

**ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ
ЭНДЕМИКА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ
NEPETA FORMOSA KUDR. (LAMIACEAE)¹**

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучение устойчивого существования высокогорных эндемичных видов растений как элементов естественной флоры весьма актуально. Анализ биоморфы и особенностей побегообразования особей в онтогенезе позволят выявить механизмы адаптации растений к условиям обитания. Цель работы – изучение биоморфологических особенностей *Nepeta formosa* Kudr. в различных эколого-ценотических условиях Центральной Азии.

Материалы и методы. Особенности побегообразования и онтогенез особей *N. formosa* изучены в различных географических и эколого-ценотических условиях Памиро-Алая и Тянь-Шаня. Были обследованы среднегорные и высокогорные пояса хребтов: Зеравшанский, Вахшский, Гиссарский, Ферганский. Для изучения биологии прорастания семян их высевали в лабораторных условиях в чашки Петри при различных режимах и непосредственно в открытый грунт.

Результаты. В целом прорастание семян *N. formosa* оказалось низким и составило 7–15 %. Максимальная всхожесть была отмечена в лабораторных условиях без предварительной стратификации. Во всех изученных местообитаниях онтогенез особей *N. formosa* неполный, сложный, включает в себя развитие генетты (семенной особи) и вегетативно возникших неомоложенных парциальных образований (рамет). У особей на начальных этапах онтогенеза формируется каудекс, в зрелом генеративном состоянии – смешанное корневище. Механизм формирования корневища и его структура (короткое или длинное, гипо- или гипозэпигеогенное) отличаются в разных условиях произрастания.

Выводы. Низкие температуры отрицательно влияют на всхожесть семян *N. formosa*. У особей формируется гипозэпигеогенное корневище на крупнокаменистых, щебнистых склонах и в условиях периодического заиливания субстрата (в результате раскрытия почки возобновления), а также на богатых луговых почвах и в нарушенных сообществах (в результате раскрытия спящей почки). Корневище гипозэпигеогенного происхождения формируется на каменисто-галечниковом субстрате на заливаемых бортах рек и на подвижных субстратах.

Ключевые слова: *Nepeta formosa*, адаптация растений, онтогенез, морфология.

¹ Работа выполнена по проекту Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН №АААА-А17-117012610053-9.

© Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А., Курочкина Н. Ю., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

A. Yu. Astashenkov, V. A. Cheremushkina, N. Yu. Kurochkina

**FEATURES OF ONTOGENESIS AND SHOOT FORMATION
OF A CENTRAL ASIAN ENDEMIC
NEPETA FORMOSA KUDR. (LAMIACEAE)**

Abstract.

Background. Study of sustainable existence of high-mountain endemic plant species as elements of natural flora is really important. An analysis of the biomorph and shoot formation pattern of individuals in ontogenesis makes it possible to reveal the mechanisms of plant adaptation to habitat conditions. The aim of the paper is study of biomorphological peculiarities of *Nepeta formosa* Kudr. in different ecological-coenotic conditions of Central Asia.

Materials and methods. The shoot formation pattern and ontogenesis of *N. formosa* individuals were studied in different geographical and ecological-coenotic conditions of the Pamir-Alai and Tien Shan. Middle-mountain and high-mountain belts of the Zeravshansky, Vakhshsky. Gissarsky and Fergansky Ranges were examined. To study germination biology, seeds were sown in Petri dishes in various laboratory conditions and outdoors.

Results. In total, germination of *N. formosa* seeds turned out to be poor and amounted to 7–15 %. The maximum germination was noted in the laboratory conditions without preliminary stratification. In all studied habitats the ontogenesis of *N. formosa* individuals is incomplete, complicated and includes development of a seed individual (a genet) and vegetatively emerging not rejuvenated partial formations (ramets). A caudex is formed in individuals at the initial stages of ontogenesis and a compound rhizome – in the mature generative state. The formation mechanism of a rhizome and its structure (short or long, hypo- or hypoepeigeogenic) differ in various growth conditions.

Conclusions. Low temperatures adversely affect the germinating ability of *N. formosa*. A hypogeogenic rhizome is formed in individuals on large stone, cobble slopes and under conditions of silting up the substrate from time to time (as a result of opening of an innovation bud), as well as in rich meadow soils and in disturbed communities (as a result of opening of a dormant bud). The rhizome of hypoepeigeogenic origin is formed on the stony-pebble substrate on flooded river banks and mobile substrates.

Keywords: *Nepeta formosa*, adaptation of plants, ontogenesis, morphology.

Введение

Особый интерес в экологии вызывает изучение приспособлений эндемичных растений к современным фитоценотическим условиям. К таким растениям относится большинство видов рода *Nepeta*. В сем. Lamiaceae, преобладающая часть представителей которого представляют большой теоретический и практический интерес, род *Nepeta* остается слабо изученным. Многолетние центральноазиатские виды *Nepeta* имеют в основном эндемичные ареалы, связанные с альпийским орогенезом, повлиявшим на их распространение и эволюционное развитие во флоре Центральной Азии. С позиций теории филэмбриогенеза анализ структурных изменений, происходящих в онтогенезе, позволит установить общие тенденции, механизмы и модусы эволюционных преобразований. Анализ видов рода *Nepeta* в связи с поиском взаимоотношений между элементами морфы и фитоценотическим окружением до

сих пор не проводился. Работы, направленные на выявление жизненных стратегий видов, определяющих успех в конкуренции за экологические ниши в современных растительных сообществах Центральной Азии, практически отсутствуют. Цель работы – изучение биоморфологических особенностей особей *Nepeta formosa* Kudr. в различных эколого-ценотических условиях Центральной Азии.

Материалы и методы

N. formosa – высокогорный эндемик Центральной Азии (Пояркова, 1954). Северная граница распространения проходит по Гиссаро-Дарвазу в Таджикистане. Продвигаясь на север, через горные сооружения Памиро-Алая, вид заходит в Центральный Тянь-Шань в Киргизии, где хребет Ферганский очерчивает восточную границу ареала. В северном направлении по цепи горных хребтов *N. formosa* достигает отрогов Западного Тянь-Шаня и проникает на врезавшийся в Балхашскую депрессию хребет Каратау в Казахстане, который оказывается самой северной границей распространения вида. Контур западной границы ареала проходит по западным отрогам хребта Туркустанского в Узбекистане (Пояркова, 1954; Введенский, 1961, Цаголова, 1964; Кочкарева, 1986).

N. formosa обитает от среднегорья до высокогорья в пределах от 1700 до 3000 м над уровнем моря, на северных, северо-восточных и восточных макросклонах и на соответствующих ориентированных им экспозициях гор. Во флоре Памиро-Алая произрастает на каменистых, каменисто-щебнистых субстратах на мелкоземистых почвах, во флоре Тянь-Шаня на почвах, богатых перегноем. Особи *N. formosa* предпочитают тенистые мезофильные местообитания, растут по речным водоразделам, каменистым берегам речек и ручьев, реже – по саям ущелий. *N. formosa* обычна в поясах чернолесья, крупнотравных полусаванн, арчовников, степей и субальпийских лугов. Встречается в составе разнотравных и высокотравных кленовников, ореховых лесов, березняков, экзохордников и юганников, зарослей кустарников (розариях и караганниках), торонников и разнотравных лугов.

Материал по изучению онтогенеза и побегообразования особей *N. formosa* собран в ценопопуляциях (ЦП), находящихся в разнообразных эколого-ценотических, природно-климатических условиях. В Памиро-Алае: Таджикистан – (ЦП 1) хребет Гиссарский, мелкоземистый берег реки, пояс крупнотравных полусаванн в антропогенно нарушенной группировке; (ЦП 2) хребет Вахшский, ущелье р. Гусгеф, крупнокаменистый щебнистый склон, верхняя граница пояса крупнотравных полусаванн в юганновой формации; (ЦП 3) хребет Зеравшанский, ущелье р. Маусариф, мелкоземистый склон у тропы, кустарниковая растительность в арчовниковом поясе; (ЦП 4) хребет Зеравшанский, верховья ущелья р. Маусариф, каменисто-галечный заливаемый пологий берег реки, верхняя граница пояса арчи. В Тянь-Шане: Киргизия – (ЦП 5) хребет Ферганский, на богатой луговой почве, верхняя граница леса в поясе высокотравных лугов в комплексе с розарием (*Rosa kokanica*). Для изучения особенности прорастания семян материал собран в Киргизии, хребет Ферганский, бассейн р. Кугарт на крутом каменистом склоне в лугово-лесном поясе в травянистой группировке под пологом плодовых деревьев.

Для определения лабораторной всхожести и продолжительности прорастания семян их закладывали в чашки Петри на увлажненную фильтровальную бумагу в 3-кратной повторности (по 100 шт. в каждой). Опыт проводился в течение двух месяцев в следующих условиях: при комнатной температуре (20–22 °С); при температуре 30 °С; после стратификации в течение 30 дней при 3–4 °С; после обработки эпином (2,4-эпибрассинолид, 0,025 г/л) при комнатной температуре. Всхожесть определялась как число семян, проросших в течение опыта. Выжившие проростки высаживались в отдельные контейнеры и высаживались после таяния снега в открытый грунт. Полевую всхожесть семян в условиях Западной Сибири определяли непосредственно посевом в почву на опытном участке Центрального сибирского ботанического сада. Сеяли в 3-кратной повторности (по 100 шт. на 1 м погонный).

При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного его описания (Работнов, 1950; Уранов, 1975; и др.) и представления о поливариантности онтогенеза (Жукова, 1995 и др.). Организация побега охарактеризована с позиции структурно-функциональной дифференциации, предложенной W. Troll (1964). Вслед за Е. Л. Нухимовским (1997) под резидом мы понимаем сохранившийся базальный участок побега с расположенными на нем пазушными почками. Календарный возраст особей, когда это представлялось возможным, установлен с помощью прямого подсчета сохранившихся ежегодных резидов.

Результаты и обсуждение

Плод – четырехэремный ценобий, распадающийся на односемянные эремы (семена).

Поверхность семян сетчато-ячеистая, цвет от темно-коричневого до черного.

Размеры семян, собранных в популяции с хребта Ферганского, составили: длина $1,628 \pm 0,025$ мм, ширина $0,858 \pm 0,017$ мм; масса 1000 семян $0,311 \pm 0,009$ г. Метрические значения семян, собранных с особей, высаженных рассадой в условиях культуры, отличались незначительно: длина – $1,477 \pm 0,009$ мм, ширина – $0,873 \pm 0,015$ мм, масса 1000 – $0,353 \pm 0,035$ г. В условиях *ex situ* семена прорастали постепенно, в течение 30–35 дней. Максимальная всхожесть отмечена при комнатной температуре – $15,0 \pm 4,6$, минимальная – после стратификации – $7,3 \pm 1,0$. При 30 °С всхожесть составила $13,3 \pm 4,8$, после обработки эпином – $10,3 \pm 1,2$. Таким образом, лабораторная всхожесть семян *N. formosa* характеризуется нами как низкая. Всхожесть семян резко снижается при действии низких температур. Семена, посеянные в почву в 2018 г. на экспериментальном участке, в условиях Западной Сибири не проросли.

Прорастание семян надземное. Проросток представляет собой удлиненный побег с семядолями и одной парой настоящих зеленых листьев. После отмирания семядолей, продолжая нарастать моноподиально, растения в этот же год переходят в ювенильное состояние. Побег не превышает высоты 1,5 см. У ювенильных особей формируется 3–4 пары супротивно накрест расположенных ассимилирующих листьев. В пазухах всех листьев закладываются почки. Гипокотиль и эпикотиль за счет контрактильной деятельности главного корня втягиваются в субстрат. Одна из почек, заложенных в семя-

долях, в течение лета подрастает и становится почкой возобновления. Супротивная ей почка не реализуется, сохраняется и остается спящей. После вегетации надземная часть побега отмирает. Сохранившаяся базальная часть побега – резид, принимает участие в построении подземной многолетней побеговой структуры.

Онтогенез особей *N. formosa* и механизмы формирования биоморфы схематично изображены на рис. 1.

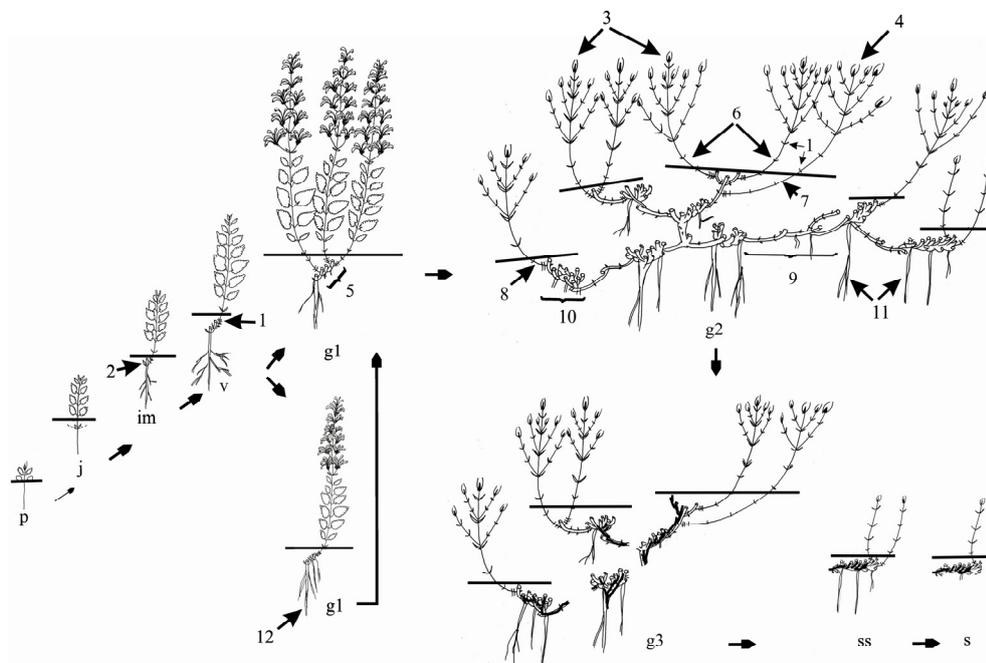


Рис. 1. Онтогенез особей *Nepeta formosa*: 1 – почка возобновления; 2 – почка спящая; 3 – побег, возникший из почки возобновления; 4 – побег, возникший из спящей почки; 5 – элемент корневища удлинённого гипозепигеогенного; 6 – элемент корневища удлинённого гипогенного; 7 – элемент корневища короткого; 8 – длинное корневище; 9 – короткое корневище; 10 – придаточные корни; 11 – главный корень; черта – уровень субстрата; стрелки – переход из одного онтогенетического состояния в другое. Онтогенетические состояния: p – проросток; j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное; g1 – молодое генеративное; g2 – зрелое генеративное; g3 – старое генеративное; ss – субсенильное; s – сенильное

На второй год из почки возобновления разворачивается удлинённый ортотропный побег высотой от 4,5 до 7,0 см. Нарастание особи меняется с моноподиального на симподиальное. В базальной части побега формируется зона двух сближенных метамеров с чешуевидными листьями. Выше по оси зона удлинённых метамеров (4–5 метамеров, нижний из которых несет переходные листья, остальные зеленые). Растения переходят в имматурное состояние. В зоне укороченных метамеров закладываются почки возобновления. Нереализованные почки переходят в спящее состояние и сохраняются в течение долгого времени. Главный корень утолщается, ветвится до II–III порядка.

На третий год особи переходят в виргинильное состояние. В этом состоянии особи могут представлять собой куст или оставаться однопобеговыми растениями. В первом случае ветвление особи осуществляется в результате раскрытия 1–2 супротивных почек возобновления и (или) пробуждения одной спящей почки, сохранившейся на резиде первого порядка. Во втором случае из одной почки возобновления разворачивается побег, который замещает предыдущий. Побег текущего года высотой не более 15 см. В его структуре четко выделяется подземная базальная часть со сближенными (2–3) метамерами с чешуевидными листьями и надземная с расставленными (8–9) метамерами, нижний из которых несет переходные листья. Почки возобновления, как правило, формируются в пазухах листьев 2-го укороченного метамера.

В подземной сфере в зависимости от способа нарастания особи формируется разветвленный или неразветвленный каудекс, состоящий из сильно укороченных резидов. На них появляются придаточные корни. Главный корень увеличивается в диаметре и достигает длины 15 см. Длительность состояния 1–2 года.

Первое цветение у *N. formosa* приходится на 4–5-й год. Молодые цветущие растения представляют собой ветвящиеся или однопобеговые особи. Последние после первой генерации также начинают ветвиться и впоследствии формируют хорошо развитый куст. Побегообразование особи осуществляется за счет деятельности почек возобновления и спящих почек. В кусте развиваются от 2 до 5 генеративных и 1–2 скрытогенеративных или вегетативных (с неполным циклом развития) ортотропных моноциклических побегов. Высота генеративных побегов достигает 25 см. В структуре монокарпического побега выделяется укороченная часть из сильно сближенных 2–3 метамеров, несущих чешуевидные листья, и удлиненная – из 9–10 удлиненных метамеров с зелеными листьями, нижний из удлиненных несет переходные листья. Заканчивается побег удлиненным соцветием длиной 15–17 см. Соцветие – открытый кистевидный тирс, состоящий из 6–7 супротивно расположенных двойных дихазиев, нередко редуцированных до монохазиев. Каждый дихазий в элементарном соцветии расположен на хорошо выраженной удлиненной оси.

Каудекс представляет собой симподиальную систему укороченных резидов разного возраста и порядка. Придаточные и боковые корни становятся многолетними и утолщаются. Длина главного корня превышает 20 см. Длительность состояния 4–6 лет.

На 8–11-й год особи переходят в зрелое генеративное состояние. Это состояние наиболее продолжительное и характеризуется формированием корневища и образованием куртины.

В средневозрастном генеративном состоянии у растений насчитывается от 10 до 15 побегов высотой 60,0–80,0 см. Побег возобновления удлиненные моноциклические, генеративные или с неполным циклом развития. Генеративные побеги в надземной части, как правило, ветвятся, образуя параклади, которые заканчиваются частными кистевидными тирсами. Все побеги возобновления отличаются по способу развития (из почки возобновления или из спящей почки), протяженностью и длиной базального участка, что определяет различные варианты построения корневища.

У *N. formosa* за счет симподиального сочленения укороченными резидами, как правило, формируется короткое гипогеогенное корневище. Однако в большинстве случаев у особей образуется смешанное корневище, состоящее из сочетания укороченных и удлиненных элементов гипо- или гипозпигеогенного происхождения. Нами установлено, что механизм формирования смешанного корневища отличается в зависимости от конкретных мест обитания.

Первый вариант связан с возникновением длинного гипогеогенного корневища в результате: 1) функционирования почки возобновления; 2) функционирования спящей почки. Первый способ ярко выражен у особей, растущих на крупнокаменистых и щебнистых склонах (ЦП 4) и в условиях периодического заиливания субстрата (ЦП 2). У особей, находящихся среди камней и на почве с переменным уровнем субстрата, удлиняется геофильная часть побега возобновления, одновременно с этим увеличивается число удлиненных метамеров с чешуевидными листьями. Почка возобновления с укороченных нижних метамеров перемещается на удлиненные верхние. Второй способ хорошо выражен у особей, растущих на богатой луговой почве (ЦП 5). Пробуждение спящей почки, находящейся глубже в почве по отношению к другим, также приводит к развитию удлиненной подземной части побега. После вегетации и плодоношения надземная сфера отмирает до удлиненной подземной части. Почками возобновления становятся почки, также расположенные на последних верхних метамерах. Длина сохранившегося резиды может превышать 6 см. Формирование длинного корневища может быть также связано с антропогенной нагрузкой. Так, у растений, изученных на Гиссарском и Зеравшанском хребтах, в антропогенных нарушенных сообществах (ЦП 1 и ЦП 3) в условиях постоянного затаптывания побегов и уплотнения субстрата активизируются спящие почки. Их раскрытие приводит к образованию длинных подземных участков побеговой сферы.

Второй вариант связан с формированием смешанного корневища в результате полегания побега. Так, на каменистой почве с примесью гальки на заливаемом берегу реки (ЦП 4) из почки возобновления, расположенной в почве, разворачивается побег, базальная часть которого впоследствии полегает. В результате этого нижняя удлиненная часть замывается и засыпается почвой. После вегетации надземная часть отмирает до удлиненных погребенных метамеров с настоящими зелеными листьями – формируется звено корневища гипозпигеогенного происхождения. Почки возобновления перемещаются с нижних укороченных метамеров выше по оси на удлиненные (5–6 метамеры).

На базе удлиненного резиды формируется парциальный куст. Его подземная структура надстраивается укороченными резидами, в результате образуется короткое корневище. Количество длинных участков корневища определяется каменистостью субстрата, богатством и уплотненностью почвы. Так, элементов длинного корневища меньше в условиях незначительного содержания камней, на богатых высокогорных луговых почвах, почве, уплотненной в результате антропогенной нагрузки.

В результате такого побегообразования формируется куртина, состоящая из парциальных образований (центров закрепления). В куртине насчитывается

ваются от 10 до 15 парциальных кустов. Каждый дочерний куст закрепляется лидирующим придаточным корнем (вторичным стержнекорневым) и сохраняет через симподиальную систему резидов связь с материнской особью. Возраст отдельных парциальных кустов может колебаться от 8 до 12 лет.

В старом генеративном состоянии происходит полная партикуляция куртины. Процесс дезинтеграции сначала связан с отмиранием многолетних побеговых структур и главного корня материнской особи. Затем в результате некроза удлиненных резидов корневища обособляются связанные между собой парциальные кусты. В дальнейшем партикуляция может протекать по укороченным резидам. Таким образом, образуется рыхлый клон, состоящий из совокупности неомоложенных партикул, жизнеспособность которых обеспечивается за счет придаточных корней. Диаметр клона может превышать 1 м. Из-за интенсивного некроза многолетних структур подсчитать возраст и продолжительность данного онтогенетического состояния не представляется возможным. Побегообразование у партикул происходит за счет функционирования почек возобновления и спящих почек.

В структуре каждой отдельной партикулы постгенеративного периода различают побеги виргинильного или имматурного облика. Побегообразование осуществляется за счет спящих почек, сохранившихся на корневище. Базальные части побегов надстраивают сохранившийся фрагмент короткого корневища. На последних этапах онтогенеза формируется один побег имматурного облика, который после отмирания завершает онтогенез партикулы.

Заключение

1. Онтогенез особей эндемичного вида *N. formosa* – сложный, неполный, состоит из развития семенной особи и частного онтогенеза партикул.

2. В различных эколого-фитоценологических условиях Центральной Азии у особей *N. formosa* возможны различные варианты формирования многолетних подземных структур: каудекса и корневища. В прегенеративном периоде и в молодом генеративном состоянии образуется каудекс, в зрелом генеративном – корневище. В целом жизненную форму *N. formosa* мы характеризуем как стержнекорневую корневищно-каудексовую.

3. Морфологическая адаптация особей *N. formosa* к условиям обитания связана с механизмами формирования корневища (гипо- или гипозэпигеогенного происхождения, длинное или короткое). Различные варианты образования корневища определяется степенью каменистости и подвижности субстрата, антропогенной нагрузкой и богатством почвы, функционированием спящих почек.

4. Высокая поливариантность развития особей *N. formosa* при относительно низкой всхожести семян обеспечивает устойчивое существование вида в растительных сообществах Центральной Азии.

Библиографический список

1. **Пояркова, А. И.** Семейство Lamiaceae / А. И. Пояркова // Флора СССР. – Москва ; Ленинград : Наука, 1954. – Т. 20. – С. 286–360.
2. **Введенский, А. И.** Семейство Lamiaceae род *Nepeta* / А. И. Введенский // Флора Узбекистана. – Ташкент : Академия наук Узбекской ССР, 1961. – Т. 5. – С. 297–306.

3. **Цаголова, В. Г.** Семейство Lamiaceae род *Nepeta* / В. Г. Цаголова // Флора Казахской ССР. – Алма-Ата : Академия наук Казахской ССР, 1964. – Т. 7. – С. 333–344.
4. **Кочкарева, Т. Ф.** Семейство Lamiaceae / Т. Ф. Кочкарева // Флора Таджикской ССР. – Ленинград : Наука, 1986. – Т. 8. – С. 104–142.
5. **Попова, Л. И.** Семейство Lamiaceae род *Nepeta* / Л. И. Попова // Флора Киргизской ССР. – Фрунзе : Академия наук Киргизской ССР, 1960. – Т. 9. – С. 41–55.
6. **Работнов, Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. И. Работнов // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – Москва ; Ленинград : Наука, 1950. – С. 7–204.
7. **Уранов, А. А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
8. **Жукова, Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
9. **Troll, W.** Die Infloreszenzen / W. Troll. – Jena : Fisher Press, 1964. – Bd. 1. – 615 s.
10. **Нухимовский, Е. Л.** Основы биоморфологии семенных растений / Е. Л. Нухимовский. – Москва : Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.

References

1. Poyarkova A. I. *Flora SSSR* [The flora of the USSR]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1954, vol. 20, pp. 286–360. [In Russian]
2. Vvedenskiy A. I. *Flora Uzbekistana* [The flora of Uzbekistan]. Tashkent: Akademiya nauk Uzbekskoy SSR, 1961, vol. 5, pp. 297–306. [In Russian]
3. Tsagolova V. G. *Flora Kazakhskoy SSR* [The flora of the Kazakh SSR]. Alma-Ata: Akademiya nauk Kazakhskoy SSR, 1964, vol. 7, pp. 333–344. [In Russian]
4. Kochkareva T. F. *Flora Tadzhikskoy SSR* [The flora of Tajik SSR]. Leningrad: Nauka, 1986, vol. 8, pp. 104–142. [In Russian]
5. Popova L. I. *Flora Kirgizskoy SSR* [The Flora of Kyrgyz SSR]. Frunze: Akademiya nauk Kirgizskoy SSR, 1960, vol. 9, pp. 41–55. [In Russian]
6. Rabotnov T. A. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika* [Proceedings of BI of the USSR AS]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1950, pp. 7–204. [In Russian]
7. Uranov A. A. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1975, no. 2, pp. 7–34. [In Russian]
8. Zhukova L. A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK «Lanar», 1995, 224 p. [In Russian]
9. Troll W. *Die Infloreszenzen* [Inflorescence]. Jena: Fisher Press, 1964, vol. 1, 615 p.
10. Nukhimovskiy E. L. *Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy* [Basic biomorphology of spermatophytes]. Moscow: Nedra, 1997, vol. 1, 630 p. [In Russian]

Асташенков Алексей Юрьевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101)

E-mail: astal@bk.ru

Astashenkov Aleksey Yur'evich

Candidate of biological sciences, senior researcher, Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (101 Zolotodolinskaya street, Novosibirsk, Russia)

Черемушкина Вера Алексеевна

доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101)

E-mail: cher.51@mail.ru

Cheremushkina Vera Alekseevna

Doctor of biological sciences, principal researcher, Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (101 Zolotodolinskaya street, Novosibirsk, Russia)

Курочкина Наталья Юрьевна

кандидат биологических наук, младший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101)

E-mail: polemonium@yandex.ru

Kurochkina Natal'ya Yur'evna

Candidate of biological sciences, junior researcher, Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (101 Zolotodolinskaya street, Novosibirsk, Russia)

Образец цитирования:

Асташенков, А. Ю. Особенности онтогенеза и побегообразования эндемика Центральной Азии *Nepeta formosa* Kudr. (Lamiaceae) / А. Ю. Асташенков, В. А. Черемушкина, Н. Ю. Курочкина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 3 (27). – С. 24–33. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-3-3.