

УДК 581.4:582.951.6 (470.13)

И. А. Чудинова

Ю. А. Бобров

Поливариантность *Rhinanthus major* s.l. (*Scrophulariaceae*) в таежной зоне северо-востока европейской части России

В статье показана структурная и динамическая поливариантности сложного вида *Rhinanthus major* s.l. Исследование проведено в природных популяциях таежной зоны северо-востока европейской части России с привлечением гербарного материала по данной территории классическими и современными методами биоморфологии растений. Показано наличие семи структурно-ритмологических форм, включающих как «чистые» формы (весеннюю, летнюю и осеннюю расы), так и переходные между ними варианты. Приведены особенности хода онтоморфогенеза этих форм. Предложено считать вид единым (*Rhinanthus angustifolius* C. C. Gmelin) и неделимым в таксономическом плане на сезонные варианты, но объединяющим ряд структурно-ритмологических типов.

Ключевые слова: *Rhinanthus major* s.l., биоморфология, структурная поливариантность, динамическая поливариантность, сезонные расы, онтоморфогенез, морфогенез.

Актуальность. Во второй половине XX века у ряда видов растений были выявлены модификации онтогенетических состояний [25], что Д. А. Сабинин [19] назвал поливариантностью развития. Огромная пластичность растений обусловлена модульной организацией вегетативного тела, неограниченным ростом, прикрепленным образом жизни и мультипатентностью [7]. Вследствие этого у особей любого вида в каждом онтогенетическом состоянии может существовать широкий диапазон варьирования структурной организации и темпов развития [25]. Классификация разных проявлений поливариантности включает 2 надтипа — структурный и динамический — и 5 типов: морфологический, размерный, способов размножения, ритмологический и темпов развития [3—6].

У растений сем. *Scrophulariaceae* поливариантность под именем сезонного диморфизма была описана R. von Wettstein'ом. Он выявил существование трех рас, различающихся скоростью формирования генеративных структур, выраженностью вегетативного тела и длительностью жизни [30]. Позднее такие расы часто рассматривали как самостоятельные виды. При этом диагнозы были в первую очередь или даже исключительно основаны на структуре тела и ритмах развития этих растений, то есть на проявлении поливариантности.

Первым сезонные расы внутри *Rhinanthus major* s.l. выделил монограф рода S. von Sterneck [30]. Летние расы, по его мнению, имеют стебель с немногочисленными вытянутыми междоузлиями, которые всегда длиннее тех листьев, что им соответствуют. Стебель простой или имеющий в верхней части побеги, часто не достигающие цветения. Между главным соцветием и боковыми побегами отсутствуют интеркалярные листья. Цветение происходит в мае, июне, существенно севернее — в июле. У осенних рас стебель имеет многочисленные укороченные междоузлия (в нижней части короче соответствующих листьев), хорошо ветвится в нижней части. Между боковыми побегами и главным соцветием образуются несколько пар интеркалярных листьев. Цветут большей частью в конце июля, в августе, часто до октября [30].

Позднее Н. В. Цингер описал весеннюю расу. Стебель у таких растений простой, то есть неветвящийся, из небольшого числа междоузлий. Цветут весенние формы раньше представителей летней расы [30].

© Чудинова И. А., Бобров Ю. А., 2016

В настоящее время *Rhinanthus major* s.l. можно рассматривать как сложный вид, который в понимании разных авторов подразделяется на ряд сезонных рас (экологических вариантов (“ecotypic variants”), разновидностей, подвидов, самостоятельных видов). При любом понимании статуса этих внутривидовых форм *Rh. major* s.l. основными критериями их выделения служат: наличие семядольных листьев во время цветения, наличие и число укороченных междоузлий, наличие боковых побегов и степень их ветвистости, наличие «интеркалярных» листьев, положение первого цветка главного соцветия и время (месяц) цветения [2, 8—10, 14, 17].

Обычно выделяют три, иногда две расы: ранняя (весенняя, или “vernal”) и поздняя (летняя, или “aestival”, осенняя, или “serrotina”, или “autumnal”, — в зависимости от места произрастания: чем севернее, тем «летнее» раса). Реже их число увеличивают, признавая сорно-полевую расу, а также горную (“montane”) и альпийскую (“alpine”) (см., напр., [32]).

В самом крайнем случае дробления вида из него выделяют три «сезонных» вида — *Rhinanthus vernalis* (Zing.) Schischk. & Serg., *Rh. aestivalis* (Zing.) Schischk. & Serg. и *Rh. serrotinus* (Schoenh.) Oborny. При этом внутри этих таксонов выделяют собственные сезонные расы, повышаемые нередко до таксономического ранга подвидов, например: *Rh. vernalis* subsp. *vernalis*, *Rh. vernalis* subsp. *aestivalis* (Zing.) Ivanina, *Rh. vernalis* subsp. *polycladus* Chab. Правда, следует отметить, что автор сводки [10] считает *Rh. aestivalis* (Zing.) Schischk. & Serg. и *Rh. serrotinus* auct. non Oborny синонимами для *Rhinanthus vernalis* (Zing.) Schischk. & Serg. В этом случае в пределах таежной зоны европейского северо-востока России произрастает только *Rh. vernalis*, что признано в последних флористических сводках [2, 8—11].

Однако отмечается, что «просмотр большого количества гербарных материалов и наблюдения в природе показали, что *Rh. vernalis*, *Rh. aestivalis*, *Rh. serrotinus* очень близки между собой, по морфологическим признакам хорошо различаются лишь типовые формы... в целом же большинство особей сочетают их морфологические признаки...» [14, с. 64].

Целью настоящей работы стало выявление поливаринтности *Rhinanthus major* s.l. в природных популяциях таежной зоны северо-востока европейской части России и оценка таксономического статуса выявленных форм.

Материал и методика. Основой работы послужили собственные сборы и наблюдения авторов в Сыктывдинском, Усть-Вымском и Усть-Куломском районах Республики Коми в 2013—2015 годах. Сборы и наблюдения проведены в типичных местах произрастания вида — на суходольных лугах, а также в наиболее удаленной от русла части пойменных лугов; в типичных ценозах сделаны стандартные геоботанические описания. Часть исследованных сообществ используется человеком как места выпаса или сенокоса, часть располагается в пределах особо охраняемых природных территорий.

В природе растения собирали из каждой ценопопуляции сплошным способом (если популяция была малочисленной) или вдоль трансекты, проложенной через популяцию с севера на юг. На трансекте растения брали с одной стороны полностью в полосе 10 см до набора 50 особей. Всего растения собраны из 20 ценопопуляций. Растения разбирали по возможности сразу после сбора; реже — гербаризировали и оценивали в лаборатории.

Также были полностью проанализированы (несколько десятков гербарных образцов) фонды гербариев Института биологии УрО РАН (СЫКО, Сыктывкар) и СГУ им. Питири-ма Сорокина (СЫКТ, Сыктывкар), позволившие охватить всю территорию таежной зоны европейского северо-востока России. Кроме того, для обсуждения использованы наблюдения в Кировской, Нижегородской и Ярославской областях и сборы по Вологодской и Ярославской областям 2010—2014 годов.

В работе использованы классические и современные методы экологии и морфологии растений: сравнительно-морфологический [16, 21—25, 31], ритмологический [21, 24, 25, 31], онтогенетический [4, 15, 18, 28, 29] и тератологический [26, 27]. Это позволило проанализировать морфологическую структуру сформированного целостного растения, а также реконструировать ход его сезонного и онтогенетического развития. При этом сроки перехода к цветению и плодоношению, формирования боковых побегов, их переход к цветению и т. д. значительно варьируют у однотипных структур, собранных в разных точках исследуемого района; в связи с этим они в тексте не приводятся как непоказательные.

В структуре растения выделены структурно-функциональные зоны, исходя из традиционного представления о зонировании тела спорофитов цветковых растений [1, 12, 13, 20, 33].

Результаты и их обсуждение. В ходе анализа *структурной поливариантности* целостных особей *Rhinanthus major* s.l. нами было выделено семь различных типов морфологических структур: один монокарпический побег и шесть вариантов систем монокарпического побега.

В строении монокарпического побега, лежащего в основе этих структур, выделены следующие структурно-функциональные зоны.

1. Зона торможения (ЗТ) — зона, в которой почки, лежащие в пазухах листьев метамеров, не трогаются в рост. В некоторых случаях можно выделить две зоны торможения: во-первых, нижнюю (НЗТ), которая начинается от корня и заканчивается у первого побега; во-вторых, имеющую факультативный характер верхнюю (ВЗТ), она располагается выше последнего бокового побега и продолжается до первого цветка. Типичные катафилы здесь не встречены, но ряд листьев можно трактовать как паракатафилы. Функция зоны в целом — подъем соцветия над землей.

2. Зона обогащения (ЗО) — зона, несущая листья срединной формации (в некоторых случаях — и паракатафилы) и почки, формирующие побеги обогащения. Здесь мы выделяем 2 части — ЗО₁ и ЗО₂, различающиеся временем формирования побегов обогащения относительно появления первого цветка: до или одновременно в первом случае и после — во втором. Функция зоны в целом — поставка пластических веществ и обеспечение дополнительного генеративного размножения.

3. Главное соцветие (ГС) — простая равносторонняя фрондозная открытая кисть; брактей, по-видимому, не формируются никогда, но наличие фрондулей возможно. Смены типичного супротивного расположения на очередное, что достаточно часто происходит в других регионах, на европейском северо-востоке России не отмечено. Функция зоны — обеспечение генеративного размножения.

Структура всех особей описывается следующими формулами:

- а) ЗТ → ГС (рис. 1а);
- б) ЗТ → ЗО → ГС (два варианта этой структуры различаются типом боковых побегов: в первом случае они вегетативные, во втором — генеративные; рис. 1б);
- в) ЗТ → ЗО₂ → ЗО₁ → ГС (рис. 1в);
- г) НЗТ → ЗО → ВЗТ → ГС (рис. 1г);
- д) НЗТ → ЗО₂ → ЗО₁ → ВЗТ → ГС (два варианта этой структуры отличаются числом метамеров верхней зоны торможения; рис. 1д).

Также были обнаружены две тератные формы, различающиеся некоторыми особенностями развития своей структуры. Так, у первой из них зона главного соцветия разделена стерильным узлом, сформировавшимся, по-видимому, случайно. У второй зона обогащения разделяется на две части узлом с не тронувшимися в рост почками.

В целом все описанные растения мы относим к одной жизненной форме по системе И. Г. Серебрякова [22, 23] — это яровые длительно вегетирующие монокарпические травянистые растения с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, не нуждающимися в опоре.

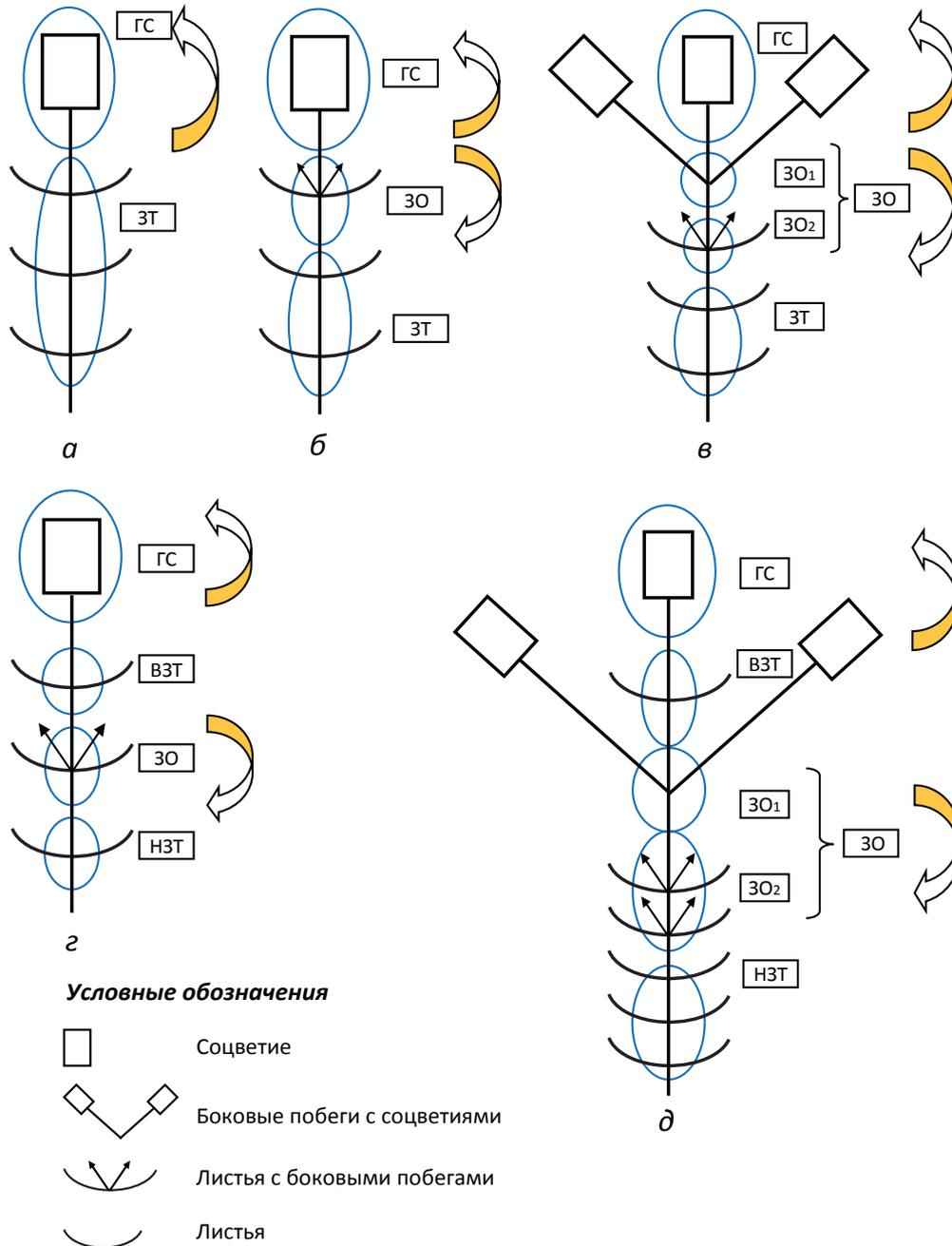


Рис. 1. Схемы монокарпических побегов и их систем у *Rhinanthus major* s.l.: а — неветвящийся монокарпический побег, б — система монокарпического побега с боковыми вегетативными побегами, в — система монокарпического побега с боковыми вегетативными и монокарпическими побегами, г — система монокарпического побега с боковыми вегетативными побегами и зоной торможения ниже главного соцветия, д — система монокарпического побега с боковыми вегетативными и монокарпическими побегами и зоной торможения, корни везде опущены; стрелками показано направление развития побегов

Динамическая поливариантность проявилась в различиях онто- и морфогенеза этих растений (рис. 2), обобщенные схемы которых приведены ниже.

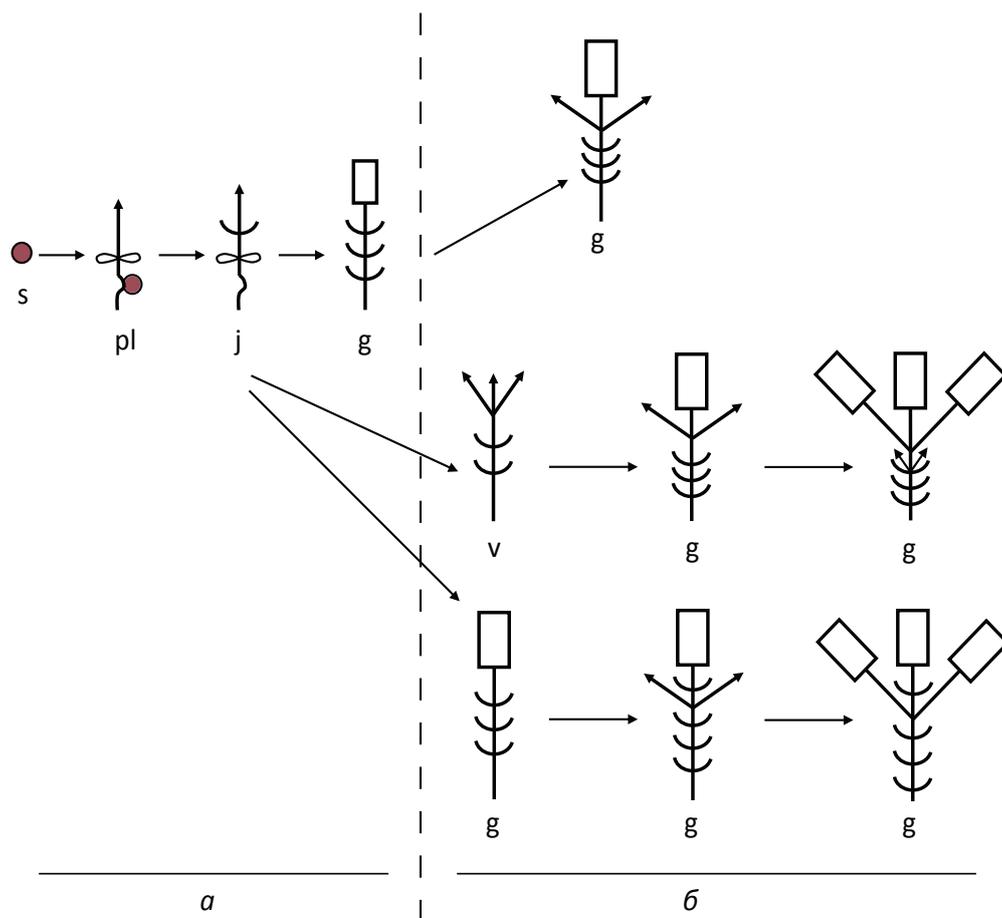


Рис. 2. Схема онто- и морфогенеза *Rhinanthus major* s.l.: *a* — монокарпический побег, *б* — система монокарпического побега; *s* — семя, *pl* — проросток, *j* — ювенильное растение, *v* — виргинильное растение, *g* — генеративное растение; условные обозначения такие же, как на рисунке 1

1. Растения, относимые к первому типу (формула *a*), развивались по следующей схеме: появление семядольных листьев → формирование листьев срединной формации → цветение и плодоношение. Образования боковых побегов не происходит.

2. Сходно развиваются растения, относимые нами к первому варианту второго типа (формула *б*), но здесь после формирования последних цветков трогаются в рост почки зоны обогащения и образуются боковые побеги. В тех случаях, когда формирование боковых побегов происходит после появления первых, а не последних цветков, возникает второй вариант этого типа.

3. У растений, относящихся к третьему варианту (формула *в*), одни боковые побеги ($3O_1$) появляются до образования первого цветка, а другие ($3O_2$) — после формирования последнего цветка.

4. Относящиеся к четвертому варианту (формула *г*) растения формируют боковые побеги после появления последних цветков, но при этом пазушные почки листьев метамера, располагающегося непосредственно под соцветием, в рост не трогаются.

5. Растения последнего — пятого — варианта (формула *д*) развиваются в две волны: сначала (до появления первого цветка) формируются одни боковые побеги ($3O_1$), а формирование других ($3O_2$) начинается уже после возникновения последнего цветка. При этом после появления первой пары побегов первой волны на материнском побеге формируется еще один или несколько метамеров, чьи почки остаются спящими, и только потом — соцветие.

Интересно, что в других регионах нами отмечен еще один вариант, несколько подобный описанному выше: в этом случае одновременно или с несколько опозданием относительно начала формирования второй зоны обогащения появляются побеги над самым верхним побегом первой зоны обогащения, то есть в верхней зоне торможения. В отличие от упомянутых ранее побегов, всегда развивающихся базипетально, эти побеги формируются акропетально, подобно появлению цветков в соцветии. Вероятно, в условиях европейского северо-востока России таким структурам для своего развития не хватает вегетационного периода.

В целом, учитывая особенности структуры, ход и ритм развития, можно считать, что в пределах европейского северо-востока России есть все три классические сезонные расы *Rhinanthus major* s.l.:

1) весенней расе соответствует форма, приведенная на рис. 1а: одиночный, неветвящийся, быстро зацветающий побег;

2) летней — на рис. 1б: система из монокарпического побега с боковыми побегами обогащения (цветущими и нецветущими у разных вариантов), но без интеркалярных листьев, развивающаяся дольше первой расы;

3) осенней — на рис. 1д: система из монокарпического побега с боковыми монокарпическими побегами обогащения, отделенными от главного соцветия зоной интеркалярных листьев; развивается такая система наиболее медленно из всех рассмотренных.

При этом незацветающий вариант формы на рис. 1б можно рассматривать как переходную структуру между весенней и летней расами; структуры на рис. 1в и 1г являются переходными к осенней. Указанный выше не обнаруженный на территории таежной зоны европейского северо-востока России вариант с двумя типами зацветания — это пример обратного перехода от осенней к летней расе. При этом данные формы часто обнаруживаются в пределах одних и тех же ценопопуляций, а время их цветения частично перекрывается. Это позволяет говорить о существовании в данном регионе единственного и цельного вида (вслед за мнением авторов соответствующей статьи во *Flora Europaea* [32], его можно рассматривать как *Rhinanthus angustifolius* C. C. Gmelin), в котором только условно можно выделить внутривидовые группировки, не заслуживающие присвоения им какого-либо таксономического статуса.

Выводы. В пределах природных популяций *Rh. major* s.l. таежной зоны северо-востока европейской части России встречается широкий спектр структурно-ритмологических типов, которые образуют ряд из семи постепенно переходящих друг в друга форм. Среди них есть как три «чистые» сезонные расы (весенняя, летняя и осенняя), так и промежуточные между ними типы. При этом все варианты таких форм можно обнаружить в пределах одной ценопопуляции. Все это позволяет считать, что на территории таежной зоны европейского северо-востока России представлен один широкополиморфный вид, внутри которого существуют разнообразные структурно-ритмологические отдельности, но отсутствуют таксономические. За этим видом следует закрепить название *Rhinanthus angustifolius* C. C. Gmelin, что соответствует пониманию вида во *Flora Europaea*.

Список использованной литературы

1. Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420—1431.
2. Васильченко И. Т. Род 1359. Погремок — *Rhinanthus* L. // Флора СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1955. С. 659—685.
3. Жукова Л. А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений : межвуз. сб. науч. тр. М. : МГПИ, 1986. С. 104—114.
4. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

5. Жукова Л. А., Комаров А. С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биологические науки. 1991. № 8. С. 51—66.
6. Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450—461.
7. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., 1988. С. 24—59.
8. Иванина Л. И. Род 12. *Rhinanthus* L. — Погремок // Флора северо-востока европейской части СССР. Л. : Наука, 1977. Т. 4. С. 122—125.
9. Иванина Л. И. Род 10. *Rhinanthus* L. — Погремок // Арктическая флора. Л. : Наука, 1980. Т. 8, ч. 1. С. 331—332.
10. Иванина Л. И. Род 26. Погремок — *Rhinanthus* L. // Флора европейской части СССР. Л. : Наука, 1981. Т. 5. С. 300—309.
11. Мартыненко В. А., Груздев Б. И. Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар : Ин-т биологии, 2008. 136 с.
12. Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123—132.
13. Мусина Л. С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекокорневых жизненных форм трав в некоторых группах сложноцветных : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.
14. Олонова М. В. 18. *Rhinanthus* L. — Погремок // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1996. Т. 12. С. 63—64.
15. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : МарГУ, 1997. 240 с.
16. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений : в 2 т. Т. 1. М. : Недра, 1997. 630 с.
17. Перфильев И. А. Флора северного края : в 3 ч. Ч. 2—3. Архангельск : Северное краевое изд-во, 1936. 407 с.
18. 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.
19. Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М. : Изд-во Акад. наук СССР, 1963. 196 с.
20. Савиных Н. П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 34—41.
21. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 390 с.
22. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
23. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника : в 4 т. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. Т. 3. С. 148—208.
24. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М. : Наука, 1971. 359 с.
25. Современные подходы к описанию структуры растения / Н. П. Савиных, Ю. А. Бобров, К. С. Байков [и др.] ; науч. ред.: Н. П. Савиных, Ю. А. Бобров. Киров : Вятский гос. гуманитарный ун-т, 2008. С. 240—260.
26. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. : ЛГУ, 1954. 213 с.
27. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М. ; Л. : Наука, 1966. 611 с.
28. Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений : сб. статей. М. : Наука, 1967. С. 3—8.
29. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура / отв. ред. А. А. Уранов и Т. И. Серебрякова. М. : Наука, 1976. 214 с.
30. Цингер Н. В. О подвидах большого погремка (*Alectorophus major* Rchb.). Вологда : Северный печатник, 1928. 126 с.
31. Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е., Шорина Н. И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М. : МПГУ, 2009. 86 с.
32. Soó R. de, Webb D. A. *Rhinanthus* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 276—280.
33. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena : Fischer Verlag, 1964. 615 s.

Поступила в редакцию 11.12.2015 г.

Чудинова Ирина Александровна, магистрант

Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина
Российская Федерация, 167001, г. Сыктывкар, Октябрьский пр-т, 55
E-mail: keco@syktsu.ru

Бобров Юрий Александрович, кандидат биологических наук, доцент

Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина
Российская Федерация, 167001, Сыктывкар, Октябрьский пр-т, 55
E-mail: orthilia@yandex.ru

UDC 581.4:582.951.6 (470.13)

I. A. Chudinova

Yu. A. Bobrov

Polyvariety of *Rhinanthus major* s.l. (*Scrophulariaceae*) in the taiga of the European north-east of Russia

The article is devoted to the structural and dynamic polyvariety of the complex species *Rhinanthus major* s.l. in the taiga of the European north-east of Russia. The study was conducted in natural populations with the involvement of herbarium material of this territory. The study employed classical and modern methods of biomorphology of plants. The work shows the presence of seven structurally rhythmological forms. These include “pure” seasonal race and intermediate forms. Distinctive features of their ontomorphogenesis are shown. It is suggested to consider this species unitary (*Rhinanthus angustifolius* C. C. Gmelin) and taxonomically indivisible, however including a large number of structurally rhythmological forms.

Key words: *Rhinanthus major* s.l., biomorphology, structural polyvariety, dynamic polyvariety, seasonal race, ontomorphogenesis, morphogenesis.

Chudinova Irina Aleksandrovna, master’s student

Syktyvkar State University n.a. Pitirim Sorokin
Russian Federation, 167001, Syktyvkar, Oktjabrskiy prospekt, 55
E-mail: keco@syktsu.ru

Bobrov Yuriy Aleksandrovich, Candidate of Biological Science, Associate Professor

Syktyvkar State University n.a. Pitirim Sorokin
Russian Federation, 167001, Syktyvkar, Oktjabrskiy prospekt, 55
E-mail: orthilia@yandex.ru

References

1. Borisova I. V., Popova T. A. Raznoobrazie funktsional’no-zonal’noi struktury pobegov mnogoletnikh trav [A variety of the functional zonal structure of the shoots of perennial grasses]. *Botanicheskii zhurnal*, 1990, vol. 75, no. 10, pp. 1420-1431. (In Russian).
2. Vasil’chenko I. T. Rod 1359. Pogremok — *Rhinanthus* L. [Genus 1359. Rattle — *Rhinanthus* L.]. *Flora SSSR* [Flora of the USSR.]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1955, pp. 659-685. (In Russian).
3. Zhukova L. A. Polivariantnost’ lugovykh rastenii [Polyvariety of meadow plants]. *Zhiznennye formy v ekologii i sistematike rastenii* [Life forms in ecology and taxonomy of plants]. Moscow, 1986, pp. 104-114. (In Russian).
4. Zhukova L. A. *Populyatsionnaya zhizn’ lugovykh rastenii* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola, 1995, 224 p. (In Russian).
5. Zhukova L. A., Komarov A. S. Kolichestvennyi analiz dinamicheskoi polivariantnosti v tsenopopulyatsiyakh podorozhnika bol’shogo pri raznoi plotnosti posadok [Quantitative analysis of dynamic polyvariety in coenopopulations of greater plantain (*Plantago major*) at different densities of planting]. *Biologicheskie nauki*, 1991, no. 8, pp. 51-66. (In Russian).

6. Zhukova L. A., Komarov A. S. Polivariantnost' ontogeneza i dinamika tsenopopulyatsii rastenii [Polyvariety of ontogenesis and dynamics of coenopopulations of plants]. *Zhurnal obshchey biologii*, 1990, vol. 51, no. 4, pp. 450-461. (In Russian).
7. Zaugolnova L. B., Zhukova L. A., Shorina N. I. Osobennosti populyatsionnoi zhizni rastenii [Features of population life of plants]. *Populyatsionnye problemy v biogeotsenologii* [Population problems in biogeocenology]. Moscow, 1988, pp. 24-59. (In Russian).
8. Ivanina L. I. Rod 12. *Rhinanthus* L. — Pogremok [Genus 12. *Rhinanthus* L. — Rattle]. *Flora severo-vostoka evropeyskoi chasti SSSR* [Flora of the European northeastern part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1977, vol. 4, pp. 122-125. (In Russian).
9. Ivanina L. I. Rod 10. *Rhinanthus* L. — Pogremok [Genus 10. *Rhinanthus* L. — Rattle]. *Arkticheskaya flora* [Arctic flora]. Leningrad, Nauka Publ., 1980, vol. 8, part 1, pp. 331-332. (In Russian).
10. Ivanina L. I. Rod 26. Pogremok — *Rhinanthus* L. [Genus 26. Rattle — *Rhinanthus* L.]. *Flora evropeyskoi chasti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1981, vol. 5, pp. 300-309. (In Russian).
11. Martynenko V. A., Gruzdev B. I. *Sosudistye rasteniya Respubliki Komi* [Vascular plants of the Republic of Komi]. Syktyvkar, 2008. 136 p. (In Russian).
12. Musina L. S. Pobegoobrazovanie i stanovlenie zhiznennykh form nekotorykh rozetkoobrazuyushchikh trav [Tillering and emergence of life forms of some rosette forming herbs]. *Byulleten MOIP. Otd. biol.*, 1976, vol. 81, no. 6, pp. 123-132. (In Russian).
13. Musina L. S. *Ekologo-morfologicheskie vzaimootnosheniya sterzhnekornevykh i kistekornevykh zhiznennykh form trav v nekotorykh gruppakh slozhnotsvetnykh : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Ecological and morphological relations of taproot and penicillate root forms of grasses in some groups of the Compositae. Abstr. Cand. Dis.]. Moscow, 1977. 14 p. (In Russian).
14. Olonova M. V. 18. *Rhinanthus* L. — Pogremok [18. *Rhinanthus* L. — Rattle]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1996, vol. 12, pp. 63-64. (In Russian).
15. *Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii* [Ontogenetic atlas of medicinal plants]. Ioshkar-Ola, MarGU Publ., 1997, 240 p. (In Russian).
16. Nukhimovskiy E. L. *Osnovy biomorfologii semennykh rastenii: v 2 t.* [Basics of biomorphology of seed plants. In 2 vol.]. Vol. 1. Moscow, Nedra Publ., 1997. 630 p. (In Russian).
17. Perfilyev I. A. *Flora Severnogo kraya: v 3 ch.* [Flora of Northern Krai. In 3 parts]. Parts 2 and 3. Arkhangel'sk, 1936. 407 p. (In Russian).
18. Rabotnov T. A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika* [Proceedings of Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Ser. 3. Geobotany]. Moscow, Leningrad, 1950, vol. 6, pp. 77-204. (In Russian).
19. Sabinin D. A. *Fiziologiya razvitiya rastenii* [Physiology of plant development]. Moscow, 1963. 196 p. (In Russian).
20. Savinykh N. P. Rozetochnye travy v rode *Veronica* L. (Scrophulariaceae) i ikh proiskhozhdenie [Female grasses in the genus *Veronica* L. (Scrophulariaceae) and their origin]. *Byulleten MOIP. Otd. biol.*, 1998, vol. 103, no. 3, pp. 34-41. (In Russian).
21. Serebryakov I. G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii* [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow, Sovetskaya nauka Publ., 1952. 390 p. (In Russian).
22. Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii: Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynykh* [Ecological morphology of plants: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1962. 378 p. (In Russian).
23. Serebryakov I. G. Zhiznennyye formy vysshikh rastenii i ikh izuchenie [Life forms of higher plants and their study]. *Polevaya geobotanika: v 4 t.* [Field geobotany: in 4 vol.]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964, vol. 3, pp. 148-208. (In Russian).
24. Serebryakova T. I. *Morfogenez pobegov i evolyutsiya zhiznennykh form zlakov* [Morphogenesis of shoots and evolution of life forms of cereals]. Moscow, 1971. 359 p. (In Russian).
25. *Sovremennyye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya* [Modern approaches to the description of the structure of plants]. Kirov, 2008, pp. 240-260. (In Russian).
26. Takhtadzhyan A. L. *Voprosy evolyutsionnoi morfologii rastenii* [Issues of evolutionary morphology of plants]. Leningrad, Leningrad University Publ., 1954. 213 p. (In Russian).
27. Takhtadzhyan A. L. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rastenii* [System and phylogeny of flowering plants]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1966, 611 p. (In Russian).
28. Uranov A. A. Ontogenez i vozrastnoi sostav tsenopopulyatsii (vmesto predisloviya) [Ontogenesis and age composition of coenopopulations (instead of introduction)]. *Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsii tsvetkovykh*

rastenii [Ontogenesis and age structure of populations of flowering plants]. Moscow, Nauka Publ., 1967, pp. 3-8. (In Russian).

29. *Tsenopopulyatsii rastenii: Osnovnye ponyatiya i struktura / otv. red. A. A. Uranov i T. I. Serebryakova* [Coenopopulations of plants: Concepts and structure, ed. by A. A. Uranov and T. I. Serebryakova]. Moscow, Nauka Publ., 1976. 214 p. (In Russian).

30. Tsinger N. V. *O podvidakh bol'shogo pogremka (Alectorophus major Rchb.)* [About subspecies of greater Rattle (*Alectorophus major* Rchb.)]. Vologda, Severnyy pechatnik Publ., 1928. 126 p. (In Russian).

31. Shafranova L. M., Gattsuk L. E., Shorina N. I. *Biomorfologiya rastenii i ee vliyanie na razvitie ekologii* [Biomorphology of plants and its impact on the development of ecology]. Moscow, MPGU Publ., 2009. 86 p. (In Russian).

32. Soó R. de, Webb D. A. *Rhinathus L. Flora Europaea*. Cambridge, 1972, vol. 3, pp. 276-280.

33. Troll W. *Die Infloreszenzen*. Bd. 1. Jena, Fischer Verlag, 1964. 615 S. (In German).