

МОРФОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *NEPETA PODOSTACHYS (LAMIACEAE)* В УСЛОВИЯХ ТАДЖИКИСТАНА

В.А. Черёмушкина, А.Ю. Асташенков

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: cher.51@mail.ru, astal@bk.ru

Изучены морфогенез особей, структурно-морфологическая поливариантность побеговых систем *Nepeta podostachys* Benth. и онтогенетическая структура ценопопуляций в различных эколого-фитоценологических условиях Таджикистана. Описаны структурно-функциональные зоны монокарпического побега и их поливариантность. Исследования трех ценопопуляций показали, что ЦП нормальные, онтогенетические спектры неполноценные, одновершинные с центрированным и левосторонним типами. Полученные онтогенетические спектры отражают темпы развития особей и поливариантность онтогенеза.

Ключевые слова: *Nepeta podostachys*, морфогенез, структурная морфология, ценопопуляции, адаптация, Таджикистан.

MORPHOGENESIS AND COENOPULATION ONTOGENETIC STRUCTURE OF *NEPETA PODOSTACHYS (LAMIACEAE)* IN TAJIKISTAN

V.A. Cheryomushkina, A.Yu. Astashenkov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: cher.51@mail.ru, astal@bk.ru

Morphogenesis of the individuals, structural-morphological polyvariation of the *Nepeta podostachys* Benth. shoot systems and the ontogenetic structure of coenopopulations in different ecological-phytocoenotic conditions of Tajikistan were studied. Structural-functional areas of the monocarpic shoots and their polyvariation were described. It was established that studied three coenopopulation were normal but old individuals or may be absent. Their ontogenetic spectra had centric and left-hand types. The resulting spectra reflect the pace of development of individuals and polyvariation of ontogeny.

Key words: *Nepeta podostachys*, morphogenesis, structural morphology, coenopopulation, adaptation, Tajikistan.

ВВЕДЕНИЕ

Для видов с широкой эколого-ценотической амплитудой распространения особенно важен комплексный подход при характеристике их адаптации к различным факторам окружающей среды. Изучение онтоморфогенеза, структурно-функциональных особенностей побеговых систем и популяционно-демографический анализ их ценопопуляций позволяют выявить механизмы устойчивости растений в различных местообитаниях.

Объект исследования – *Nepeta podostachys* Benth. (семейство *Lamiaceae*) – это полиморфный вид с широким ареалом. По мнению А.И. Поярковой (1954), в изменчивости этого вида нет какой-либо географической закономерности. Как отмечает А.Л. Буданцев (1993), это связано с тем, что для видов рода *Nepeta* характерно образование полиморфных комплексов, внутри которых ограничение отдельных рас осложня-

ется процессами гибридизации. Вид в основном сконцентрирован в Средней Азии (на Памиро-Алае), в Иране, а также в восточной части Афганистана и Кашмире. Приурочен к горным территориям и произрастает от предгорий до высокогорий на высотах от 1200 до 4100 м над ур. м. Растет в поясах чернолесья и арчовников, крупнотравных полусаванн и степей, субальпийских лугов и трагакантов, нередко встречается в высокогорных пустынях и криофитоне. Входит в состав различных разнотравных, кустарничковых и лесных ценозов и может выступать в качестве эдификатора сухих степных и петрофитных группировок. Обитает на галечниках, осыпях, щебнистых склонах (Пояркова, 1954; Кочкарева, 1986; Буданцев, 1993).

Цель данной работы – изучить онтоморфогенез и онтогенетическую структуру ценопопуляций *Nepeta podostachys* в различных условиях Таджикистана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения морфогенеза и структурной организации монокарпических побегов были собраны растения всех онтогенетических состояний, произрастающие в различных эколого-фитоценологических и географических условиях Таджикистана: на южном и северном макросклонах Гиссарского, южном макросклоне Дарвазского и северо-восточном макросклоне Вахшского хребтов; крутых, пологих и выровненных степных участках, каменистых и щебнистых склонах, на подвижных и закрепленных осыпях; с повышенным и умеренным увлажнением; на различных по высотному градиенту местообитаниях от $h = 2000$ до 3300 м над ур. м.

Онтогенетическая структура ЦП 1 изучена в средней части щебнистого с выходами крупных камней эродированного склона северо-западной экспозиции южного макросклона Гиссарского хребта (ущелье р. Зидды, кишлак Хазор, $N 39^{\circ}03'37.2''$, $E 068^{\circ}52'05.2''$, $h = 2547$ м над ур. м.) в поясе крупнотравных полусаванн в разнотравном эремуросово-зопниково-котловинном сообществе. Первый ярус травостоя (высотой в 60.0 – 80.0 см) представлен *Eremurus hissaricum* Vved., *Aconogonon coriarium* (Grig.) Sojak с незначительным участием *Prangos pabularia* Lindl. и *Ferula kuhistanica* Korov. Во втором ярусе (высотой в 35.0 – 40.0 см) доминируют *Phlomis fruticetorum* Gontsch., *Nepeta podostachys* Benth., *Elaeosticta hirtula* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichom., *Origanum tyttanthum* Gontsch., *Adonis turkestanica* (Korsh.) Adolf., в третьем ярусе (высотой в 20.0 – 30.0 см) преобладает *Ziziphora pamiroalaica* Jus. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя в сообществе колебалось от 30 до 50 %, проективное покрытие (ПП) изучаемого вида не превышало 4 – 5 %. ЦП 2 располагалась также на южном макросклоне Гиссарского хребта (ущелье р. Майхура, недалеко от нового Анзобского перевала, $N 39^{\circ}03'47.1''$, $E 068^{\circ}41'17.7''$, $h = 2185$ м над ур. м.) в средней части склона западной экспозиции в поясе крупнотравных полусаванн в югановом сообществе. В первом ярусе преобладали *Prangos pabularia*, *Inula helenium* L., *Aconogonon coriarium*, *Ferula kuhistanica*, во втором – *Adonis turkestanica*, *Nepeta podostachys*, в третьем – *Ziziphora pamiroalaica*. ОПП 10 – 15 %, ПП 1 – 3 %. ЦП 3 изучена на южном макро-

склоне Дарвазского хребта в ущелье р. Дараипшихара (кишлак Пшихара, $N 38^{\circ}25'09.2''$, $E 071^{\circ}15'59.4''$, $h = 2464$ м над ур. м.) у подножия правого борта ущелья на выровненном участке, покрытом крупными камнями и расположенном между языками сели в петрофитной группировке. ОПП травяно-кустарниковой растительности составляло 30 – 35 %, ПП *Nepeta podostachys* – 10 – 15 %. В группировке из кустарников присутствовали *Ephedra intermedia* Schrenk, подрост *Rosa korshinskiana* Bouleng., из трав – *N. podostachys*, *Bothriochloa ischaemum* (L.) Kenr., *Incarvillea olgae* Regel, *Artemisia porrecta* Krasch. ex Poljak., росли *Hypericum scabrum* L., *Piptatherum vicarium* (Grig.) Roshev. ex E. Nikit. и др.

В работе использованы основные популяционно-онтогенетические и демографические подходы. При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза (Пошкурлат, 1941; Работнов, 1950; Уранов, 1975; и др.). Фазы морфогенеза и структурная организация побеговой системы описаны согласно представлениям W. Troll (1964), И.Г. Серебрякова (1962), Т.И. Серебряковой (1977, 1987), Л.С. Мусиной (1976), О.В. Смирновой с соавт. (1976), И.В. Борисовой, Т.А. Поповой (1990). Онтогенетический спектр описывался на основе учета 40 площадок размером в 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной в 1 м вдоль и поперек склона. За счетную единицу были взяты особь и клон. Характеристика онтогенетической структуры ЦП дана по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Тип популяции определялся по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001). В качестве интегральных характеристик популяционной структуры использованы следующие демографические показатели: Δ – индекс возрастности (Уранов, 1975) и ω – индекс эффективности (Животовский, 2001). Экологическая плотность устанавливалась, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Потенциальная семенная продуктивность рассчитывалась на побег путем прямого подсчета цветков в соцветиях. Названия видов растений даны по С.К. Черепанову (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

N. podostachys – многолетнее моноцентрическое поликарпическое стержнекорневое каудексовое травянистое растение с моноциклическими удлиненными побегами. Ксерофит. Гемикриптофит.

Изученные нами особи, в зависимости от условий обитания, могут полностью партикулировать, в результате чего образуется клон. В свою очередь, он бывает компактным или рыхлым. Ниже приводится морфогенез для двух вариантов развития особей.

Морфогенез

стержнекорневой каудексовой биоморфы

Стержнекорневая биоморфа формируется во всех исследованных местообитаниях в условиях недостаточного или умеренного увлажнения (рис. 1, а).

Начиная с проростка и до имматурного состояния, особи находятся в фазе первичного побега. Проросток представляет собой двусемядольное растение с хорошо выраженным гипокотилем. В год пророста-

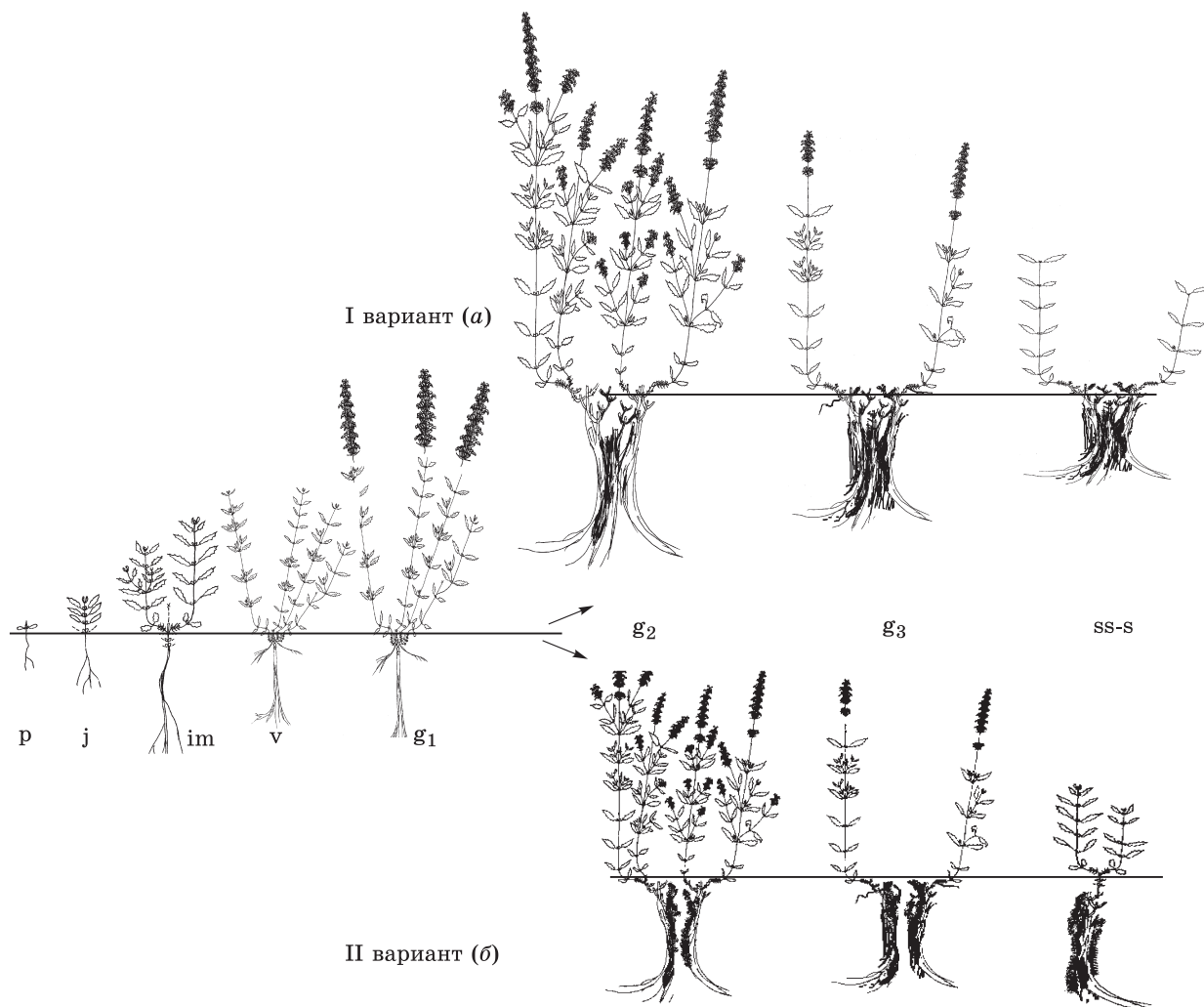


Рис. 1. Поливариантность морфогенеза *Nepeta podostachys*.

ния семян особи переходят в ювенильное онтогенетическое состояние. Нарастая моноподиально, растение формирует удлинённый побег, на котором расположены накрест супротивно зелёные листья. Осенью главный побег отмирает до базальной части, на которой сохраняются 2–3 метамера. За счёт контрактильной деятельности корня базальная часть первичного побега втягивается в почву. На второй год особи переходят в имматурное онтогенетическое состояние. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Особи начинают ветвиться и вступают в фазу первичного куста, которая длится до конца онтогенеза. Побеги возобновления разворачиваются из двух верхних по положению почек, расположенных на сохранившейся укороченной базальной части прошлогоднего побега.

Нижележащие почки становятся спящими. В структуре вегетативных побегов четко выделяются базальная укороченная часть, состоящая из 2–4 сближенных метамеров с чешуевидными листьями, и удлинённая, состоящая из 8–13 метамеров с зелёными

листьями. Почки закладываются в пазухах всех листьев. Почки, находящиеся в пазухах чешуевидных листьев, становятся почками возобновления.

В пазухах зелёных листьев, помимо основных почек, закладываются сериальные. Как правило, в пазухе одного листа формируется одна сериальная почка. Она закладывается после разворачивания основной почки и в имматурном состоянии остается нереализованной. Побеги возобновления в надземной части ветвятся. Боковые побеги появляются из основных пазушных почек, они силлептические, удлинённые, на их осях разворачиваются 2–4 пары зелёных листьев. В подземной сфере особи начинает формироваться каудекс. Он состоит из базального участка первичного побега и нижних осевых частей побегов текущего года.

На 3–5 год особи зацветают. У кустящихся молодых генеративных растений формируются 4–8 удлинённых монокарпических побегов. В этом состоянии меняется положение зоны возобновления. Побеги разворачиваются из почек, находящихся в пазухах

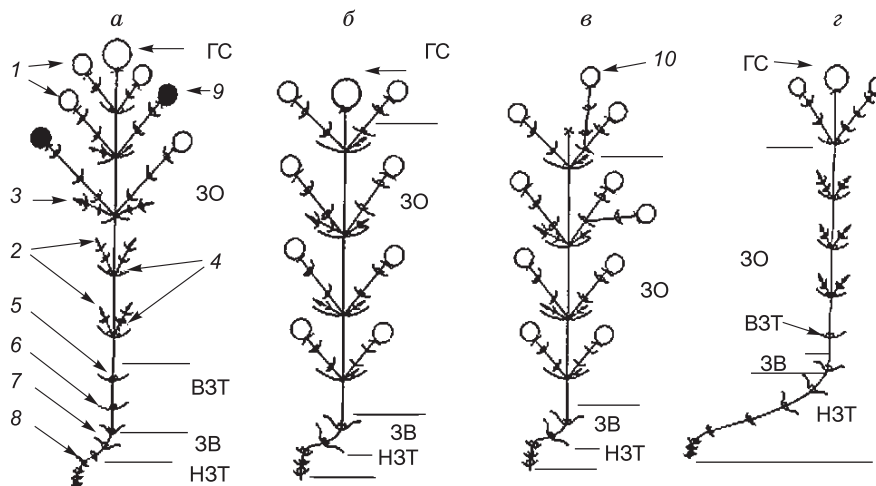


Рис. 2. Структура и поливариантность монокарпического побега *Nepeta podostachys*:

1 – паракладии; 2 – вегетативные побеги II порядка; 3 – сериальные вегетативные побеги; 4 – сериальная почка; 5 – основная пазушная почка; 6 – зеленый лист; 7 – переходный лист; 8 – чешуевидный лист; 9 – скрытогенеративный побег; 10 – паракладии II порядка. НЗТ – нижняя зона торможения; ЗВ – зона возобновления; ВЗТ – верхняя зона торможения; ЗО – зона обогащения; ГС – главное соцветие.

верхних листьев на сохранившемся остатке побега прошлого года. Типичное строение монокарпического побега представлено схематично на рис. 2, а. Базальная часть побега текущего года имеет косоортотропное положение, на ней разворачиваются 3–4 пары чешуевидных листьев, на удлиненном ортотропном участке – 7–10 пар зеленых листьев, побег заканчивается соцветием. Соцветие верхушечное и представляет собой открытый фрондулозный колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных редуцированных дихазиев. На оси генеративного побега формируются силлептические вегетативные боковые побеги. Каудекс ветвистый, образован симподиальной системой резидов разной длины, возраста и порядка. У каудекса и главного корня начинается продольное расщепление.

В зрелом генеративном состоянии куст состоит из 7–15 генеративных побегов. Метамерность побегов остается относительно постоянной (3–4 метамера с чешуевидными и до 10 метамеров с зелеными листьями). Генеративные побеги по всей длине ветвятся, формируются силлептические вегетативные побеги и паракладии. В этом состоянии из сериальных почек разворачиваются удлиненные вегетативные побеги – *сериальные*. Таким образом, в пазухе одного листа развиваются два боковых побега. На различных генеративных побегах число паракладий составляет от 2 до 6. У некоторых особей монокарпический побег может представлять собой синфлоресценцию, состоящую из главного соцветия и паракладий (рис. 2, б). В случае повреждения терминальной почки материнского побега возможно формирование паракладий III порядка (рис. 2, в). Каудекс многоглавый, состоит из 3–5 каудикул, а за счет акронекроза тканей происходит его частичная партикуляция. Установить про-

должительность состояния и точный календарный возраст особи из-за сильного разрушения куста не представляется возможным.

В старом генеративном состоянии многолетняя центральная часть куста представлена большим числом накопившихся отмерших остатков побегов. Куст состоит из 3–7 генеративных побегов, часть из которых может быть скрытогенеративными. Побеги возобновления разворачиваются, как правило, из спящих почек, сохранившихся на многолетней части каудекса. Генеративный побег в надземной части также ветвится, образуя паракладии и силлептические вегетативные побеги. Сериальные почки закладываются, но остаются нереализованными. Особи постгенеративного периода (сенильное и субсенильное состояния) в надземной сфере имеют облик виргинильных или имматурных растений. Центральная часть куста большей частью глубоко расщеплена. Живые участки смещены на периферию. Вегетативные побеги в числе от 2 до 4 разворачиваются, чаще всего, из спящих почек.

У особей, находящихся в зрелом генеративном состоянии, нами описаны структурно-функциональные зоны монокарпического побега:

Нижняя зона торможения (НЗТ) – расположенная всегда в почве базальная часть побега, состоящая из 2–4 сближенноузловых метамеров, несущих чешуевидные листья. Боковые почки формируются в пазухе каждого листа и со временем могут отмирать.

Зона возобновления (ЗВ) – расположенный в почве косоортотропный участок, находящийся выше НЗТ, состоящий из 1–2 раздвинутоузловых метамеров с чешуевидными или переходными листьями. В пазухах таких листьев закладываются почки будущих побегов возобновления.

Средняя зона торможения (СЗТ) – надземный участок побега протяженностью 1–4 метамера с удлиненными междоузлиями, несущий настоящие зеленые, реже переходные листья с боковыми почками и выполняющий функцию фотосинтеза.

Зона обогащения (ЗО) – надземный с 8–10 раздвинутоузловыми метамерами разветвленный участок побега, несущий настоящие зеленые листья. В зоне обогащения формируются параклади, силлептические вегетативные удлиненные побеги и сериальные побеги. Функционально эта зона обеспечивает увеличение фотосинтезирующей поверхности растения и несет функцию размножения и расселения семян.

Зона главного соцветия (ГС) – участок протяженностью 7–9 метамеров со сближенными узлами, часто прерывистый одним первым удлиненным метамером. Основная функция данной зоны – репродуктивная.

Морфогенез особей, формирующих клон

Формирование клона в ЦП 1 связано с антропогенной нагрузкой (выпасом), а также с повышенным увлажнением и произрастанием особей на подвижном субстрате на более крутых склонах Гиссарского и Дарвазского хребтов.

Начиная с проростка и до имматурного состояния, особи нарастают моноподиально и находятся в фазе первичного побега (см. рис. 1, б). После первого переворачивания в имматурном состоянии происходит ветвление и смена нарастания особей. Растения переходят в фазу первичного куста и находятся в этой фазе до зрелого генеративного состояния. Под действием антропогенной нагрузки и подвижности субстрата у особей изменяется функциональная структура побега. В этом случае надземная часть побега, несущая СЗТ, полегает и за счет удлинения междоузлий вытягивается. Контрактильная деятельность корня ослабевает, вследствие чего удлиненная часть побега не втягивается в почву и остается на поверхности субстрата. Придаточные корни образуются крайне редко. Почками возобновления становятся верхние почки, расположенные на участке побега с удлиненными междоузлиями, нижние по положению почки – спящими. Таким образом, ЗВ смещается вверх по оси, тем самым вытесняя СЗТ или полностью ее замещая, а НЗТ увеличивается в протяженности (см. рис. 2, з). Удлинение НЗТ также связано с полеганием и ростом побега под большими камнями. Так, в условиях южного макросклона Дарвазского хребта (ЦП 3) НЗТ у особей может достигать 15.0 см.

В зрелом генеративном состоянии особи полностью партикулируют в результате разрушения каудекса и расщепления корня и переходят в фазу клона, которая длится до отмирания. Формирование клона может сдвигаться на более позднее онтогенетическое состояние (g_3 или ss). Отличие *компактного* клона от *рыхлого* заключается в пространственном расположении партикул. У рыхлого клона партикулы могут находиться относительно друг друга на расстоянии 10.0–15.0 см. Кустящиеся партикулы в числе 3–4 не омоложены и стареют вместе с клоном.

В старом генеративном состоянии особи также представлены клоном, в котором насчитывается не более 2–3 генеративных побега. В постгенеративном периоде в клоне кустящаяся партикула имеет два, реже более, вегетативных побегов имматурного или виргинильного типа и живой участок главного корня.

Самоподдержание ЦП *N. podostachys* осуществляется исключительно семенным путем. Обследование ЦП 1 показало, что особи *N. podostachys* росли на всем протяжении склона, чаще всего незначительными скоплениями. За счетную единицу в ЦП нами были приняты особь и клон. Экологическая плотность составила 3.5 экз./м². Изученная ЦП нормальная, полноценная, по классификации “дельта–омега” зрелая, индекс возрастности (Δ) = 0.55, индекс эффективности (ω) = 0.77. Онтогенетический спектр одновышинный центрированный. Абсолютный максимум в спектре приходится на зрелые генеративные особи (32 %) (рис. 3). Это связано с одной из биологических особенностей развития вида, данный этап в онтогенезе отмечен как самый продолжительный.

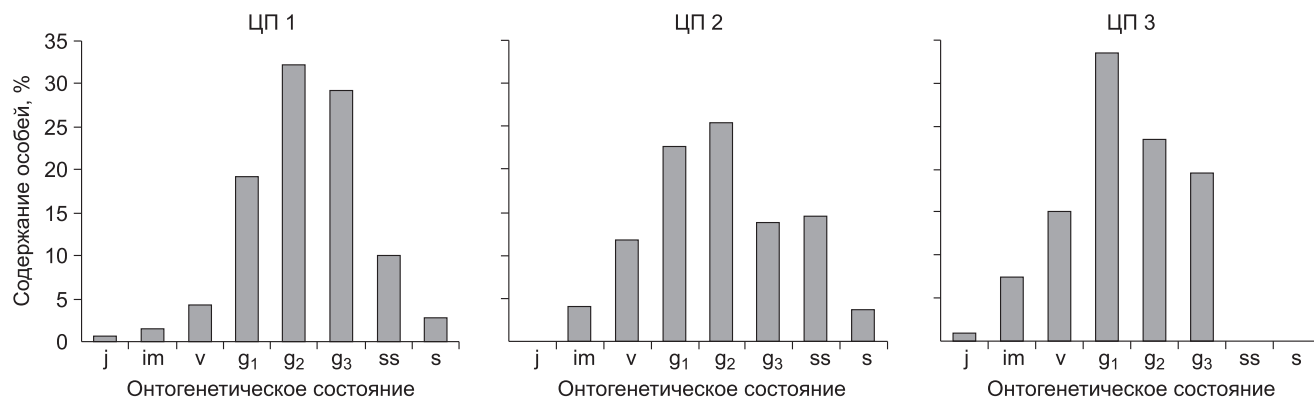


Рис. 3. Онтогенетические спектры ЦП *N. podostachys*.

Высокая доля старых генеративных растений (29 %) связана с образованием клона в этом состоянии, при котором замедляются темпы развития, и численность старых особей возрастает. Низкое значение растений постгенеративного периода ($ss - 10 \%$, $s - 3 \%$) обусловлено, наоборот, быстрыми темпами старения партикул в составе клона и их отмиранием. Значительная доля генеративных особей теоретически должна обеспечивать достаточное количество семян для воспроизводства и самоподдержания ценопопуляции. Однако низкое содержание прегенеративной фракции ($j - 1 \%$, $im - 1 \%$, $v - 4 \%$) говорит о высокой элиминации данной группы особей – вытаптывание и повреждение камнями – и недостаточном семенном возобновлении. Нами была подсчитана потенциальная семенная продуктивность (ПСП), которая составляла 386.0 ± 9.4 семязачатков на побег. Большой диапазон варьирования ПСП ($V = 33.9 \%$) связан с неодинаковой степенью развитости генеративной сферы как внутри особи, так и между растениями.

В ЦП 2 в качестве счетной единицы была принята особь. Плотность растений в ЦП 2 составляла 6.3 экз./м^2 . Особи *N. podostachys* были сосредоточены равномерно по нижней границе седловины склона. Изученная ЦП нормальная, онтогенетический спектр неполночленный (отсутствуют ювенильные особи), одновершинный, центрированный с пиком на средневозрастных генеративных растениях (25 %). Левая часть спектра, несмотря на отсутствие ювенильных особей в год исследования, отражает хорошее семен-

ное возобновление и успешный переход особей из одного состояния в другое. Правая часть спектра характеризуется значительной долей особей субсенильного состояния (14 %), что, скорее всего, связано с более медленным старением особей в благоприятных по увлажнению условиях юганового сообщества по сравнению с условиями разнотравного эремуросовозопниково-котовникового сообщества. По классификации “дельта–омега” ЦП переходная, приближающаяся к зрелой $\Delta = 0.50$, $\omega = 0.67$.

За счетную единицу в ЦП 3 были приняты особь и клон. Клон компактный и формируется, как и в ЦП 1, в конце старого генеративного состояния. Плотность особей в ЦП 3 составляла 8.3 экз./м^2 . В основном они сосредоточены на свободных участках между крупными камнями. Исследованная ЦП нормальная. Онтогенетический спектр одновершинный левосторонний, неполночленный (отсутствуют особи постгенеративного периода), максимум отмечен на молодых генеративных растениях (33 %). Большая доля особей средневозрастного состояния (23 %) в ЦП говорит о том, что данный тип спектра можно рассматривать как временный вариант центрированного, это подтверждается показателями $\Delta = 0.37$, $\omega = 0.72$ (зрелая ЦП). Значительная доля старых генеративных растений (19 %) связана с задержкой в темпах развития особей в период формирования клона и накоплением их в ЦП. Отсутствие группы постгенеративного периода определяется сукцессивным состоянием ценопопуляции: особи вида не завершили свой онтогенез в этой петрофитной группировке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение онтоморфогенеза особей *N. podostachys* в различных условиях Таджикистана выявило разнообразие путей морфогенеза: первичный побег → первичный куст; первичный побег → первичный куст → клон. Онтогенез полный, может быть простым без партикуляции и сложным с формированием клона. Особи развиваются по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования. Структурно-морфологическая и зональная поливариантность побега связаны с различной метамерностью отдельных зон, положением ЗВ, наличием или отсутствием СЗТ. За счет высокой пластичности особей вида обеспечивается стабильное существование ценопопуляций. Все изученные ЦП нормальные. Плотность особей зависит от свободного пространства в фитоценозе и особенностей рельефа. Онтогенетические спектры ЦП неполночленные из-за нерегулярного семенного возобновления. ЦП 1 и 3 зрелые, ЦП 2 переходная, приближающаяся к зрелой. Обе ЦП имеют

одновершинный центрированный тип спектра. ЦП 3 зрелая, онтогенетический спектр одновершинный левосторонний. Исходя из особенностей онтогенеза и его поливариантности (продолжительный генеративный период, быстрые темпы в прегенеративном и постгенеративном периодах, формирование клона), онтогенетические спектры ЦП 1 и 2 можно отнести к спектру, характерному для растений стержнекорневой биоморфы (Заугольнова, 1994).

Выявленная высокая поливариантность развития особей и побеговых структур является механизмом адаптации вида на организменном уровне, что обеспечивает устойчивое развитие его в широком эколого-фитоценотическом и высотном диапазонах Таджикистана.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов, № 12-04-100104-а, 12-04-32 к, 13-04-10024-к.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И.В., Попова Т.А.** Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Буданцев А.Л.** Конспект рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 1. С. 93–107.
- Животовский Л.А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Кочкарева Т.Ф.** Семейство *Lamiaceae* // Флора Таджикской ССР. Л., 1986. Т. 8. С. 104–142.
- Мусина Л.С.** Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
- Одум Ю.** Экология. М., 1986. Т. 1, 2. 209 с.
- Пошкурлат А.П.** Строение и развитие дерновин чия // Учен. зап. МГПИ им. В.И. Ленина, каф. бот. 1941. Т. 30, вып. 1. С. 101–151.
- Пояркова А.И.** Семейство *Lamiaceae* // 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.
- 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.** О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: Межвуз. сб. науч. трудов. М., 1987. С. 3–19.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–44.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119–134.
- Ценопопуляции растений** (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений** (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Troll W.** Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 p.