i> L.				+	+	+	+	+		
<i>Carex rostrata</i> Stokes								+		
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.			+							
<i>Chelidonium majus</i> L.		+							3	
<i>Chenopodium album</i> L.									1	
<i>Cicuta virosa</i> L.					+			+		
<i>Equisetum palustre</i> L.				+						

Продолжение таблицы

Вид растения	Номер сообщества									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.			+	+	1	1	2			
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.						+				
<i>Fragaria vesca</i> L.						+	+			
<i>Frangula alnus</i> Mill.			1		r		1			
<i>Fraxinus excelsior</i> L.										1
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.										+
<i>Galium aparine</i> L.				+			+			
<i>Galium mollugo</i> L.	2	1				+			+	
<i>Geum rivale</i> L.							+			
<i>Glechoma hederacea</i> L.				+	+		+			
<i>Hieracium vulgatum</i> Fries	1	+							+	

Продолжение таблицы

[illegible]

Продолжение таблицы

Вид растения	Номер сообщества									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.								+		
<i>Oxalis acetosella</i> L.				+			+			
<i>Persicaria maculosa</i> S. F. Gray						+				
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. Ex Steud.	+	+								
<i>Picea abies</i> (L.) Karst			r							
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.										+
<i>Pinus sylvestris</i> L.					r				+	
<i>Plantago major</i> L.	1	+								
<i>Poa pratensis</i> L.				+					+	
<i>Pyrola minor</i> L.				+						
<i>Ribes nigrum</i> L.				+						

Вид растения	Номер сообщества									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ribes rubrum</i> L.						+				
<i>Rubus saxatilis</i> L.										+
<i>Rumex confertus</i> Willd.						r	+			
<i>Salix</i> sp.		3		2			3			3
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla								1		
<i>Scirpus lacustris</i> L.				1	2					
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.								+		
<i>Solanum dulcamara</i> L.	2	2	2	1	+	1	+	+	2	1
<i>Sonchus arvensis</i> L.	+									
<i>Sorbus aucuparia</i> L.			+	+	+	+	+			
<i>Sparganium emersum</i> L.				r						

Продолжение таблицы

Вид растения	Номер сообщества									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Sparganium erectum</i> L.								+		
<i>Stellaria holostea</i> L.										
<i>Syringa vulgaris</i> L.									+	
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	+								+	
<i>Tilia cordata</i> Mill.									+	
<i>Typha latifolia</i> L.						1		+		
<i>Urtica dioica</i> L.										1
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+			+		+	+		+	
<i>Veronica longifolia</i> L.	+									+
<i>Vicia cracca</i> L.						+				