

## СООБЩЕНИЯ COMMUNICATIONS

УДК 582.675.1

DOI: <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.17>

А.Г. Девятков<sup>1</sup>  
А.С. Эрст<sup>2,3</sup>  
А.А. Кузнецов<sup>3</sup>

A.G. Devyatov  
A.S. Erst  
A.A. Kuznetsov

### КАРПОЭКОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *RANUNCULEAE* СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

### CARPOECOLOGY OF SOME REPRESENTATIVES OF THE TRIBE *RANUNCULEAE* IN CENTRAL PART OF EUROPEAN RUSSIA

**Аннотация:** Изучено анатомическое строение и скульптура поверхности плодиков *Ceratocephala*, *Ficaria*, *Myosurus* и *Ranunculus*, которые относятся к трибе *Ranunculeae* (Ranunculaceae). Для каждой группы указаны карпоэкологические особенности: связь между морфологией плода, строением перикарпия и экологической приуроченностью; местообитанием, фенологией, способом распространения плодов исследованных видов и их сохранностью в семенном банке почвы.

**Ключевые слова:** *Ranunculeae*, карпология, перикарпий, СЭМ.

**Summary:** Anatomical structure and sculpture of fruitlet surfaces of *Ceratocephala*, *Ficaria*, *Myosurus* and *Ranunculus* belonging to the tribe *Ranunculeae* (Ranunculaceae) were studied. Carpoeological peculiarities: relation between fruit morphology, pericarp structure and ecological adaptation, as well as habitat, phenology, way of fruit distribution of the species studied and preservation of fruits in a seed bank of soil are indicated for each group.

**Key words:** *Ranunculeae*, carpology, pericarp, SEM.

**Введение.** Представители трибы *Ranunculeae* средней полосы Европейской России относятся к четырем родам: *Ceratocephala* Moench, *Ficaria* Guett., *Myosurus* L. и *Ranunculus* L. Виды последнего составляют два подрода (*Batrachium* (DC.) A. Gray и *Ranunculus*) и 4 секции (*Ranunculus*, *Acris* Schur., *Flammula* (Web. ex Spach) Freyn, *Hecatonia* DC. и *Polyphyllus* (Tzvel.) Luferov et Borod.-Grab.) (Луферов, 2004; Луферов, Бородин-Грабовская, 2001; Эрст, 2009).

Морфологические и анатомические признаки орешков постоянно используются для систематики и диагностики представителей родов Ranunculaceae. Большое значение имеет форма

орешков, наличие и строение склеренхимы в эндокарпии и мезокарпии (Артюшенко, Коновалов, 1951; Пономаренко, Берестецкая, 1981; Трифонова, 1988; Эрст, 2007, 2008; Cook, 1963; Emadsade et al., 2010; Lechenbach et al., 2005; Lonay, 1901; Tamura, 1997; Wiegand, 1895), поверхность склеренхимы мезокарпия (Lechenbach et al., 2005, и др.). Довольно часто в определительных ключах используются признаки эпидермы, в первую очередь, характер опушения (Цвелёв, 2001а). Однако адаптивное значение признаков перикарпия и тонкая структура поверхности плода практически не оцениваются.

<sup>1</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Воробьевы горы, д. 1; 119991, Москва, Россия; e-mail: [adeviatov@yandex.ru](mailto:adeviatov@yandex.ru)

<sup>2</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101; 630090, Новосибирск, Россия; e-mail: [erst\\_andrew@yahoo.ru](mailto:erst_andrew@yahoo.ru)

<sup>3</sup>Томский государственный университет, Гербарий им. П.Н. Крылова, пр-т Ленина, 36; 634050, Томск, Россия; e-mail: [ys.tsu@mail.ru](mailto:ys.tsu@mail.ru)

<sup>1</sup>Moscow Lomonosov State University, Dept. Higher Plants, Biological Faculty, Vorobyovy Gory 1; 119991, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Zolotodolinskaya str., 101; 630090, Novosibirsk, Russia

<sup>3</sup>Tomsk State University, Krylov Herbarium, Lenina str., 36; 634050, Tomsk, Russia

Цель исследования – оценить адаптивное и систематическое значение признаков перикарпия плодов некоторых представителей трибы *Ranunculeae* средней полосы европейской части России.

Исходя из целей исследования, были поставлены следующие задачи: 1. Сравнить ультраструктуру поверхности плодов представителей трибы из различных местообитаний; 2. Сопоставить анатомическое строение перикарпия представителей трибы из разных экотопов.

**Материалы и методы.** На территории Московской и Калужской областей весной и летом 2010 и 2011 гг. были собраны развивающиеся и зрелые плоды *Ficaria verna* Huds., *Ranunculus circinatus* Sibth., *R. kauffmannii* Clerc (subgen. *Batrachium*), *R. auricomus* L., *R. cassubicus* L. (sect. *Ranunculus*), *R. flammula* L., *R. lingua* L. (sect. *Flammula*), *R. acris* L., *R. polyanthemus* L., *R. repens* L. (sect. *Acris*), *R. polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd. (sect. *Polyphyllus*), *R. sceleratus* L. (sect. *Hecatonia*); т. е. представители всех трех родов и всех секций рода *Ranunculus* s. str., произрастающих в исследуемом районе. Материалы по родам *Ceratocephala* Moench и *Myosurus* L. были получены из гербарных фондов (MW). Орешки фиксировали в 70% этиловом спирте. Для исследования анатомического строения делали продольные и поперечные срезы от руки и проводили реакцию на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой по общепринятой методике (Барыкина и др., 2004). Полученные препараты рассматривали и фотографировали под световым микроскопом в проходящем свете. Для изучения ультраструктуры поверхности фиксированные плоды обезживали в растворах этилового спирта возрастающей концентрации, затем помещали в ацетон и высушивали в критической точке, после чего рассматривали под сканирующим электронным микроскопом.

**Результаты исследования.** Орешки *R. auricomus* и *R. cassubicus* продолговатой или округлой формы, сплюснутые с боков, с выпуклыми боковыми стенками и маленькой элайосомой в основании. Поверхность плода покрыта волосками. Первичная ультраструктура образована полигональными клетками, на боковых стенках орешка изодиаметрическими, в районе стилодия вытянутыми. В верхней части плода имеются устьица. Кутикула складчатая. Эндокарпий из вытянутых поперек плода клеток с лигнифицированными стенками. Внутренняя часть мезокарпия состоит из 2–3 слоев клеток со слабо утолщенными лигнифицированными

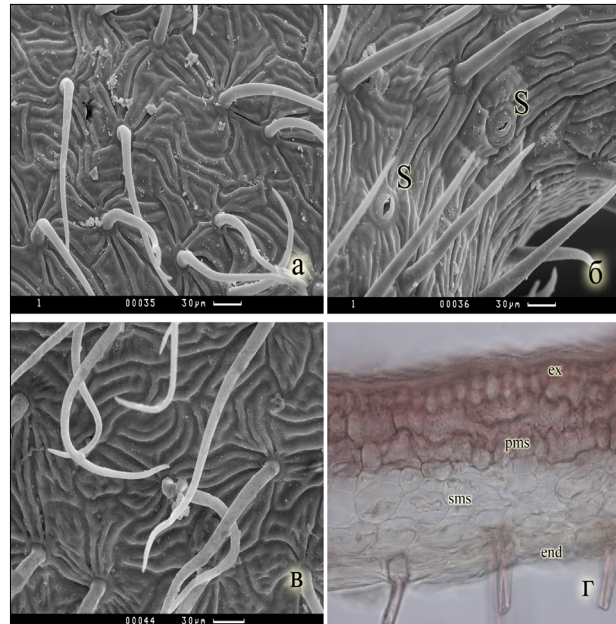


Рис. 1. *Ranunculus auricomus*: а – боковая поверхность орешка, б – поверхность орешка в районе носика; *R. cassubicus*: в – боковая поверхность орешка, г – поверхность орешка в районе носика, д – продольный разрез перикарпия; S – устьица, end – эндокарпий, sms – склеренхимная часть мезокарпия, pms – паренхимная часть мезокарпия, ex – экзокарпий.

стенками, а наружная – из 4–6 слоев тонкостенных паренхимных клеток. В перикарпии имеется один дорзальный пучок и два вентральных по обеим сторонам брюшного шва. Экзокарпий образован клетками с неодревесневшими стенками. Волоски слабо лигнифицированы (рис. 1).

Орешки *R. repens*, *R. acris*, *R. polyanthemus* и *R. flammula* продолговатой или округлой формы, сплюснутые с боков, с выпуклыми боковыми стенками. Поверхность плода голая. Первичная ультраструктура образована полигональными клетками с выпуклыми наружными стенками, на боковых стенках изодиаметрическими, в районе стилодия вытянутыми. В верхней части плода имеются устьица. Кутикула гладкая. Лигнифицированный эндокарпий образован вытянутыми поперек плода клетками. Внутренняя часть мезокарпия состоит из 2–3 слоев клеток с утолщенными лигнифицированными стенками, а наружная – из 4–6 слоев тонкостенных паренхимных клеток. В мезокарпии имеется один дорзальный пучок и два вентральных по обеим сторонам брюшного шва. Экзокарпий образован одним слоем клеток с неодревесневшими стенками (рис. 2).

Орешки *Ficaria verna* продолговатой формы, сплюснутые с боков, в поперечном сечении округлые, с хорошо заметной элайосомой в базальной части. Поверхность орешка в сред-

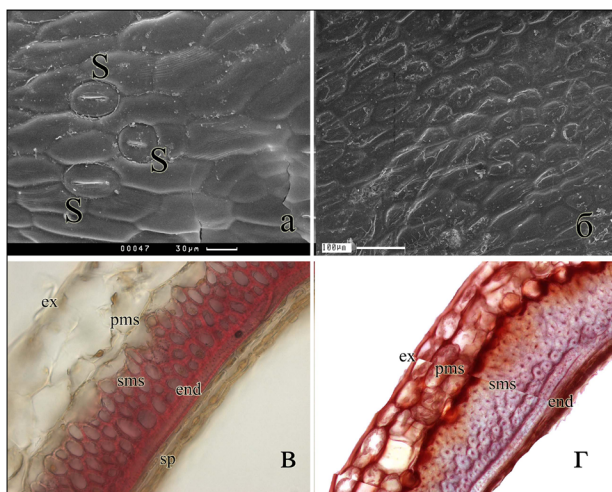


Рис. 2. *Ranunculus repens*: а – поверхность орешка в районе носика, б – поперечный срез перикарпия; *R. acris*: б – поверхность орешка в районе носика, г – поперечный срез перикарпия; S – устьица, end – эндокарпий, sms – склеренхимная часть мезокарпия, pms – паренхимная часть мезокарпия, ex – экзокарпий.

ней части покрыта волосками, в верхней части и в области элайсомы голая. Первичная ультраструктура образована полигональными клетками с выпуклыми наружными стенками. В верхней части орешка имеются устьица. Кутикула

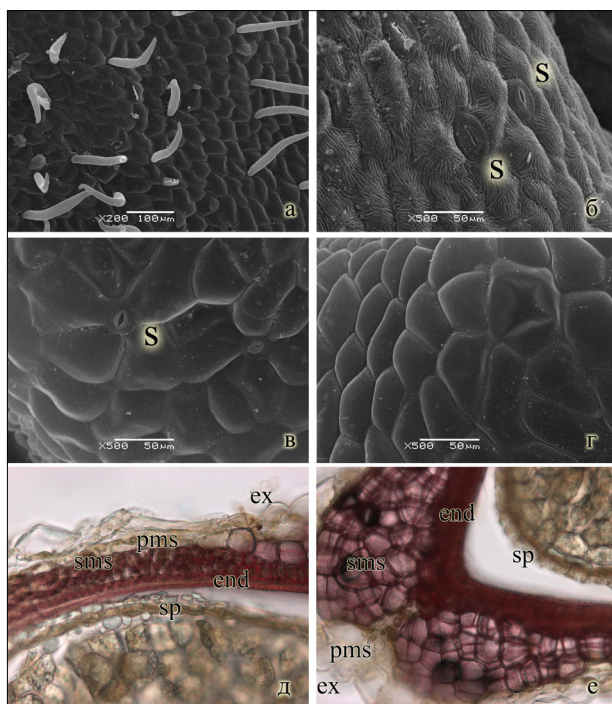


Рис. 3. *Ficaria verna*: поверхность орешка в средней части (а), в верхней части (б); *R. sceleratus*: в – поверхность орешка в средней части, г – поверхность орешка в верхней части, д – поперечный срез перикарпия в районе боковой стенки, е – брюшного шва; S – устьица, sp – спермодерма, end – эндокарпий, sms – склеренхимная часть мезокарпия, pms – паренхимная часть мезокарпия, ex – экзокарпий.

складчатая. Эндокарпий представлен вытянутыми поперек плода клетками с лигнифицированными стенками. Внутренняя часть мезокарпия состоит из 2–3 слоев клеток со слабо утолщенными лигнифицированными стенками, а наружная – из 4–6 слоев тонкостенных паренхимных клеток. В мезокарпии имеется один дорзальный пучок и два вентральных по обеим сторонам брюшного шва. Экзокарпий состоит из клеток с неодревесневшими стенками (рис. 3, а, б).

Орешки *R. sceleratus* округлой формы, сплюснутые с боков, с очень коротким стилодием и плоскими боковыми стенками. Поверхность плода голая. Первичная ультраструктура образована полигональными изодиаметрическими клетками с выпуклыми наружными стенками. В верхней части плода имеются устьица. Кутикула гладкая. Лигнифицированный эндокарпий состоит из вытянутых поперек плода клеток. Внутренняя часть мезокарпия состоит из 2–3 слоев клеток с утолщенными лигнифицированными стенками, а наружная – из 4–6 слоев паренхимных клеток. В районе брюшного шва клетки внутренней части мезокарпия увеличены. В перикарпии выделяется один дорзальный пучок и два вентральных по обеим сторонам брюшного шва. Экзокарпий из клеток с неодревесневшими стенками (рис. 3, в, е).

Орешки *R. lingua* округло-треугольной формы, сплюснутые с боков, с очень коротким носиком и выпуклыми боковыми стенками. Поверхность плода голая. Первичная ультраструктура образована изодиаметрическими полигональными клетками с выпуклыми наружными стенками. На боковых стенках часть клеток преобразована в полукруглые одноклеточные сосочки, выступающие над поверхностью перикарпия. В верхней части плода имеются многочисленные устьица. Кутикула слегка морщинистая. Нелигнифицированный эндокарпий состоит из вытянутых поперек плода клеток. Мезокарпий паренхимный, 5–6-слойный, с многочисленными сосудистыми пучками. В районе брюшного шва мезокарпий более мощный (10–15 слоев), между его клетками находятся воздухоносные полости. В мезокарпии выделяется один дорзальный пучок, два вентральных по обеим сторонам брюшного шва и ряд более мелких пучков в средней зоне. Клетки экзокарпия крупнее клеток мезокарпия, слегка вытянуты в антиклинальном направлении (рис. 4, а, в).

Орешки *R. polyphyllus* и изученных видов подрода *Batrachium* округлой или округло-треугольной формы, сплюснутые с боков, с очень



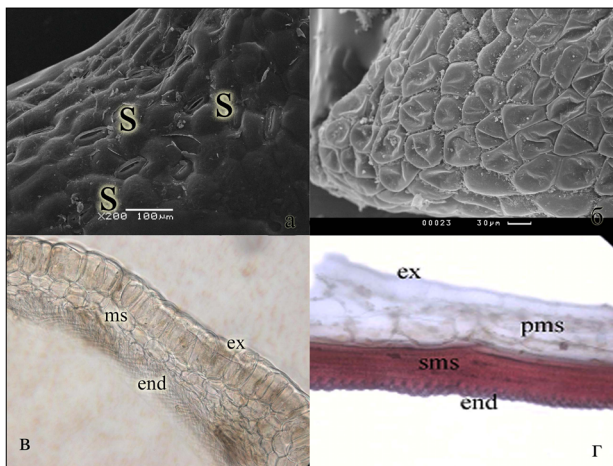


Рис. 4. *Ranunculus lingua*: а – поверхность орешка в верхней части, в – поперечный срез перикарпия; *R. polyphyllus*: б – поверхность орешка в верхней части, г – поперечный срез перикарпия; S – устьица, sp – спермодерма, end – эндокарпий, sms – склеренхимная часть мезокарпия, pms – паренхимная часть мезокарпия, ex – экзокарпий.

коротким носиком и выпуклыми боковыми стенками в свежем состоянии; у подсыхших орешков *Batrachium* проступают поперечные ребра. Поверхность плода голая. Первичная ультраструктура образована полигональными изодиаметрическими клетками с выпуклыми наружными стенками. В верхней части плода устьиц нет. Поверхность кутикулы гладкая. Орешек имеет лигнифицированный эндокарпий из вытянутых поперек плода клеток, мезокарпий, внутренняя часть которого состоит из 2–3 слоев клеток с утолщенными лигнифицированными стенками, а наружная – из 4–6 слоев паренхимных клеток. Экзокарпий из клеток с неодревесневшими стенками (рис. 4, б, г).

Орешки *Myosurus minimus* L. ромбовидной формы, опушенные, бахромчато окаймленные, в верхней части уплощенные, толстостенные, 1–6 мм дл. и 2–3 мм шир., с заостренным коротким носиком. Форма поперечного сечения орешка треугольная, базовой является дорзальная часть. Перикарпий дифференцирован на три гистогенетические зоны, образованные в дорзальной части: в центре – 10–13, в области боковых выростов – 11–14, в вентральной части и на боковых стенках 3–6 слоями клеток. Экзокарпий однослойный, состоит из бесцветных крупных клеток с тонкими стенками (к моменту созревания частично разрушается и присутствует только в области боковых стенок орешка). Клетки от округлых до несколько уплощенных тангентально. Между экзокарпием и мезокарпием имеется однослойная зона из клеток вытянутой формы либо сдавленных, заполненных темными пек-

тинами. В области боковых стенок мезокарпий сложен 1–3 слоями паренхимных тонкостенных клеток. В области боковых дорзальных выростов зона мезокарпия содержит 3–7 слоев крупных паренхимных клеток, которые несколько вытянуты в тангентальном направлении. Эндокарпий более всего выражен в области центрального дорзального выроста и состоит из 5–10 слоев веретеновидных, тангентально удлиненных клеток с равномерно утолщенными склерифицированными стенками.

Орешки *Ceratocephala falcata* (L.) Pers. ромбовидной формы, опушенные, в дорзальной части плода с двумя полыми буграми, 3,5–4 мм дл. и 1,5–2 мм шир., в верхней части имеется длинный ланцетный носик 3–5,4 мм дл. При основании носика присутствует двуконечный вырост. Форма поперечного сечения орешка ромбовидная. Перикарпий дифференцирован на три гистогенетические зоны, образованные в дорзальной части в центре 9–13, на боковых стенках – 5–6, в вентральной части – 7–12 слоями клеток. Экзокарпий одно-, трехслойный, состоит из бесцветных, сильно уплощенных клеток с тонкими стенками (к моменту созревания частично разрушается. В области боковых стенок орешка мезо-эндокарпий сложен 3–7, в вентральной части – 7–12 слоями склеренхимных клеток с чрезвычайно утолщенными стенками. Эндокарпий более всего выражен в области боковых стенок орешка и состоит из 3–4 слоев веретеновидных, тангентально удлиненных клеток с равномерно утолщенными склерифицированными стенками.

**Обсуждение.** В результате проведенных исследований установлено, что лесные виды секции *Ranunculus* (*R. auricomus*, *R. cassubicus*) и *Ficaria* имеют ряд общих черт в строении перикарпия: элайсомы, содержащие крахмал и жир (Roth, 1977), трихобласты в экзокарпии, складчатая кутикула, склерифицированные эндокарпий и внутренняя зона мезокарпия. Однако эндокарпий *Ficaria* состоит из плоских клеток, а эндокарпий *Ranunculus* – из волокон (Пономаренко, Берестецкая, 1981; Tamura, 1997). Орешки лесных видов этой группы не способны долго удерживаться в семенных банках в почве. Так, плоды *R. auricomus* способны оставаться там лишь недолгое время (Wagner et al., 2003), а орешки *F. verna* сохраняют жизнеспособность меньше года (Blomqvist et al., 2003).

Для луговых видов секции *Acris* (*R. acris*, *R. polyanthemos*, *R. repens*) характерны гладкая кутикула, сравнительно мощный слой лигнифицированной ткани в перикарпии (внутренняя

часть мезокарпия и эндокарпий). Сходное строение перикарпия имеет обитающий на сырых лугах *R. flammula*. Возможно, такое мощное развитие склеренхимы позволяет орешкам этих лютиков проходить через пищеварительный тракт животных, не теряя жизнеспособности (Каден, 1950, Harvie, 2004). Развитие мощной склеренхимы в перикарпии луговых видов делает возможным длительное пребывание их орешков в почвенных семенных банках. К. Thompson, J.P. Bekker и R.M. Bekker (1997) относили их к категории долго сохраняющихся диаспор. Так, плоды *R. acris* могут сохранять жизнеспособность в почве 20 лет (Falinska, 1999), а *R. repens* – до 80 лет (Odum, 1974). В отличие от них, лесные виды лютиков, не обладающие мощной склеренхимой, не образуют долговременного семенного банка (Wagner et al., 2003).

Лютикам, связанным с береговой линией и распространяющимся по воде, присущи структурные приспособления к гидрохории. У *R. sceleratus* это увеличенные клетки внутренней зоны мезокарпия, на назначение которых указывал и ряд авторов (Левина, 1957; Ulbrich, 1928). Наличие такой зоны способствует эффективной гидрохории. В наблюдениях Voedeltje et al. (2003) этот вид относился к преобладающим по числу генеративных диаспор, переносимых водой. Орешки этого вида также могут долго сохраняться в семенных банках (Bakker et al., 1996). Возможно, это также связано с мощным развитием склеренхимы.

Среди лютиков лесной зоны своеобразное строение имеют орешки *R. lingua*. Его перикарпий лишен склерифицированных клеток, а в мезокарпии находятся участки губчатой ткани. Подобным строением обладают лишь орешки рода *Coptidium* (Emadzade et al., 2010), который никогда не сближался с секцией *Flammula* рода *Ranunculus*. Васкуляризация орешка *R. lingua* также отличается от всех исследованных представителей этого рода развитием многочисленных проводящих пучков в мезокарпии, в то время как для остальных лютиков характерно наличие трех пучков: двух вентральных и одного дорзального (Tamura, 1997). Орешки *R. lingua* в семенных банках не обнаруживаются (Rosenthal, 2000).

Ранневесенние и полусорные виды родов *Myosurus* и *Ceratocephala* характеризуются своеобразным строением орешков, удлиненным плодоложем и гетерокарпией. У видов рода *Myosurus* в дорзальной части орешка имеются 2 боковых бугорчатых выроста, которые достига-

ют наибольшей специализации у *Ceratocephala*, принимая форму полых бугров с воздушными полостями. Что касается гетерокарпии, то из двух вышеназванных родов, только в роде *Myosurus* наблюдается существенное различие в строении орешков в зависимости от их положения на плодоложе. Орешки мышехвостника и рогоглавника не имеют особых структур, способствующих расселению животными, но, являясь плодами эфемероидов, характеризуются особыми структурами, способствующими гидрохории. Распространение диаспор весенними водотоками осуществляется в первом случае за счет двух утолщений из тонкостенных крупных клеток, во втором – за счет полых бугров в дорзальной части орешка.

Обращает на себя внимание развитие мощной склеренхимы у лютиков-гидрофитов и отсутствие у них структур, увеличивающих плавучесть. Эти лютики имеют относительно низкую семенную продуктивность и интенсивное вегетативное размножение. Видимо, плоды их служат запасом покоящихся диаспор, а расселение осуществляется за счет вегетативных частей. Мощная склеренхима перикарпия, по мнению С.Д.К. Cook (1963), изолирует зародыш от воды и замедляет его прорастание.

Все изученные нами, кроме водных, виды имеют устьица в верхней части плода, у настоящих гидрофитов (виды подрода *Batrachium* и *R. polyphyllus* из секции *Hecatonia*) они отсутствуют. Причиной отсутствия устьиц является погружение завязей под воду сразу после отцветания. По этой причине газообмен осуществляется только через кутикулу.

На основании результатов проведенных исследований орешков некоторых представителей трибы *Ranunculeae*, четко выделяются 5 карпоэкологических групп:

1. Опушенные орешки с элайосомами. Кутикула складчатая. В верхней части плодика имеются устьица. Экзокарпий паренхимный. Наружная часть мезокарпия паренхимная, внутренняя склеренхимная. Эндокарпий склеренхимный. Плоды этой группы распространяются муравьями, в семенных банках почвы задерживаются недолгое время и развиваются у лесных видов, использующих весенний световой максимум. Во флоре средней полосы Европейской России такие плоды имеют лютики из секции *Ranunculus* (*R. cassubicus*, *R. auricomus*) и *Ficaria*.

2. Голые орешки без элайосомы. Кутикула не складчатая. В верхней части орешка имеются устьица. Наружная часть мезокарпия

паренхимная, внутренняя склеренхимная. Эндокарпий склеренхимный, из ориентированных поперек плода волокон. Плоды этой группы распространяются главным образом барохорно, не имеют выраженных морфолого-анатомических приспособлений к диссеминации и развиваются у луговых видов на протяжении всего вегетационного сезона. Во флоре средней полосы Европейской России такие плоды имеют лютики из секции *Acris* (*R. repens*, *R. acris*, *R. polyanthemus*) и *R. flammula* из секции *Flammula*.

3. Орешки голые, кутикула не складчатая. В верхней части плодика имеются устьица. Эндокарпий одревесневший или несклерифицированный. Анатомическое строение мезокарпия обеспечивает гидрохорию. Таким типом обладают прибрежно-водные лютики (*R. sceleratus* из секции *Hecatonia*, *R. lingua* из секции *Flammula*). У *R. sceleratus* наружная часть мезокарпия паренхимная, внутренняя склеренхимная. Имеется слой одревесневшей тонкостенной склеренхимы, служащий поплавком. Эндокарпий склеренхимный. У *R. lingua* склеренхима в перикарпии отсутствует, в области брюшного шва имеются участки губчатой ткани.

4. Орешки голые, кутикула не складчатая. В верхней части плодика устьиц нет. Наружная часть мезокарпия паренхимная, внутренняя склеренхимная, приспособлений к гидрохории

в мезокарпии нет. Эндокарпий склеренхимный. Водные лютики (*R. polyphyllus*, виды *Batrachium*).

5. Орешки опушенные, кутикула не складчатая. Виды *Myosurus* и *Ceratocephala* имеют приспособления к гидрохории. Из двух этих видов, только роголавник имеет длинный мечевидный носик, способствующий эпизоохории.

Таким образом, прослеживается связь между морфологией плода, строением перикарпия и экологическими особенностями исследованных видов: местообитанием, фенологией, способом распространения плодов и их сохранностью в семенном банке почвы. Дальнейшего изучения требуют отдельные представители трибы *Ranunculeae*, не вошедшие в данную публикацию. Сопоставление данных, полученных в результате наших исследований, с данными из литературных источников, которые содержат лишь отдельные карпологические характеристики для данных таксонов (Эрст, 2008; Emadzade et al., 2010; и др.), затруднительно. Поэтому детальное изучение карпологических признаков всех представителей трибы из различных регионов более чем необходимо для познания деталей карпозологии этой группы растений.

**Благодарности.** Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (12-04-00904-а и 13-04-00874-а)

## ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З.Т., Коновалов И.Н.** Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Морфология и анатомия растений, 1951. – Вып. 2. – С. 170–192.
- 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 Моск. ун-та, 2004. – 312 с.
- Каден Н.Н.** Плоды и семена среднерусских лютикоцветных // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1950. – Т. 55, вып. 6. – С. 71–90.
- Левина Р.Е.** Способы распространения плодов и семян. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. – 358 с.
- Луферов А.Н.** Таксономический конспект лютиковых (*Ranunculaceae*) Дальнего Востока России // *Turczaninowia*, 2004. – Т. 7, вып. 1. – С. 5–84.
- Луферов А.Н., Бородин-Грабовская А.Е.** О лютиках (*Ranunculus* L.) из секций *Xanthobatrachium* (Prantl) L. Benson и *Polyphyllus* (Tzvel.) Luferov et Borod.-Grab. // *Turczaninowia*, 2001. – Т. 4, вып. 3. – С. 10–26.
- Пономаренко С.Ф., Берестецкая Т.Б.** Сравнительно-морфологический анализ перикарпа и спермодермы видов семейства *Ranunculaceae* Juss. с односемянным нераскрывающимся плодиком // Известия АН СССР. Сер. биол., 1981. – № 2. – С. 237–265.
- Трифонов В.И.** Семейство *Ranunculaceae* // Сравнительная анатомия семян. – Т. 2. Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. – Л.: Наука, 1988. – С. 176–181.
- Эрст А.С.** К вопросу систематики видов рода *Ranunculus* L. секции *Hecatonia* DC. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VI Международной научно-практической конференции (25–28 октября 2007 г., Барнаул). – Барнаул: АзБука, 2007. – С. 85–87.
- Эрст А.С.** Карпология представителей рода *Ranunculus* s. l. из Алтайской горной страны // *Turczaninowia*, 2008. – Т. 11, вып. 4. – С. 95–105.
- Эрст А.С.** Род *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae* Juss.) в Алтайской горной стране // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2009. – 16 с.
- Bakker J.P., Poschlod P., Strykstra L.J., Bekker R.M., Thompson K.** Seed banks and seed dispersal: important topics and ecology // *Acta Bot. Neerl.*, 1996. – Vol. 45, № 4. – P. 461–490.

**Blomqvist M.M., Bekker R.M., Vos P.** Restoration of ditch bank plant species richness: the potential of the soil seed bank // *Applied Vegetation Science*, 2003. – Vol. 6. – P. 179–188.

**Boedeltje G., Bakker J.P., Bekker R.M., Van Groenendael J.M., Soesbergen M.** Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool // *Journal of Ecology*, 2003. – Vol. 91, № 5. – P. 855–866.

**Cook C.D.K.** Studies in *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (DC.) A. Gray II. General morphological considerations in the taxonomy of the subgenus // *Watsonia*, 1963. – Vol. 5 (5). – P. 294–303.

**Emadsade K., Lehnebach K., Lokhart P., Horandl E.** A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of *Ranunculeae* (Ranunculaceae) // *Taxon*, 2010. – Vol. 59, № 3. – P. 809–828.

**Falinska K.** Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Bialowieza National park // *Journal of Ecology*, 1999. – Vol. 87. – P. 461–475.

**Harvie B.** The mechanisms and processes of vegetation dynamics on oil-shale spoil bings in West Lothian question. – Doctoral dissertation (PhD(R)). University of Edinburgh, College of science and engineering, School of geoscience. 2–48 p. [Electronic resource] // Atmospheric and Environmental Science PhD thesis collection (web-site). (23. 04. 2009) <http://www.era.lib.ed.ac.uk/handle/1842/640>.

**Lechenbach C.A., Lockhart P., Garnock-Jones P., Horandl E., Paun O., Ezcurra C., Rivero M.** Achene evolution in the genus *Ranunculus*: New Zealand alpine buttercups as a case study // XVII International Botanical Congress, Vienna, Austria, 17–23th July, 2005. – P. 349.

**Lonay H.** Contribution an anatomie des Ranunculacees // *Arch. Inst. Bot. Liege*, 1901. – Vol. 3. – 190 p.

**Odum S.** Seeds in ruderal soils, their longevity and contribution to the flora of disturbed ground in Denmark // *Proceedings of the 12th British Weed Control Conference*, Brighton, 1974. – P. 1131–1144.

**Rosenthal G.** Zielkonzeptionen und Erfolgsbewertung von Renaturierungsversuchen in nordwestdeutschen Niedermooren anhand vegetationskundlicher und oekologischen Kriterien / Habilitationsschrift zur Erlangung der Lehrbefugnis für die Fächer Geobotanik und Landschaftsoekologie. – Stuttgart: Universität Stuttgart, 2000. – 240 S.

**Roth I.** Fruits of Angiosperms. – Berlin; Stuttgart: G. Borntraeger, 1977. – 675 p.

**Tamura M.** Taxonomic studies of the Ranunculaceae: retrospect and prospect // *Mem. School. B.O.S.T. Kinki University*, 1997. – № 2. – P. 69–85.

**Thompson K., Bekker J.P., Bekker R.M.** The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. – Cambridge: CUP, 1997. – 276 p.

**Ulbrich E.** Biologie der Frucht und Samen (Karpobiologie). – Berlin: J. Springer, 1928. – Bd. 9. – 230 S.

**Wagner M., Poschlod P., Setchfield R.P.** Soil seed bank in managed and abandoned semi-natural meadows in Soomaa national park, Estonia // *Ann. Bot. Fennici*, 2003. – Vol. 40. – P. 87–100.