

УДК 581.412+575.826

РОЛЬ СПЯЩИХ ПОЧЕК В ТРАНСФОРМАЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ БИОМОРФ (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА *Nepeta* L. sect. *Spicatae* (Benth.) Pojark.)

© 2019 г. А. Ю. Астащенко*, @, В. А. Черемушкина*

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

Поступила в редакцию 27.04.2018 г.

После доработки 19.09.2018 г.

Принята к публикации 24.09.2018 г.

На примере ряда видов рода *Nepeta* определена роль спящих почек в формировании и трансформации травянистых жизненных форм растений. Описаны различные варианты побегообразования и механизмы перестроек биоморф с участием спящих почек. Установлено, что регулярное и нерегулярное развитие спящих почек может привести к формированию укороченных, раздвинутоузловых и удлиненных резидов — основы построения новых побеговых структур (побеговые системы, укореняющиеся парциальные образования), характерных для длиннокорневищных биоморф.

DOI: 10.1134/S0002332919040040

Начиная с XIX в. в литературе впервые упоминаются спящие почки (Hartig, 1851; Büsgen, 1897). Сведения о них касаются исключительно древесных форм: их строения, продолжительности жизни и роста, а также расположения их на побегах и стволах. Вызванный к ним научный интерес привел к дальнейшему изучению спящих почек у различных пород деревьев, их анатомии и происхождения (Любименко, 1900; Jost, 1925; и др.), возможности и способов ветвления (Chandler, 1925; Aaron, 1946; Стешенко, 1956; и др.), физиологии “сна” и “пробуждения” (Goebel, 1928; Зёдинг, 1955). С помощью большой группы тропических растений подробно изучена каулифлория, при которой цветки и соцветия развиваются из спящих почек (Esser, 1887; Velenovsky, 1905; Haberlandt, 1926; и др.). В середине XX в. было опубликовано много работ, авторы которых исследовали свойства спящих почек (Кожевников, 1950; Baldini, Mosse, 1956; Ляшенко, 1958, 1964; и др.). Сегодня определена роль спящих почек в становлении общей структуры тела древесного растения (Серебряков, 1955; Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1986; Sabatier, Barthélémy, 2001; и др.). При описании общей архитектуры кроны деревьев и кустарников нередко оси возобновления дифференцируют по положению и характеру их возникновения, часть этих осей связана с реализацией спящих почек (Millet *et al.*, 1998; Khutornoi *et al.*, 2001; Nikolini *et al.*, 2001; Kostina *et al.*, 2015; Getmanets, 2015; и др.). Функциональная активность спящих почек в формировании общего габитуса растений может

быть использована при создании имитационных моделей роста растений (Méch, Prusinkiewicz, 1996). В эволюции жизненных форм покрытосеменных растений и их филогенеза переходные формы от древесных к полудревесным рассматривали через сокращение роста главной лидирующей оси и функционирование спящих почек в базальной части растения (Серебряков, 1954).

Таким образом, в морфологии растений в течение продолжительного времени разными исследователями уделялось особое внимание биологии и функционированию спящих почек исключительно у деревьев. В литературе о роли спящих почек в жизни травянистых растений имеются только отрывочные или косвенные сведения (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1983; и др.). Обычно раскрытие спящих почек у этой группы растений оценивают как один из механизмов поддержания жизнеспособности особей на завершающих этапах онтогенеза (Борисова, 1961; Смирнова и др., 1984; Нухимовский, 1997; Черемушкина, 2004; Османова, 2007; и др.). Роль спящих почек в образовании структурных элементов, приводящих к трансформации и эволюционным перестройкам травянистых биоморф, в настоящее время практически никем не определяется.

Цель исследования — на примере ряда видов показать роль спящих почек, реализация которых на разных этапах онтогенеза приводит к становлению и перестройке жизненной формы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельных объектов исследования выбраны некоторые среднеазиатские виды секции *Spicatae* (Benth.) Pojark. рода *Nepeta* L. (Lamiaceae): *Nepeta mariae* Regel, *N. pulchella* Pojark., *N. schugnanica* Lipsk., *N. transiliensis* Pojark. Выбор объектов основан на их филогенетическом родстве и практически полном отсутствии данных об их биологии и развитии. Предложенные виды отражают многообразие механизмов морфологической адаптации особей к высокогорным условиям Центральной Азии, а изучение способов трансформации биоморф в изменяющихся географических и эколого-ценотических условиях дает возможность описать основополагающие эволюционно-морфологические преобразования и предложить основные пути соматической эволюции биоморф, и в частности в роде *Nepeta*.

N. mariae — высокогорный эндемик среднеазиатских гор. Он распространен на хребтах широтного направления северно-западной части Памиро-Алая и западной части Тянь-Шаня. В условиях Памиро-Алая особи вида произрастают на Туркестанском и Зеравшанском хребтах в поясе арчовников и степей. В условиях Тянь-Шаня на хребтах Ферганском, Чаткальском, Пскемском, Таласском *N. mariae* распространена от верхней границы лесного до субальпийского и альпийского поясов. В условиях субальпийского пояса вид встречается на влажных лужайках, по берегам рек, нередко на каменистых россыпях (Пояркова, 1954). Материал собран на Зеравшанском хребте в ущелье р. Вору (Таджикистан) в ксерофитных условиях на мелкозёмистом склоне в степном поясе гор (39°13'31.1" с.ш., 67°56'16.4" в.д., 3016 м над уровнем моря (у. м.)).

N. pulchella — эндемик, растущий в западной части Таласского Алатау. Особи вида произрастают в субальпийском поясе и в верхней полосе лесного пояса в луговых ценозах (Пояркова, 1953). Наши исследования в бассейне р. Жабаглы показали, что *N. pulchella* предпочитает расселение на экспозиционных вариантах северного макросклона Таласского хребта. Верхняя граница распространения проходит по субальпийскому поясу осевой части хребта. Наибольшее обилие достигается в разнотравно-злаковых субальпийских лугах. При цветении *N. pulchella* создается синий аспект по бортам рукавов временных водотоков и микропонижениям. Нижняя граница обитания проходит по луговому среднегорью, где особи приурочены к открытым участкам увалистого мезорельефа, принимая незначительное участие в сложении лугово-степных ценозов (Astashenkov *et al.*, 2017). Материал собран на территории Аксу-Жабаглинского заповедника в ксеромезофитных условиях субальпийского пояса (42°23'45.0" с.ш., 70°37'43.8" в.д., 2300 м над у. м.).

N. transiliensis — высокогорный эндемик Тянь-Шаня, растущий только в Заилийском Алатау (Казахстан) и в восточных областях Синцзяня (Китай). Особи произрастают в составе изреженных растительных группировок на каменистых склонах гор, встречаются по берегам рек в луговых сообществах (Пояркова, 1954; Буданцев, 1990). Материал собран в альпийском поясе в мезофитных условиях на каменистом русле притока р. Тургень на хр. Карач (Заилийский Алатау) (46°16'43.6" с.ш., 77°52'08.1" в.д., 2700 м над у. м.).

N. schugnanica — узколокальный эндемик Памира. Сегодня известно единственное место его произрастания — окр. пос. Нишусп (Западный Памир) (Кочкарева, 1986). Материал собран в мезофитных условиях в нижней части подвижного крупнообломочного осыпного склона, примыкающего к урезу воды основного русла р. Бинджюс (37°17'51.2" с.ш., 71°30'21.0" в.д., 2360 м над у. м.).

Основные методы, использованные в работе, — онтогенетический и сравнительно-морфологический. Они основаны на изучении биоморфы в процессе ее становления в ходе реализации онтогенеза особей (Meusel, 1953; Серебряков, 1962; Смирнова и др., 1976; Серебрякова, 1980).

При описании жизненных форм особей модельных видов использован эколого-морфологический подход Варминга—Серебрякова (Серебряков, 1954, 1962), который в настоящее время включает в себя комплексный анализ, основанный на изучении структурных элементов биоморфы (Серебрякова, 1977; Шафранова, Гатцук, 1994) и способов их сочленения в теле растений (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978; Марфенин, 1999; Нотов, 1999; Barthélémy, Caraglio, 2007). Тип биоморфы как естественная единица, воздействующая на среду обитания и имеющая элементарный источник фитогенного поля, выделен по характеру размещения структурных частей и степеней их автономности (моноцентрическая, неавтополицентрическая, явнополицентрическая) (Смирнова, 1987). При изучении онтоморфогенеза использованы концепция дискретного описания онтогенеза, впервые предложенная в России (Работнов, 1950; Уранов, 1975), и представления о его поливариантности (Жукова, 1995) и дополненные нами (Черемушкина, 2012). Календарный возраст особей установлен с помощью прямого подсчета годовых колец на анатомическом срезе каудекса, а также по числу сохранившихся ежегодных резидов (термин Е.Л. Нухимовского) (Нухимовский, 1997) на каудексе и корневище. При описании побегообразования у модельных видов использовались теоретические разработки по архитектуре трав (Серебрякова, 1977; Серебрякова, Петухова, 1978; Савиных, 2012), основанные на представлениях об архитектурных моделях деревьев (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978). Ход

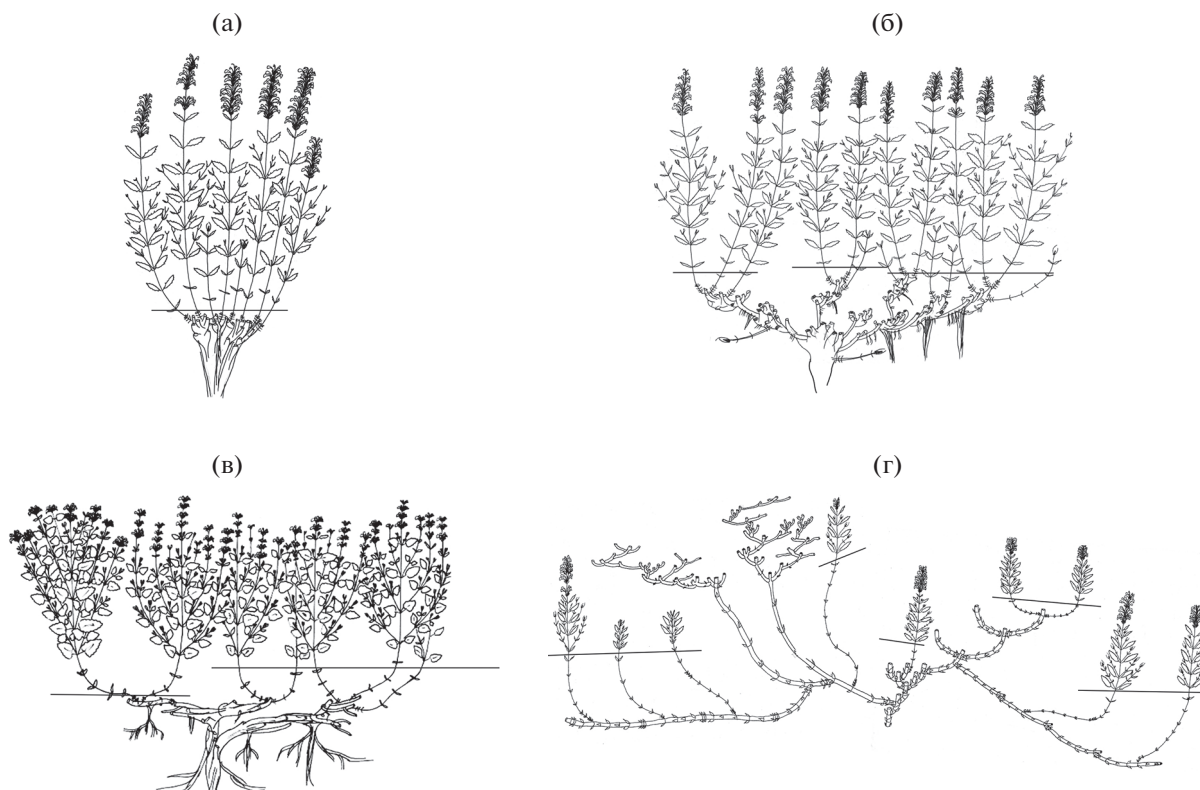


Рис. 1. Основные типы биоморф модельных видов. а — стержнекорневая (модель *N. mariae*), б — короткостержнекорневищно-стержнекорневая (*N. pulchella*), в — длинностержнекорневищно-стержнекорневая (*N. schugnanica*), г — длинностержнекорневищная (фрагмент клона, модель *N. transiliensis*).

соматической эволюции применительно к высшим растениям, связанный с изменением их жизненных форм, рассмотрен с учетом мнений многих исследователей (Серебряков, 1955; Хохряков, 1981; Серебрякова, 1983; Ping Li, Dohnston, 2000).

Под спящей почкой мы понимаем пазушную или придаточную почку, находящуюся в состоянии относительного покоя на протяжении нескольких лет, которая после пробуждения формирует моноподиальный побег.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Модельные среднеазиатские виды *Nepeta* относятся к многолетним поликарпическим травам, развивающимся по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования. *N. mariae* — типичный стержнекорневой каудексовый многолетник. В течение всего онтогенеза у растений сохраняется моноцентрическая биоморфа (рис. 1а) (Асташенков, Черемушкина, 2016).

Начиная с проростка и до виргинильного состояния, побегообразование осуществляется за счет функционирования почки возобновления, которая закладывается в базальной части ортотропного материнского побега в узле 2–3-го ме-

тамера (рис. 2а–г). Нижележащие почки не реализуются и становятся спящими. На 4–5-й год, переходя в виргинильное состояние, особи начинают ветвиться. Куст формируется за счет одновременного развертывания одной почки регулярного возобновления и одной спящей почки, причем растительная почка резиды начинает позапозапрошлогоднего прироста (рис. 2д). В редких случаях реализуется почка, сохранившаяся на резиде первых годовичных приростов. Начиная с этого состояния и до конца жизни растения, в побегообразовании помимо почки возобновления всегда участвует спящая почка. У растений, находящихся в генеративном состоянии, многолетняя основа куста образована ортотропными близко расположенными базальными частями побеговой системы. Как правило, первыми зацветают побеги, развернувшиеся из почек регулярного возобновления, а побеги, развившиеся из спящих почек, зацветают позже или остаются скрытогенеративными или вегетативными (рис. 2е). Такое развитие побегов приводит к растянутому по времени цветению особей в течение всего вегетационного сезона. Подобное нарастание и ветвление отмечено, например, у особей *Lagochilus ilicifolius* Bunge, растущих в степных сообществах Тувы (Черемушкина и др., 2016).

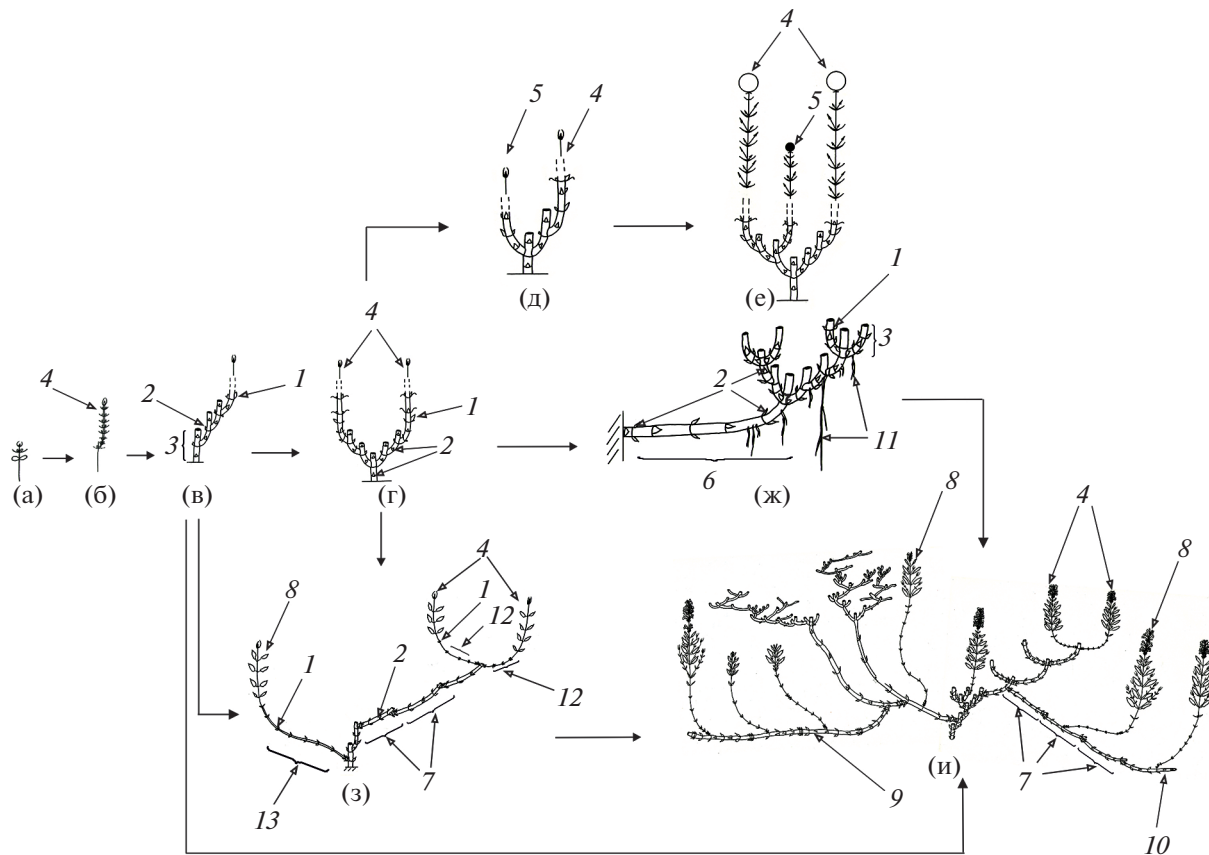


Рис. 2. Механизмы формирования и пути трансформации биоморф модельных видов. а–и — основные морфологические структуры особей, формирующиеся на различных этапах онтогенеза, стрелки — пути развития биоморф и их переходы. 1 — почка возобновления; 2 — спящая почка; 3 — резид укороченный; 4 — удлиненный побег, возникший из почки возобновления; 5 — удлиненный побег, возникший из спящей почки; 6 — раздвинутоузловой резид; 7 — удлиненный резид; 8 — длиннокорневищно-удлиненный побег; 9 — побег корневищный полициклический, 10 — побег корневищный моноциклический; 11 — придаточные корни; 12 — надземная базальная часть побега (элемент эпигеогенного корневища); 13 — подземная базальная часть побега (элемент гипогеогенного корневища).

Детальный анализ биоморф особей *N. pulchella* показал, что растения формируют две жизненные формы: стержнекорневую каудексовую и короткорневищно-стержнекорневую. Внутри стержнекорневой каудексовой биоморфы нами выделены две онтобиоморфы: компактнокаудексовая и рыхлокаудексовая (Astashenkov *et al.*, 2017). В течение онтогенеза происходит смена типа биоморфы с моноцентрической на неявнополицентрическую. Обычно стержнекорневая компактнокаудексовая онтобиоморфа формируется в крайних экологических условиях на границе верхнего предела произрастания — в криомезофитных лугах субальпийского пояса. Рыхлокаудексовая онтобиоморфа развивается на склонах гор по нижней границе распространения, обычно в лугово-степных сообществах. Побегообразование у особей этих биоморф происходит за счет функционирования почек регулярного возобновления, расположенных в узле третьего метамера. Чаше встречается короткорневищно-стержнекорневая биомор-

фа (рис. 1б), которая формируется в условиях мезофитных разнотравных лугов и образуется в результате трансформации рыхлокаудексовой биоморфы. Становление короткорневищно-стержнекорневой биоморфы начинается в молодом генеративном состоянии и связано с деятельностью спящих почек, развитие которых приводит к появлению раздвинутоузловых геофильных участков (рис. 2ж).

Побеги, развернувшиеся из спящих почек, удлиненные, моно-, реже дициклические, длина их геофильной части зависит от положения спящих почек на многолетних резидях (от 2 до 5 см), более длинные подземные участки отмечены у побегов, возникших из более старых почек. Обычно моноциклические побеги — вегетативные, дициклические — генеративные. В структуре дициклического побега первый годичный прирост состоит из плагитропной геофильной части, второй — из генеративного ортотропного побега. Отмирание побегов происходит до геофильного

участка с чешуевидными листьями. Почкой возобновления становится почка верхнего метамера сохранившегося резиды. Первый раздвинутоузловой резид становится первым звеном симподиально-нарастающего плагиотропного гипогеогенного корневища, связанного с каудикой каудекса.

Из верхней боковой почки удлиненного резиды на следующий год разворачивается новый моноциклический побег возобновления. После вегетации он отмирает до укороченной базальной части. Почками возобновления становятся почки второго-третьего метамера. В течение ряда лет развитие побегов следующих порядков осуществляется за счет почек, сохранившихся на укороченных резиды. Формируется парциальный куст — “центр закрепления”, состоящий в подземной сфере из системы симподиально-нарастающих укороченных резиды, которые образуют короткое корневище. На его многолетней части развивается большое число придаточных корней, которые углубляют в почву базальные части побеговых систем. Впоследствии один из придаточных корней утолщается, начинает лидировать в росте и после партикуляции особи функционально замещает главный корень — формируется придаточная корневая система с вторичным стержневым корнем. Новые “центры закрепления” появляются нерегулярно, что связано с периодичностью раскрытия новых спящих почек (от 2 до 5 лет). Число подобных “центров закрепления” может превышать 15. Моноцентрический тип биоморфы сменяется на неявнополицентрический. Корневище надстраивается резиды различной длины, что приводит к разрастанию осевых частей куста по периферии.

Особь вида *N. schugnanica* — длиннокорневищно-стержнекорневые растения (рис. 1в). В онтогенезе происходит смена типа биоморфы с моноцентрического на явнополицентрический.

На начальных этапах онтогенеза в побегообразовании особей участвуют только почки возобновления, расположенные в базальной части материнского побега годового прироста (рис. 2а–в). Начиная с виргинильного состояния, в результате увеличения общих размеров особи базальная часть побега текущего прироста вместе с верхлежащими (2–3) удлиненными метамерами полегает и засыпается субстратом. Почки, сохранившиеся в узлах верхних метамеров, становятся почками возобновления, остальные почки не реализуются и переходят в спящее состояние. Погребенный участок побега представляет собой первое звено удлиненного эпигеогенного корневища (рис. 2з). Впоследствии одновременное развитие нескольких побегов приводит к формированию куртины с развитой придаточной корневой системой. В генеративном состоянии в побегообразовании помимо почек возобновления включаются спящие почки, пробуждение которых приводит к форми-

рованию длиннокорневищноудлиненных побегов (термин Л.Е. Гатцук) (Гатцук, 1974). Эти побеги имеют геофильную часть с удлиненными метамерами, несущими чешуевидные листья, и надземную фотосинтезирующую часть также с удлиненными метамерами. Отмирание побегов происходит до геофильной части, сохранившийся удлиненный резид встраивается в общую структуру куртины — формируется комбинированное эпигипогеогенное корневище. Цикличность корневищных побегов зависит от положения спящих почек на многолетних частях растения, они могут быть моно-, ди-, реже трициклическими. Появление удлиненного корневища приводит к разрастанию особи, захвату и удержанию за ней территории. Подобное развитие отмечено нами у ряда видов *Nepeta* (*N. bucharica*, *N. formosa*), в том числе у особей *N. sibirica* (Водолазова и др., 2010).

N. transiliensis — типичный длиннокорневищный многолетник (рис. 1г). В онтогенезе особей меняется тип биоморфы с моноцентрического на явнополицентрический. До первого цветения особи находятся в виде компактных образований, смена биоморфы наступает в молодом генеративном состоянии. Начиная с проростка и до первого цветения, побегообразование осуществляется за счет раскрытия только почек возобновления, расположенных в базальной части побега. В структуре побега зона возобновления представлена тремя сильно сближенными и 1–2 удлиненными метамерами. В узлах последних закладываются почки возобновления, нереализованные почки становятся спящими. В молодом генеративном состоянии из спящих почек начинают разворачиваться длиннокорневищно-удлиненные и корневищные побеги, имеющие различную цикличность (рис. 2и). Корневищные побеги занимают плагиотропное направление роста, их метамерная протяженность не превышает семи метамеров, а их развитие, как правило, заканчивается отмиранием терминальной почки без выхода ее на поверхность почвы. Такой побег замещается новым корневищным побегом за счет разворачивания одной боковой почки, расположенной в узле последнего, обычно шестого метамера. В результате подземного сочленения образуется симподиальное корневище, состоящее из 5–7 годичных приростов. В редких случаях корневищный побег способен нарастать моноподиально в течение 3–4 лет. Каждый отдельный годичный прирост за счет раскрытия спящих почек ветвится. Побеги $n + 1$ -го порядка характеризуются различной цикличностью от моно- до полициклических, а длина их геофильной части может достигать 30 см. Развитие корневищных побегов приводит к образованию куртины.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученных результатов и имеющихся опубликованных данных по онтогенезу и сравнительной морфологии растений разных жизненных форм показал, что раскрытие спящих почек — один из определяющих механизмов изменения и формирования биоморф у некоторых видов растений. Нет сомнения, что реализация спящих почек приводит к формированию общего габитуса древесных форм, что убедительно отражено в ранее опубликованных работах (Серебряков, 1954; Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1986; и др.). Также очевидна компенсаторная функция спящих почек, связанная с пережиданием неблагоприятных воздействий окружающей обстановки (Серебряков, 1959; Смирнова и др., 1984) или поддержанием жизнеспособности особи на финальных этапах ее развития (Серебряков, 1952; Борисова, 1961; и др.). С одной стороны, развитие спящих почек в онтогенезе можно рассматривать как результат реакции на изменяющиеся условия обитания, с другой — как генетически закрепленную программу побегообразования.

В некоторых литературных источниках приводятся прямые указания на изменения константной биоморфы в результате деятельности спящих почек у видов, оказавшиеся в нетипичных для них местообитаниях. Ранее было отмечено, что у некоторых древесных форм рода *Potentilla* L. развитие спящих почек приводит к формированию горизонтальных удлинённых ксилоризом (Гатцук и др., 1974). Так, при раскрытии спящих почек у особей *Potentilla fruticosa* L. развиваются удлинённые ксилоризомы, которые, выходя на поверхность почвы, образуют оси возобновления, а в результате кущения последних формируются парциальные кусты. У родственного вида *Potentilla bifurca* L. травянистой жизненной формы (Шафранова, 1970; Басаргин, 2011) на начальных этапах онтогенеза нарастающая в течение ряда лет моноподиально главная ось переходит в фазу куртины за счет развития спящих почек, в результате чего формируются горизонтальные гипогеегенные корневища с чешуевидными листьями. Подобный механизм формирования корневища описан также для *Thermopsis lanceolata* R. Br., *Silene repens* Patr. и др. (Басаргин, 2011). Такое побегообразование происходит регулярно и, скорее всего, закреплено генетически. Трансформация биоморфы за счет реализации спящих почек отмечена у некоторых видов рода *Hedysarum* L. (Karnaukhova, 2015). У особей *Scutellaria supina* L. описаны механизмы перестройки биоморфы из стержнекорневой в длиннокорневищно-стержнекорневую в результате появления из спящих почек удлинённых дикичлических побегов замещения (Cheryomushkina, Guseva, 2015). Авторы рассматривают различные модификации биоморфы особей этого вида, в

том числе с участием спящих почек, как образец возможных эволюционных морфологических трансформаций травянистой биоморфы в роде *Scutellaria* L.

Таким образом, на примере среднеазиатских представителей рода *Nepeta*, объединённых группой родства на уровне секции, показана роль спящих почек в побегообразовании особей, в становлении и трансформации биоморф.

Элементарной конструкционной единицей у модельных видов является резид, а в качестве базовой жизненной формы мы принимаем моноцентрическую стержнекорневую компактнокаудексовую (модель *N. mariae*). Характерная особенность становления такой биоморфы — регулярное функционирование спящих почек и построение многолетней основы растения укороченными ортотропными резидами. Нерегулярное пробуждение спящей почки и появление побега, имеющего раздвинутоузловой геофильный участок, приводит к образованию следующей структурной единицы — раздвинутоузловой резиды. На основе такого резиды формируется парциальный куст, который нарастает укороченными резидами $n + 1$ -го порядка в течение нескольких лет, образуя короткое корневище (модель *N. pulchella*). Становление длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы (модель *N. schugnanica*) связано с регулярным пробуждением спящих почек, что приводит к формированию длиннокорневищноудлинённых побегов. Одновременно с этим происходит погружение удлинённых базальных частей текущих побегов, возникших из почек возобновления. Это сопровождается образованием удлинённого комбинированного эпигипогеегенного корневища. Регулярное участие в побегообразовании спящих почек и появление подземных корневищных побегов, которые в свою очередь становятся основой для развития разветвлённой побеговой системы, характерно для типичной длиннокорневищной биоморфы с гипогеегенным удлинённым корневищем (модель *N. transiliensis*). Появление такой конструкционной единицы, как раздвинутоузловой резид, приводит к дезинтеграции особи в пространстве и смене биоморфы с моноцентрической на полицентрическую.

Скорее всего, повышенное увлажнение высокогорий и избыточный уровень водообеспечения растений в условиях прибрежных экотопов способствуют развитию длиннокорневищных биоморф с хорошо развитой системой придаточных корней. Мезофитные экологические условия дают предпосылки для формирования корневищных растений (Любарский, 1967).

Изменение типа биоморфы в ходе развития особей видов *Nepeta* от моноцентрической до неявно- и явнополицентрической за счет развития удлинённых конструкционных единиц приводит

к захвату и удержанию пространства, что в эволюционном отношении могло оказаться одним из путей, обеспечивших устойчивое существование вида в современных эколого-фитоценологических условиях.

Реализация спящих почек в побегообразовании модельных видов через формирование побеговых систем и построение из их элементов общего габитуса растения являются адаптацией особей к высокогорным условиям обитания. Таким образом, функционирование спящих почек и развитие их в конструкционные элементы на примере видов *Nepeta sect. Spicatae* можно рассматривать как ароморфоз в эволюции жизненных форм растений, приводящий к усилению побегообразования и возникновению переходных и новых биоморф.

Работа выполнена по проекту Государственного задания Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН №АААА-А17-117012610053-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) // Раст. мир Азиат. Рос. 2016. № 4(24). С. 22–29.
- Басаргин Е.А. Биоморфология некоторых длиннокорневищных видов растений и структура их ценопопуляций на юге Сибири. Дис. канд. биол. наук. Новосибирск, 2011. 136 с.
- Борисова И.В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1961. Вып. 13. С. 54–132.
- Буданцев А.Л. Систематика рода *Nepeta* (Lamiaceae). Виды секции *Spicatae* // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 1004–1013.
- Водолазова С.В., Черемушкина В.А., Колегова Е.Б., Мяделец М.А. Онтогенез, структура ценопопуляций и эколого-ценотическая характеристика *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) в Хакасии // Раст. ресурсы. 2010. Т. 46. Вып. 1. С. 3–16.
- Гатицук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84–100.
- Гатицук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 16–36.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с.
- Зёдинг Г. Ростовые вещества растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1955. 389 с.
- Кожеевников А.В. Весна и осень в жизни растений. М.: Моск. об-во испытателей природы, 1950. 238 с.
- Кочкарева Т.Ф. Семейство Lamiaceae // Флора ТаджССР. Л.: Наука, 1986. Т. 8. С. 104–142.
- Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: КГУ, 1967. 184 с.
- Любименко В.Н. О спящих почках // Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей. Отд. ботан. 1900. Т. 30. Вып. 3. С. 195–259.
- Ляшенко Н.И. О спящих почках кустарников // Ботан. журн. 1958. Т. 43. № 7. С. 1039–1047.
- Ляшенко Н.И. Биология спящих почек. М.; Л.: Наука, 1964. 85 с.
- Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера: М.: Наука, 1986. 208 с.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 151 с.
- Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 60–79.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии высших растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
- Османова Г.О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2007. 184 с.
- Пояркова А.И. Новые виды котловника // Ботан. мат. герб. БИН АН СССР. 1953. Т. 15. С. 282–320.
- Пояркова А.И. Семейство Lamiaceae // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 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.: Наука, 1950. 176 с.
- Савиных Н.П. Архитектура трав // Актуальные проблемы современной биоморфологии: Матер. II Всероссий. школы-семинара. Киров: Радуга-Пресс, 2012. С. 342–354.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 390 с.
- Серебряков И.Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных // Уч. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 21–89.
- Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. № 3. С. 71–91.
- Серебряков И.Г. Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмоскovie // Уч. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 39–51.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 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. Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 75–86.
- Серебрякова Т.И. Почка как этап развития побега // Тез. докл. VII Всесоюз. ботан. об-ва. Л.: Наука, 1983. С. 232.
- Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. “Архитектурная модель” и жизненные формы некоторых травяни-

- стых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 51–64.
- Смирнова О.В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квасисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216–225.
- 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. М.: Наука, 1976. С. 14–44.
- Стещенко А.П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира // Тр. Бот. ин-та. АН ТаджССР. 1956. 50 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. М.: Наука, 1975. № 2. С. 7–34.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 279 с.
- Черемушкина В.А. Особенности онтогенеза короткокорневищных растений // Растительный мир и его охрана: Матер. Междунар. науч. конф., посвященной 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции, г. Алматы, 5–7 сентября 2012 года. Алматы: ЛЕМ, 2012. С. 396–398.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А., Денисова Г.Р. Характеристика *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) в краевых популяциях Тувы // Раст. ресурсы. 2016. Т. 52. Вып. 3. С. 381–396.
- Шафранова Л.М. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка (*Potentilla* L.): Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1970. 30 с.
- Шафранова Л.М., Гатицук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1994. С. 6–7.
- Aaron I. Dormant and adventitious buds // Science. 1946. V. 104. 329 p.
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Grebenjuk A.V., Dzumanov S.D. Transformation of life forms and ontogenetic structure of *Nepeta pulchella* Pojark. coenopopulations in Acsy-Zhabaglinsky nature reserve // Contem. Probl. Ecol. 2017. V. 10. № 6. P. 758–771.
- Baldini E., Mosse B. Observations on the origin and development of spheroblasts in the apple // J. Hortic. Sci. 1956. V. 31. S. 156–162.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. № 99(3). P. 375–407.
- Büsgen M. Bau und Leben unserer Waldbäume Illus. Jena. 1897. 230 s.
- Chandler W. Fruit growing. Cambridge: Riverside Press, 1925. P. 14–19.
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) // Contem. Probl. Ecol. 2015. V. 8. № 5. P. 624–635.
- Esser P. Die Entstehung der Blüten am alten Holze // Verh. Nat. Hist. Verein. Bonn: Jahrg. 1887. Bd 44(4). S. 69–112.
- Getmanets I.A. Morphoadaptive determination of structural diversity of biormorphs of *Salix* L. species in Southern Urals // Contem. Probl. Ecol. 2015. V. 8. № 5. P. 574–583.
- Goebel K. Organographie der Pflanzenzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Aufl. 3. Teil. 1. Jena: Fisher, 1928. 642 s.
- Haberlandt G. Eine botanische Tropenreise. Aufl., 3. Leipzig: Endemann, 1926. 292 s.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson, 1970. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests. Berlin; N.Y.: Springer, 1978. 441 p.
- Hartig Th. Vollständige Naturgeschichte der Forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. Berlin: A. Förstner'sche Verlagsbuchhandlung, 1851. 580 s.
- Jost L. Über schlafende Knospen // Flora. 1925. Bd 118/119. S. 289–299.
- Karnaukhova N.A. Ontogenesis and life forms of *Hedysarum* (Fabaceae) in south Siberia // Contem. Probl. Ecol. 2015. V. 8. № 5. P. 614–623.
- Khutornoi O.V., Velisevich S.N., Vorob'ev V.N. Ecological variation in the morphological structure of the crown in Siberian stone pine at the Timberline // Russ. J. Ecol. 2001. V. 32. № 6. P. 393–399.
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yassinskaya O.I., Dubach A.M. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions // Contem. Probl. Ecol. 2015. V. 8. № 5. P. 584–597.
- Meusel H. Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterranmitteleuropäischen Angiospermen – Gattungen // Flora. 1953. Bd 139. H. 3. S. 333–393.
- Měch R., Prusinkiewicz P. Visual models of plants interacting with their environment // Computer Graphics Proceedings, Annual Conference Series, ACM SIGGRAPH. New Orleans, Louisiana: Assn for Computing Machinery, 1996. P. 367–410.
- Millet J., Bouchard A., ?delin C. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest // Can. J. Bot. 1998. V. 76. № 12. P. 2100–2118.
- Nikolini E., Chanson B., Bonne F. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.) // Ann. Bot. 2001. V. 87. P. 737–750.
- Ping Li., Dohnston M.O. Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century // Bot. Rev. 2000. V. 66. P. 57–88.
- Sabatier S., Barthélémy D. Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae) // Ann. Bot. 2001. V. 87. P. 117–123.
- Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. V. 1. Praga: Rivnac, 1905. 274 s.

**Role of Dormant Buds in Transformation of Herbaceous Biomorphs
(Based on the Example of *Nepeta* L. sect. *Spicatae* (Benth.) Pojark. Species)**

A. Yu. Astashenkov^{1, #} and V. A. Cheryomushkina¹

¹*Central Siberian Botanical Garden SB RAS, ul. Zolotodolinskaya 101, Novosibirsk, 630090 Russia*

[#]*e-mail: astal@bk.ru*

This article is devoted to the role of dormant buds in formation and transformation of herbaceous life forms of plants basing on the example of a number of *Nepeta* species. Different variants of shoot formation and rearrangement mechanisms of biomorphs containing dormant buds are described. It is established that regular and irregular development of dormant buds may lead to the formation of shortened, remote-nodal and elongated residues which provide the basis for development of new shoot structures (shoot systems, rooting partial formations) characteristic of long-rooted biomorphs.