

## МОНОПОДАЛЬНА СИСТЕМА ПАГОНІВ ГУБЦВІТИХ (LAMIACEAE) ФЛОРИ УКРАЇНИ ТА МОДЕЛІ ЇЇ ФОРМУВАННЯ

Йосип БЕРКО

**Анотація.** Викладено морфоструктуру та особливості формування моноподальної системи пагонів трав'яних багаторічних і напівдеревних життєвих форм губцвітих (Lamiaceae) флори України на основі двох моделей (моноподальних довгопагонової і розеткової) та виділених у їх складі трьох субмоделей пагоноутворення.

**Ключові слова:** Lamiaceae, трав'яні полікарпіки, моноподальні напівчагарнички, моноподальна система пагонів, моделі пагоноутворення, субмоделі пагоноутворення

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького; вул. Пекарська, 50, м. Львів, 79010, Україна; tarasberko@gmail.com

Пагонові системи квіткових рослин – це відкриті системи, становлення і розвиток яких відбувається впродовж онтоморфогенезу особини завдяки перманентним і тісно скорельованим між собою процесам наростання, галуження і періодичного відмирання їх структурних елементів. Не зважаючи на те, що саме ці процеси відіграють важливу роль в утворенні всього багатоманіття архітектоники вегетативної і генеративної сфер рослин, і загалом визначають основні структурні особливості пагонового тіла життєвих форм, а характер їх прояву, як це не дивно, відрізняється відносною оліготипністю та одноманітністю. На цю особливість способів наростання пагонових систем у свій час вказувала Т.І. СЕРЕБРЯКОВА (1977), яка відзначала, що «в розвитку органів і їх систем виявляється деяке обмежене число моделей тієї або іншої структури чи процесу, які повторюються на різних рівнях і в різних неспоріднених таксонах» (с. 113).

Серед робіт, які зробили вагомий внесок у обґрунтування цієї закономірності, особливе значення мають праці Ф. Алле та Р. Ольдемана (HALLE & OLDEMAN 1970, цит. за Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ 1977, 1981) про формування і будову пагонових систем тропічних дерев. Вони послужили також своєрідним імпульсом для подальшого

вивчення закономірностей розвитку пагонових систем рослин різних життєвих форм на основі методу моделювання, який виявився достатньо ефективним і продуктивним у справі пізнання сутності даного питання і становлення його сучасної концепції.

Детальне вивчення всієї габітуальної різноманітності пагонових систем дерев тропічного лісу дозволило цим дослідникам прийти до висновку, що воно зумовлюється особливостями діяльності верхівкових меристем пагонів, яке для певних груп видів має свою специфіку, на підставі чого ними було виділено 25 моделей формування і будови пагонових систем тропічних дерев, які були названі «архітектурними». Ідея Алле та Ольдемана про архітектурні моделі тропічних дерев виявилася настільки оригінальною новацією, що вона доволі швидко отримала не лише визнання, але й привернула увагу і знайшла послідовників, що спеціалізувалися на вивченні якісно відмінних від тропічних дерев життєвих форм, зокрема трав'яних багаторічників і однорічників.

Однією з перших спроб використати ідеї Алле і Ольдемана здійснила Т.І. СЕРЕБРЯКОВА (1977), яка описала три, а згодом чотири основних «архітектурних моделей» трав'яних багаторічників: симподальну напіврозеткову, симподальну довгопагонову, моноподальну

розеткову і моноподіальну довгопагонову (СЕРЕБРЯКОВА 1987; СЕРЕБРЯКОВА *и др.* 2007). Як видно із самих назв моделей, в основу їх виділення покладено дві ознаки: тип будови пагона за характером довжини міжвузль і спосіб наростання цих пагонів. Беручи до уваги те, що виділені моделі хоча й належать до найголовніших у багаторічних трав, Т.І. Серебрякова цілком справедливо визнавала, що вони не охоплюють всього різноманіття формування їх пагонових систем і тому вважала доцільним виділення варіантів кожної моделі за цілою низкою ознак, наприклад, за характером укорінення, напрямом і тривалістю росту пагонів, способом їх відмирання, генезисом і тривалістю функціонування кореневищ, спеціалізацією квітконосів тощо.

Серія таких варіантів була описана Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ (1981, 1987) для моноподіальної розеткової моделі, що дозволило їй аргументувати твердження про їх адаптивний характер і здатність рослин на базі однієї моделі утворювати різні життєві форми і, навпаки, одна і та ж життєва форма може виникати конвергентно на базі різних архітектурних моделей. Розвиваючи свою концепцію про «архітектурні моделі» трав'яних полікарпічних рослин, Т.І. Серебрякова тим не менше дуже скоро відмовилася від використання у своїх роботах цього терміну, замінивши його, як вона сама висловлювалася на більш скромний термін – «моделі пагоноутворення» (СЕРЕБРЯКОВА 1987, стор. 4), продовжуючи однак розглядати його як синонім попереднього терміну. Аргументацією такої чисто термінологічної заміни вона вважала те, що за зовнішнім виглядом тіло трав'яних рослин не зовсім збігається з поняттям «архітектурна споруда», яке більш прийнятне для дерев з їх надземними вертикально розташованими стовбурами і кронами.

До речі, останнім часом в літературі обґрунтовується думка про доцільність використання обох цих термінів для трав'яних життєвих форм не як синонімів, а як самостійних категорій з відповідними кожній з них дефініціями (Савиных 2012). Нами

термін «модель пагоноутворення» раніше (БЕРКО 1993) і в цій статті використовується у прямому його семантичному значенні для відображення закономірностей розвитку і зміни порядків пагонів у рослин різних життєвих форм, а також для типізації процесів формування структурної різноманітності їх пагонових систем. Саме в такому аспекті його було використано для характеристики систем пагонів життєвих форм губоцвітих України, виявлення шляхів становлення їх структури і можливих модусів трансформації.

Зважаючи на те, що основні моделі пагоноутворення як одиниці класифікації не відображають всього розмаїття формування структур пагонових систем, нами, окрім запропонованих Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ (1981, 1987) двох одиниць – «модель» і «варіант», що відзначаються значною контрастністю за обсягом включеної у них інформації, пропонується введення у класифікаційну схему проміжної одиниці, названої «субмоделлю». Визначальним принципом для її виділення виступають, крім типу будови пагона і способу його наростання, також такі важливі ознаки і властивості пагонів, як характер метаморфозу, ступінь спеціалізації аксиллярних структур, місце розташування органів інновацій та особливості процесів відмирання (БЕРКО 1993, 2012).

Нижче наведено характеристику моноподіальної системи пагонів трав'яних багаторічних і напівдеревних життєвих форм губоцвітих України та моделей їх формування, виділених за класифікаційними ознаками Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЇ (1981, 1987) та з поділом кожної з них на відповідні субмоделі (БЕРКО 1993). Класифікаційна схема моноподіальної системи пагонів губоцвітих на моделі і субмоделі є такою:

1. Модель моноподіальна довгопагонова.
  - 1.1. Субмодель моноподіальна довгопагонова з бічними вегетативно-репродуктивними ортотропними пагонами.
  - 1.2. Субмодель моноподіальна довгопагонова з пазушними суцвіттями.
2. Модель моноподіальна розеткова.
  - 2.1. Субмодель моноподіальна розеткова з бічними вегетативно-репродуктивними

ортотропними пагонами.

Розглянемо докладніше кожен з виділених у моноподіальній системі пагонів моделей і підпорядкованих їм субмоделей пагоноутворення.

### **1. Модель моноподіальна довгопагонова**

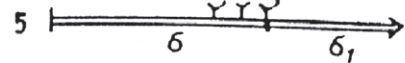
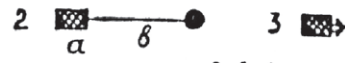
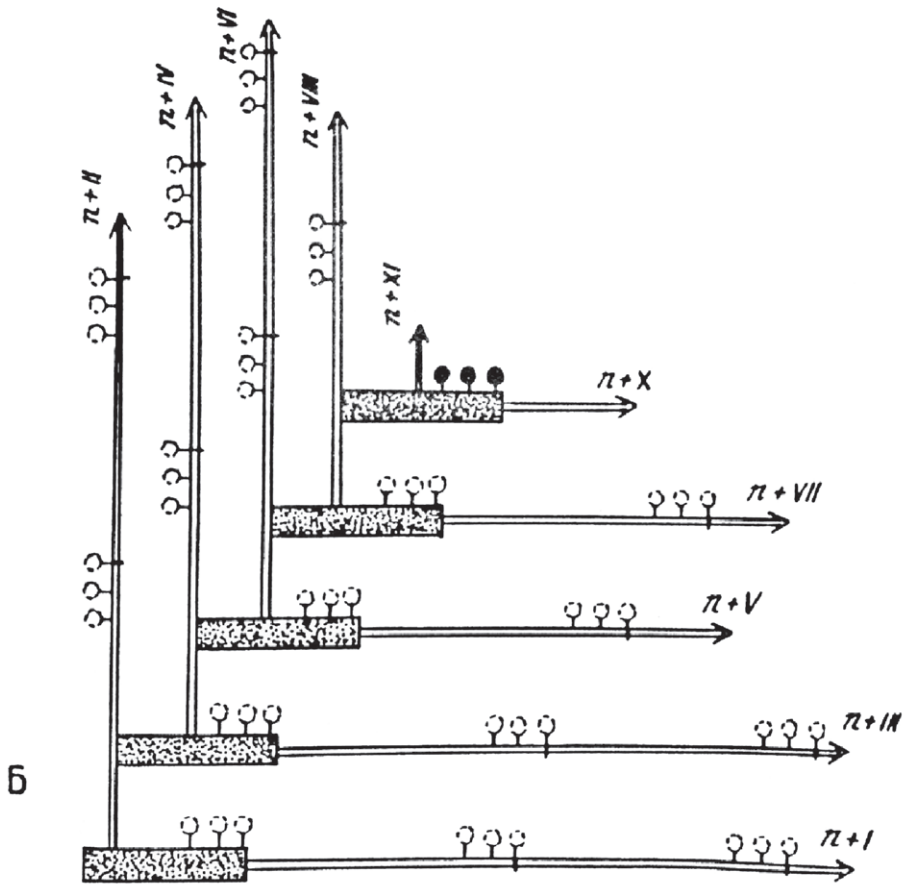
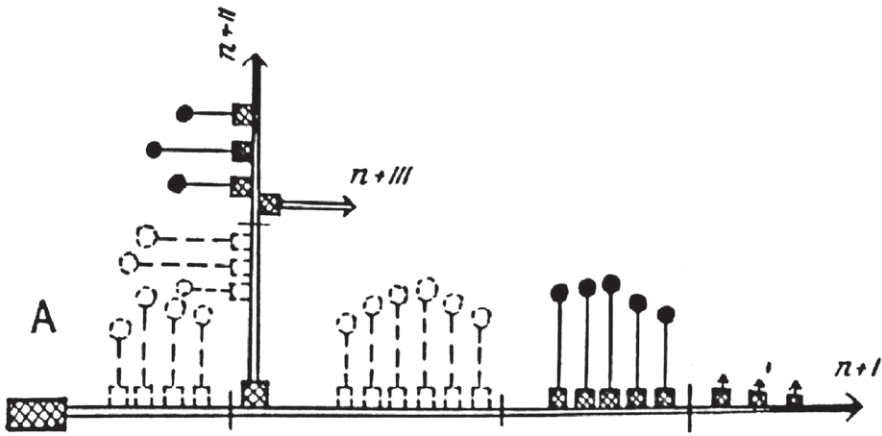
Ідентифікаційними ознаками моделі є видовжені пагони з постійно активними апікальними меристемами, трав'янистими або дерев'янистими плагіотропними стеблами, здатними до вкорінення. Подібне положення пагонів в просторі взагалі є типовою рисою цієї моделі, яка робить її істотно відмінною від трьох інших моделей пагоноутворення багаторічних трав. Зважаючи саме на цю рису моделі, було запропоновано навіть розширити її назву на моноподіальну довгопагонову плагіотропну (Серебрякова и др. 2007). Аксилярний комплекс у пагонів формується внаслідок їх розсіяного галушення за рахунок пазушних, навхрест супротивно розташованих відкритих бруньок. З врахуванням особливостей цього комплексу, а також деяких інших рис поведінки осьових вегетативних пагонів, зокрема їх здатності до проксимальної некротичної партикуляції і неспеціалізованого вегетативного розмноження, є підстави для виділення у межах описаної моделі пагоноутворення двох окремих субмоделей.

#### **1.1. Субмодель моноподіальна довгопагонова з бічними вегетативно-репродуктивними ортотропними пагонами**

Серед губоцвітих України ця субмодель має обмежене поширення і властива лише деяким напівдеревним представникам роду *Thymus*, що ростуть у Криму (*T. callieri* Borb. ex Velen., *T. tauricus* Klokov & Des.-Shost.), у високогір'ї Українських Карпат у відкритих кам'янистих, добре інсольованих оселищах та на гранітних відслоненнях Приазов'я. Особливості формування моноподіальної пагонової системи в напівчагарникових життєвих форм вперше були описані В.М. Голуб'євим (ГОЛУБЕВ 1968), які збігаються з виділеною нами субмоделлю пагоноутворення. Згідно з результатами

його досліджень, а також отриманими нами на основі морфоструктурного аналізу пагонових систем згаданих видів (БЕРКО 1987а, 1987б, 1988), головний пагін у них розвивається за розетковим типом, наростаючи моноподіально до 5 і більше років. Вже з 2-го або 3-го року він починає сильно галузитися, утворюючи моноподіальні брахиморфні пагони II порядку, здатні в сприятливих умовах розвиватися як доліхоморфні. В процесі щорічного наростання із пагонів цих типів формуються видовжені скелетні моноподіальні осі, які приймають плагіотропне положення і вкорінюються вузловими додатковими коренями. В міру росту, осі продовжують галузитися, утворюючи розеткові і видовжені пагони наступних порядків.

У час досягнення особинами генеративного вікового стану на плагіотропних поліциклічних вегетативних пагонах розвиваються ортотропні генеративні пагони дициклічного типу, які складаються з розеткового пагона попереднього року і видовженого квітконосного пагона поточного року. Після плодоношення ці пагони повністю відмирають до своєї основи і не беруть участі в побудові багаторічної пагонової структури рослини (Рис. 1 А). Основний цикл плагіотропного вегетативного пагона триває 5-6 або більше років, після чого припиняється діяльність верхівкової меристеми і пагін починає відмирати у базальному напрямку до першого бічного життєдіяльного пагона заміщення, а при його відсутності відмирає повністю. Відмирання частини або всього моноподіального пагона є природним явищем у загальному процесі формування пагонової системи рослини. У результаті триваючих щорічно процесів наростання, галушення і відмирання моноподіальних скелетних пагонів утворюються їх структури вищого полімеризаційного рівня, які являють собою гілки. Останні з'єднуються з системою головного кореня своїми базальними, стадійно найбільш старими річними приростами скелетних осей.



## 1.2. Субмодель моноподіальна довгопагонова з пазушними суцвіттями

На противагу попередній, ця субмодель властива лише окремим видам губоцвітих України, які мають плагіотропні вкорінювані трав'янисті пагони, що потенційно здатні до тривалого моноподіального наростання. Типовим прикладом розвитку пагонової системи на базі цієї субмоделі є *Glechoma hederacea* L. – трав'яний повзучий полікарпик, що росте по всій території України у широкому екологічному діапазоні, однак з перевагою в оселищах з достатнім і більш-менш постійним зволоженням поверхневого шару ґрунту. Адаптованість до умов таких оселищ, яким властиві напруженість і динамізм багатьох ґрунтово-гідрологічних і фітоценотичних інгредієнтів, зумовили вироблення у цього виду цілої низки морфоструктурних і еколого-біологічних рис і властивостей (плагіотропність росту, вкорінюваність, дезінтегрованість, експлерентність), які істотно позначилися на процесах пагоноутворення та будові пагонової системи загалом.

Характерною особливістю пагонової системи цього виду є те, що осьові вегетативні моноподіальні плагіотропні пагони як основний структуроутворюючий її елемент, не є повністю подібні за своєю морфологічною

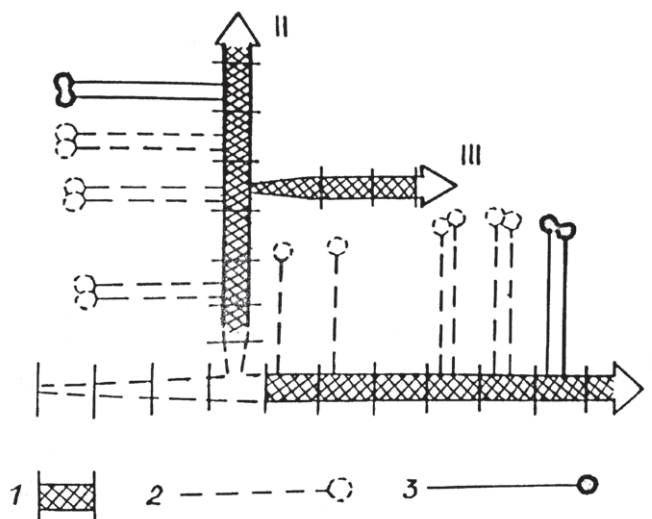
будовою. З'ясувалося, що вони є відмінними між собою як за структурою утворюваних їх елементарних вегетативно-репродуктивних пагонів, так і за топографією закладання, часом розвитку і особливостями чергування у загальному процесі формування пагонової системи. Відмінність елементарних вегетативно-репродуктивних пагонів полягає в тому, що вони неоднорідні за кількістю утворюваних метамерів та за характером діяльності їх інтеркалярних меристем. За цими ознаками їх можна розділити на два типи: малометамерні слабо розсунутовузові (а-тип) і багатометамерні сильно розсунутовузові (б-тип). Пагони а-типу завжди розвиваються із пазушних бруньок пагонів б-типу в середині літа, тоді як пагони б-типу починають свій розвиток весною з термінальної бруньки пагона а-типу, утворюючи пагін продовження, або з його пазушних бруньок, даючи початок пагону галуження (Рис. 1 Б).

Відзначені відмінні ознаки будови і розвитку елементарних вегетативно-репродуктивних пагонів, природно, зумовляють і відповідну нетотожність структури формованих із них осьових вегетативних плагіотропних пагонів. Проявляється вона у тому, що одні з цих пагонів (віднесемо їх до типу А) утворюються

◀ **Рис. 1.** Субмоделі моноподіальної довгопагонової моделі пагоноутворення: **А** – моноподіальна довгопагонова з бічними вегетативно-репродуктивними ортотропними пагонами і **Б** – моноподіальна довгопагонова з пазушними суцвіттями. **Моноподіальні пагони:** **1** – вегетативний плагіотропний поліциклічний; **2** – репродуктивний ортотропний напіврозетковий дициклічний, що повністю розвинений і **3** – у фазі розеткового пагона, що розвивається. **Річні пагони:** **а** – розетковий; **б** – вегетативний видовжений; **в** – репродуктивний видовжений; **4** – плагіотропний безрозетковий олігоциклічний олігокарпічний, що складається із базального слабо розсунутовузового (**а**) і наступних сильно розсунутовузових (**б**) вегетативно-репродуктивних елементарних пагонів (пагін типу А); **5** – плагіотропний безрозетковий олігоциклічний олігокарпічний, що складається виключно із сильно розсунутовузових репродуктивних (**б**) елементарних пагонів (пагін типу Б); **б<sub>1</sub>** – елементарний пагін, що розвивається; **n+I, n+II, ...** – порядки наростання вегетативних моноподіальних пагонів. Пунктиром позначені відмерлі пагони і суцвіття минулих років.

◀ **Fig. 1.** The submodels of monopodial long-shoot forthputting model: **A** – the monopodial long-shoot with the lateral innovation-reproduction orthotropic shoots; **B** – monopodial long-shoot with axillary inflorescences. **Monopodial shoots:** **1** – vegetative plagiotropic polycyclic; **2** – developed reproductive orthotropic semirosseted dicyclic and **3** – the same in the phase of developing rosseted shoot. Annual shoots: **a** – rosseted; **b** – vegetative elongated; **v** – reproductive elongated; **4** – plagiotropic nonrosseted oligocyclic oligocarpic composed from a basal weakly sparsenode (**a**) and the next strongly sparsenode (**b**) vegetative-reproductive elementary shoots (shoot of A-type); **5** – plagiotropic nonrosseted oligocyclic oligocarpic composed only from strongly sparsenode (**b**) vegetative-reproductive elementary shoots (shoot of B-type); **b<sub>1</sub>** – developing elementary shoot; **n+I, n+II, ...** – orders of formation of vegetative monopodial shoots. The died shoots and inflorescences of previous years are signed by dashed lines.





**Рис. 2.** Субмодель моноподіальна розеткова з бічними вегетативно-репродуктивними безрозетковими ортотропними пагонами. 1 – річні пагони вегетативного плагіотропного розеткового поліциклічного моноподіального пагона; 2 – ортотропні безрозеткові вегетативно-репродуктивні пагони попередніх років і 3 – поточного року; I, II, III – порядки наростання розеткових моноподіальних пагонів.

**Fig. 2.** The submodel with lateral innovation-reproduction non-rosetted ortotrophic shoots of monopodium rosetted model. 1 – annual shoots of the vegetative plagiotropic rosetted polycyclic monopodial shoot; 2 – orthotropic nonrosetted vegetative-reproductive shoots of previous years and 3 – the same of current year; I, II, III – orders of formation of the rosetted monopodial shoots.

виключно із елементарних пагонів а-типу і б-типу, причому пагін а-типу у загальній структурі осьового пагона завжди є в одиниці і займає у ньому лише базальне положення, тоді як інші пагони (віднесемо їх до типу Б), навпаки, є однорідними за будовою і складаються виключно із елементарних пагонів б-типу.

Зважаючи на цю обставину, послідовність сполучення елементарних пагонів в осьовому вегетативному плагіотропному пагоні виражатиметься такою почерговістю: у типі А:  $a \rightarrow b_1 \rightarrow b_2 \rightarrow b_3 \rightarrow \dots$ , а у типі Б:  $b_1 \rightarrow b_2 \rightarrow b_3 \rightarrow \dots$ . Різний генезис і відмінності у будові обох типів осьових вегетативних пагонів істотним чином позначаються на загальному процесі пагоноутворення, який здійснюється шляхом закономірної зміни пагона одного типу певного порядку пагоном другого типу, але наступного порядку. Ця закономірність, яка становить принципіальну основу описуваної субмоделі пагоноутворення, виражається такою почерговістю зміни

осьових моноподіальних вегетативних плагіотропних пагонів А і Б типів:  $B \rightarrow A \rightarrow B \rightarrow A \rightarrow B \rightarrow A \rightarrow \dots$  (Рис. 1 Б).

Пагонова система рослини, яка виникає на базі цієї субмоделі пагоноутворення як морфологічне і фізіологічне цілісне утворення має певні обмежувальні часові рамки, зумовлені, з одного боку, внутрішніми кореляційними співвідношеннями між пагонами різних порядків у системі, і з другого боку, зовнішніми причинами (фізичного чи механічного порядків), які позначаються у першу чергу на тривалості наростання самих пагонів і на виникненні дезінтеграційних процесів всередині цієї системи.

Встановлено, що тривалість моноподіального наростання осьових вегетативних пагонів не перевищує 3-4 роки. До цього часу їх проксимальні, а також і серединні ділянки (у ділянках сильно видовжених міжвузль) охоплюються процесами некрозу і вони партикулюють, що призводить до розпаду пагонової системи і

відособлення партикул, здатних до тривалого самостійного існування. Одночасно з морфологічною дезінтеграцією системи порушується і раніше існуючий в ній спосіб наростання пагонів, який в певній їх частині (з відмерлими верхніми або серединними міжвузлями) змінюється на симподіальний. Однак, не зважаючи на цю обставину, пагонова система рослини у своїй принциповій основі залишається моноподіальною, оскільки «модулі» цієї системи, тобто осьові моноподіальні вегетативні плагіотропні пагони, завжди зберігають свої апекси у стані вегетативного органогенезу, незалежно від часу виникнення і місця розташування на материнському пагоні. Завдяки цій властивості забезпечується постійність повторення або реітерація модулів системи, її сутність і однотипність будови.

## 2. Модель моноподіальна розеткова

За Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ (1977, 1981) принциповою особливістю «стратегій» діяльності меристематичних зон пагона рослини, які визначають моноподіальну розеткову модель пагоноутворення, є те, що апікальні меристеми річних пагонів завжди знаходяться у стані активного вегетативного органогенезу і здатні до дуже тривалого ритмічного функціонування, тоді як інтеркалярні меристеми, навпаки, відзначаються низькою активністю, що призводить нерідко до прояву деметамеризації. У той же час пазушні меристеми ведуть себе двояко: частина з них дає початок ефемерним пагонам, друга – багаторічним, функціонально і морфологічно подібним до материнського. Внаслідок корелятивної діяльності всіх трьох категорій меристем утворюється морфобіологічна структура (в однопорядковому вираженні), яка складається із двох типів пагонів: вегетативних розеткових, здатних до тривалого моноподіального наростання, і генеративних пазушних, безрозеткових, які відмирають повністю після плодоношення і не беруть, таким чином, участі у побудові багаторічного тіла рослини.

Серед губоцвітих України моноподіальна

розеткова модель з врахуванням особливостей структур аксилярного комплексу пагонів представлена лише однією субмоделлю, характеристика якої викладається нижче.

### 2.1. Субмодель моноподіальна розеткова з бічними вегетативно-репродуктивними ортотропними пагонами

На базі цієї субмоделі розвивається пагонова система лише в одного виду губоцвітих України, яким є *Betonica officinalis* L. – короткокореневищний розетковий трав'яний багаторічник, поширений майже по всій Україні і приурочений до узлісних та лучних оселищ. Головний розетковий пагін у рослин цього виду наростає моноподіально до 5, а іноді і до 7-10 років. Одночасно з його ростом із окремих пазушних бруньок починають розвиватися пролептичні моноподіальні вегетативні пагони II порядку, які функціонально і структурно подібні до материнського. Після цього етапу розвитку, який можна вважати ювенільним, в онтогенезі головного пагона настає етап зрілості, що триває впродовж 10-15 років і характеризується стабілізацією ростових процесів, відносною регулярністю бічного галуження шляхом утворення ортотропних безрозеткових моноциклічних вегетативно-репродуктивних пагонів, які після цвітіння та плодоношення повністю відмирають, не беручи жодної участі в побудові багаторічного пагонового тіла рослини, представленого розгалуженим кореневищем, та плагіотропних вегетативних розеткових поліциклічних пагонів зростаючих порядків (Рис. 2). Після приблизно 20-ти років життя діяльність верхівкової меристеми головного пагона швидко припиняється, утворювані нею річні прирости набувають конічної форми, розміри листків і коренів зменшуються, а бічні квітконосні пагони взагалі не утворюються.

У результаті декількаразового галуження головного пагона на подібні йому вегетативні розеткові пагони II порядку, а вони галузяться, у свою чергу, на такі ж пагони зростаючих порядків, виникає система систем скелетних моноподіальних багаторічних пагонів, яка однак не є довговічною.

Причиною цього є постійний, паралельно з наростанням дистальних, процес відмирання проксимальних річних приростів головного пагона, який, охоплюючи його зону контакту з бічними пагонами, зумовлює некротичну партикуляцію цілісної системи пагонів і розпад її з утворенням компактного клону.

Підсумовуючи викладене вище, відзначимо, перш за все, обмежене представництво у пагоновій сфері рослин родини губоцвіті моноподіальної системи пагонів, яка властива лише окремим трав'яним багаторічними напівчагарничковим видам з родів *Betonica*, *Glechoma* і *Thymus*. Таким же обмеженням є її морфобіологічне і морфоструктурне різноманіття. Хоча ця система у її носіїв формується за двома основними моделями пагоноутворення – моноподіальною довгопагоною (види родів *Thymus* і *Glechoma*) та моноподіальною розетковою (*Betonica officinalis*) із різко відмінною структурою основного модуля у кожній з моделей, проте за морфологією та функцією його аксилярного комплексу обидві ці моделі є достатньо однотипними. Їхні бічні пагони відзначаються високою спеціалізацією, пов'язаною з виконанням лише репродуктивної функції, після здійснення якої повністю відмирають, не беручи участі у побудові багаторічного тіла рослини. Також з морфоструктурною одноманітністю цього комплексу пов'язана й обмежена кількість виділених у межах основних моделей класифікаційних одиниць нижчого рангу, якими є субмоделі пагоноутворення.

## Використані джерела

- БЕРКО Й.М. 1987а.** Будова пагонових систем видів роду *Thymus* L. флори України. *Укр. ботан. журн.* **44** (2): 26–32.
- БЕРКО Й.М. 1987б.** Будова пагонових систем видів секції *Goniothymus* Klok. роду *Thymus* L. флори України. *Укр. ботан. журн.* **44** (6): 45–51.
- БЕРКО Й.М. 1988.** Типи пагонових систем і життєві форми видів секції *Verticillati* (Klok. et Shost.) Klok. роду *Thymus* L. флори України. *Укр. ботан. журн.* **45** (10): 27–32.
- БЕРКО Й.М. 1993.** Життєві форми губоцвітих України (структура, морфогенез, класифікація). Автореф. дис. ... докт. біол. наук.
- БЕРКО Й.М. 2012.** О субмоделях симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования у многолетних травянистых и полудревесных растений семейства губоцветные (Lamiaceae) флоры Украины. В кн.: САВИНЫХ Н.П. (ред.), Актуальные проблемы современной биоморфологии. Радуга-ИПРЕСС, Киров.
- ГОЛУБЕВ В.Н. 1968.** О морфогенезе моноподиальных полкустарничков крымской яйлы. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **4**: 63–71.
- САВИНЫХ Н.П. 2012.** Архитектура трав. В кн.: САВИНЫХ Н.П. (ред.), Актуальные проблемы современной биоморфологии. Радуга-ИПРЕСС, Киров.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1977.** Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **5**: 112–128.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1981.** Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. Наука, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1987.** О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав. Морфогенез и ритм развития высших растений. Моск. пед. ин-т, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И., ВОРОНИН Н.С., ЕЛЕНЕВСКИЙ А.Г. и др. 2007.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. ИКЦ «Академкнига», Москва.

## MONOPODIAL SHOOT SYSTEMS OF LAMIACEAE OF UKRAINIAN FLORA AND THE MODELS OF ITS FORMATION

YOSYP BERKO

**Abstract.** Special characteristics of formation and morphostructure of monopodial shoot systems of perennial herbaceous and subshrub life forms of Lamiaceae from Ukrainian flora are described as based on two models – the monopodial long-shoot and monopodial rosetted. As well as relevant submodels are classified.

**Key words:** Lamiaceae, herbaceous polycarpics, monopodial subshrubs, monopodial shoot system, forthputting models, forthputting submodels