

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *LEONURUS GLAUCESCENS* (LAMIACEAE) В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

Е.К. Комаревцева, Н.Ю. Курочкина

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

Приведены результаты исследований четырех ценопопуляций *Leonurus glaucescens* Bunge в Алтайском крае, Горном Алтае и Казахстане. Изучен онтогенез вида, в ходе которого формируется стержнекорневая каудексовая жизненная форма. Основная структурная единица особи – моноциклический монокарпический удлинённый побег. *L. glaucescens* является поликарпиком в условиях умеренного увлажнения в остепнённых и лугово-степных фитоценозах и олигокарпиком при близком залегании грунтовых вод. Из всех изученных ценопопуляций выделяется казахстанская, особи которой по развитию надземной части уступают таковым других местообитаний. Ценопопуляции имеют левосторонний онтогенетический спектр с абсолютным максимумом на группе иматурных растений, что свидетельствует об успешном семенном возобновлении вида.

Ключевые слова: стержнекорневая каудексовая жизненная форма, монокарпический побег, пустырник сизоватый, онтогенетический спектр, Горный Алтай, Алтайский край, Казахстан.

ONTOMORPHOGENESIS OF *LEONURUS GLAUCESCENS* (LAMIACEAE) IN THE ASIAN PART OF ITS RANGE

E.K. Komarevtseva, N.Yu. Kurochkina

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

The results of the investigation of four cenopopulations of *Leonurus glaucescens* Bunge in the Altai region, Mountain Altai, Kazakhstan are presented. Ontogenesis of the main root caudex life form was studied. The main structural individual unit of an adult individual is a monocyclic monocarpic elongated shoot. Under the condition of moderate moistening *L. glaucescens* is polycarpic in the steppe meadows and steppe communities. Under the condition shallow groundwater *L. glaucescens* is oligocarpic. The Kazakhstan cenopopulation is distinguished from all studied cenopopulations. On the development of the aboveground part its individuals are inferior to the individuals of other habitats. In the cenopopulations, a left-sided ontogenetic spectrum with an absolute maximum on the group of immature plants is noted, which indicates a successful seed renewal of the species

Key words: the main root caudex life form, monocarpic shoot, *Leonurus glaucescens*, coenopopulation ontogenetic spectrum, the Altai region, Mountain Altai, Kazakhstan.

ВВЕДЕНИЕ

Leonurus glaucescens Bunge (пустырник сизоватый) – стержнекорневой каудексовый травянистый поликарпик с удлинёнными монокарпическими побегами из семейства *Lamiaceae* (Яснотковые). Это евроазиатский вид, распространённый в Европе, на Кавказе, в Средней Азии и Монголии. На территории России он встречается на юге Западной Сибири, а также в Горном Алтае. Основные местообитания вида – степные и каменистые склоны, берега рек, реде лесные опушки, часто сорничает. Несмотря на то что несколько видов этого рода (*L. quinquelobatus* Gilib, *L. cardiaca* L., *L. sibirica* L.) относятся к лекарственным, *L. glaucescens* в официальной медицине не используется. Однако в ряде работ отме-

чается, что настой корней и надземной части этого вида обладает седативными и антиоксидантными свойствами (Растительные ресурсы России, 2011).

Во флористических сводках (Крестовская, 1997; Определитель растений..., 2003) *L. glaucescens* определяется как двулетник или многолетник. Наши исследования показали, что в условиях Алтайского края, Горного Алтая и Казахстана вид является поликарпиком или олигокарпиком.

Цель работы – описание онтоморфогенеза *L. glaucescens* в разных местообитаниях, изучение онтогенетической структуры его ценопопуляций, а также влияния эколого-ценотических условий на морфологические параметры взрослых растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в июне–июле 2010–2016 гг. в следующих местообитаниях (табл. 1): 1) остепненный разнотравно-злаковый луг на юго-восточном склоне в окр. с. Усть-Кокса (Горный Алтай); 2) разнотравный луг на опушке лиственничника в окр. с. Усть-Кокса (Горный Алтай); 3) луговая степь на южном макросклоне Калбинского хребта (с. Калбатау, Восточно-Казахстанская обл.); 4) овсецово-стоповидноосоковая луговая степь в с. Плоское (Алтайский край).

По видовому составу все сообщества относятся к лугово-степным и остепненным фитоценозам, различающимся по влажности и богатству почвы. Наиболее засушливые местообитания – луговая степь в Казахстане (ЦП 3) по краю лесополосы, расположенная в степном поясе Калбинского хребта. В этой области с конца июня до начала июля из-за резкого повышения температуры воздуха и отсутствия осадков наблюдается “выгорание степи”, что вызывает у большинства видов фазу летнего полупокоя (Лавренко и др., 1991). ЦП 1 и 2 расположены на юго-западном макросклоне Теректинского хребта (Горный Алтай) в лесном поясе. Остепненный разнотравно-злаковый луг (ЦП 1)

занимает выположенную часть склона и характеризуется средними условиями увлажнения. Злаково-разнотравный луг на опушке лиственничника (ЦП 2) расположен в условиях затененности, что способствует лучшему сохранению почвенной влаги по сравнению с ЦП 1. Овсецово-стоповидноосоковая луговая степь в Алтайском крае (ЦП 4), располагаясь в распадке, по которому протекает ручей, находится в наиболее благоприятных условиях увлажнения. Здесь наблюдается слабое развитие злаков в отличие от остальных изученных сообществ, где злаки составляют не менее 50 % от общего проективного покрытия (ОПП). В сообществах ОПП изменяется от 70 до 100 %. О заметном антропогенном воздействии во всех ЦП свидетельствует наличие в составе фитоценозов таких видов, как *Galeopsis bifida* Boenn., *Medicago falcata* L.

Онтогенез описан по общепринятой методике (Работнов, 1950; Уранов, 1967). В каждой ценопопуляции обработано от 60 до 100 особей вида. Структуру ценопопуляций изучали путем закладки 15–20 площадок размером 1 × 1 м², на которых определяли число и онтогенетическое состояние всех особей вида.

Таблица 1

Характеристика сообществ с участием *Leonurus glaucescens*

Географическое положение ЦП	Сообщество	ПП вида, %	ОПП ценоза, %	Доминанты
Горный Алтай, окр. с. Усть-Кокса	ЦП 1 Остепненный разнотравно-злаковый луг	5	70–80	<i>Stipa capillata</i> L., <i>Elytrigia repens</i> , <i>Artemisia sieversiana</i> Willd., <i>Scutellaria supina</i> L., <i>Potentilla bifurca</i> L., <i>Dracocephalum nutans</i> L.
Горный Алтай, окр. с. Усть-Кокса	ЦП 2 Злаково-разнотравный луг на опушке лиственничника	20	100	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, <i>Melica transsylvanica</i> Schur, <i>Poa pratensis</i> L., <i>Galeopsis bifida</i> Boenn., <i>Potentilla longifolia</i> Willd. ex Schlecht, <i>Geranium krylovii</i> Tzvelev, <i>Galatella hauptii</i> (Ledeb.) Lindl.
Восточный Казахстан	ЦП 3 Луговая степь	8	70	<i>Stipa zaleskii</i> Wilensky, <i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevsk., <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin, <i>Poa stepposa</i> (Krylov) Roshev., <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeuschel, <i>Salvia stepposa</i> Shost., <i>Medicago falcata</i> L.
Алтайский край, с. Плоское	ЦП 4 Овсецово-стоповидно-осоковая степь	1–2	80	<i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>H. schellianum</i> (Hack.) Kitag., <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey, <i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst, <i>Peucedanum morisonii</i> L., <i>Medicago falcata</i> , <i>Sedum hybridum</i> L.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В изученных фитоценозах *L. glaucescens* формирует стержнекорневую каудексовую жизненную форму (рис. 1). Самоподдержание ценопопуляции вида осуществляется семенным способом. Но в изученных ценопопуляциях проростки не обнаружены, что связано с быстрым прохождением этого состояния. Так, например, по данным Е.Л. Нухимовского (2002), подробно описавшего онтогенез близкого вида *L. quinquelobatus* Gilib, проростки пустырьника пятилопастного переходят в ювенильное состояние в течение 8–12 дней. Е.И. Демьянова

(2012) также отмечает высокую энергию прорастания семян *L. glaucescens*: на 3-й день до 80 % при средней всхожести семян 76–93 %.

Ювенильная (j) особь представлена монопоидально нарастающим побегом длиной до 5–7 см из 3–7 удлинённых метамеров. Семядоли отсутствуют, гипокотиль ясно выражен. Листорасположение накрест супротивное, листовая пластинка округлой формы (длиной и шириной до 1 см) с городчатым краем на черешках длиной до 0.6 см. Главный корень длиной до 8 см ветвится до 2-го

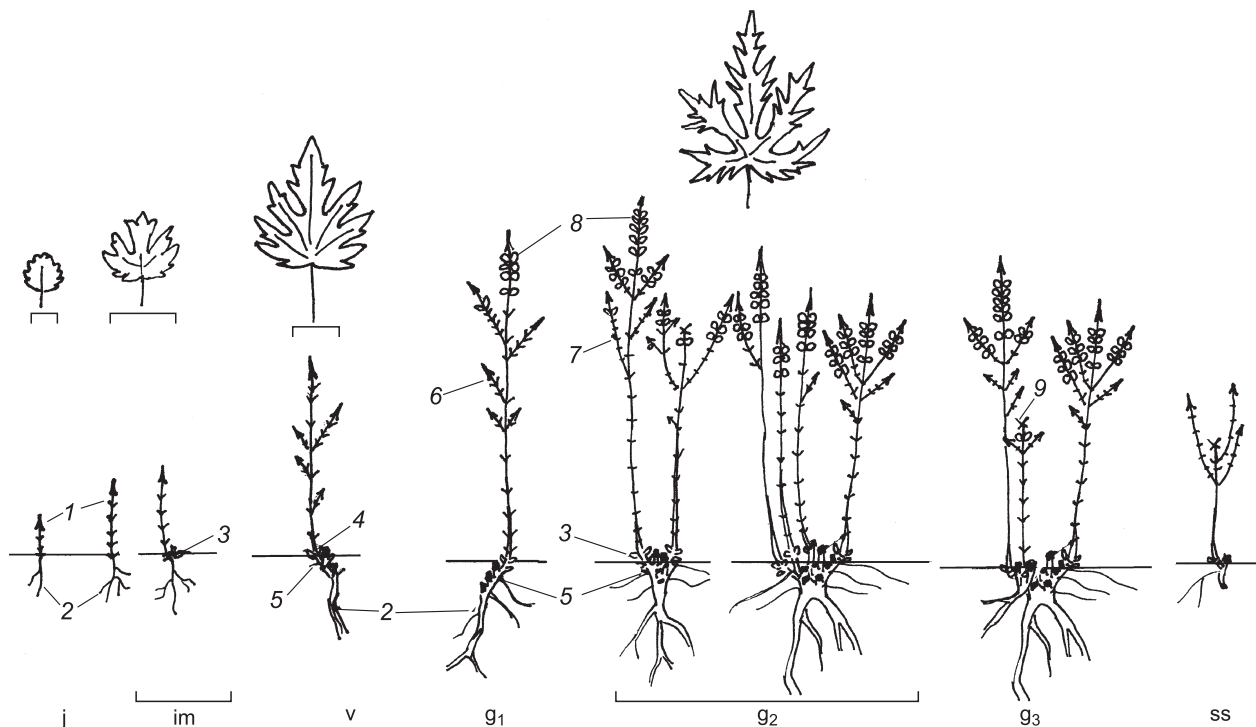


Рис. 1. Онтогенетические состояния (j-ss); 1 – первичный побег; 2 – главный корень; 3 – почка возобновления; 4 – базальная часть отмершего побега; 5 – каудекс; 6 – побег ветвления; 7 – паракладий; 8 – главное соцветие; 9 – поврежденная верхушка побега.

порядка. По мере роста побега на следующих метамерах развиваются листья иной формы, и особь в этот же год переходит в имматурное состояние.

У **имматурной** (im) особи побег длиной до 14 см состоит из 6–8 удлинненных (0.7–1.5 см) метамеров. На верхних метамерах развиваются листья имматурного типа: трехраздельные с развитой трехлопастной средней долей. В пазухах всех листьев закладываются боковые почки (пазушные почки), при повреждении первичного побега происходит перевершинивание: из ближайшей к облому боковой почки развивается 1–2 боковых побега. В случае значительного повреждения побега в рост трогаются пазушные почки семядольных листьев, из которых формируются 1–2 удлинненных побега с листьями ювенильного (на нижних) и имматурного (на верхних метамерах) типа. Главный корень удлиняется до 10 см и ветвится до 3-го порядка. Это онтогенетическое состояние длится 1–2 года. В конце 1-го вегетационного сезона первичный побег отмирает, сохраняется только нижний 1-й метамер с почками возобновления в пазухах семядольных листьев, который втягивается в почву за счет контрактильной деятельности главного корня. На 2-й год отрастает 1 (реже 2) побег длиной до 25 см из пазушной почки семядольного листа. От первичного побега его отличает наличие в базальной части двух сближенных метамеров, расстояние между которыми составляет 0.1 см. Это объясняется особенностями развития почки.

В течение 1-го года в ней успевают сформироваться 1–2 метамера с чешуевидными листьями, которые в дальнейшем не способны к росту. Побег нарастает за счет закладки и удлинения последующих метамеров. В конце вегетации отмирает надземная часть удлиненного побега, кроме его нижних 2–3 метамеров с почками возобновления в пазухах чешуевидных листьев (базальная часть). Из базальных частей побегов начинает формироваться каудекс. На следующий вегетационный сезон (3-й год жизни особи) из пазушных почек 2-го метамера прошлого года побега развиваются до двух ветвящихся побегов. Редко ветвление побега происходит уже на 2-й год жизни, и формируются листья виргинильного типа. Особь переходит в виргинильное состояние.

У **виргинильного** (v) растения образуются 1–2 побега длиной 8.6–45.2 см, состоящие из 2–6 сближенных метамеров и 5–14 удлинненных с листьями виргинильного типа: пятираздельные, средняя доля перисто надрезанная. В средней части побега на удлинненных метамерах развиваются 1–5 пар силлептических побегов ветвления (обогашения) длиной 0.2–7 см. В подземной части каудекс увеличивается до 0.3 см в диаметре, на нем развиваются придаточные корни длиной до 3 см. На главном корне появляются немногочисленные, но мощные боковые корни, приближающиеся по длине к главному. Длина подземной части (каудекс и главный корень) растения 8–12 см. Виргиниль-

ные особи находятся в возрасте 3–4 (редко до 5) лет, и, следовательно, продолжительность виргинильного состояния составляет 1–2 года, редко до 3-х лет. Новые побеги развиваются из почек возобновления, расположенных на базальных частях побегов прошлого года. При переходе в генеративное состояние значительно увеличиваются размеры особи. Первое цветение отмечено в основном в 4–5-летнем возрасте (реже в 3 и 6 лет).

Молодое генеративное растение (g_1) – однопобеговая особь с длиной побега 41–91.5 см. Диаметр побега заметно увеличивается по сравнению с предыдущим состоянием: с 0.1 до 0.2–0.3 см. Генеративный побег состоит из 15–38 метамеров. Из них 3–5 укороченных метамеров с почками возобновления, 8–15 удлиненных с листьями взрослого типа и 4–18 метамеров с цветками (главное соцветие). Побег ветвится до 2–3-го порядка. Из верхних боковых побегов (под главным соцветием) развиваются 2–4 (до 6) паракладия длиной 5–30 см, состоящие из 5–14 метамеров (2–12 с цветками). Синфлоресценция – открытая кисть из тирсов. Частное соцветие представлено многочленным дихазием, в котором дихазии 2-го и последующих порядков редуцированы до монохазия. Редукция определена по наличию дополнительных прицветников в монохазимальной части соцветия. В результате в пазухе верхних листьев насчитывается по 5–11 цветков. Формируются листья взрослого типа: в результате дальнейшего увеличения глубины надрезов нижние и средние стеблевые листья становятся пятираздельными; в соцветии листья трехраздельные. В течение последующих 2–5 (до 7) лет происходит ежегодное развитие одного генеративного побега из зоны возобновления побега прошлого года. В почке возобновления образуются 3–5 зачаточных метамеров. В результате новый генеративный побег имеет в основании до 5 укороченных метамеров. Каудекс одноглавый, утолщается до 1.5 см и обрастает длинными придаточными корнями. Почки возобновления сохраняют жизнеспособность 1–2 года (редко до 5 лет) и переходят в разряд спящих, которые ветвятся: в пазухах зачаточных листьев развиваются почки 2-го порядка. Главный корень достигает в диаметре до 0.6 см. Переход в зрелое генеративное состояние происходит при формировании куста в 7–11-летнем возрасте при одновременном развитии двух и более генеративных побегов из почки зоны возобновления побега прошлого года и спящих почек на остатках побегов двух предыдущих годов. Морфологические параметры генеративных побегов у особей этого вида одинаковы на протяжении всего генеративного периода.

Средневозрастная генеративная особь (g_2) представлена кустом из нескольких генеративных побегов длиной 43–144 см. При повреждении вер-

хушечной почки отросшего побега функцию главной оси берут на себя 1–2 ближайших паракладия, достигая до 31–63 см в длину. Кроме высоты увеличивается и диаметр побегов до 0.5–0.8 см. Это приводит к разрастанию каудекса (в длину до 5 см и в диаметре до 4 см), главный корень в своей базальной части утолщается до 1.2 см. В течение последующих 3–5 лет появляются новые побеги по периферии куста, а центральная его часть занята базальными частями отмерших побегов. Здесь начинается некроз покровных и внутренних тканей многолетних структур, и к концу этого состояния (в возрасте 12–13 лет) происходит полный распад каудекса. В результате образуется компактный клон, состоящий из 2–3 партикул. Центральная часть главного корня также разрушается. В связи с этим определение абсолютного возраста особи, а также длительности этого и последующих онтогенетических состояний невозможно. Особь переходит в старое генеративное состояние.

Старая генеративная особь (g_3) – кустящаяся (до 4 побегов) или однопобеговая партикула. Длина побега составляет 60–112 см. Подземная часть особи состоит из части каудекса с придаточными корнями. На каудексе в отличие от предыдущих генеративных состояний уменьшается число живых спящих почек до 1–2. С прекращением цветения партикула переходит в постгенеративный период, представленный только субсенильным состоянием.

Субсенильное растение (ss) – однопобеговая партикула. Побег 6–16 см в длину состоит из 6–8 метамеров. Листья виргинильного типа (пятираздельные). На базальной части побега образуются только 1–2 почки возобновления, спящие почки на полуразрушенной части каудекса отмирают. Это и определяет непродолжительность состояния.

Итак, в Алтайском крае, Горном Алтае и Восточном Казахстане *L. glaucescens* образует стержнекорневую каудексовую жизненную форму в ходе простого полного онтогенеза, по классификации Л.А. Жуковой (1995) относящегося к Б-типу. Партикуляция особи происходит в конце генеративного периода и не сопровождается омоложением. Общая продолжительность онтогенеза зависит от длительности генеративного периода. В более засушливых остепненных местообитаниях (ЦП 1–3) вид проявляет себя поликарпиком: первое цветение происходит в 4–6 лет и продолжается до 10–13-летнего возраста (табл. 2). В местообитании с проточным увлажнением (ЦП 4) растение зацветает раньше, на 3-й (реже 4) год, и продолжительность цветения составляет 2–3 года. В этих условиях *L. glaucescens* ведет себя как олигокарпик, и общая продолжительность онтогенеза его составляет не более 6–7 лет. Следовательно, для *L. glaucescens* характерна временная поливариантность

Биоморфологические параметры генеративных особей *Leonurus glaucescens*

Морфологический параметр		ЦП				
		Остепненный разнотравный луг (ЦП 1)	Опушка лиственничника (ЦП 2)	Луговая степь (ЦП 3)	Овсцово-стопо- видноосоковая степь (ЦП 4)	
Высота побега, см	x	68.3 ± 2.2	98.7 ± 4.1	38.0 ± 2.7	94.6 ± 5.7	
	lim	39–113	55–144	17.0–56.5	71–124	
Длина соцветия, см	x	16.5 ± 1.2	27.7 ± 3.4	6.6 ± 0.6	19.6 ± 2.8	
	lim	1.7–38.5	10.5–57.0	0.6–12.5	1.7–33.0	
Число побегов	x	1.6 ± 0.2	4.2 ± 0.6	9.0 ± 2.03	1.9 ± 0.3	
	lim	1–7	1–13	1–32	1–4	
Диаметр побега, см	x	0.3 ± 0.01	0.5 ± 0.03	0.2 ± 0.01	0.4 ± 0.04	
	lim	0.2–0.5	0.2–0.8	0.1–0.3	0.2–0.6	
Число пар цимбидов на главной оси побега	x	10.6 ± 0.6	10.7 ± 1.3	5.7 ± 0.7	10.7 ± 0.6	
	lim	3–20	3–18	7–13	9–14	
Общее число метамеров побега	x	24.3 ± 0.6	21.3 ± 1.5	18.0 ± 1.2	24.2 ± 0.9	
	lim	15–34	12–31	13–29	18–28	
Паракладии	Число	x	3.0 ± 0.2	3.2 ± 0.3	–	3.1 ± 0.4
		lim	0–8	1–6	–	2–6
	Длина, см	x	18.7 ± 1.2	30.0 ± 3.2	–	20.4 ± 2.6
		lim	6–31	11.5–63.0	–	3–37
Диаметр базальной части куста, см	x	1.4 ± 0.1	2.8 ± 0.3	2.3 ± 0.3	1.3 ± 0.2	
	lim	0.4–4.0	0.7–5.0	0.4–3.5	0.6–2.0	
Первое цветение особи, г	x	4.3 ± 0.1	3.2 ± 0.1	4.6 ± 0.2	3.2 ± 0.1	
	lim	3–6	3–4	4–6	3–4	
Возраст особи, г	x	7.8 ± 0.3	6.3 ± 0.5	7.7 ± 0.4	4.1 ± 0.2	
	lim	4–13	4–10	4–11	3–5	

Примечание. x – среднеарифметические значения и их ошибка; lim – пределы изменения признака.

(Жукова, 1995) онтогенеза, проявляющаяся в сокращении генеративного периода в условиях хорошего увлажнения.

Значения большинства биоморфологических параметров генеративной особи *L. glaucescens* также зависят от увлажненности местообитания (см. табл. 2). Анализ этих параметров показывает, что наиболее неблагоприятные условия наблюдаются в Восточном Казахстане (ЦП 3). Если алтайские и горно-алтайские растения характеризуются побе-

гами, достигающими в высоту 113–144 см и диаметра до 0.8 см, то казахстанские генеративные растения *L. glaucescens* более низкорослые – до 56.5 см (см. табл. 2). Диаметр побегов в основании здесь не более 0.3 см. При этом уменьшение длины побегов, видимо, связано не только с размерами метамеров, но и с их числом в составе побега. В ЦП 1, 2, 4 общее число метамеров побега колеблется в среднем от 21.3 до 24.3, в ЦП 3 этот показатель имеет наименьшее значение – 18 метаме-

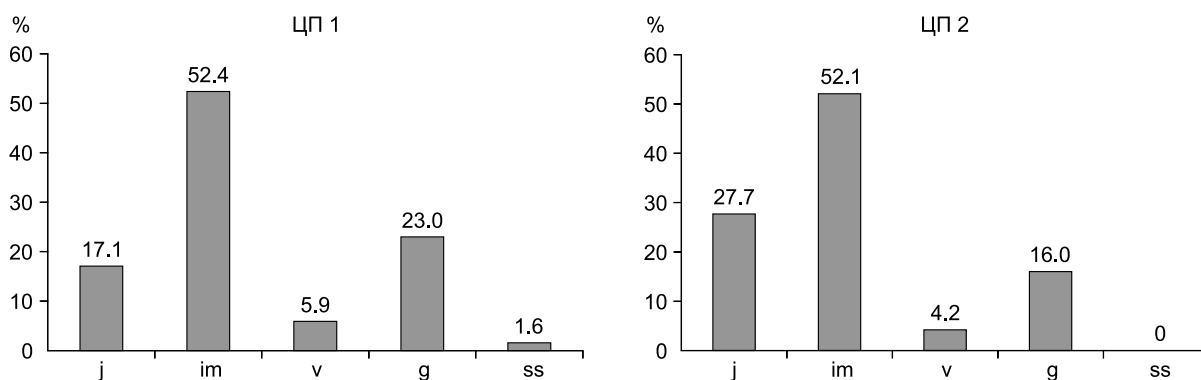


Рис. 2. Онтогенетические состояния (j–ss); ЦП 1 – остепненный разнотравно-злаковый луг на юго-восточном склоне (окр. с. Усть-Кокса, Горный Алтай); ЦП 2 – разнотравный луг на опушке лиственничника (окр. с. Усть-Кокса, Горный Алтай).

ров. Особенно заметно влияние условий среды на флоральную часть побега. Число пар цимбидов на главной оси побега у растений в ЦП 1, 2, 4 практически одинаково и составляет в среднем 10.7 пар, в ЦП 3 этот параметр почти в 2 раза меньше (5.7 пар). Соответственно длина флоральной части побега в ЦП 3 составляет не более 12.5 см, что в 3–5 раз меньше по сравнению с особями из других точек. В качестве компенсаторного механизма можно рассматривать увеличение числа побегов в кусте у особей ЦП 3, которые развивают в среднем 9 (до 32) побегов, что значительно больше по сравнению с генеративными растениями других ценопопуляций, имеющих максимум 4–13 побегов в кусте. Морфологические особенности казахстанских растений связаны, по-видимому, с климатическим режимом этого региона. Теплая весна с быстрым таянием снега способствует развитию многочисленных

побегов, но следующий за этим сухой и жаркий летний период снижает их темпы роста и отрицательно влияет на генеративную сферу побега.

Изучалась структура ЦП 1 и 2 из Горного Алтая, характеризующаяся левосторонним спектром с пиком на имматурных особях – около 52 % (рис. 2). Исходя из числа ювенильных растений (17.1–27.1 %) в спектре ценопопуляций возобновление вида происходит семенным способом, а переход растений в имматурное состояние в год прорастания обеспечивает левосторонний спектр ценопопуляций. Но в дальнейшем большая часть имматурных особей отмирает, что вызывает резкий спад на виргинильных растениях (4.2–5.9 %). Генеративные особи представлены в меньшей степени и для удобства они суммированы в одну группу, их численность изменяется от 16 до 23 %. Субсенильные особи немногочисленны (1.6 %) или отсутствуют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в азиатской части своего ареала, в лугово-степных и остепненных фитоценозах *L. glaucescens* образует стержнекорневую каудексовую жизненную форму в процессе полного онтогенеза, относящегося по классификации Л.А. Жуковой (1995) к Б-типу. Для онтогенеза *L. glaucescens* характерна временная поливариантность, проявляющаяся в сокращении генеративного периода в условиях хорошего увлажнения. При неглубоком залегании грунтовых вод длительность генеративного периода сокращается до 2–3 лет, и *L. glaucescens* ведет себя как олигокарпик. В условиях среднего и недостаточного увлажнения вид представляет собой поликарпик с длительным генеративным периодом (около 10 лет). Партикуляция происходит в конце генеративного периода с образованием компактного клона, состоящего из старых генеративных партикул. Основная структурная единица взрослой особи – моноциклический монокарпический удлинённый побег. В Ал-

тайском крае и Горном Алтае генеративные особи достигают максимальных значений практически по всем морфологическим параметрам, кроме числа побегов в кусте. Условия Восточного Казахстана с теплой весной и жарким летом способствуют развитию низкорослых растений вида с многочисленными тонкими побегами, имеющими укороченную флоральную часть. Значительное увеличение числа побегов в кусте в некоторой степени компенсирует негативное воздействие среды на генеративную часть побега. Ценопопуляции *L. glaucescens* имеют левосторонний онтогенетический спектр с абсолютным максимумом на группе имматурных растений, что свидетельствует об успешном семенном возобновлении вида.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, № гос. регистрации: АААА-А17-117012610053-9.

ЛИТЕРАТУРА

- Демьянова Е.И. Особенности антропоэкологии и семенной продуктивности пустырника сизого и пустырника пятилопастного // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2012. Вып. 1. С. 4–9.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Крестовская Т.В. *Leonurus* L. – Пустырник // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. С. 192–195.
- Лавренко Е.М. Степи Евразии / Е.М. Лавренко, З.В. Карамышева, Р.И. Никулина. Л., 1991. 146 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Габитус и формы организации биоморф / Е.Л. Нухимовский. М., 2002. С. 526–533.
- Определитель растений Алтайского края / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск, 2003. 634 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Сем. *Caprifoliaceae–Lobeliaceae* / отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М., 2011. Т. 4. С. 206–207.
- Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8.