

Биоморфология кустарниковой лианы *Atragene sibirica* L.

С. Б. КУЗНЕЦОВА

Югорский государственный университет
628002, Ханты-Мансийск, ул. Чехова, 16
E-mail: s_kuznetcova@ugrasu.ru

Статья поступила 18.02.2015

Принята к печати 26.02.2015

АННОТАЦИЯ

Изучены побеговые системы и онтоморфогенез *Atragene sibirica* L. Описаны морфологическая и размерная поливариантности на уровне всех функциональных типов побегов. Выявлены высокие адаптационные способности этой кустарниковой лианы в формировании побеговых систем в разных условиях существования.

Ключевые слова: *Atragene sibirica* L., модульная организация растений, побегообразование, онтоморфогенез.

Лианы – особая жизненная форма растений, которая обладает морфологическими и физиологическими приспособлениями к условиям существования: резко вытянутые междоузлия, недоразвитые листья, особенно на верхушках побегов, круговая нутация усиков, черешков листьев, стеблей, быстрый рост стеблей в длину, смена биоморфы полностью (лиана-кустарник) или ее типа (лианы усиконосные – лианы опирающиеся) [Серебряков, 1962]. Анализ этих особенностей с современных позиций у конкретных видов позволит выяснить новые особенности лиан как специфических биоморф.

Отмечается, что в отдельных таксонах кустарниковые лианы, по-видимому, играли важную роль в ряду изменений жизненных форм от древесных к травянистым [Иванова, 1968; Гатцук, 1976]. Изучение измене-

ний этой биоморфы в течение индивидуального развития особи на примере конкретных видов необходимо для конкретизации их роли и места в эволюции жизненных форм цветковых растений, оценки состояния вида в условиях естественных местообитаний, разработке мер охраны и введения в культуру.

Всего на территории бывшего СССР насчитывается от 53 до 67 видов древесных лиан, что составляет приблизительно 1,9 % от всех дикорастущих покрытосеменных древесных растений [Денисов, 2004]. Эта биоморфа представлена в родах *Atragene* L. и *Clematis* L. в семействе Ranunculaceae. На территории Западной Сибири и в Европейской России из древесных лиан встречается только *Atragene sibirica* L. – княжик сибирский – реликт третичной флоры [Денисов, 2004], являющийся объектом исследований в данной работе.

Цель работы – изучение побегообразования и онтоморфогенеза *A. sibirica* и их оценка с позиций современной биоморфологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение биоморфологии *A. sibirica* проводили в Кировской обл. (окрестности г. Кирова, с. Кстинино, с. Бурмакино, с. Велико-рецкого) и в Ханты-Мансийском автономном округе (окрестности г. Ханты-Мансийска и далее в восточном направлении – окрестности деревень Шапша и Ярки Ханты-Мансийского района Тюменской обл.).

В Кировской обл. *A. sibirica* распространен повсеместно, но не часто, в основном с небольшой плотностью популяций, по еловым лесам, лесным опушкам, кустарниковым зарослям, вдоль крутых берегов рек и на склонах оврагов. Исследования и сбор материала проводили в ельниках-кисличниках с *Abies sibirica* L., сосново-еловых лесах вейниково-разнотравных, березняках, сосново-елово-березовых лесах подзоны южной тайги.

В пределах Западно-Сибирской равнины *A. sibirica* распространен в темнохвойных, сосновых, березовых и осиновых таежных лесах на останцах. Изредка встречается в сограх – сосново-елово-кедрово-березовых болотных биогеоценозах южной тайги и подтайги, которые формируются на притеррасных участках поймы, примыкающих к надпойменным террасам или террасам коренных берегов [Лисс, 2001]. В окр. г. Ханты-Мансийска *A. sibirica* встречается в хвойных (елово-кедровых, елово-кедрово-пихтовых) и березовых лесах, на склонах оврагов, по берегам малых рек и ручьев. Сбор материала проводили в елово-кедровых с *Abies sibirica* бруснично-мелкотравно-зеленомошных, кедровых долгомошно-хвощевых, березовых с *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* L. мелкотравных и мелкотравно-кустарничковых лесах.

Основной метод исследования – сравнительно-морфологический [Серебряков, 1962; Гатцук, 1976; Смирнова, 1976; Серебрякова, 1983; Нухимовский, 1997; Савиных, Мальцева, 2008; и др.]. Тип онтогенеза определяли по классификации Л. А. Жуковой [1995]. Схему типичного строения особи в определенном онтогенетическом состоянии конструи-

ровали на основе изучения растений в течение всего вегетационного периода. Эти схемы служили основой для выявления фаз онтоморфогенеза. Фазы и варианты морфогенеза определяли по О. В. Смирновой с соавт. [1976]. На основе фактических данных об онтогенезе и морфогенезе выявляли все возможные варианты и пути развития особей. Разнообразие в строении особей, их структурных элементов обсуждали с позиций теории поливариантности [Жукова, 1995; и др.].

При оценке модульной организации растений использована система модулей, предложенная Н. П. Савиных [2008].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Строение одноосных побегов *A. Sibirica*.

С позиций модульной организации побеговые системы *A. sibirica* разнообразны по строению и формированию. Они образованы в основном тремя типами элементарных модулей, которые отличаются по длине междоузлий и типу листа: междоузлие длинное или короткое, боковой орган – чешуя, катафилл или лист срединной формации. Апикальная меристема вегетативно-генеративных побегов преобразуется в цветок. У вегетативных – отмирает в конце вегетационного сезона самостоятельно или с участием верхушки побега. Универсальных модулей – одноосных побегов – значительно больше: 14 вариантов. Среди них выделены вегетативные и вегетативно-генеративные побеги. Вегетативные побеги различаются по числу элементарных метамеров, типу производящих их почек и функционально. Это побеги формирования, дополнения и ветвления [Мазуренко, 1986].

Побеги формирования (ПФ) у княжика отличаются по наличию и длине геофильного участка. У ПФ первого типа (ПФ₁) он длинный, из большого числа метамеров. ПФ второго типа (ПФ₂) содержит геофильный участок из 1–3 метамеров, образуется из почек ПФ₁, расположенных близ поверхности почвы. У ПФ третьего типа такого участка нет, он развивается из спящих почек надземной части ПФ₁. Все эти побеги многометамерные. Первые два типа ПФ поддерживают существование основной жизненной формы *A. si-*

birica L. – геоксильный кустарник. Последний пополняет крону стволика, а при полегании обеспечивает существование растения в виде стланика. Все ПФ создают основу и формируют побеговое тело особи, занимают пространство, поддерживают существование растения, особенно на первых этапах развития оси. Многометамерными вегетативными побегами представлены и побеги дополнения. Функционально в системе кроны они подобны ПФ.

Малометамерные вегетативные побеги, как правило, боковые, с порядком ветвления больше, чем $n + 1$. Функционально это побеги ветвления. Судьба их различна: на второй год они цветут с образованием дициклических монокарпических побегов; формируют вегетативную систему, образуя вегетативные побеги замещения; отмирают.

Вегетативно-генеративные побеги всегда малометамерные. Их вегетативное основание различно по длительности развития, числу метамеров в их составе и типу листьев. В фазе почки у них может быть 8–10 почечных чешуй, 4–6 катафиллов, два зачатка листьев (или без них) и цветков. Поэтому однолетние цветущие побеги княжика имеют обычно два листа срединной формации и цветков. Из верхних пазушных почек ПФ, в которых не заложены зачатки листьев, формируются только цветки с почечными чешуями и катафиллами в основании побега, без листьев срединной формации. Мы назвали эти побеги генеративными. У двулетних вегетативно-генеративных побегов природы текущего года имеют такое же строение. Таким образом, строение побегов *A. sibirica* типично для древесных растений с побегами, функционально дифференцированными на вегетативные ростовые n -го порядка и вегетативно-генеративные или генеративные $n + 1$ порядка.

Развитие и разнообразие побеговых систем *A. Sibirica*. Многообразие побегов *A. sibirica* определяет разнообразие побеговых систем (особенно систем побегов ветвления). На удлинённых вегетативных многометамерных побегах ветвления n -го порядка как боковые развиваются удлинённые вегетативно-генеративные моноциклические монокарпические побеги. У зрелых генеративных особей *A. si-*

birica после цветения первого вегетативно-генеративного побега в системе дальнейшее развитие боковой оси различно (рис. 1). Это зависит от фазы онтоморфогенеза особи и места структуры в побеговой системе растения [Кузнецова, Савиных, 2007]. Из пазушных почек исходного побега могут сформироваться точно такие же побеги следующего порядка (см. рис. 1, поз. 2, 3, 4, 7), вегетативные одно-, двухметамерные (иногда до шести метамеров; см. рис. 1, поз. 3, 5, 6, 8) генеративные побеги с чешуями в основании и отдельными цветками, часто не образующими плодов (см. рис. 1, поз. 1).

Дальнейшая судьба побегов второго порядка также разнообразна. Принципиально новых типов побегов не образуется. Однако трехлетние побеговые системы могут быть в виде 15 разнообразных вариантов. Наиболее интересными из них являются варианты 5.1 (см. рис. 1, поз. 5.1): на основе двухметамерного (или трех-, четырех-, пяти-, шестиметамерного) вегетативного побега образуется три и более вегетативно-генеративных побега; побеговая система 5.2 (см. рис. 1, поз. 5.2), которая не зацветает даже и в будущем году. Это демонстрирует старение всей системы побега ветвления. Старение системы показывает также вариант 8.6 (см. рис. 1, поз. 8.6), когда на основе вегетативных побегов формируются дициклические монокарпические побеги со вторым годовым приростом из чешуй и цветка.

Четырехлетние побеговые системы представлены всего тремя вариантами. Все они вегетативные, образуются из разных трехлетних побеговых систем, что также свидетельствует о старении оси (см. рис. 1).

Таким образом, в количественном отношении в системе побега ветвления *A. sibirica* с возрастом поливариантность побегов и их систем возрастает от восьми типов систем второго порядка до 15 типов систем третьего порядка, которые могут формироваться разными способами (см. рис. 1), особенно в линиях развития 2, 3, 6, 7 и 8. В то же время старение побеговых систем происходит достаточно однотипно. Из 15 вариантов трехлетних побеговых систем формируются только три четырехлетних. Некоторый резерв в развитии побеговых систем *A. sibirica* пред-

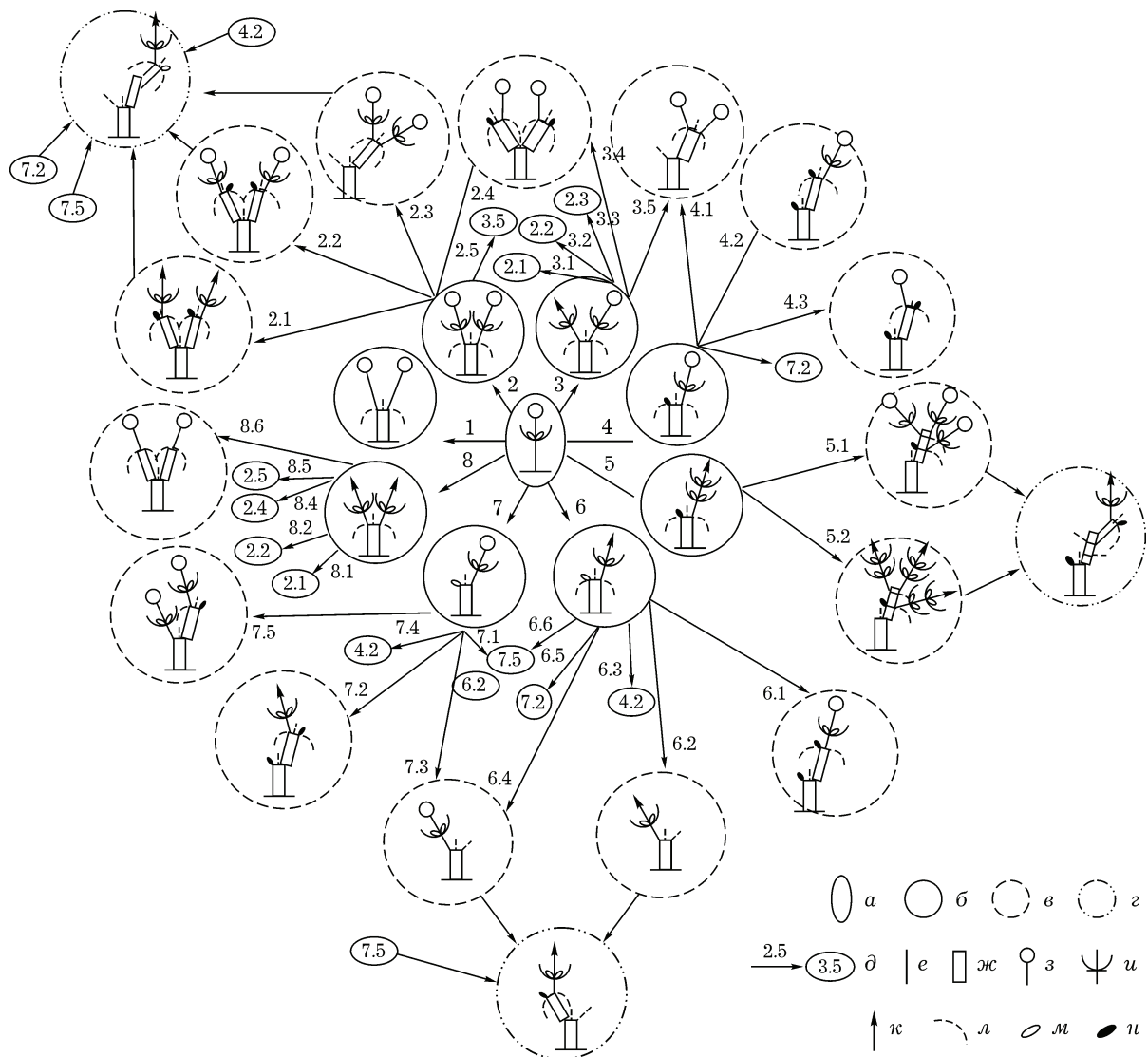


Рис. 1. Общая схема возможных путей развития побеговых систем на основе исходного удлиненного вегетативно-генеративного побега: а – исходный побег, б – двухлетняя побеговая система, в – трехлетняя побеговая система, г – четырехлетняя побеговая система, д – побеговая система, подобная 3.5, е – однолетние части побегов, ж – многолетние части побегов, з – цветок, и – узел с двумя листьями, к – вегетативный побег, л – черешки отмерших листьев, м – живая почка, н – отмершая почка

ставляют побеговые системы, формирующиеся из добавочных сериальных почек. Но они всегда оказываются с меньшим порядком ветвления. Иногда из сериальных почек формируются побеги дополнения, которые в некоторой степени повторяют судьбу ПФ.

По-видимому, одним из механизмов приспособления кустарниковой лианы *A. sibirica* к жизни в условиях сезонного климата является поливариантность развития [Жукова, 1995]. Она проявляется в морфологической и размерной поливариантности на уровне всех

функциональных типов побегов (особенно побегов формирования и ветвления). Динамическая поливариантность определяется различными путями развития исходных вегетативно-генеративных побегов с конвергентным образованием аналогичных структур при дивергентном их развитии. Мы сочли возможным оценить это явление как особый тип поливариантности – поливариантность развития побеговых систем.

Структурные элементы особей *A. sibirica* разнообразны и зависят от онтогенетического

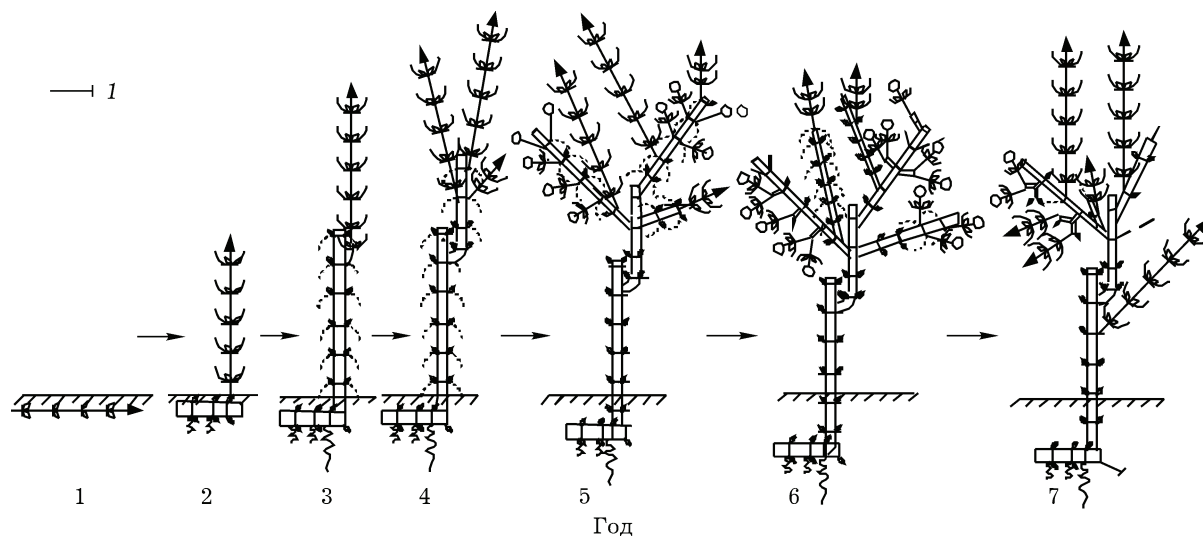


Рис. 2. Развитие СПФ₁ на опоре: 1 – побеговая система, подобная исходной

состояния, наличия опоры, освещенности, типа ПФ в их основе. В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии это системы побегов формирования (СПФ), строение которых определяется тремя последними факторами.

На опоре развиваются системы всех трех типов ПФ. В период преимущественного роста СПФ₁ [Мазуренко, Хохряков, 1977] (первые 1–3 года) образуются многолетние удлиненные многоэтажные вегетативные одноосные ПФ₁ или симподий из резидов удлиненных многоэтажных вегетативных побегов. В обоих случаях в почве формируются вторично-стержневые корневые системы (рис. 2). Ветвление в этих СПФ мезо- или акротонное за счет удлиненных много- и малометамерных однолетних и двулетних вегетативных побегов. Период ассимиляции и плодоношения – “стабилизация” или “кульминация” [Мазуренко, Хохряков, 1977] – начинается с развития систем побегов ветвления 3–4 порядков. Их развитие описано выше. Данный период длится 3–4 года. Период отмирания оси начинается при развитии побегов ветвления 7–8 порядков. К концу основного цикла живой остается только нижняя часть ПФ₁ – до места образования ПФ следующего порядка, – которая и войдет в дальнейшем в состав основной скелетной оси.

СПФ₂ отличается от СПФ₁ незначительно: меньшим порядком ветвления (до шести),

наличием генеративных и вегетативно-генеративных почек у побегов ветвления второго порядка. За счет образования СПФ₂ растение или парциальное образование приобретает вид куста. Они, как и СПФ₁, автономны благодаря наличию собственной вторично-стержневой корневой системы.

СПФ₃ (рис. 3) развиваются в кроне и менее автономны: не имеют собственной корневой системы, живут меньше (не более 5 лет), меньшего (не более пяти) порядка ветвления, вегетативно-генеративные побеги образуются на второй год, побеги n -го порядка способны к моноподиальному нарастанию, но большая часть их нарастает симподиально, в результате чего наблюдается тенденция к формированию симподиальных СПФ. Побеги высоких порядков ветвления в СПФ₃, не находя опоры, полегают. На заключительных этапах развития оси в результате образования плагитропных удлиненных вегетативных побегов замещения растение значительно расселяется, а вегетативно-генеративные побеги образуются на второй год. Основной цикл сокращается до двух лет. У этих побегов нет придаточных корней, иногда это сменяющие друг друга отдельные небольшие вегетативные побеги, по сути симподиальная система, построенная по типу монохазия (с одним побегом замещения). Поэтому биоморфа растения в этот период онтоморфогенеза, онтогенеза и генеты, и раметы сочетает признаки кустарниковой лианы и стла-

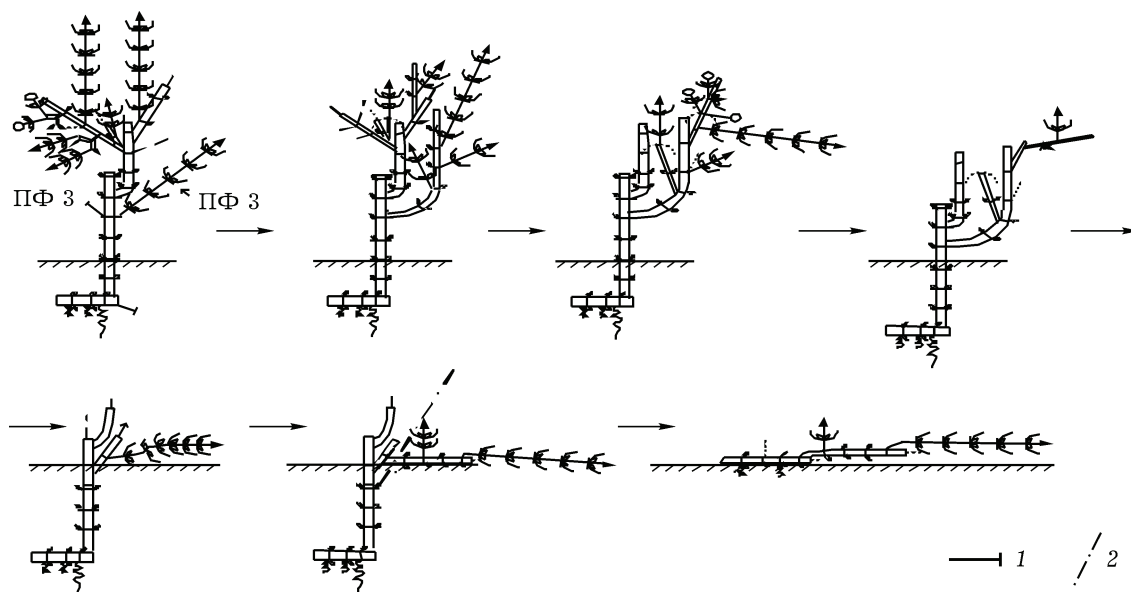


Рис. 3. Развитие СПФ₃ на опоре: 1 – побеговая система, подобная исходной, 2 – морфологическая дезинтеграция

ника и названа “листолазающая кустарниковая лиана-стланник”.

Таким образом, структурные элементы особой княжика сибирского развиваются по схеме: ПФ₁ – СПФ₁ – парциальный куст из СПФ₁, СПФ₂ и СПФ₃ – симподии из ксиллоподиев вегетативных удлиненных много- и малометамерных побегов с вегетативно-генеративными, а позднее – вегетативными удлиненными и укороченными побегами.

На разных стадиях развития особи структурными элементами могут быть разные типы вышеперечисленных побеговых систем. Все они присутствуют у зрелых генеративных особей, а после морфологической дезинтеграции и дочерние особи имеют подобное строение.

На основе полученных данных модель структурного элемента особи *A. sibirica* можно представить следующим образом (рис. 4). Полностью увидеть ее в природе невозможно, поскольку обрыв развития системы может быть на любой стадии ее формирования.

По длительности нарастания в соответствии с терминологией М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1977] большая часть СПФ *A. sibirica*, особенно СПФ₁ – моноподиально-симподиальные. Однако у всех СПФ есть оси с симподиальным нарастанием. Как и у других древесных растений [Hallé et al., 1978], у *A. sibirica* при повышении порядка ветвления в системе чаще сменяется нарастание

оси. Тем не менее все ПФ относятся к вегетативной подгруппе: терминальная почка у них всегда остается вегетативной. Они служат основой для развития геоксилного кустарника, выполняя функции омоложения растения в целом и завоевания им нового пространства.

У особей, растущих без опоры, но в местах с достаточным количеством света (по берегам рек и на склонах) СПФ₁ и СПФ₂ сходны с вышеописанными (рис. 5): в основном моноподиально-симподиальные, но с мень-

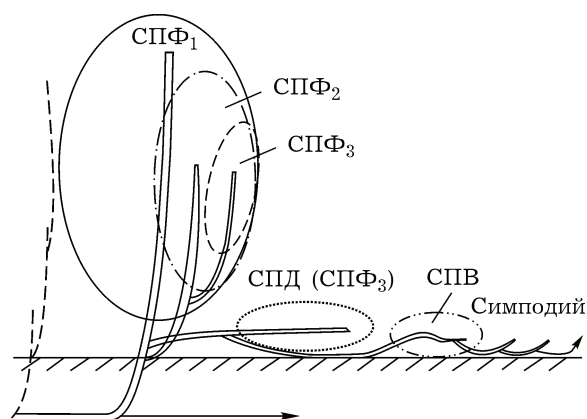


Рис. 4. Модель структурного элемента особи *A. sibirica* L.: СПФ₁, СПФ₂, СПФ₃ – системы побегов формирования первого, второго и третьего типов соответственно, СПД – система побега дополнения, СПВ – система побега ветвления

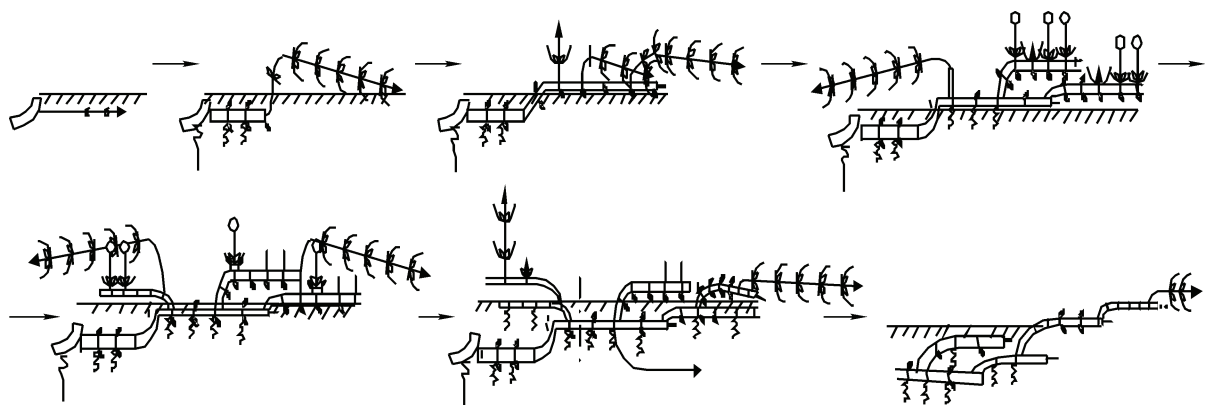


Рис. 5. Схема развития СПΦ₁ и СПΦ₂ у растения без опоры в условиях достаточной освещенности

шим порядком ветвления и менее длительным основным циклом (до 5 лет). СПΦ₃ не образуются. Растение имеет вид стланика.

У них также образуются вторично-стержневые корневые системы, благодаря чему стебли глубоко втягиваются в почву, возможно, засыпаются грунтом на склонах до 15–18 см с образованием подземных органов, подобных эпигеогенному ксилоризому. При появлении опоры растения или парциальное образование в составе особи способны существовать и в виде лианы.

В тени, особенно под пологом темно-хвойного леса, растения (рис. 6) временно (5 и более лет) не цветут, в окр. г. Ханты-Мансийска занимают большие площади (до 15 м²), сплошь покрывая почву. Эти особи также пребывают в виде факультативного стланика. При появлении опоры и освещении территории в составе побеговых систем образуются вегетативно-генеративные побеги и

СПΦ₁. Это демонстрирует патентность стресстолерантного *A. sibirica*.

Таким образом, в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии в зависимости от условий обитания *A. sibirica* существует как листолазающая кустарниковая лиана, листолазающая кустарниковая лиана-стланик, факультативный стланик. Поливариантность развития побеговых систем определяет у этого растения выживание в разнообразных, в том числе меняющихся условиях среды и дизъюнктивный ареал вида.

Онторморфогенез *A. sibirica*. Начальные этапы онтоморфогенеза *A. sibirica* описаны Р. П. Барыкиной и Н. В. Чубатовой [2004]. В течение 2–3 лет у растения сохраняется первичный розеточный вегетативный побег. На 3–4 год из верхушечной почки развивается удлиненный побег из 2–5 междоузлий. Особь переходит в фазу первичного полурозеточного вегетативного побега (рис. 7).

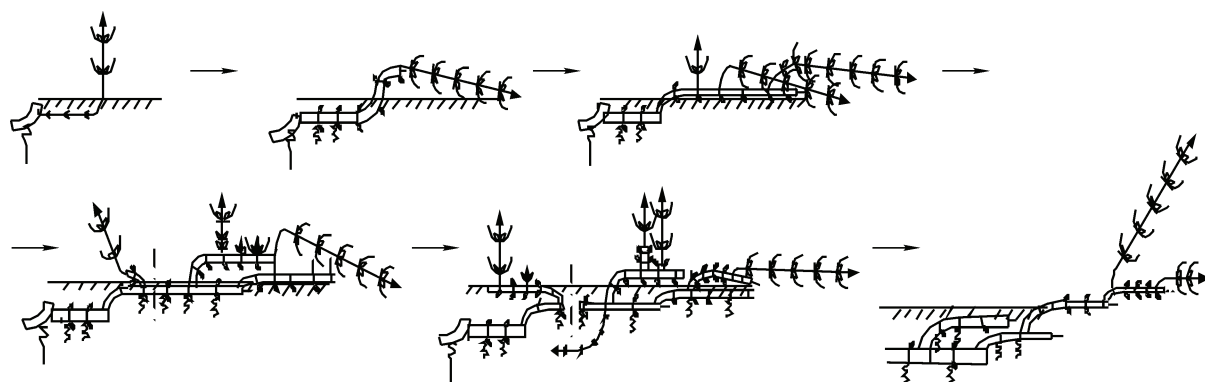


Рис. 6. Развитие СПΦ у особей без опоры в условиях затенения

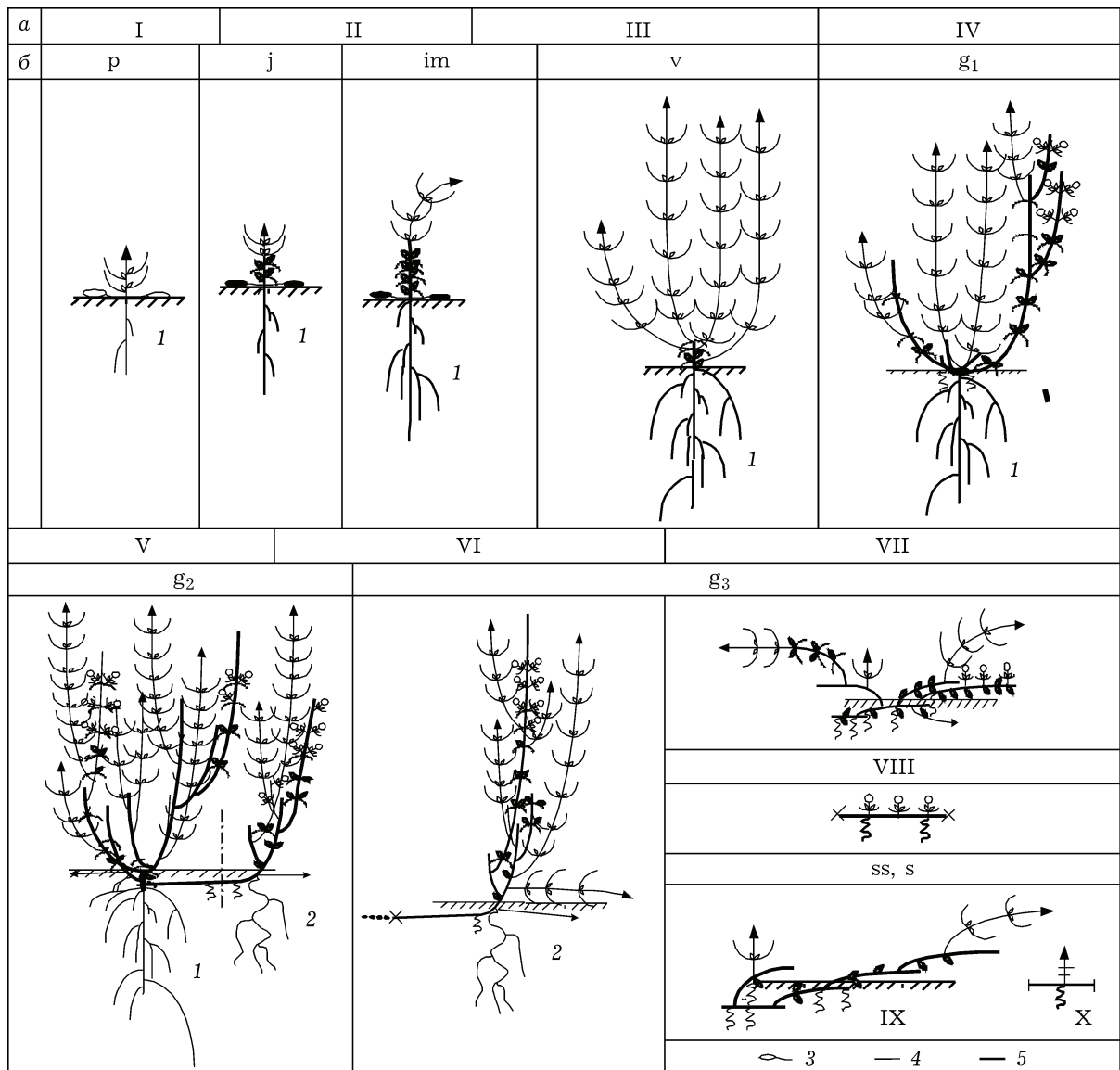


Рис. 7. Схема онтоморфогенеза (соотношение этапов онтогенеза и фаз морфогенеза) *A. sibirica* L.: а – фазы морфогенеза (I – первичный розеточный вегетативный побег, II – первичный полурозеточный вегетативный побег, III – первичный куст из удлиненных многоэтажерных побегов формирования, IV – первичный куст из систем побегов формирования, V – полицентрическое растение из систем побегов формирования четвертого и более порядков, VI – парциальный куст из систем побегов формирования *n*-го порядка, VII – лежащая система побегов формирования разных порядков, VIII – система боковых вегетативно-генеративных побегов на ксилоподии, IX – симподий из побегов формирования разных порядков, X – розеточный вегетативный побег на ксилоподии); б – этапы онтогенеза (р – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – раннегенеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – позднегенеративное, ss – субсенильное, s – сенильное); 1 – главный корень, 2 – вторично-стержевая корневая система, 3 – семядольные листья, 4 – однолетние части побегов, 5 – многолетние части побегов

Далее из спящих почек в основании главной оси на поверхности субстрата развиваются 1–2 боковых побега. Главный побег отмирает. Формируется первичный куст из уд-

линенных вегетативных многоэтажерных побегов. Эти фазы онтоморфогенеза соответствуют ювенильному и имматурному онтогенетическим состояниям. В виргинильном он-

тогенетическом состоянии усиливается кущение за счет образования новых побегов следующего порядка из спящих почек.

Зацветает растение на 5–6 год. Основной цикл побегов раннегенеративных особей короткий – 2–4 года. Системы побегов ветвления (вегетативно-генеративные) 2–4 порядков. Базальные части первых ПФ входят в состав многолетних скелетных осей растения, которые погружаются в почву благодаря контрактильной способности корней. Так образуется первичный куст из СПФ₁.

Побеги формирования и ветвления, не нашедшие опоры, полегают, засыпаются опадом, укореняются, образуются эпигеогенные ксилоризомы. В молодом, а иногда и в зрелом генеративном онтогенетических состояниях на эпигеогенном ксилоризоме из спящих почек развиваются длинные (до 70 см) геофильные многометамерные плагиотропные побеги с чешуевидными листьями и многочисленными подузловыми придаточными корнями. Пазушные почки содержат только катафиллы. На следующий год верхушечная почка у ряда этих побегов отмирает, система нарастает акросимподиально – за счет побега из ближайшей пазушной почки. Новый побег на следующий год под углом 90° выходит на поверхность почвы, образуя ПФ₂. В другом случае на следующий год моноподиальное нарастание продолжается, побег также выходит на поверхность почвы. Позднее на базе этих геофильных приростов развиваются новые СПФ, благодаря чему формируется полицентрическое растение из СПФ₁ четвертого и более порядков с вторичной стержневой корневой системой из первичного и парциальных кустов. После отмирания коммуникационных геофильных участков побегов дочерние растения существуют в виде отдельных парциальных кустов из сменяющихся во времени систем побегов формирования разных типов.

Дальнейшее развитие особей определяется условиями существования, о чем сказано выше. Семенных особей в природе нам наблюдать не пришлось. В основном растения встречаются в виде парциальных кустов (кустарниковая лиана), стелющихся растений с побеговыми системами разной сложности.

При освещении на отдельных сохранившихся, имеющих придаточные корни, ба-

зальных частях удлиненных вегетативных побегов возможно образование моноциклических монокарпических побегов. Растение возвращается в старое генеративное онтогенетическое состояние. Эта фаза онтоморфогенеза – система боковых вегетативно-генеративных побегов на ксилоподии (см. рис. 7).

В очень затененных местах (ельники, сменявшие сосняки, например в окр. с. Великорецкое) мы наблюдали, по-видимому, окончание жизни скелетной оси: из почек укореняющегося малометамерного вегетативного удлиненного побега образовался один розеточный вегетативный побег. Это, вероятно, последняя фаза онтоморфогенеза растения – розеточный вегетативный побег на ксилоподии (см. рис. 7), которая соответствует сенильному онтогенетическому состоянию.

Таким образом, *A. sibirica* свойственна широкая амплитуда морфологической пластичности и динамическая поливариантность. Эти адаптивные свойства кустарниковой лианы позволили ей существовать в природе в виде нескольких биоморф и сохраниться в пределах, видимо, большего в прошлом исходного ареала. Это является одной из адаптивных черт редких и уязвимых растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

A. sibirica существует в природе в виде трех основных биоморф: листолазающая кустарниковая лиана, листолазающая кустарниковая лиана-стланик, факультативный стланик.

Функциональные типы побегов *A. sibirica* (первичный, формирования, ветвления и дополнения) представлены 14 структурно-морфологическими типами (универсальными модулями). Наиболее разнообразны варианты побегов ветвления, которые в совокупности образуют сложные побеговые системы (основные модули): восемь типов первого, 15 – второго и три – третьего порядка. Это характеризуется как особый случай поливариантности – поливариантность развития побеговых систем, сочетающая признаки структурной и динамической поливариантности и обеспечивающая многообразие структурных элементов тела растения и способов их формирования.

Структурные элементы побеговой системы особой *A. sibirica*: системы побегов формирования первого типа, первичный и парциальный куст из системы побегов формирования первого, второго и третьего типов, стелющиеся системы побегов дополнения (побегов формирования третьего типа), симподии из ксиллоподиев вегетативных удлинённых много- и малометамерных побегов с вегетативно-генеративными, а позднее – вегетативными удлинёнными и укороченными побегами.

Онторморфогенез *A. sibirica* представляет собой чередование 10 фаз, по разному чередующихся в зависимости условий существования и обеспечивающих смену следующих онтобиоморф: опирающаяся лиана, листолазающая кустарниковая лиана, листолазающая кустарниковая лиана-стланник, факкультативный стланник, стланник.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Онтогенез княжика красивого, или сибирского (*Atragene speciosa* Weinm.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та, 2004. Т. IV. С. 49–52.
- Гатцук Л. Е. Содержание понятия “травы” и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 55–130.
- Денисов Н. И. Деревянистые лианы российского Дальнего Востока (Биология, интродукция, использование, охрана): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2004. 25 с.
- Иванова И. В. Переход от кустарников к травам в одной из эволюционных линий рода ежевика (*Rubus* L.) // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 3. С. 63–77.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Кузнецова С. Б., Савиных Н. П. Система побега ветвления княжика сибирского (*Atragene sibirica* L.) // Вестн. Саратов. гос. агрон. ун-та им. Н. И. Вавилова. 2007. № 1. С. 38–42.
- Лисс О. Л. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула: Гриф и К°, 2001. 584 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. 158 с.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1: Теория организации биоморф. 630 с.
- Савиных Н. П., Мальцева Т. А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 227–234.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 579–593.
- Смирнова О. В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 14–44.
- Hallé F., Oldemann R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1978. 441 p.

Biomorphology of the Shrub Liana *Atragene sibirica* L.

S. B. KUZNETSOVA

Yugra State University

628002, Khanty-Mansiysk, Tchekhova str., 16

E-mail: s_kuznetcova@ugrasu.ru

The shoot systems and ontomorphogenesis of *Atragene sibirica* L. were studied. Morphological and size polyvariety of all functional types of shoots were described. The high adaptive capacity of the shrub liana in terms of shoot formation in different environmental conditions was established.

Key words: *Atragene sibirica* L., modular organization of plants, shoot formation, ontomorphogenesis.