

АРХИТЕКТУРНАЯ МОДЕЛЬ *NEPETA MARIAE* (LAMIACEAE)

А.Ю. Асташенков, В.А. Черемушкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: astal@bk.ru

С позиций концепции архитектурных моделей у особей *Nepeta mariae* Regel на основе одноосного резиды описаны изменяющиеся в онтогенезе конструкционные комплексы. Изученный в условиях Таджикистана онтогенез сложный, реже простой. Морфогенез включает следующие фазы развития: первичный побег → главная ось → первичный куст → клон, в редких случаях морфогенез заканчивается фазой первичного куста. Описан структурно-функциональный ряд побегов особей разных онтогенетических состояний.

Ключевые слова: *Nepeta mariae*, морфология, архитектурная модель, морфогенез, побегообразование.

ARCHITECTURAL MODEL OF *NEPETA MARIAE* (LAMIACEAE)

A.Yu. Astashenkov, V.A. Cheryomushkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: astal@bk.ru

Constructional complexes changing in ontogenesis were described in the context of the architectural model concept of *Nepeta mariae* Regel individuals based on the uniaxial residue. The ontogenesis studied in Tajikistan is complicated, rarely simple. The stages of morphogenesis are: a primary shoot → a sympodial axis → a primary bush → a clone, in rare cases morphogenesis ends with the stage of a primary bush. The structural-functional series of shoots of the individuals of different ontogenetic states was described.

Key words: *Nepeta mariae*, morphology, architectural model, morphogenesis, shoot formation.

ВВЕДЕНИЕ

Структурный анализ растений разных жизненных форм позволяет выявить изменение габитуса в процессе индивидуального развития растений. Разработанная во второй половине 20-го столетия концепция архитектурных моделей (Halle, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978) стала применяться для анализа не только древесных (Barthélémy et al., 1992; Barthélémy, Caraglio, 2007; Navarro et al., 2009; Taugourdeau et al., 2012; Костина и др., 2015), но и травянистых (Серебрякова, 1977, 1987; Марков, 1992; Cremers, Edelin, 1995; Савиных, 2004, 2006; Черемушкина, 2004; Байкова, 2006; Фершалова, Байкова, 2013; и др.) растений.

В отечественной литературе, вслед за Т.И. Серебряковой, у трав описывают модели побегообразования. В основу их выделения положены признаки: способ нарастания и тип побега (Серебрякова, 1977, 1979, 1987; Серебрякова, Петухова, 1978). Становление структуры рассматривается как результат деятельности меристем определенных скелетных осей побеговой системы. В качестве структурной единицы исследователями чаще всего принимается одноосный побег в понимании

Л.Е. Гатцук (1994), развитие которого генетически запрограммировано в онтогенезе особи. Однако конструктивной единицей взрослого травянистого растения, согласно Н.П. Савиных (2012), выступают различные повторяющиеся многолетние структуры как основные элементарные биоморфологические единицы – парциальные кусты, системы побегов, симподий из резидов и т. д. Эти единицы подобны архитектурным единицам древесных растений, предложенным D. Barthélémy et al. (1989).

Описание развития архитектурной модели в онтогенезе растений позволяет установить перестройки и проследить тенденции изменения не только побеговой сферы, но и онтоморфогенеза особи (Пичугина, Савиных, 2006; Черемушкина, Асташенков, 2014а; Асташенков, 2015; Таловская, 2015; и др.), что имеет особое значение при выявлении модусов морфологической трансформации. Архитектурный подход позволяет не только оценить морфологическое разнообразие и описать адаптационные механизмы устойчивости особей видов к конкретным условиям обитания, но и ис-

пользуется для решения вопросов эволюции, морфо- и филогенеза таксонов разного ранга (Серебрякова, 1977; Барыкина, 1999; Цвелев, 2005; и др.).

В мире используют различные подходы к анализу структуры растений. Они основаны на исследовании характера нарастания и ветвления основных структурных единиц побеговой системы и характера сочленения и пространственного расположения модулей разного ранга (Серебряков, 1962; Гатцук, 1974; Мазуренко, Хохряков, 1977; Серебрякова, 1977; Савиных, Черемушкина, 2015; Troll, 1964; Halle, Oldeman, 1970; Bell, Tomlinson, 1980; Barthélémy, Caraglio, 2007). Изменение функциональности отдельных модулей побеговой сферы и ее роль в трансформации жизненной формы трав отмечены во многих работах (Гатцук, 1974; Дорохина, 1978; Черемушкина, 2004; Савиных, 2006; Troll, Rauh, 1950; Bell, 1991). Показано, что у

трав в процессе адаптации к новым условиям среды меняется структурно-функциональная организация монокарпических побегов (Серебрякова, Петухова, 1978; Черемушкина, Асташенков, 2014а; Асташенков, 2015; Савиных и др., 2015; и др.).

Развитие структуры особи в онтогенезе проходит через ряд фаз морфогенеза (Смирнова и др., 1976; Серебрякова, 1980; Шафранова и др., 2009), а внешние условия определяют разнообразные пути онтогенеза и морфогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995) и приводят к высокой поливариантности развития особей и побеговых структур (Пичугина, Савиных, 2006; Черемушкина, Асташенков, 2014б; Черемушкина Гусева, 2015).

Цель работы – изучение онтоморфогенеза и особенностей развития архитектурной модели особей *Nepeta mariae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на Зеравшанском хребте в ущелье р. Вору (Таджикистан) на мелкоземистом склоне в степном поясе гор ($h = 3200$ м над ур. м.). При описании онтогенеза и фаз развития особей была принята концепция дискретного описания онтогенеза, разработанная Т.А. Работновым (1950), дополненная А.А. Урановым (1975) и его последователями (Смирнова и др., 1976; Жукова, 1995; Черемушкина, 2001, 2004; Савиных, 2006; и др.). Анализ архитектурной модели *N. mariae* был выполнен с позиций концепции реитерации и представлений об архитектурной единице (Hallé et al., 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007).

В качестве элементарной структурной единицы особей *N. mariae* принят базальный учас-

ток удлиненного монокарпического побега – *резид* в понимании Е.Л. Нухимовского (1997), совокупность которых в ходе онтогенеза особи формирует повторяющуюся конструктивную единицу более высокого ранга – *архитектурный комплекс* (АК). Под *архитектурным комплексом* мы понимаем совокупность резидов разного возраста и порядков, их закономерное и взаимное расположение, последовательное формирование и отмирание.

Структурная организация побеговых систем описана согласно представлениям W. Troll (1964), И.Г. Серебрякова (1962), Л.С. Мусиной (1976), Т.И. Серебряковой (1987), И.В. Борисовой, Т.А. Поповой (1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

N. mariae – котовник Марии (сем. *Lamiaceae*) – стержнекорневой каудексообразующий травянистый многолетник, развивающийся по длиннопобеговой модели побегообразования. Мезоксерофит.

N. mariae – высокогорный эндемик среднеазиатских гор. Распространен на хребтах широтного направления северо-западного Памиро-Алая и западного Тянь-Шаня (Пояркова, 1954). В условиях Памиро-Алая вид сосредоточен на Туркестанском и Зеравшанском хребтах в поясе арчовников и степей на высоте 2100–3800 м над ур. м. (Кочкарева, 1987). В условиях Тянь-Шанских гор особи *N. mariae* поднимаются от верхней полосы границы лесного до субальпийского и альпийского поясов. В этих условиях вид произрастает на влажных лужайках, по речным берегам и долинам рек, нередко обитает на каменистых россыпях (Цаголова, 1964).

Проращение семян (эремов) надземное и приходится на начало летнего сезона. Моноподи-

ально нарастающий первичный побег проростка высотой 1.0–1.5 см имеет округлые семядоли и одну пару настоящих зеленых листьев. В пазухах всех листьев закладываются почки. В надземной сфере проростка гипокотиль слабо выделяется, главный корень не ветвится. В этот же год терминальная почка первичного побега отмирает. Из одной почки, заложенной в семядолях, разворачивается побег замещения. Первое перевершинивание приводит к симподиальному нарастанию особи. Растения переходят в ювенильное состояние, в котором находятся в течение двух лет, и фазу морфогенеза “главная ось”.

Побег замещения удлиненный, высотой не более 2.0 см. На его оси супротивно расположены 5–6 пар листьев. Первые 2–3 пары с переходными листьями, остальные с зелеными, длина последних не более 0.6–0.8 см (длина приводится вместе с черешком), ширина 0.2–0.3 см. После вегетации побег отмирает до метамеров с переходными листья-

ми. За счет контрактильной деятельности главного корня осевые части первичного и бокового побегов втягиваются в почву. Погруженные в субстрат резиды формируют каудекс. Главный корень увеличивается в длину до 1.5–2.0 см и ветвится в апикальной части до II порядка.

На второй год жизни особи из одной почки второго метамера резиды прошлого года побег образуется новый побег возобновления. Он удлиненный, ортотропный, высотой 2.0–2.5 см. На его оси разворачивается одна пара чешуевидных листьев, затем одна-две пары переходных и пять-шесть пар настоящих зеленых листьев. В пазухах листьев каждого метамера закладываются почки, которые неодинаково развиты. Из пары почек одна более развита по сравнению с супротивной почкой. В конце вегетации побег отмирает до базальной части, которая состоит из двух первых укороченных метамеров. Более зрелая почка второго метамера закладывается как почка регулярного возобновления. Нереализованные почки становятся спящими. Главный корень увеличивается

в длину до 5.0–7.0 см, ветвится до II порядка. На резиде образуются тонкие придаточные корни.

В имматурное состояние растения переходят на третий год. Особи продолжают пребывать в фазе “главная ось”. Это состояние характеризуется увеличением числа пар листьев и высоты побега. Побег возобновления высотой 5.5–6.0 см разворачивается из почки регулярного возобновления. Его подземная базальная часть состоит из двух сильно укороченных междоузлий с чешуевидными и одного-двух расставленных междоузлий с переходными листьями. Надземная часть ортотропная, удлиненная, с 6–8 парами зеленых листьев. Каудекс представляет собой симподий-монохазий, на котором формируются придаточные корни. Главный корень более 10 см длиной. В этом состоянии корень вдоль проводящих пучков начинает разрушаться. Длительность состояния не превышает 1–2 лет.

Таким образом, от проростка до виргинильного состояния, на основе одноосного резиды, формируется симподиальная ось, нарастающая по

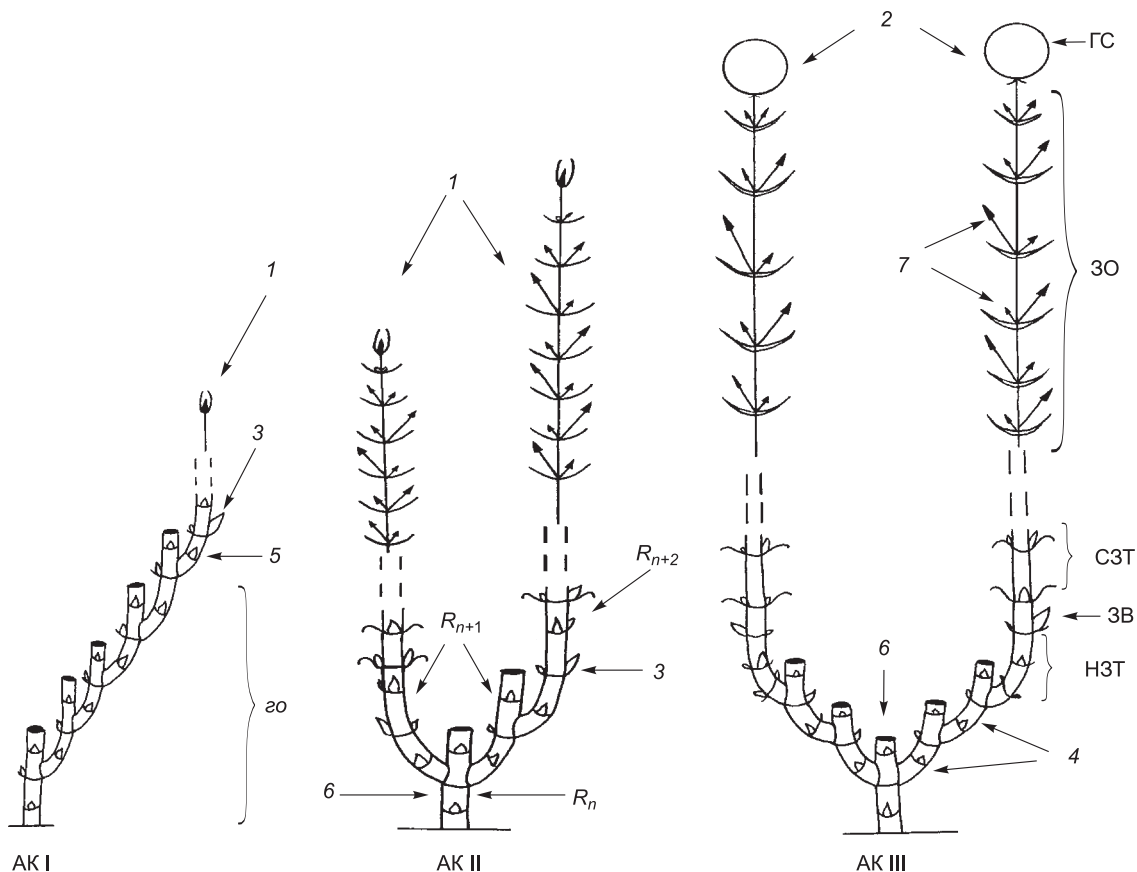


Рис. 1. Архитектурные комплексы побеговой системы *Nepeta mariae*.

AK – I, II, III; 1 – побег вегетативный; 2 – побег генеративный; 3 – почка возобновления; 4 – резиды разного порядка; 5 – резид одноосный; 6 – резид разветвленный; 7 – побег боковой вегетативный;
 го – главная ось (симподий-монохазий); R_n – резид побега n -го порядка; R_{n+1} – резид побега $(n+1)$ -го порядка; R_{n+2} – резид побега $(n+2)$ -го порядка;
 NZT – нижняя зона торможения; ZB – зона возобновления; CZT – средняя зона торможения; 3O – зона обогащения; GS – зона главного соцветия.

типу одностороннего монохазия (I архитектурный комплекс – АК, рис. 1).

На 4–5 год растения переходят в виргинильное состояние и в фазу первичного куста. Эта фаза самая продолжительная и может длиться до конца онтогенеза. Формирование первичного куста происходит за счет одновременного развертывания одной почки регулярного возобновления и одной спящей почки, причем в рост трогаются спящая почка резиды позапрошлого года прироста. В редких случаях реализуется почка, сохранившаяся на резиде первых годовичных приростов. Побеги возобновления высотой 6–14 см в надземной части структурно отличаются от побега предыдущего состояния. Из почек всех зеленых листьев развертываются побеги обогащения длиной от 1.5 до 3.0 см, которые в конце вегетационного сезона вместе с надземной частью материнского побега отмирают. Сохранившиеся базальные части втягиваются в почву и оказываются первыми звеньями каудекса. Каудекс становится разветвленным. Длительность состояния не превышает 3 лет. В течение этого времени побегообразование происходит следующим образом: удлиненный побег n -го порядка отмирает до базальной части (зоны возобновления), которая втягивается в почву и входит в состав каудекса. На второй год из одной почки возобновления развертывается новый побег $(n + 1)$ -го порядка, базальная часть которого также втягивается и встраивается в каудекс, остальные почки становятся спящими. На третий год, помимо побега $(n + 2)$ -го порядка, из спящей почки резиды n -го порядка развертывается еще один побег $(n + 1)$ -го порядка (см. рис. 1). Как правило, реализуется почка, которая имеет направленное в центр куста положение на резиде.

Таким образом, на основе главной симподиальной оси первого АК (АК I) формируется разветвленный архитектурный комплекс (АК II), состоящий из четырех укороченных одноосных резидов разного порядка и положения, который повторяется в структуре особи до молодого генеративного состояния.

В подземной сфере особей усиливается некроз поверхностных и внутренних тканей каудекса и корня, что приводит к их частичному разрушению. Одновременно с этим втягивание корня сопровождается перекручиванием проводящих пучков. Ежегодно на каудексе образуются эфемерные придаточные корни, которые увеличивают объем всасывания почвенных растворов в период весеннего избыточного увлажнения. Главный корень длиной более 15.0 см ветвится до III порядка.

Первое цветение растений приходится на 8–9 год. В кусте молодого генеративного состояния насчитывается от 10 до 14 побегов, отличающихся по своей структурно-функциональной значимости.

Многолетняя основа куста образована сочетанием АК I и АК II (рис. 2). Как правило, первыми зацветают побеги, развернувшиеся из почек регулярного возобновления. Их высота может достигать 40–45 см. Побеги, развившиеся из спящих почек, зацветают позже или остаются скрытогенеративными или вегетативными. Высота первых не превышает 20–25 см, вторых – не более 10–12 см. Такое развитие побегов приводит к растянутому по времени цветению особей в течение всего вегетационного сезона. Побеги текущего года ортотропные, удлиненные, моноциклические. Базальная подземная часть монокарпического побега состоит из 3–4 сильно укороченных метамеров с чешуевидными листьями и 1–2 метамерами с переходными листьями. Надземная часть образована 5–7 удлиненными метамерами с зелеными листьями. Заканчивается ось соцветием, которое представляет собой 5–6-метамерный закрытый колосовидный фрондулозный тирс, состоящий из супротивно расположенных двойных дихазиев, нередко с расставленными 1–2 нижними узлами. Длина соцветия в зависимости от расстояния междуузлий нижних метамеров варьирует от 4 до 10 см. В надземной части материнский побег вет-

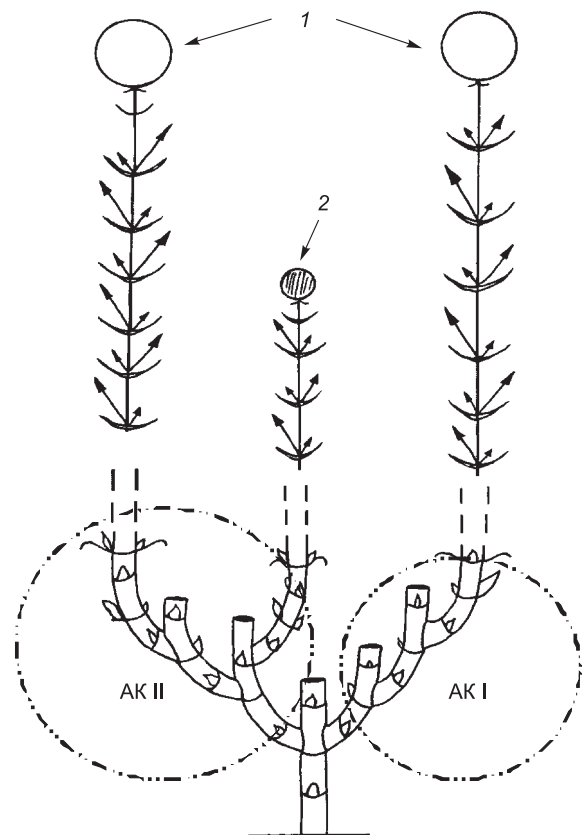


Рис. 2. Сочетание (комбинация) двух архитектурных комплексов (АК I, АК II) побеговой системы *Nepeta mariae*.

1 – побег генеративный; 2 – побег скрытогенеративный.

вится по всей длине. Длина удлинённых вегетативных боковых побегов колеблется от 0,5–1,0 до 4,0 см. В конце вегетационного сезона монокарпический побег отмирает до базального участка, состоящего из метамеров с чешуевидными и переходными листьями. Длина сохранившегося резиды не превышает 0,6–0,8 см. Каудекс состоит из 2–3 компактных каудикул длиной 3–4 см, образованных ежегодным приростом укороченных резидов. Структуру каждой отдельной каудикеры чаще всего слагают замещающие друг друга два АК (I и II). Разрушение каудекса и главного корня сопровождается образованием полостей и дупел, которые забиваются частичками мелкозема. В связи с этим подсчитать календарный возраст особей не представляется возможным.

Особь зрелого генеративного состояния представляют собой компактный куст с большим числом (25–35) побегов возобновления. В этом состоянии происходит усложнение структуры особи за счёт формирования третьего архитектурного комплекса (АК III). Основой его служит разветвлённый резид от прошлогоднего прироста, на котором разветвляются две супротивно или, как вариант, супротивно лежащие почки разных метамеров. Развитие побегов возобновления приводит к ветвлению оси. В дальнейшем каждая отдельная ось нарастает одним побегом замещения в течение 4–7 лет по типу одностороннего монохазия (см. рис. 1).

Таким образом, средневозрастные генеративные особи образованы тремя повторяющимися архитектурными комплексами. Причём каждый АК имеет своё положение и выполняет определённую функцию в построении тела взрослого растения. АК I и АК III развиваются центробежно на периферии особи и приводят к увеличению диаметра куста и удержанию за собой территории. АК II развивается центростремительно, за счёт разветвления побегов из спящих почек происходит уплотнение центральной части куста. В результате усложнения структуры растения у особей развиваются побеги различного происхождения и положения, строения и функциональной нагрузки. В побеговой системе выделяют: ортотропные моноциклические *генеративные разветвлённые, генеративные одноосные, скрытогенеративные одноосные и вегетативные одноосные* побеги.

Разветвлённые генеративные побеги формируются в почках регулярного возобновления на резиде предыдущего годичного прироста. Типичное строение разветвлённого монокарпического побега схематично представлено на рис. 2.

Нижняя зона торможения (НЗТ) – расположена в почве ортотропная базальная часть побега, состоящая из 1–2 укороченных метамеров с чешуевидными листьями. Боковые почки формируются

в пазухе каждого листа. Почки первого метамера остаются спящими и сохраняются в течение долгого времени. Почки второго метамера неодинаково развиты. Все метамеры этой зоны участвуют в формировании резиды.

Зона возобновления (ЗВ) – расположенная в почве ортотропная базальная часть побега, чаще всего состоящая из одного, реже двух метамеров с укороченными междоузлиями и чешуевидными листьями. В узлах этой части побега закладываются неодинаково развитые почки возобновления. Как правило, реализуется одна боковая почка каждого метамера. Остальные становятся спящими. Метамеры этой зоны входят в состав резиды.

Средняя зона торможения (СЗТ) – это подземно-надземный ортотропный участок побега, расположенный на границе поверхности почвы, протяжённостью 2–3 метамера с удлинёнными междоузлиями, несущий чешуевидные и переходные зелёные листья со слабо развитыми боковыми почками. Функционально эта зона участвует в фотосинтезе растения. Первый метамер этой зоны ограничивает некроз монокарпического побега.

Зона обогащения (ЗО) – надземный, ортотропный с зелёными листьями разветвлённый участок побега, расположенный выше СЗТ, состоящий из 4–6 удлинённых метамеров. В этой зоне формируются боковые вегетативные удлинённые побеги II порядка. Развитие и длина таких побегов зависят от их положения в зоне. Наиболее развитыми с максимальной длиной (4–6 см) оказываются побеги средней части зоны. В узлах нижних и верхних метамеров зоны побеги слабо развиты. Функциональная нагрузка этой зоны – увеличение фотосинтезирующей поверхности. Часть побега вместе с расположенными выше зонами ежегодно отмирает.

Зона главного соцветия (ГС) – участок протяжённостью 6–7 метамеров с расставленными 1–2 нижними узлами. Функциональность зоны – репродуктивная.

Развитие генеративных и скрытогенеративных одноосных побегов связано с реализацией второго АК. Эти побеги достигают 40 см высоты и разветвляются из пролептических (спящих) почек позапрошлогогоднего резиды. Как правило, в структуре таких побегов выделяется верхняя зона торможения (ВЗТ). Это однометамерный с удлинённым междоузлем участок побега, располагающийся под главным соцветием. В пазухах зелёных листьев закладываются почки, которые всегда остаются нереализованными. Функциональная нагрузка зоны – фотосинтезирующая.

Вегетативные одноосные побеги высотой не более 15 см разветвляются из спящих почек многолетних резидов. Их раздвинуто-узловая гео-

фильная часть с чешуевидными листьями протяженностью 4–5 метамеров может быть длиной 1.5 см. Однако после вегетации побеги полностью отмирают и не участвуют в построении структуры особи.

Каудекс зрелых особей состоит из близко расположенных каудикул длиной более 7–10 см. В результате частичной партикуляции образуются от 5 до 7 каудикул, которые перекручены и переплетены между собой. Одновременно с этим резид, на котором базируется третий АК III, отмирает, в связи с этим происходит некроз тканей каждой многолетней каудикулы и ее частичная дезинтеграция. Разрушение главного корня также частичное, это приводит к хорошо видимым в нем перекрученным проводящим пучкам.

Старое генеративное состояние характеризуется полной партикуляцией растения. Распад куста происходит по линии обособленных каудикул, связанных с проводящей системой главного корня. В результате полного распада образуется компактный клон, состоящий из неомоложенных 3–4 ветвящихся и 1–2 неветвящихся дочерних партикул, несущих эфемерные придаточные корни. Неветвящиеся партикулы образуются в конце онтогенетического состояния. Каждая ветвящаяся партикула нарастает двумя АК (I и II). В этом состоянии в побеговой системе ветвящейся партику-

лы развиваются побеги: одноосные и разветвленные генеративные и скрытогенеративные, а также одноосные вегетативные. В побеговой сфере неветвящейся партикулы различают только скрытогенеративные и вегетативные разветвленные побеги. Длина многолетней части некоторых каудикул может достигать 10 см.

Клон растений в субсенильном состоянии представляет собой совокупность близкорасположенных от 2 до 5 ветвящихся и неветвящихся партикул. Структура ветвящейся партикулы образована АК II и неветвящейся – АК I. Побеговая система партикул состоит из вегетативных побегов виргинильного облика.

Растения в сенильном состоянии представлены клоном из 2–3 партикул, имеющих в надземной части облик иматурных или виргинильных растений, реже одиночными партикулами. Жизнеспособность партикул обеспечивается наличием придаточных корней на каудикулах, связанных с сохранившимися проводящими системами главного и боковых корней. Партикулы развиваются по АК I и II.

В редких случаях, в результате ускоренных темпов старения, в онтогенезе отсутствует фаза клона. Такие экземпляры остаются в течение всего онтогенеза в виде целостной особи и находятся до конца онтогенеза в фазе первичного куста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, онтогенез особей *N. mariae*, изученный в условиях Таджикистана, сложный, реже простой. Особи развиваются по следующим фазам морфогенеза: первичный побег → главная ось → первичный куст → клон, в редких случаях морфогенез заканчивается фазой первичного куста или партикулой. Выделенные у особей *N. mariae* архитектурные комплексы соответствуют архитектурным единицам в понимании D. Barthélémy, Y. Caraglio (2007). В онтогенезе растений на основе одноосного резиды формируются первый архитектурный комплекс – симподиальная ось, нарастающая одноосным удлиненным побегом по типу одностороннего монохазия. В дальнейшем, на базе первого архитектурного комплекса развивается

второй комплекс, состоящий из комбинации двух одноосных резидов, причем резид предыдущего порядка надстраивает ось за счет реализации одной спящей почки. В зрелом генеративном состоянии происходит развитие третьего архитектурного комплекса, основой которого является разветвленный резид, две его боковые оси нарастают симподиально по типу одностороннего монохазия. Усложнение архитектуры особей в онтогенезе обеспечивает устойчивое существование растений в ценозе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 15-04-02857_a.

ЛИТЕРАТУРА

- Асташенков А.Ю.** Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (*Lamiaceae*) к условиям высокогорного Памира // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 770–785. [То же. А.Ю. Astashenkov. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (*Lamiaceae*) to the conditions of the Pamir mountains // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 5. P. 636–646.]
- Байкова Е.В.** Шалфей. Морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск, 2006. 248 с.
- Барыкина Р.П.** О некоторых модусах преобразований онто-, органо- и гистогенеза в соматической эволюции сем. *Ranunculaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 1. С. 49–52.
- Борисова И.В., Попова Т.А.** Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б.** Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее

- значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 50, № 4. С. 555–562.
- Гатцук Л.Е.** Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
- Гатцук Л.Е.** Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: Межвуз. сб. науч. тр. М., 1994. С. 18–19.
- Дорохина Л.Н.** О жизненных формах полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. и переходе от трав к полукустарникам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 4. С. 97–108.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Битюгова Г.В. и др.** Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 710–724. [То же. М.В. Kostina, N.S. Barabanshikova, G.V. Bitjugova et al. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crow in relation to environmental conditions // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 5. P. 584–597.]
- Кочкарева Т.Ф.** Род *Nepeta* // Флора Таджикской ССР. Л., 1987. Т. 8. С. 104–142.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.** Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 151 с.
- Марков М.В.** Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 35 с.
- Мусина Л.С.** Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
- Нухимовский Е.Л.** Основы биоморфологии семенных растений // Теория организации биоморф. М., 1997. Т. 1. 630 с.
- Пичугина Е.В., Савиных Н.П.** Особенности онтогенеза *Jurinea cyanoides* (Asteraceae) на северной границе ареала // Раст. ресурсы. 2006. Т. 42, вып. 3. С. 10–24.
- Пояркова А.И.** Род *Nepeta* // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 20. С. 286–360.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. 176 с.
- Савиных Н.П.** Модели побегообразования и архитектурные модели с позиций модульной организации // Конструкционные единицы морфологии растений: Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 89–96.
- Савиных Н.П.** Род Вероники: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Савиных Н.П.** Архитектура трав // Актуальные проблемы современной биоморфологии: Материалы II Всерос. школы-семинара. Киров, 2012. С. 342–354.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В., Лелекова Е.В.** Биоморфологические адаптации гелофитов // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 671–681. [То же. N.P. Savinykh, S.V. Shabalkina, E.V. Lelekova. Biomorphological adaptations of helophytes // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 5. P. 550–559.]
- Савиных Н.П., Черемушкина В.А.** Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 659–670. [То же. N.P. Savinykh, V.A. Cheryomushkina. Biomorphology: current status and prospect // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 5. P. 541–549.]
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т.И.** Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.
- Серебрякова Т.И.** Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 97–109.
- Серебрякова Т.И.** Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 95, вып. 6. С. 75–86.
- Серебрякова Т.И.** О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: Межвуз. сб. науч. трудов. М., 1987. С. 3–19.
- Серебрякова Т.И., Петухова Л.В.** “Архитектурная модель” и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–64.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др.** Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.
- Таловская Е.Б. (Колегова).** Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) в разных условиях обитания // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 735–742. [То же. E.V. Talovskaya (Kolegova). *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) Morphological transformation under different environmental conditions // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 5. P. 607–613.]
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. М., 1975. № 2. С. 7–34.
- Фершалова Т.Д., Байкова Е.В.** Интродукция бегоний в оранжереях и интерьерах. Новосибирск, 2013. 157 с.
- Цаголова В.Г.** Род *Nepeta* // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1964. Т. 7. С. 333–344.
- Цвелев Н.Н.** Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений // Сб. избр. тр. М.; СПб., 2005. 407 с.
- Черемушкина В.А.** Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций:

- Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2001. 36 с.
- Черемушкина В.А.** Биология луков Евразии. Новосибирск, 2004. 280 с.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю.** Морфологическая адаптация видов рода *Panzerina* Sojak (*Lamiaceae*) к различным условиям обитания // Сиб. экол. журн. 2014а. № 5. С. 689–695. [То же. V.A. Cheryomushkina, A.Yu. Astashenkov. Morphological adaptation of *Panzerina* Sojak (*Lamiaceae*) species to various ecological conditions // Contemp. Probl. Ecol. 2014а. V. 7, No. 5. P. 520–525.]
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю.** Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta podostachys* Benth. в условиях Таджикистана // Раст. мир Азиатской России. 2014б. № 3 (14). С. 32–38.
- Черемушкина В.А., Гусева А.А.** Жизненные формы *Scutellaria supina* L. (*Lamiaceae*) // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 756–769. [То же. V.A. Cheryomushkina, A.A. Guseva. Life forms of *Scutellaria supina* L. (*Lamiaceae*) // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 5. P. 624–635.]
- Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И.** Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М., 2009. 86 с.
- Barthélémy D., Caraglio Y.** Plant Architecture: A Dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. No. 99 (3). P. 375–407.
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F.** Architectural concepts for tropical trees // Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity / Eds L.B. Holm-Nielsen, H. Belslev. L., 1989. P. 89–100.
- Barthélémy D., Caraglio Y., Drénon C., Figurean C.** Architecture et sénescence des arbres // Forêt Entreprise. 1992. No. 83. P. 15–35.
- Bell A.** Plant form an illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford, 1991. 341 p.
- Bell A.D., Tomlinson P.B.** Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. J. Linn. Soc. 1980. V. 80, No. 2. P. 125–160.
- Cremers G., Edelin C.** Study on aerial architecture of some tropical plants with basitome branching – for a revision of the Tomlinson model // Canad. J. Bot. 1995. No. 73. P. 1490–1503.
- Hallé F., Oldemann R.A.A.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B.** Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.
- Navarro T., Pascual V., Cabezudo B.** Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain // Candollea. 2009. No. 64 (1). P. 69–84.
- Taugourdeau O., Dauzat J., Griffon S. et al.** Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability // Ann. Forest Sci. 2012. V. 69, No. 6. P. 713–721.
- Troll W.** Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 p.
- Troll W., Rauh W.** Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften Abhandlung, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Jahrgang, 1950. Pt. 1. S. 1–86.