

Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира

А. Ю. АСТАШЕНКОВ

Центральный Сибирский Ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: astal@bk.ru

Статья поступила 16.02.2015

Принята к печати 20.02.2015

АННОТАЦИЯ

Изучено побегообразование и структурно-морфологические особенности особей *Nepeta pamirensis* разных жизненных форм, их морфогенез и его поливариантность в условиях Памира (Таджикистан). В зависимости от условий обитания особи *N. pamirensis* формируют три жизненные формы: травянистый стержнекорневой каудексовый многолетник, подушковидный полукустарничек, аэроксильный полукустарничек. Для каждой жизненной формы выделены и описаны фазы морфогенеза. Описана функционально-зональная структура побеговых систем особей разных жизненных форм.

Ключевые слова: морфология, онтоморфогенез, морфологическая поливариантность, *Nepeta pamirensis*, морфологическая адаптация, Памир.

Особый интерес в экологии вызывает изучение приспособлений организмов к экстремальным условиям среды. Растения высокогорий выработали различные механизмы морфологической адаптации, совокупность которых проявляется в жизненных формах растений. Как отмечает А. П. Стешенко [1965], изучение онтогенеза растений можно рассматривать как один из определяющих путей, отражающих приспособление особей к крайним условиям обитания. Границей предельного существования жизни особей вида можно считать высокогорный Памир.

В связи со сложной геоморфологической структурой рельефа и экспозиционным ландшафтом Памира, имеющими высокий диапазон поясности, тепла и водообеспечения, вы-

зывает интерес исследование морфологической адаптации и трансформации биоморф растений, находящихся под влиянием этих факторов окружающей среды.

Развитие растений и их морфологическое разнообразие в связи с различными условиями Памира освещено во многих работах советских и российских ученых. Большой вклад в изучение морфологических особенностей растений Памира сделан А. П. Стешенко [1955, 1965], К. В. Станюкович [1949] и др. Авторами исследовано развитие растений разных жизненных форм и различные варианты их формирования.

Nepeta pamirensis Franch. занимает одну из самых экстремальных экологических ниш высокогорного Памира, что послужило глав-

ной целью данной работы – описание особенностей онтоморфогенеза особей *N. pamirensis* и выявление морфологических механизмов их устойчивости в ценозе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Nepeta pamirensis – котовник памирский (сем. Lamiaceae) – эндемик Памиро-Алая. Вид распространен в высокогорьях Памира и прилегающих к нему горных районах Афганистана и Гиндукуша. Отмечается в северо-западной части Гималаев [Поляркова, 1954]. В Таджикистане особи *N. pamirensis* произрастают в Западном и Восточном Памире на северных макросклонах хребтов различных экспозиций. Растения обитают на щебнистых и крупнокаменистых склонах, осыпях и под скалами. Встречаются в долинах рек и саях, на шлейфах гор, высокогорных плато и плоских вершинах, реже на гребнях гор. Вид произрастает в трагакантовом, степном и альпийском поясах и может подниматься до пояса криофитона. Обычно особи встречаются в составе различных ассоциаций и растительных группировок. Нередко является эдификатором и соэдификатором типчаковых и трагакантовых степей и в некоторых случаях

образует монодоминантные растительные группировки [Поляркова, 1954; Кочкарева, 1986].

В настоящее время используются современные подходы и методы, предложенные как отечественными, так и зарубежными ботаниками. Характеристика биоморф с позиции морфологической структуры вегетативных и репродуктивных органов, особенности онтогенеза и его поливариантность разработаны отечественными исследователями [Серебряков, 1962; Серебрякова, 1977, 1980; Воронцова, Заугольнова, 1978; Хохряков, 1981; Жукова, 1995; Черёмушкина, 2004, 2012; Савиных, 2006; и др.]. Эти работы посвящены структурно-морфологическому анализу растений разных жизненных форм. В зарубежной литературе исследования проводятся с применением архитектурного подхода, разработанного F. Halle, R. A. A. Oldeman [1970], A. D. Bell, P. B. Tomlinson [1980] и дополненные D. Barthélémy, Y. Caraglio [2007], где в основном описываются модели древесных растений.

Материал для описания онтоморфогенеза особей собран в контрастных условиях высокогорного Памира (Таджикистан) в 2013 г. (см. таблицу). По геоморфологическому и геологическому строению Памир делится на две

Краткая эколого-фитоценотическая характеристика районов исследования *Nepeta pamirensis*

Район исследования	Эколого-ценотическая приуроченность
Западный Памир	Степной пояс. Долина р. Мотраун-Дара в русле многорукавного ручья на каменистом склоне юго-восточной экспозиции, 3060 м над ур. м. Разреженную растительную группировку с общим проективным покрытием (ОПП) 7 % слагали единичные особи <i>Potentilla dealbata</i> Bunge., <i>Carex arbcularis</i> Boott, <i>Rosa nanothamnus</i> Bouleng., <i>N. pamirensis</i> (ПП 2 %)
Западный Памир	Пояс высокогорных степей. Долина р. Джиланды, зарастающая крупнокаменистая осыпь, приуроченная к склону северо-западной экспозиции, 4125 м над ур. м. В растительной группировке преобладали <i>Ziziphora pamirolaica</i> Juz., <i>Nepeta pamirensis</i> , <i>Oxytropis imtersa</i> Bunge ex B. Fedtsch., <i>Stipa glareosa</i> P. Smirn. ОПП растительной группировки 15 %, проективное покрытие (ПП) <i>N. pamirensis</i> 3 %
Западный Памир	Пояс подушечников. Высокогорное плато на бессточной озерной террасе оз. Турумтай-Куль, 4250 м над ур. м. Берега озера слагались глинистой почвой, покрытой мелким щебнем (30 %). На выровненном, слегка покатою участке террасы в растительной группировке доминировала <i>Nepeta pamirensis</i> , ПП – 8 %. ОПП сообщества не превышало 20 %. В травостое преобладала <i>Poa pamirica</i> (Litv.) Roshev., 8 %
Восточный Памир	Пояс криофильной растительности в районе оз. Зор-Куль, подгорная равнина долины р. Памир, 4130 м над ур. м. В растительной группировке преобладала <i>Nepeta pamirensis</i> с участием <i>Artemisia viridis</i> Willd., ОПП 7 %, ПП вида 4 %

части – Восточный и Западный, каждой присущи свои природно-климатические особенности.

При изучении онтогенеза принята концепция дискретного описания онтогенеза [Работнов, 1950; Уранов, 1975; и др.]. Фазы морфогенеза и структурная организация побеговой системы описаны согласно представлениям W. Troll [1964], И. Г. Серебрякова [1962], Т. И. Серебряковой [1980], О. В. Смирновой с соавт. [1976], И. В. Борисовой, Т. А. Поповой [1990].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным Флоры СССР [Поляркова, 1954] и Таджикистана [Кочкарева, 1986], *N. ramirensis* – это полукустарничек, однако в ходе наших исследований оказалось, что помимо этой жизненной формы, особи вида формируют травянистую и подушковидную биоморфы.

Морфогенез особей травянистой жизненной формы. В степном поясе в русле много рукавного ручья формируется травянистая жизненная форма.

Прорастание семян надземное. Проросток – двусемядольное растение с одной парой супротивно расположенных настоящих листьев, с невыраженным гипокотилем и главным корнем. В год прорастания семян особи переходят в ювенильное состояние и имеют различные варианты развития. Особи нарастают моно- или симподиально (рис. 1). В типичном случае особи нарастают симподиально. Смена нарастания происходит в этот же год и связана с отмиранием верхушечной почки или с повреждением побега. Растения переходят в фазу главной оси. Побег замещения развертывается из почки, заложенной в пазухе семядольного листа. Однако в случае повреждения развертывается одна из верхних почек первичного побега. Побег анизотропный, удлиненный, не превышающий 3 см. На его оси формируются 5–6 метамеров с зелеными листьями. После вегетации верхушечная почка побега замещения отмирает, и почкой возобновления становится любая из почек сохранившегося участка побега. За счет контрактильной деятельности главного корня базальная часть побега (2–3 метамера) втягивается в субстрат, а оставшаяся

часть засыпается. В этом состоянии формируется каудекс. Он представляет собой совокупность резидов главного побега и побега замещения.

В редких случаях особи нарастают моноподиально, что связано, скорее всего, с поздним прорастанием семян. При моноподиальном нарастании особи находятся в фазе первичного побега. Побег состоит из 5–7 удлиненных метамеров с зелеными листьями. Гипокотиль главного побега хорошо выражен. После вегетации верхушечная часть побега отмирает, базальная втягивается в субстрат, остальная полностью засыпается. При таком варианте развития каудекс формируется на следующий год. Главный корень достигает 10 см.

На второй год растения переходят в иматурное состояние и в следующую фазу морфогенеза первичного куста. Различный способ нарастания и характер ветвления побегов приводит к структурному разнообразию особей. Первичный куст состоит из двух-трех анизотропных побегов длиной 10–15 см. Прорастая среди камней на склоне, базальная часть побега полегает, но не укореняется. Засыпанная субстратом плагиотропная часть состоит из 1–2 укороченных метамеров с чешуевидными листьями и одного метамера с переходными листьями. На восходящей и ортотропной частях побега в узлах удлиненных метамеров развиваются 7–8 пар настоящих зеленых листьев. В пазухах переходных листьев закладываются почки регулярного возобновления. В надземной восходящей части материнский побег ветвится. Боковые побеги I порядка до 1 см в длину. Они формируются из почек 3–5 метамеров. Нередко в результате повреждения материнского побега верхний по положению боковой побег становится лидирующим и реализуется как побег замещения.

Помимо кустящихся особей, нами описаны экземпляры, которые нарастают симподиально одним побегом замещения. Такие растения находятся в фазе главной оси в течение двух лет.

После вегетации каждый побег отмирает до базального плагиотропного участка, состоящего из 3–4-х метамеров. Сохранившаяся часть побега с боковыми почками втягива-

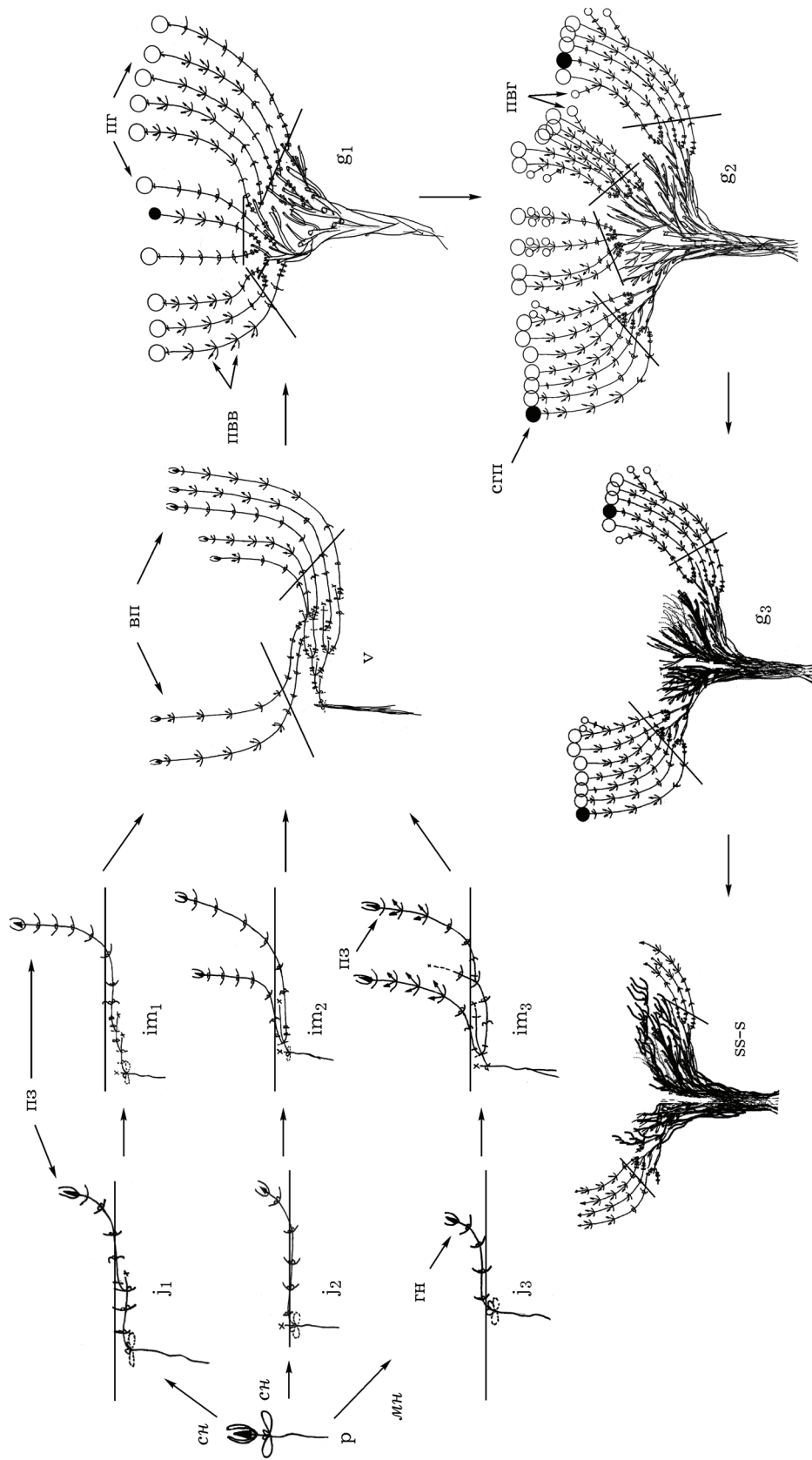


Рис. 1. Онтогенез особей *Nereta ratiensis* травянистой жизненной формы.

сн - вариант симподиального нарастания, мн - вариант моноподиального нарастания; онтогенетические состояния: р - проросток, j₁, j₂, j₃ - ювенильное, im₁, im₂, im₃ - имматурное, v - виргинильное, g₁ - молодое генеративное, g₂ - зрелое генеративное, g₃ - старое генеративное, ss - субсенильное, s - сенильное; пг - главный побег, пз - побег замещения, вп - вегетативный побег, спг - скрытогенеративный побег, пг - побег генеративный, пв - побег ветвления вегетативный, пвг - побег ветвления генеративный (паракладия); 1 - уровень почвы, 2 - переход из одного онтогенетического состояния в другое и его варианты

ется, засыпается субстратом и встраивается в общую систему каудекса. Главный корень ветвится до II порядка. Длительность состояния – не более двух лет.

На четвертый год растения переходят в виргинильное состояние. В кусте насчитывается 6–10 ветвящихся побегов длиной 13–15 см. У особей, растущих среди камней, междоузлия базальной части побегов удлиняются. У некоторых растений длина плагиотропной части может достигать 3,5–4,0 см. Одновременно увеличивается число сохранившихся метамеров, их число может увеличиваться до пяти. Побегообразование осуществляется за счет деятельности верхних по положению боковых почек, расположенных на резиде. Нереализованные почки становятся спящими. Побег текущего года по всей длине ветвится. В редких случаях у особей этого состояния в пазухе одного из зеленых листьев отмечено появление одной сериальной почки. Она формируется после развертывания основной почки и функционально не несет никакой нагрузки. Сериальная почка слабо развита, в ней насчитывается 1–2 пары зачаточных листьев. В дальнейшем в онтогенезе особей сериальные почки формируются крайне редко или отсутствуют вовсе.

В подземной сфере каудекс за счет удлиненных резидов разного возраста и порядка становится разветвленным. В это же время некроз тканей каудекса и главного корня приводит к их расщеплению на веретеноподобные тяжи. На поверхности главного и боковых корней формируется большое число эфемерных корней, выполняющих всасывающую функцию. Длительность состояния не превышает 1–2 лет.

На 5–6-й год особи зацветают. Побеговая система молодых генеративных растений представлена анизотропными моноциклическими монокарпическими и скрытогенеративными побегами. Общее число побегов текущего года колеблется от 10 до 25, длиной 15–20 см. Побегообразование осуществляется за счет развертывания верхних по положению почек плагиотропной части побега, как правило, это пазушные почки переходных листьев. Из почек, лежащих ниже по оси, развертываются скрытогенеративные побеги, имеющие собственную зону возобновления. Нереализованные почки становятся спящими. Монокар-

пические побеги в надземной сфере ветвятся, образуя побеги обогащения длиной 2,5–3,0 см. После плодоношения и вегетации скрытогенеративных побегов надземные их части отмирают. Сохранившиеся базальные плагиотропные части заиливаются и засыпаются субстратом. Контрактильная деятельность главного корня способствует погружению базальных частей побегов в почву.

В подземной сфере каудекс состоит из 3–5 каудикул, которые, в свою очередь, состоят из системы удлиненных резидов разного возраста и порядка. Главный корень представляет собой переплетенные между собой шнуровидные тяжи.

У зрелых и старых генеративных растений побегообразование осуществляется за счет деятельности верхних по положению почек, сохранившихся на удлиненных прошлогодних резидях. В кусте зрелых генеративных особей насчитывается 40–50 и более побегов высотой 25–30 см. У старых генеративных растений число побегов уменьшается до 30–35. Кусты разрастаются периферийно, их центральные части заполнены остатками побегов прошлых лет. Частичная партикуляция и засыпание субстратом особи приводит к отдаленному расположению отдельных каудикул. Каудекс многоглавый, состоит из утолщенных и переплетенных между собой систем удлиненных резидов. Главный корень веретенообразный, разветвленный утолщенными, глубоко проникающими в почву боковыми корнями.

Особи постгенеративного периода представляют собой распластанный между камнями куст, состоящий из 1–3 жизнеспособных далеко расставленных друг от друга каудикул со своими центрами побегообразования. Побегі развертываются из почек чешуевидных листьев прошлогодних приростов и спящих почек. В каждой каудикULE насчитывается от 5 до 10 побегов, габитуально схожих с побегами виргинильных особей.

Морфогенез особей полукустарничковой жизненной формы. Эта биоморфа формируется в поясе высокогорных степей на крупнокаменистой осыпи.

Прорастание семян и проросток такие же, как у травянистой биоморфы. В год прорастания семян после отмирания термирминальной почки главного побега особи переходят в

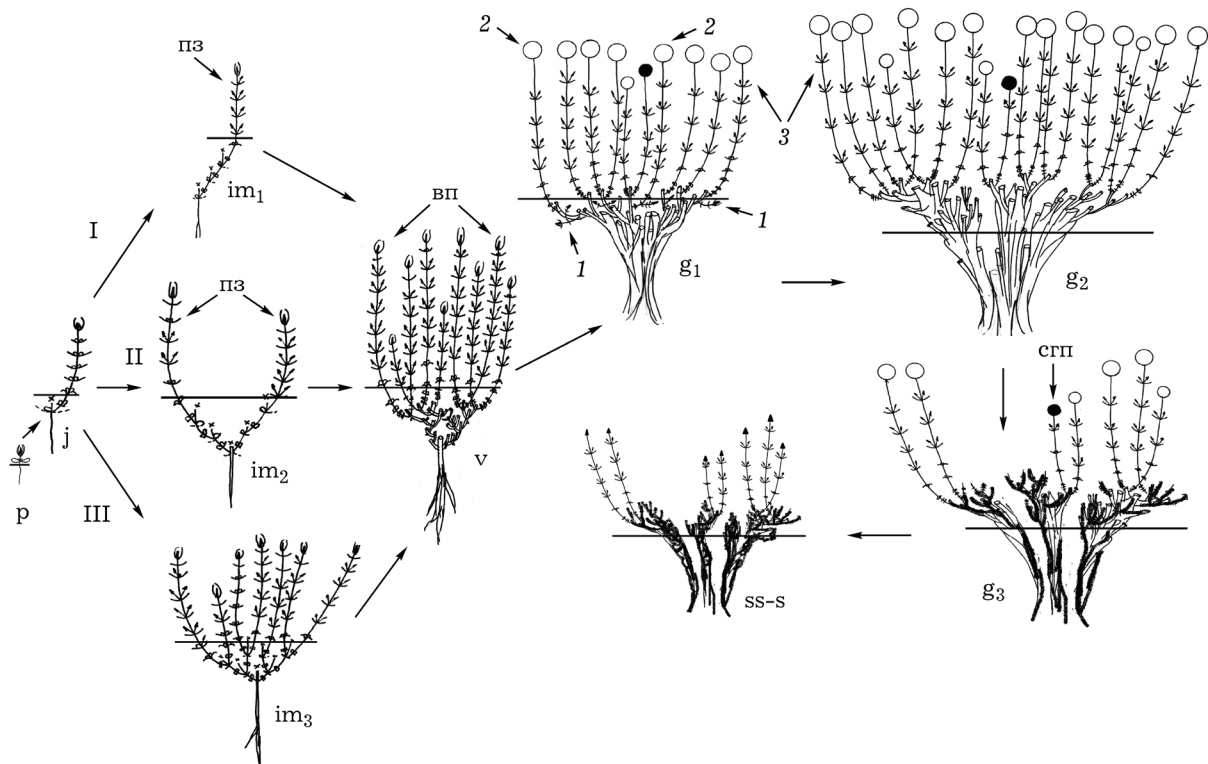


Рис. 2. Онтогенез особей *Nepeta pamirensis* полкустарничковой жизненной формы.

I – вариант развития особей по варианту “главная ось”, II – формирование первичного куста с нарастанием осей по типу монохазия, III – формирование первичного куста с нарастанием осей по типу дихазия; 1 – растущий побег генеративный дициклический, 2 – побег генеративный дициклический, 3 – побег генеративный моноциклический. Остальные усл. обозн. см. на рис. 1

ювенильное состояние. В рост трогается одна из боковых почек, сформированных в пазухах семядолей. Появившийся побег II порядка удлиненный, ортотропный, высотой до 2,5 см. На его оси расположено по одной паре чешуевидных и переходных листьев и пять пар настоящих зеленых листьев. Главный корень неветвистый, его длина не превышает 5 см. После вегетации побег отмирает до метамера с переходными листьями, на котором сохраняются почки возобновления. Главный корень за счет своей контрактильной деятельности втягивает базальную часть побега с боковыми почками в почву.

На следующий год особи переходят в иматурное состояние. В этом состоянии наблюдается морфологическая и временная поливариантность развития особей (рис. 2). Морфологическая поливариантность выражается в формировании разных морфоструктур, а временная – в различных темпах развития особей в отдельных онтогенетических состояниях и длительности фаз морфогенеза. По-

добное развитие особей встречается для многих растений, так, например, различные онтобиоморфы описаны у видов особей рода *Panzerina*, произрастающих в различных эколого-ценотических условиях [Черёмушкина, Астащенко, 2014].

Особь развивается по варианту “главная ось”. Побег замещения $n + 1$ порядка развертывается ежегодно из одной почки второго метамера, сохранившейся в базальной части прошлогоднего побега. Надстраиваемая базальными двухметамерными участками ось оказывается первой скелетной осью куста. Продолжительность этой фазы составляет 2–4 года.

Особь развивается по варианту “первичный куст с нарастанием осей по типу монохазия”. После первого перевершинивания из почек второго метамера побега прошлого года развертываются два боковых побега $n + 1$ порядка. Их высота составляет 4–7 см. В базальной части оси каждого побега развиваются одна, реже две пары чешуевидных и

одна пара переходных листьев. Число метамеров с настоящими листьями колеблется от 5 до 8. Первичный куст нарастает двумя скелетными осями в течение двух-трех лет. Почка возобновления формируются в пазухах переходных листьев. Причем каждая ось нарастает одним побегом замещения по типу монохазия. Нередко побеги текущего года ветвятся. Появившиеся силлептические боковые побеги разворачиваются из боковых почек зеленых листьев с 4 по 7 метамер и ежегодно отмирают вместе с побегом текущего года.

Особь развиваются по варианту “первичный куст с нарастанием осей по типу дихазия”. При таком варианте развития формируются также две скелетные оси куста. Особь развиваются через фазу главной оси, которая продолжается всего один год. На второй год побеги ветвления разворачиваются как из почек базальной части побега предыдущего прироста, так и из семядольной почки. Затем каждая ось нарастает за счет разворачивания двух почек возобновления – по типу дихазия. Длительность состояния растений в этой фазе не превышает 4–5 лет. Главный корень увеличивается в длину и ветвится до II порядка. За счет его активной втягивающей способности базальные части побегов погружены в субстрат.

На шестой год особь переходят в виргинильное состояние. К этому времени растения первого варианта развития кустятся по типу «дихазия» и находятся в фазе первичного куста. Однако у некоторых растений ветвление осей может идти одновременно по типу монохазия и дихазия. Такое сочетание, по всей видимости, связано с положением почек относительно субстрата. Почка, оказавшиеся на поверхности почвы и прижатые к ней, не реализуются. Побеговая система особей представлена 2–6 скелетными осями, которые нарастают симподиально. В кусте насчитывается 9–12 побегов высотой до 10 см. В структуре побега число чешуевидных листьев меняется незначительно (3–4), как и число переходных и зеленых листьев (1 и 5–8 соответственно).

В этом состоянии начинают отслаиваться покровные и разрушаться паренхима главного корня. Длительность состояния – 2–3 года.

На 9–10 год особи зацветают. У растений насчитывается 15–20 монокарпических побегов высотой до 20 см. В кусте различают моно- и дициклические генеративные побеги.

Первыми образуются моноциклические побеги. Они разворачиваются из почек возобновления на предыдущем годичном приросте. На оси моноциклических побегов насчитывается 3–4 пары чешуевидных, 1–2 переходных и 3–5 пар зеленых листьев. Почками возобновления становятся почки, оказавшиеся выше поверхности почвы. Обычно это почки, сформированные в пазухах верхних чешуевидных и переходных листьев. Нереализованные почки становятся спящими.

Формирование дициклических побегов связано с частичным полеганием и засыпанием субстратом базальных частей моноциклических побегов текущего года. Они разворачиваются чаще всего из почек второго метамера засыпанной части побега. Дициклические побеги удлиненные, пролептические. В первый год побег формирует геофильную часть, состоящую из 4–5 пар чешуевидных листьев и почки с зачатками зеленых листьев. На второй год побег выходит на поверхность и формирует ортотропную часть, состоящую из одной пары переходных и 3–5 пар зеленых листьев. На геофильной части дициклического побега, находящейся в субстрате, закладываются почки будущих дициклических побегов, а на ортотропной части, расположенной выше субстрата, – почки моноциклических побегов.

После вегетации надземная часть моно- и дициклических побегов отмирает до метамера с переходными листьями, находящегося выше уровня почвы. Базальные части побегов одревесневают и впоследствии засыпаются субстратом до верхнего сохранившегося метамера.

Помимо цветущих побегов в кусте встречаются скрытогенеративные моноциклические побеги, которые также участвуют в побегообразовании особи. Верхушечная почка таких побегов имеет зачаточные элементы соцветия, но, по всей видимости, неблагоприятные погодные условия препятствуют их полной реализации.

Одревесневшие базальные части побегов продолжают надстраивать симподиальные скелетные оси куста. Покровные ткани мно-

голетних осей разрушены и слущены. Главный корень расщеплен по сердцевинным лучам. Некроз тканей осевых органов не позволяет подсчитать длительность этого состояния.

Таким образом, до молодого генеративного состояния особи развиваются как травянистые растения, а начиная с молодого генеративного состояния побегообразование особей характерно, как для типичных аэроксильных полукустарничков.

Куст зрелых генеративных особей в наземной сфере характеризуется большим числом разветвленных моноциклических монокарпических побегов, их число колеблется от 40 до 100. В результате роста и увеличения размеров куста частичное засыпание субстратом базальных частей побегов снижается. Побег разворачивается из почек сохранившегося наземного участка побега предыдущего прироста, что приводит к формированию только моноциклических побегов возобновления. Дициклические побеги формируются крайне редко и только из спящих почек на многолетних осях куста, засыпанных субстратом. Однако их роль в побегообразовании незначительна. Развернувшийся из почки побег – с неполным циклом развития. В первый год формируется только геофильная часть, которая в этот же год отмирает. В онтогенезе особей роль дициклических побегов постепенно ослабевает до полного их исчезновения.

В старом генеративном состоянии заканчивается фаза куста, и растения переходят в следующую фазу морфогенеза – клон. В результате партикуляции главного корня происходит полное разрушение куста с образованием дочерних неомоложенных ветвящихся партикул. Партикулы расположены друг от друга на значительном расстоянии (10–20 см). В подземной сфере они переплетены сохранившимися остатками главного корня вокруг материнской особи, но не имеют физиологической связи с ней. В каждой партикуле насчитывается от 15 до 20 моноциклических побегов высотой 17–20 см. Побег текущего года формируются из почек регулярного возобновления.

Особи постгенеративного периода представляют собой клон, состоящий из кустящихся партикул с большим числом отмерших

побегов прошлых лет. Побегообразование осуществляется за счет деятельности почек регулярного возобновления, реже из спящих почек.

Развитие особей, произрастающих в условиях Восточного Памира, отличается от особей, растущих на Западном Памире. Стоит отметить, что климат Восточной части отличается от Западной большими суточными колебаниями температуры, весьма низкой относительной влажностью и сильными ветрами, иссушающими поверхностные слои почвы и способствующие усилению атмосферной засухи. В целом этот климат можно рассматривать как западный вариант экстраконтинентального высокогорного климата Центральной Азии, в отличие от переднеазиатского климата, характерного для Западного Памира [Станюкович, 1973]. С. С. Сабоев [1986] считает неоднородность климата Восточного Памира с сочетанием разных абсолютных высот не совсем благоприятной для роста и развития растительности.

У особей *N. pamirensis*, растущих в условиях Восточного Памира, формируется полукустарничковая биоморфа на начальных этапах онтогенеза. Побег молодых растений ортотропные, и особи развиваются по варианту “первичный куст с нарастанием осей по типу дихазия”. Базальные части осей не втягиваются в почву, остаются на ее поверхности и одревесневают. Ежегодно развивающиеся побеги из пазушных почек переходных листьев, находящихся выше уровня почвы, надстраивают симподиально надземную систему куста. В побегообразовании молодых генеративных растений участвуют только моноциклические разветвленные побеги. Дициклические побеги в этих условиях не формируются. Монокарпический побег по всей длине ветвится, образуя параклади и вегетативные побеги II порядка. Боковые побеги формируются из всех почек зеленых листьев. Почками возобновления становятся почки, сохранившиеся в пазухах переходных листьев. Дальнейшее развитие особей в условиях Восточного Памира не отличается от онтогенеза особей, произрастающих на Западном Памире.

Морфогенез особей подушковидной жизненной формы. Формирование подушковидной биоморфы происходит в крайних природ-

но-климатических условиях высокогорного плато Западного Памира в поясе подушечников на границе с Восточным Памиром.

Прорастание и морфологическая структура проростка этой жизненной формы ничем не отличаются от вышеописанных биоморф.

У ювенильных растений трогаются в рост, как правило, одна из боковых почек, заложенных в семядолях, вторая остается нереализованной (рис. 3). Побег замещения ортотропный, удлинённый, его высота составляет 0,5–0,6 см. На побеге формируются 1–2 пары укороченных метамеров с чешуевидными листьями и 4–5 пар удлинённых метамеров с зелеными листьями и пазушными почками. В конце вегетационного периода за счет контрактильной деятельности корня базальная часть побега с боковыми почками втягивается в субстрат, а надземная часть побега засыхает и засыпается субстратом. На главном корне часто образуются пучки эфемерных боковых корней.

На второй год особи переходят в имматурное состояние и следующую фазу морфогенеза “первичный куст”. Побеги возобновления разворачиваются из почки, сохранившейся в семядоли, и почек, расположенных на побеге прошлогоднего прироста. Первичный куст представляет собой симподиальную систему 2–3 разветвленных ортотропных побегов высотой не более 2,5 см, ось которых состоит из 2–3 пар чешуевидных и 4–5 пар зеленых листьев. Боковые побеги силлептические, формируются только в базальной части материнского побега. В их структуре появляется один удлинённый метамер с переходными листьями. Почками возобновления становятся почки, сформированные на боковых побегах в пазухах чешуевидных и переходных листьев. К моменту отмирания материнского и боковых побегов боковые почки имеют зачатки будущих побегов $n+1$ порядка. После вегетации побеги отмирают до базальных частей, которые остаются на поверхности почвы и вместе с почками возобновления засыпаются субстратом. Главный корень ветвится до II порядка. Длительность состояния не превышает 1–2 лет.

В кусте виргинильных особей насчитывается от 3 до 5 близкорасположенных побегов высотой 5–7 см. Побеги возобновления разворачиваются из почек, сохранившихся на

базальных частях побегов II порядка прошлогоднего прироста. Побег текущего года в базальной части ветвится. Структура материнского и боковых побегов подобна структуре боковых побегов имматурных особей. Из-за тесного расположения осей в рост трогаются обычно одна почка каждого метамера. Нереализованные почки становятся спящими. После вегетации материнский побег отмирает полностью, нижние боковые побеги отмирают до зоны возобновления, состоящей из 2–3 укороченных и одного удлинённого метамеров. Надземные базальные части побегов разного порядка одревесневают и засыпаются таким образом, что почки удлинённого метамера оказываются выше поверхности почвы, в результате чего зона возобновления становится частично надземной.

Интенсивное ветвление близкорасположенных побегов и ежегодный симподиальный прирост одинаковыми базальными участками (три укороченных и один удлинённый метамер) приводят к формированию подушки. Разворачивание побегов из почек удлинённого метамера, находящихся выше поверхности почвы, приводит к росту подушки в высоту, а из почек укороченных метамеров – к периферийному ее разрастанию. Такое побегообразование характеризует подушковидную биоморфу, сформированную на основе полукустарничка.

В подземной сфере покровные ткани многолетних осевых частей подушки разрушаются. Некроз покровных и внутренних тканей приводит к обособлению тесно расположенных скелетных осей и переплетенных между собой проводящих структур корня. Длительность состояния – 1–3 года.

Подушка молодых генеративных особей разрастается до 6 см в диаметре, ее каркас достигает 3 см в высоту. В сложении подушки принимают участие удлинённые моноциклические монокарпические, скрытогенеративные и вегетативные побеги. Число цветущих побегов достигает 35 на особь, их высота не превышает 10–15 см. В побегообразовании особи участвуют почки, имеющие различное положение в побеговой системе. Весной из верхних по положению почек, сохранившихся на осях прошлогоднего прироста, разворачиваются монокарпические побеги. В типичном случае в структуре материн-

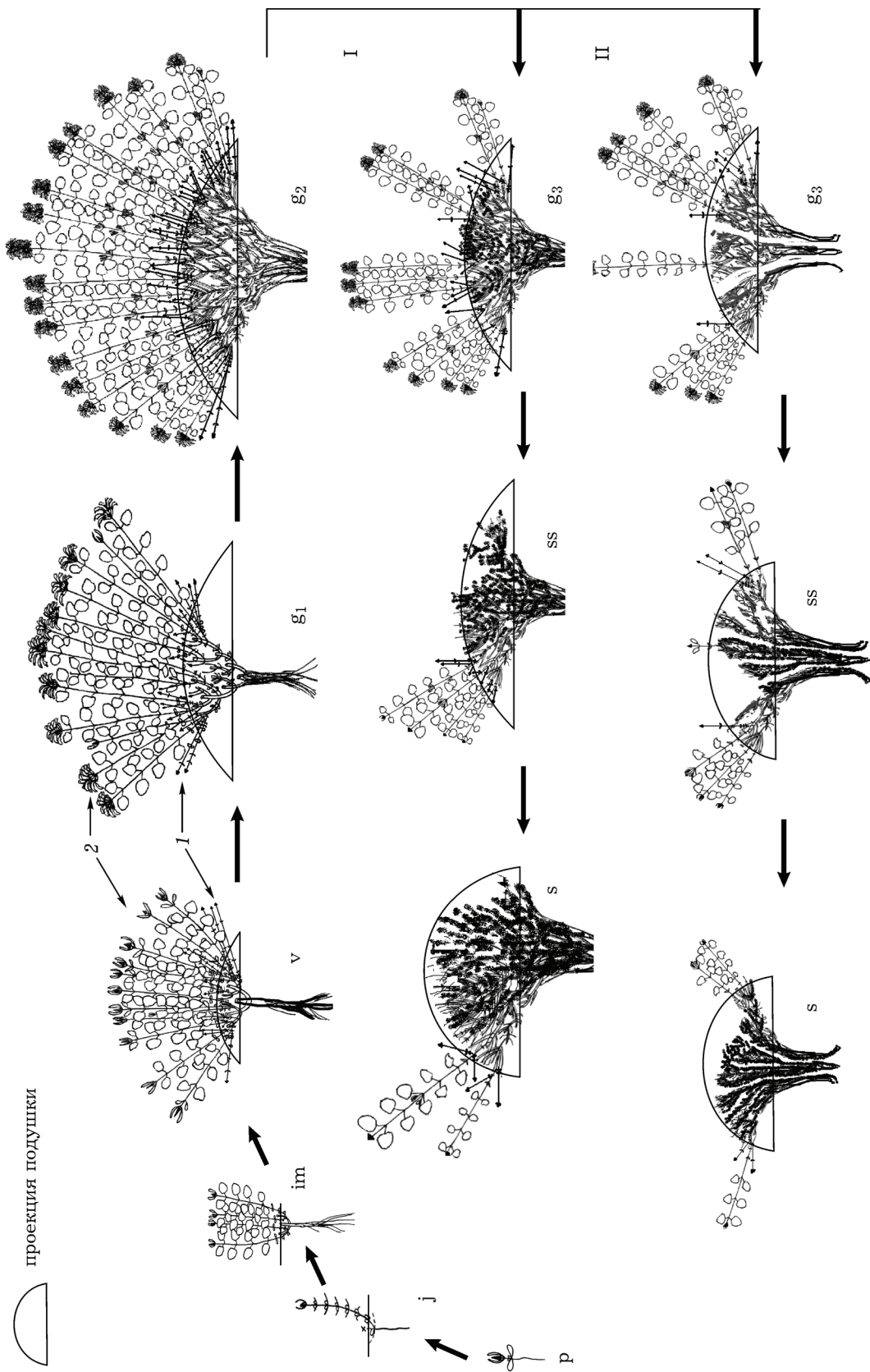


Рис. 3. Онтогенез особей *Nereta ramirensis* подушковидной жизненной формы.

I – вариант морфогенеза с сохранением первичного куста, II – вариант морфогенеза с образованием клона. Остальные усл. обозн. см. на рис. 1

ского монокарпического побега выделяют зону возобновления, состоящую из 3–5 метамеров с нижними укороченными и верхними удлинёнными метамерами с чешуевидными и переходными листьями, зону обогащения и главное соцветие. Монокарпический материнский побег в подземной и надземной частях ветвится. В подземной части боковые почки из укороченных метамеров разворачиваются в силлептические монокарпические, нередко скрытогенеративные побеги, несущие собственную зону возобновления с пролептическими почками возобновления. Такое ветвление побега можно рассматривать как итеративное. В надземной части материнского побега боковые побеги вегетативные, и разворачиваются из удлинённых метамеров с зелеными листьями. Почки, находящиеся в пазухах переходных листьев, не реализуются. Таким образом, почками возобновления становятся почки, находящиеся в базальной части боковых побегов и удлинённой части материнского побега. Побегообразование особи, помимо деятельности почек возобновления, осуществляется за счет спящих почек, сохранившихся на многолетних осях куста. Их раскрытие приводит к формированию только вегетативных побегов.

Образование большого числа тесно расположенных побегов приводит к уплотнению подушки. Она становится плотной и выпуклой. В структуре подушки из-за одинакового годичного прироста прослеживается ее этажность (ярусность). Многолетние осевые части подушки за счет некроза тканей расщепляются по сердцевидным паренхимным лучам. Главный корень веретенообразный с толстыми боковыми корнями, растущими глубоко в почве. Из-за разрушения покровных и паренхимных тканей подсчитать длительность этого и последующих состояний не представляется возможным.

В зрелом генеративном состоянии подушка имеет компактную выпуклую форму. Структура подушки слагается монокарпическими, реже скрытогенеративными вегетативными побегами. Побегообразование осуществляется за счет деятельности пролептических почек. Число генеративных побегов варьирует от 40 до 50, высотой 15–20 см. Иссушающие сильные ветра и высокая инсоляция не-

редко приводят к отмиранию терминальных почек, что усиливает интенсивность ветвления особи и рост подушки. Подушка этого состояния имеет размеры, которые могут превышать 20 см в диаметре, а каркас достигать высоты 7–9 см над уровнем субстрата.

Частичная партикуляция подушки сопровождается обособлением близкорасположенных осевых ее частей. Появившиеся пространства забиваются субстратом и ветвью, что приводит к еще большему ее подъему над поверхностью почвы. Главный и боковые корни веретенообразные и расщеплены.

Подушка особи старого генеративного состояния рыхлая, имеет кочковидную форму. В центре подушки накапливается большое число остатков побегов разных лет. В большинстве случаев особи находятся в фазе первичного куста до конца онтогенеза. Однако в некоторых случаях, в результате полной партикуляции подушки, формируется клон, состоящий из материнской особи и близкорасположенных неомоложенных дочерних партикул. Побегообразование и в том, и в другом случаях осуществляется только за счет деятельности почек возобновления. Число побегов на особь/клон снижается до 20 шт., их высота – не более 15 см.

В постгенеративном периоде побегообразование происходит на живых периферийных частях подушки. Центральная ее часть состоит из сухих многолетних остатков побегов разных лет. Побеги возобновления разворачиваются из почек возобновления и спящих почек. Побеги по структуре и облику – имматурного типа.

Функционально-зональная структура монокарпических побегов особей *N. ramirensis* в связи с условиями обитания. У особей *N. ramirensis*, формирующих разные жизненные формы, описана функционально-зональная структура монокарпических побегов растений зрелого генеративного состояния (рис. 4). В зависимости от биоморфы и условий обитания выявлена морфологическая поливариантность монокарпических побегов, которая выражается в различном наборе и функциональной зональности побега.

Особи, формирующие травянистую жизненную форму. Типичный зональный ряд мо-

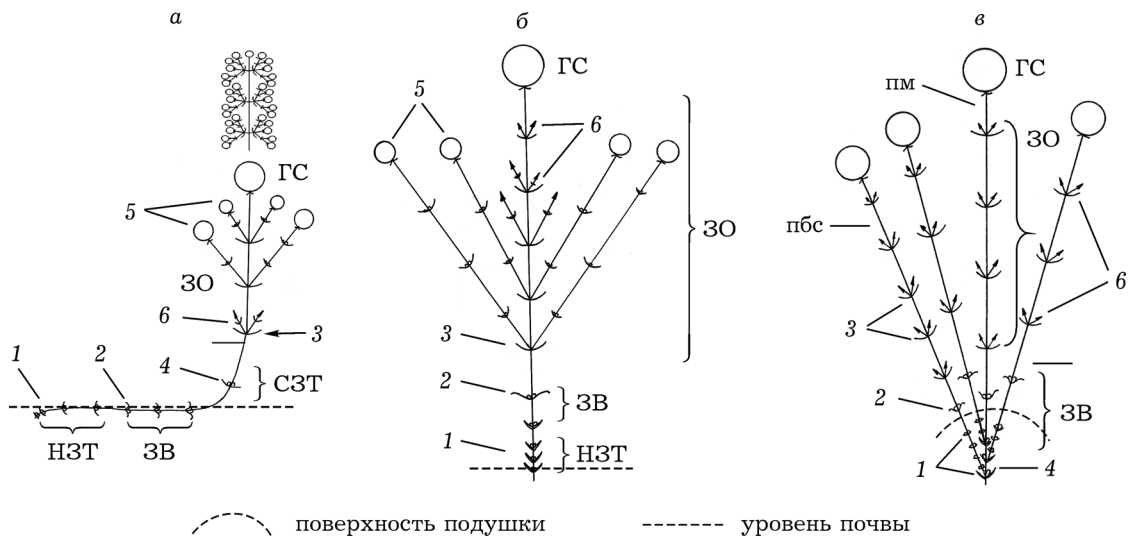


Рис. 4. Типичное функционально-зональное строение монокарпических побегов особей *Nepeta pamirensis* разных жизненных форм. Жизненные формы: а – травянистая, б – полукустарничек, в – подушковидная

НЗТ – нижняя зона торможения, ЗВ – зона возобновления, СЗТ – средняя зона торможения, ЗО – зона обогащения, ГС – главное соцветие, ВЗТ – верхняя зона торможения; 1 – чешуевидный лист, 2 – переходный лист, 3 – зеленый лист, 4 – боковая почка, 5 – паракладии, 6 – боковые вегетативные побеги; пмс – побег боковой силлептической

ноциклического побега этой жизненной формы: НЗТ → ЗВ → СЗТ → ЗО → ГС.

НЗТ – расположенная в почве плагиотропная базальная часть побега, состоящая из 1–4 удлиненных метамеров. Реже зона состоит из комбинации 1–2 сближенных и 1–2 расставленных метамеров. В узлах этой зоны развиваются чешуевидные и переходные листья. Боковые почки формируются в пазухе каждого листа, они, как правило, не реализуются и со временем отмирают.

ЗВ – расположенный в верхнем горизонте почвы плагиотропный участок, состоящий из 2–4 метамеров с расставленными узлами с переходными листьями. В пазухах листьев закладываются почки возобновления.

ЗО – надземный ортотропный с зелеными листьями разветвленный участок побега, расположенный в префлоральной зоне главного соцветия, состоящий из 3–4 удлиненных метамеров. В этой зоне формируются вегетативные удлиненные побеги и паракладии. Функциональная нагрузка этой зоны – репродуктивная, увеличение фотосинтезирующей поверхности.

СЗТ – это надземный участок побега, расположенный выше поверхности почвы, протяженностью в один метамер с удлинен-

ным междоузлем, несущий настоящие зеленые, реже переходные листья с боковыми почками и выполняющий функцию фотосинтеза.

ГС – участок протяженностью 5–7 метамеров со сближенными узлами. Соцветие – фрондулозный головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев, нередко редуцированных до монохазиев.

В некоторых случаях в структурном ряду может замещаться СЗТ зоной обогащения, тогда зональный ряд побега выглядит следующим образом: НЗТ → ЗВ → ЗО → ГС.

Особь, формирующая полукустарничковую жизненную форму. Типичный зональный ряд моноциклического побега: НЗТ → ЗВ → ЗО → ГС. В отличие от вышеописанной жизненной формы, у полукустарничковой биоморфы меняется пространственное положение зон базальной части побега. Так, НЗТ всегда ортотропная, расположена в верхнем горизонте почвы и состоит из двух-трех сближенноузловых метамеров, несущих чешуевидные листья. ЗВ – также ортотропный надземный участок побега, состоящий из одного-двух сближенно- и (или) раздвинутоузловых метамеров с чешуевидными и (или) переходными листьями с почками возобнове-

ния. ЗО и ГС структурно-функционально подобны зонам в травянистой биоморфе. Порядок расположения на оси паракладий и вегетативных побегов может меняться.

Зональный ряд дициклических побегов можно выразить следующим образом: НЗТ → → ЗВ → ИЗТ → ЗВ → ЗО → ГС. Участок побега, который расположен на уровне почвы между двумя одинаковыми по функциональности активными зонами, мы называем интеркалярной зоной торможения (ИЗТ). Появление ИЗТ, с одной стороны, приводит к выносу на поверхность почки возобновления, что характерно для полукустарничков, а с другой стороны, подавляет активность ниже лежащих почек. Вынос почек возобновления выше поверхности субстрата можно рассматривать как переход от подземного возобновления к преобладанию надземного, а появление ИЗТ можно расценивать как переходное звено в перестройке зоны возобновления от травянистой биоморфы к полудревесной.

Особь, формирующая подушковидную жизненную форму. Типичный зональный ряд побега: ЗВ → ЗО → ГС. Структурно-зональная поливариантность побега проявляется в различных протяженности и наборе отдельных зон. Разное их положение в зональном ряду связано с экстремальными условиями обитания (резкими перепадами температур, высокой инсоляцией, сильными постоянными ветрами). Так, например, нами описаны побеги, у которых состав зон можно выразить следующим рядом: НЗТ → ЗВ → ЗО → → ГС. НЗТ – подобна травянистой биоморфе, она расположена всегда в субстрате подушки и состоит из одного сближенноузлового метамера с чешуевидными листьями со слабо дифференцированными почками. Отличие ЗВ подушковидной биоморфы от ЗВ других биоморф заключается в ее подземно-надземном положении. Она состоит из комбинации зон возобновления материнского и бокового побегов. Почки возобновления на боковом побеге закладываются в пазухах чешуевидных листьев укороченных метамеров, а на материнском побеге – в переходных листьях удлиненного метамера. Отличие заключается также в ЗО, где развиваются только вегетативные побеги. В редких случаях ЗО отделена от ГС одним удлиненным метаме-

ром с зелеными листьями со слабо дифференцированными почками – верхней зоной торможения (ВЗТ). В этом случае зональный ряд выглядит следующим образом: НЗТ → → ЗВ → ЗО → ВЗТ → ГС.

Согласно устоявшемуся мнению, главное направление эволюции жизненных форм – от древесных к травянистым. Однако некоторые исследователи описывают обратный процесс – от травянистых к древесным. Подобные преобразования жизненных форм показаны в работе Л. Н. Дорохиной [1978] на примере полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. Автор делает вывод о том, что перестройка годичного побега от розеточного к удлиненному, от травянистого к полностью древеснистому с уменьшением цикличности монокарпических побегов связана с ритмом климатического режима пустынь.

Наши исследования, полученные на основе детального изучения онтоморфогенеза и побегообразования особей *N. pamirensis*, позволяют сделать предположение о возможной трансформации жизненных форм этого вида от травянистого каудексового многолетника к аэроксильному полукустарничку. Основными морфологическими модусами трансформации можно рассматривать медиальную девиацию особей в онтогенезе одновременно с базальной пролонгацией и аббревиацией их побеговых систем. Появление интеркалярной зоны торможения у дициклических побегов в молодом генеративном состоянии способствовало выносу почек регулярного возобновления выше поверхности почвы. В результате надземного положения почек произошла редукция дициклического побега в онтогенезе, что привело к увеличению протяженности нижней зоны торможения. Отмирание побега до зоны возобновления, находящейся выше уровня почвы, и одревеснение надземных резидов привело к формированию многолетних осей куста. Переход от полукустарничковой жизненной формы к подушковидной можно оценить как базальную пролонгацию побеговых систем в суровых природно-климатических условиях. Нижняя зона торможения, как правило, замещается зоной возобновления, в результате чего происходит интенсификация ветвления побегов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения онтоморфогенеза особей *N. pamirensis* в условиях высокогорного Памира установлено, что трансформация жизненной формы не приводит к изменению модели побегообразования, особи во всех случаях развиваются по симподиальной длиннопобеговой модели. В условиях Западного Памира при избыточном увлажнении, как в долине р. Мотраун-Дара, формируется травянистая жизненная форма. Типичный вариант морфогенеза особей: первичный побег → первичный куст. В некоторых случаях развитие может проходить через фазу главной оси, которая сменяет фазу первичного побега: первичный побег → главная ось → → первичный куст. В долине р. Джиланды на мелкощепнистом склоне у особей формируется полукустарничковая жизненная форма. Морфогенез возможен по двум вариантам: первичный побег → главная ось → первичный куст → клон и первичный побег → первичный куст → клон. Онтогенез полный, сложный, с образованием клона. Полукустарничковая жизненная форма образуется в середине онтогенеза. Полная партикуляция особей происходит в старом генеративном состоянии. Большое разнообразие развития особей в прегенеративном периоде, связанное с особенностями нарастания и ветвления, обеспечивает устойчивость особей и успешный их переход в последующие онтогенетические состояния. В условиях Восточного Памира полукустарничковая жизненная форма образуется на начальных этапах онтогенеза в ювенильном состоянии.

В крайних неблагоприятных условиях Западного Памира, таких как высокогорное плато, жизненная форма и побегообразование особей меняются, в результате чего формируется полукустарничковая подушковидная жизненная форма. Онтогенез особей в этих условиях простой или, в редких случаях, сложный. Растения проходят фазы морфогенеза: первичный побег → главная ось → → первичный куст или первичный побег → → главная ось → первичный куст → клон. Клон образуется крайне редко, только в старом генеративном состоянии. Устойчивость особей этой биоморфы обеспечивается за счет интенсивного ветвления и реализацией мак-

симального числа почек, что приводит к ускоренным темпам развития в прегенеративном периоде. Первые две фазы особи проходят за один вегетационный сезон.

Изучение функционально-зональной структуры побеговых систем особей разных жизненных форм выявило, что определяющей зоной в формировании биоморфы оказывается зона возобновления, ее положение в структуре побега относительно уровня почвы. Типичный зональный ряд побега зависит от жизненной формы, а изменения зонального набора – от конкретных условий обитания. Типичный структурно-функциональный ряд для особей, формирующих полукустарничковую жизненную форму, выражается: НЗТ → → ЗВ → ЗО → ГС; подушковидную: ЗВ → → ЗО → ГС; травянистую: НЗТ → ЗВ → → СЗТ → ЗО → ГС.

Полученные результаты по особенностям онтоморфогенеза и побегообразования позволили выявить основные модусы морфологической трансформации жизненной формы от каудексового травянистого многолетника к полукустарничку.

Таким образом, высокая поливариантность развития особей *N. pamirensis*, проявляющаяся в разнообразии путей онтогенеза и побеговых систем, приводит к устойчивому существованию этого вида в условиях высокогорного Памира.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов 12-04-00104-а и 15-04-02857-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 50, № 4. С. 555–562.
- Дорохина Л. Н. О жизненных формах польней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. и переходе от трав к полукустарникам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 4. С. 97–108.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК Ланар, 1995. 224 с.
- Кочкарева Т. Ф. Семейство Lamiaceae // Флора Таджикской ССР. Л.: Наука, 1986. Т. 8. С. 104–142.
- Пояркова А. И. Семейство Lamiaceae // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1954. Т. 20. С. 286–360.

- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1950. 176 с.
- Сабоиев С. С. Биологическая продуктивность луговых фитоценозов Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук, 1986. № 3 (104). С. 30–34.
- Савиных Н. П. Род Вероники: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во: ВятГПУ, 2006. 324 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т. И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.
- Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Там же. 1980. Т. 95, вып. 6. С. 75–86.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира // Записки всесоюз. географ. об-ва. М.: Госиздат, 1949. 158 с.
- Станюкович К. В. Растительность гор СССР. Душанбе: Дониш, 1973. 416 с.
- Стещенко А. П. Образование полукустарничковой формы роста в условиях высокогорий Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. естеств. наук, 1955. Вып. 12. С. 3–16.
- Стещенко А. П. Ритм развития растений Памира в связи с различиями условий среды // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 111–115.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. М.: Наука, 1975. № 2. С. 7–34.
- Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Черёмушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 280 с.
- Черёмушкина В. А. Особенности онтогенеза короткокорневищных растений / Мат-лы. Междунар. науч. конф. “Растительный мир и его охрана”. Алматы: LEM, 2012. С. 396–397.
- Черёмушкина В. А., Асташенков А. Ю. Морфологическая адаптация видов рода *Panzerina* (Bunge) Sojak (Lamiaceae) к различным условиям обитания // Сиб. экол. журн. 2014. № 5. С. 689–695 [V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov. Morphological Adaptation of *Panzerina* Sojak (Lamiaceae) Species to Various Ecological Conditions // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N. 5. P. 520–525].
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny // Ann. Bot. 2007. N 99 (3). P. 375–407
- Bell A. D., Tomlinson P. B. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. Journ. Linnees Soc. 1980. Vol. 80, N 2. P. 125–160.
- Halle F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 178 p.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 p.

Morphological Adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the Conditions of the Pamir Mountains

A. Yu. ASTASHENKOV

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

The study concerned shoot formation and structural and morphological peculiarities of different life forms of *Nepeta pamirensis* specimens, as well as their morphogenesis and its polyvariety in the conditions of the Pamir Mountains (Tajikistan). Depending on the habitat conditions, *Nepeta pamirensis* specimens formed three life forms: herbaceous caudex taproot perennial plants, cushion semishrubs and aeroxlytic semishrubs. For each life form the phases of morphogenesis were determined and the functional and zonal structure of shoot systems were described.

Key words: morphology, ontomorphogenesis, morphological polyvariety, *Nepeta pamirensis*, morphological adaptation, Pamir.