

Жизненные формы *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae)

В. А. ЧЕРЁМУШКИНА, А. А. ГУСЕВА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: cher.51@mail.ru, guseva.sc@list.ru

Статья поступила 17.02.2015

Принята к печати 20.02.2015

АННОТАЦИЯ

Изучено развитие особей *Scutellaria supina* в азиатской части ареала. Описано четыре жизненные формы (полукустарник, полукустарничек, стержнекорневой и длиннокорневищно-стержнекорневой травянистые поликарпики) в разных условиях произрастания. Выявлены механизмы структурных преобразований особей и модусы морфологической эволюции жизненных форм у вида.

Ключевые слова: морфогенез, жизненные формы, морфологическая адаптация, соматическая эволюция, *Scutellaria supina*, Lamiaceae.

Развитие особей одного вида может проходить разными путями. Морфобиологическое разнообразие встречается как в эколого-географическом ряду (в пределах ареала), так и в одной ценопопуляции. Это явление, получившее название поливариантности онтогенеза, широко распространено у растений [Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995]. Поливариантность развития особей является одним из механизмов, способствующих нормальному существованию вида в конкретных эколого-фитоценологических условиях.

Наиболее обычна в природных условиях лабильность биоморфы. Она выражается в изменении морфогенеза особи и приводит к формированию во взрослом состоянии новых морфологических структур. О существовании у одного вида нескольких жизненных форм писал И. Г. Серебряков [1962]. Он установил,

что в пределах ареала жизненная форма древесных растений может изменяться. Исследования поливариантности онтогенеза показали, что лабильность биоморфы встречается как у древесных растений [Гатцук, 1968; Чистякова, 1978; Восточноевропейские широколиственные леса..., 1994], так и у трав [Kawano, Nagai, 1975; Смирнова, 1987; Черёмушкина, 2004; Османова, 2007; и др.]. Неоднородность среды обитания способствует появлению адаптивных признаков, причем изменения могут быть генетически обусловлены, как у *Galium ruthenicum* Willd. [Заугольнова, 1974], *Trifolium repens* L. [Паленова, 1991], или проявлением модификационной изменчивости, как у *Pinus sibirica* Du Tour [Горошкевич, Кустова, 2002], *Dracopcephalum krylovii* Lypskii [Черёмушкина и др., 2008].

Для широко распространенных видов характерна высокая пластичность, к таким видам относится и *Scutellaria supina* L. (сем. Lamiaceae). Ареал вида евроазиатский, приурочен к степной и лесостепной территориям. В европейской части России вид встречается в основном в петрофитных сообществах на карбонатных и меловых субстратах. Большая часть ареала расположена в Западной и Средней Сибири, Казахстане и северо-западной Монголии. Распространен *S. supina* в степном, горностепном, редко в высокогорном поясах, произрастает в настоящих и луговых степях и их петрофитных вариантах, на каменистых и щебнистых склонах и скалах [Юзепчук, 1954].

Жизненную форму вида определяют по-разному. С. В. Юзепчук [1954] относит *S. supina* к полукустарнику, Е. Л. Нухимовский [2002] – к полукустарничку. Т. В. Недосекина и В. А. Агафонов [2006] установили, что в европейской части России в петрофитных сообществах на известняковых обнажениях Среднерусской возвышенности это полукустарничек. Неоднозначность трактовки биоморфы широко распространенного *S. supina* и определила цель настоящего исследования – изучение особенности развития особей *S. supina* в азиатской части ареала в разных эколого-ценотических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в природных популяциях Алтая (Южный Алтай, низкогорья хребтов Калба, Башчелакский, Тигирецкий, Ануйский, Кольванский) и предгорьях Абаканского хребта в Хакасии. Всего исследовано 15 местообитаний вида. Подробное описание онтогенеза и жизненной формы дано на основе материала, собранного в следующих местообитаниях.

1. Алтайский край, Третьяковский район, окр. пос. Плоское, западные предгорья Тигирецкого хребта, левый берег р. Плоская. Петрофитный вариант богаторазнотравной степи располагался на северо-восточном склоне гряды, высота 486 м над ур. м., крутизна склона 5°. Общее покрытие травостоя (ОПП) – 60–70 %, I ярус до 70–90 см представлен степными злаками и *Peucedanum morisonii*

Bess. ex Spreng. Высота основного травостоя не превышала 40–50 см. В сообществе преобладали *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) Karst, *Stipa zalesskii* Wilensky, *Peucedanum morisonii*, *Pulsatilla patens* (L.) Mill.

2. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., окрестности с. Алгабас, Калбинский хребет, высота 721 м над ур. м. Ложбины, заросли кустарников (*Spiraea hypericifolia* L., *Lonicera tatarica* L., *Caragana arborescens* Lam.) с луговостепным травостоем. ОПП – 100 %. Группы кустарников 1,5–2 м высотой чередуются с травяными полянами. Максимальная высота травостоя – 80–100 м, образована *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub; II ярус представлен *Stipa zalesskii*, *Phleum phleoides*, *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Galium verum* L. и др. В сообществе преобладали *Poa angustifolia* L., *Potentilla humifusa*, *Fragaria viridis* (Duch.) Weston.

3. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., окр. с. Бобровка, южный макросклон хр. Южный Алтай, горы Кызылкызень. Закустаренная луговая степь (*Spiraea hypericifolia* и *Rosa laxa* Retz.) располагалась на склоне восточной экспозиции, высота 1388 м над ур. м., крутизна склона 20°. ОПП – 100 %, I ярус до 100 см сложен *Peucedanum morisonii*, *Aconogonon alpinum* (All.) Schur., *Phlomidis tuberosa* (L.) Moench, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Phleum phleoides*; II ярус до 50–60 см образован *Carex pediformis* C. A. Mey, *Hypericum scabrum* L., *Galium verum* L. и другими видами разнотравья. В сообществе доминировали *Carex pediformis*, *Phleum phleoides*, *Vicia tenuifolia* Roth., *Hypericum scabrum*.

4. Алтайский край, Чарышский район, окрестности с. Усть-Белая, предгорья Башчелакского хребта, правый берег р. Чарыш. Разнотравно-вейниковый остепненный луг располагался на склоне юго-восточной экспозиции, высота 453 м над ур. м., крутизна склона 20°. ОПП – 100 %. I ярус до 140 см образован злаками; II ярус до 80 см представлен злаками и разнотравьем. В травостое доминирует *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, содоминируют *Phleum phleoides*, *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Galium verum*, *Galatella biflora* (L.) Nees.

Жизненные формы описаны по взрослым особям, находящимся в зрелом онтогенети-

ческом состоянии, использовался эколого-морфологический подход И. Г. Серебрякова [1962]. При выделении полукустарниковой жизненной формы опирались также на представления Л. Е. Гатцук [1974] о разграничении полукустарников и полукустарничков. Онтогенез описан по методике Т. А. Работнова [1950], А. А. Уранова и его учеников [Смирнова и др., 1976]. В работе использованы представления о фазах морфогенеза [Смирнова и др., 1976]. При описании побегов и побеговых систем применена терминология М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова [1977] и И. Г. Серебрякова [1962]. Структурно-функциональная зональность дана по Т. И. Серебряковой [Серебрякова, Петухова, 1978] и И. В. Борисовой и Т. А. Поповой [1990]. Абсолютный возраст особей определен по годичным кольцам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение онтоморфогенеза особей *S. supina* показало, что в различных эколого-ценотических условиях у вида формируется две полудревесные жизненные формы (полукустарничек, полукустарник) и две травянистые (стержнекорневой и длиннокорневищно-стержнекорневой поликарпики).

Разделение полудревесных биоморф на полукустарники и полукустарнички принимают не все исследователи. Многие из них относят все растения, у которых почки возобновления находятся целиком над поверхностью почвы на многолетних одревесневших базальных участках побега возобновления, к полукустарничкам [Стешенко, 1955; Рачковская, 1957; Беспалова, 1965; Дорохина, 1970]. Структурный подход к разделению двух биоморф применила Л. Е. Гатцук [1974]: растения с базисимподиальным нарастанием она отнесла к полукустарничкам, а с мезосимподиальным нарастанием – к полукустарникам. И. Г. Серебряков [1965] и В. Н. Голубев [1973] различают эти биоморфы только по высоте растений: до 40 см высотой – полукустарнички, а выше – полукустарники. Накопленный нами материал по полудревесным растениям показал, что разграничение этих биоморф должно основываться на комплексном подходе. В настоящей статье предпринята

попытка разделить полудревесные биоморфы на основе способа нарастания скелетных осей и высоты растений.

Полукустарничковая биоморфа. Эта жизненная форма образуется чаще всего в петрофитных вариантах настоящих и луговых степей.

В онтогенезе особи полукустарничковой жизненной формы проходят три фазы морфогенеза: первичный побег (р-*j*) – главная ось (im) – первичный куст (v-ss). Фаза первичного побега (проросток и ювенильное состояние) длится, как правило, не более года. Осенью большая часть удлиненного побега отмирает. Сохраняется его базальная часть из двух укороченных и двух удлиненных метамеров, несущих пазушные почки выше субстрата. Реже первичный побег полегает, в этом случае возможно образование 1–2 тонких придаточных корней. На второй год верхушечная почка трогаются в рост, формируя новый годичный удлиненный побег. Таким образом, длительность ювенильного состояния составляет 1–2 года (рис. 1).

После отмирания большей части первичного побега особи переходят в имматурное состояние, которое длится 2–3 года, и нарастают базисимподиально. Ежегодно образуется один удлиненный анизотропный побег. Первый замещающий побег развивается из почки семядольного узла или первого удлиненного метамера, последующие – из почки первого или второго удлиненного метамера, остальные нижележащие почки становятся спящими. Формируется главная составная (симподиальная) скелетная ось (ССО), состоящая из базальных частей побегов разных порядков. Она одревесневает, занимает горизонтальное положение, но годичные приросты, как правило, не укореняются. Ее длина не превышает 3 см. Главный корень утолщается в базальной части и ветвится по всей длине до боковых корней II порядка.

Первичный куст формируется только в виргинильном состоянии, и в этой фазе морфогенеза особь находится до конца жизни. Первое ветвление наступает на 4–5 год. Побег ветвления моноциклические ортотропные, разворачиваются из зимующих почек последнего годичного прироста, что приводит к образованию сначала разветвленной

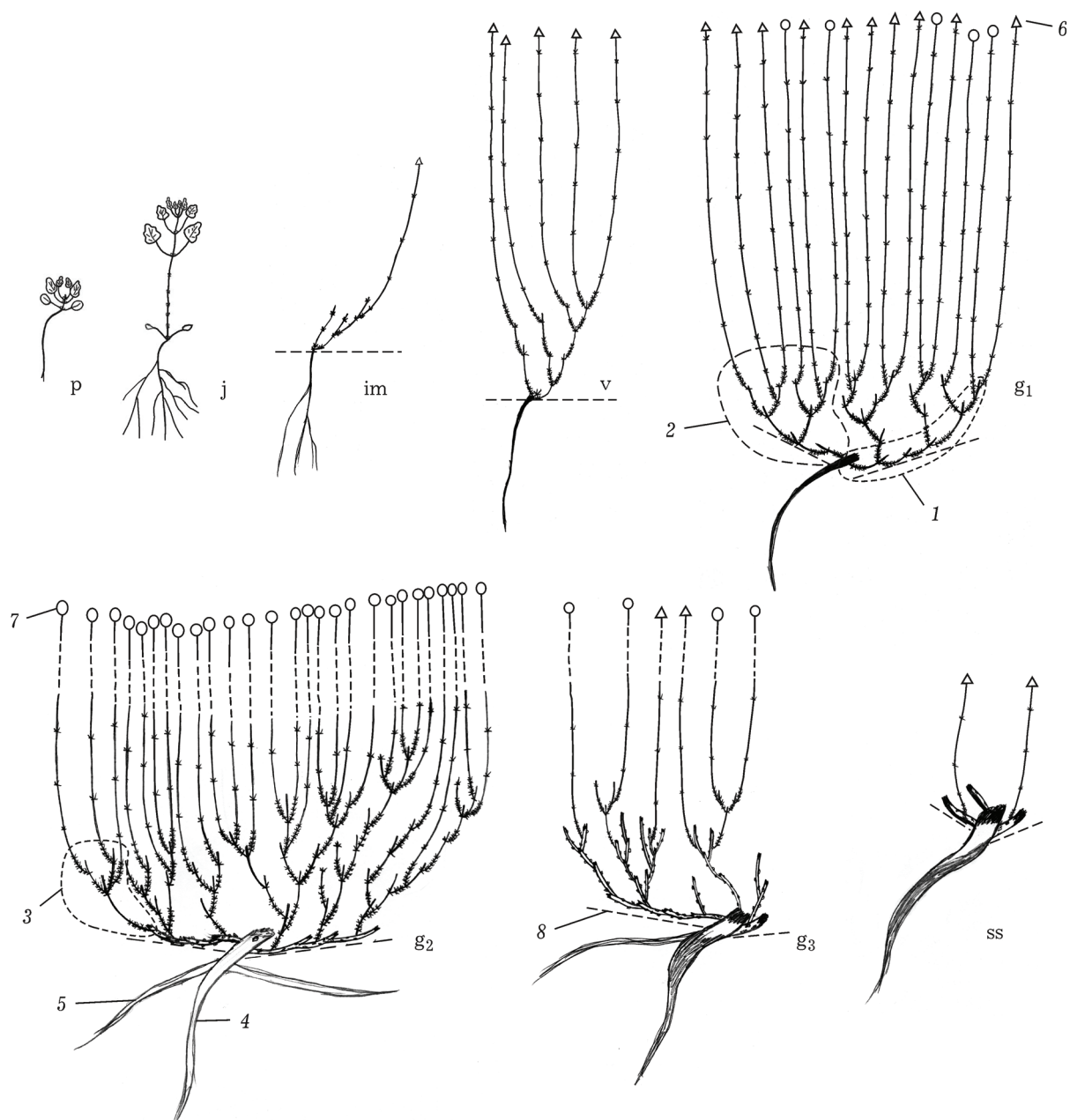


Рис. 1. Онтогенез особей *Scutellaria supina* полукустарничковой жизненной формы. Онтогенетические состояния: р – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное, ss – субсенильное. → – переходы между состояниями, 1 – система главной оси, 2 – разветвленная составная скелетная ось, 3 – система побега формирования, 4 – главный корень, 5 – боковой корень, 6 – вегетативный побег, 7 – генеративный побег, 8 – уровень почвы

скелетной оси, затем к формированию симподиальной системы на основе главной оси. Боковые оси также нарастают базисимподиально. В этом состоянии трогаются в рост спящие почки, расположенные в семядольном узле и (или) на первом годичном приросте. Из них образуются побеги формирования, на

основе которых будут формироваться новые ССО $n + 1$ порядка.

Первыми зацветают побеги возобновления главной оси. Длительность жизни симподиальной системы главной оси не превышает 7–9 лет. Ось отмирает до первого годичного прироста, несущего спящие почки и ССО $n + 1$

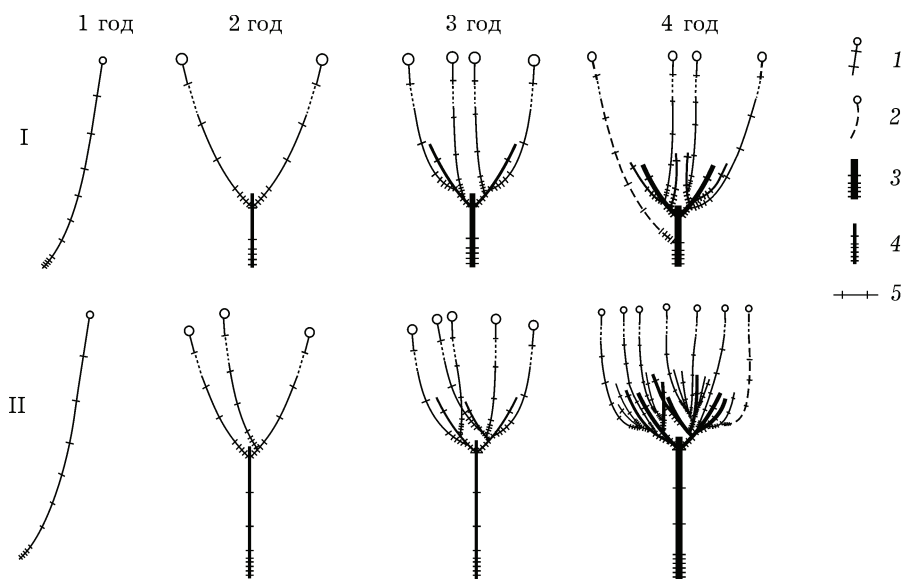


Рис. 2. Развитие системы побега формирования у особей *Scutellaria supina* разных биоморф.

I – полукустарничек, II – полукустарник; 1 – годичный генеративный побег, 2 – побег формирования, 3 – многолетняя часть побега, 4 – короткометамерный участок побега с почками, 5 – длиннометамерный участок с почками

порядка. Годичный прирост и базальная часть главного корня утолщаются до 0,5 см. Спящие почки подрастают и ветвятся. В зрелом генеративном состоянии особи представлены кустом, состоящим из разновозрастных ССО, нарастающих базисимподиально. Основной структурной единицей куста является разветвленный побег формирования, или система побега формирования (СПФ). В первый год развития побег состоит из 4–5 коротких и 7–9 длинных метамеров. В конце вегетационного периода он отмирает до 1–2 нижних длинных метамеров. Базальная часть побега становится многолетней и принимает участие в построении скелетной оси. Дальнейшее развитие побега формирования идет за счет почек, расположенных в пазухе нижнего удлиненного метамера. Возникающие моноциклические пролептические генеративные побеги имеют зону возобновления, включающую только укороченные метамеры и расположенную выше поверхности субстрата на высоте 3–4 см. Раскрытие пазушных почек приводит к образованию аэроксильного парциального куста, состоящего из 2–5 ортотропных монокарпических моноциклических побегов 3–4 порядков ветвления (базитонное ветвление), ежегодно отмирающих до базальной части с сохранением нереализованных почек.

На 3–4 год один из побегов ветвления функционально становится побегом формирования, на его основе будет развиваться новая СПФ. Одновременно с этим происходит образование нового ПФ из спящей почки верхнего укороченного метамера первого годичного прироста СПФ, который приводит к разветвлению ССО (рис. 2). Всего в первичном кусте развивается 8–20 близко расположенных парциальных кустов. Генеративные побеги высотой до 27–35 см заканчиваются соцветием – открытой фрондозно-фрондулезной кистью. Возможно образование паракладий.

Скелетные оси состоят из 2–4 многолетних приростов побегов формирования разных порядков, их длительность жизни может достигать 11 лет. Оси разрастаются в диаметре до 3–6 мм, занимают восходящее положение, несут большое число ветвящихся спящих почек, из которых разворачиваются новые ортотропные побеги формирования. Корневая система состоит из утолщенного до 1 см главного корня и нескольких хорошо развитых боковых корней в его базальной части. Наблюдается растрескивание покровных тканей. Иногда в базальной части осей могут формироваться 1–2 придаточных корней. Продолжительность зрелого генеративного состояния – до 10–12 лет.

Отмирание скелетных осей с апикального конца в старом генеративном состоянии приводит к сокращению резерва спящих почек и развитию слабо ветвящихся побегов формирования и побегов дополнения. Большая часть побегов – вегетативная. Куст часто принимает неправильную форму вследствие однобокого отмирания осей. Ткани главного корня начинают разрушаться. В постгенеративном периоде процесс отмирания усиливается, жизнеспособные почки сохраняются только на разросшемся первом или втором годичном приросте скелетной оси. Из них разворачиваются вегетативные побеги до 4–5 см высотой. Исчерпав резерв почек, особи быстро отмирают.

Общая продолжительность онтогенеза в петрофитных вариантах настоящих степей может достигать 30 лет.

Онторморфогенез особей полукустарничковой биоморфы в азиатской части ареала несколько отличается от такового, описанного

на меловых обнажениях Среднерусской возвышенности Т. В. Недосекиной и В. А. Агафоновым [2006]. Так, увеличивается длительность прегенеративного периода развития особи: 6–8 лет вместо 3–4. Позже наступает ветвление особи. Эти изменения приводят к появлению фазы главной оси. Фаза рыхлого куста отсутствует, так как ССО имеют восходящее направление роста. Кроме того, в изученных местообитаниях особи не партикулируют. Главный корень сохраняется до конца онтогенеза.

Полукустарничковая биоморфа. При развитии особи полукустарничковой жизненной формы проходят четыре фазы морфогенеза: первичный побег (p–j) – главная ось (im) – первичный куст (v) – рыхлый куст (g₁–ss). Начальные этапы онтогенеза (p–j) особи полукустарничковой жизненной формы проходят быстрее, чем полукустарничковой (рис. 3). В первый год жизни особи существуют в фазе первичного побега. Формируется удлинненный

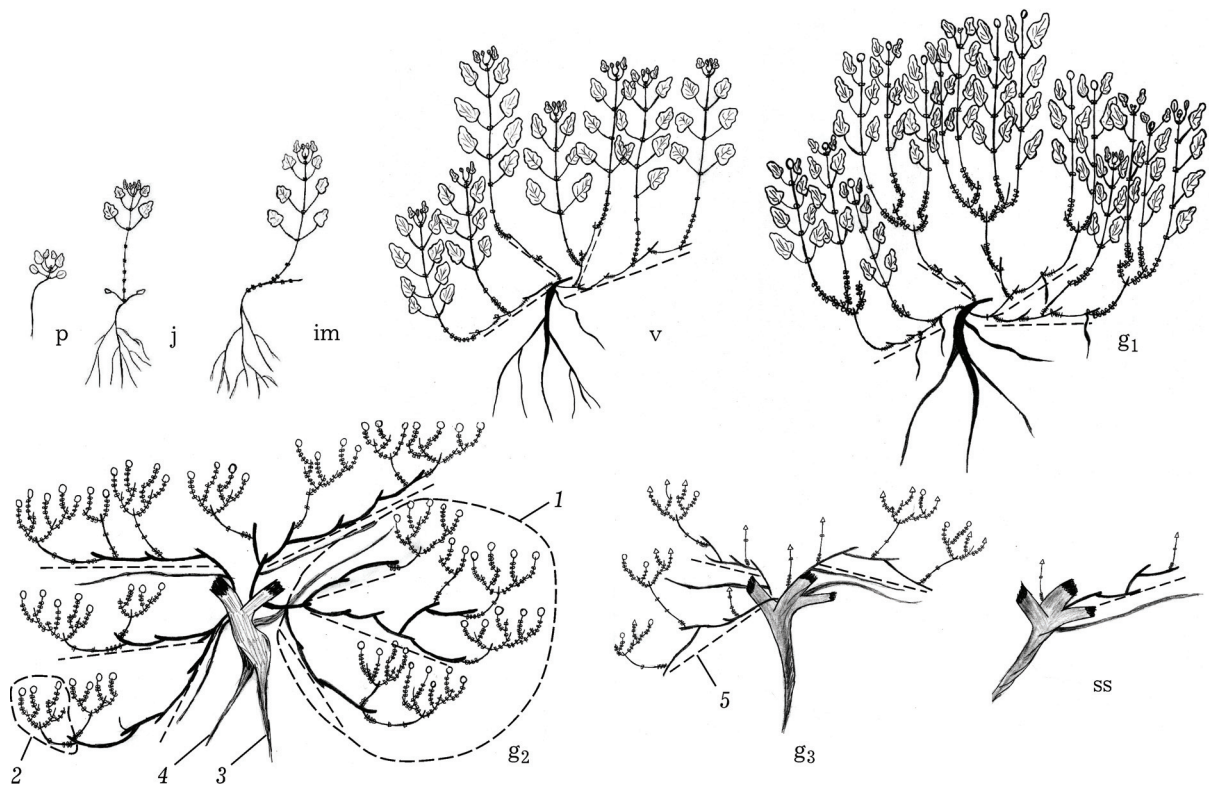


Рис. 3. Онтогенез особей *Scutellaria supina* полукустарничковой жизненной формы.

Онторморфогенетические состояния см. на рис. 1. → – переходы между состояниями, 1 – разветвленная составная скелетная ось, 2 – система побега формирования, 3 – главный корень, 4 – боковой корень, 5 – уровень почвы

побег 3–5 см высотой, состоящий из двух коротких и 6–11 удлиненных метамеров. Главный корень ветвится, образуя боковые корни II–III порядка. К концу вегетационного сезона главный побег частично отмирает, сохраняется участок, состоящий из 5–8 метамеров, он принимает плагитропное положение. На второй год моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное, особи переходят в имматурное состояние. Одна из почек 4–5 метамера прошлого года годично прироста трогаются в рост, развивается удлиненный моноциклический побег. Остальные почки становятся спящими. Побег состоит из двух укороченных метамеров с низовыми листьями (на первом метамере чешуевидный, на втором формируется лист с недоразвитой листовой пластинкой) и 4–5 удлиненных метамеров с настоящими зелеными листьями. В конце года побег отмирает до первого удлиненного метамера. Главный корень удлиняется до 11 см. Таким образом, главная ось растения представлена двумя симподиально сочлененными годичными приростами, несущими почки. В дальнейшем удлинение оси прекращается, происходит ее утолщение.

На третий год жизни с началом развития из спящей почки семядольных листьев побега формирования особи переходят в виргинильное состояние. Моноциклический удлиненный побег состоит из 4–8 укороченных метамеров с низовыми листьями и 4–7 удлиненных метамеров со срединными. В конце года большая часть побега отмирает, его базальная часть утолщается, состоит из укороченных и 1–2 нижних удлиненных метамеров, и становится первым приростом скелетной оси. Зона возобновления побега формирования состоит из последнего укороченного или первого удлиненного метамеров. Почки в пазухах остальных метамеров становятся спящими. На следующий вегетационный сезон разворачивание нового удлиненного побега происходит из почки возобновления. При таком базисимподиальном нарастании начинает формироваться симподиально нарастающая скелетная ось, состоящая из базальных частей побегов формирования, которые могут ветвиться в зоне возобновления. Оси *n*-го порядка также нарастают базисимподиально. В этом состоянии из спящих

почек, располагающихся на остатках первичного побега, может развиваться еще 2–3 побега формирования, дающих начало новым разветвленным скелетным осям. Первичный куст достигает 18 см в высоту и 4–7 см в диаметре. Скелетные оси принимают плагитропное положение, одревесневают, на соприкасающихся с почвой местах развиваются редкие тонкие придаточные корни, которые имеют горизонтальное направление роста. Почки возобновления находятся над поверхностью почвы. Главный и 3–4 боковых корня утолщаются, боковые корни ветвятся до III порядка. В виргинильном состоянии особи могут находиться до 8 лет.

Начиная с молодого генеративного состояния и до конца жизни особи находятся в фазе рыхлого куста. Рыхлость куста обеспечивается анизотропным ростом побегов, плагитропным и восходящим расположением скелетных осей. Кусты состоят из ССО толщиной до 1 см. Как и у полукустарничков, основным структурным элементом куста будет СПФ. Побеги формирования новых ССО образуются из спящих почек, расположенных на остатках первичного побега или более старших годичных приростов ССО. В зависимости от пространственного расположения побегов формирования в кусте зона возобновления меняется. В центре куста, как и у полукустарничков, зона возобновления на побегах формирования включает первый удлиненный метамер (базисимподиальное нарастание); у побегов на периферии куста зона возобновления смещается на 3–4 удлиненный метамер, длина которого колеблется от 2 до 5 см (мезосимподиальное нарастание). СПФ образуется за счет неоднократного базитонного ветвления генеративных побегов в зоне куцения и, в отличие от полукустарничков, побеги ветвления развиваются как пролептически, так и силлептически (см. рис. 2). Парциальный куст состоит из моноциклических генеративных побегов с побегами обогащения, несущими соцветие. Зона возобновления побега формирования находится на высоте 8–10 см от поверхности субстрата. Формирование СПФ происходит в течение 4–5 (8) лет. Побеги ветвления, развивающиеся из почек возобновления, отмирают до базальной короткометамерной части, которая в дальнейшем разрастается и входит в состав скелет-

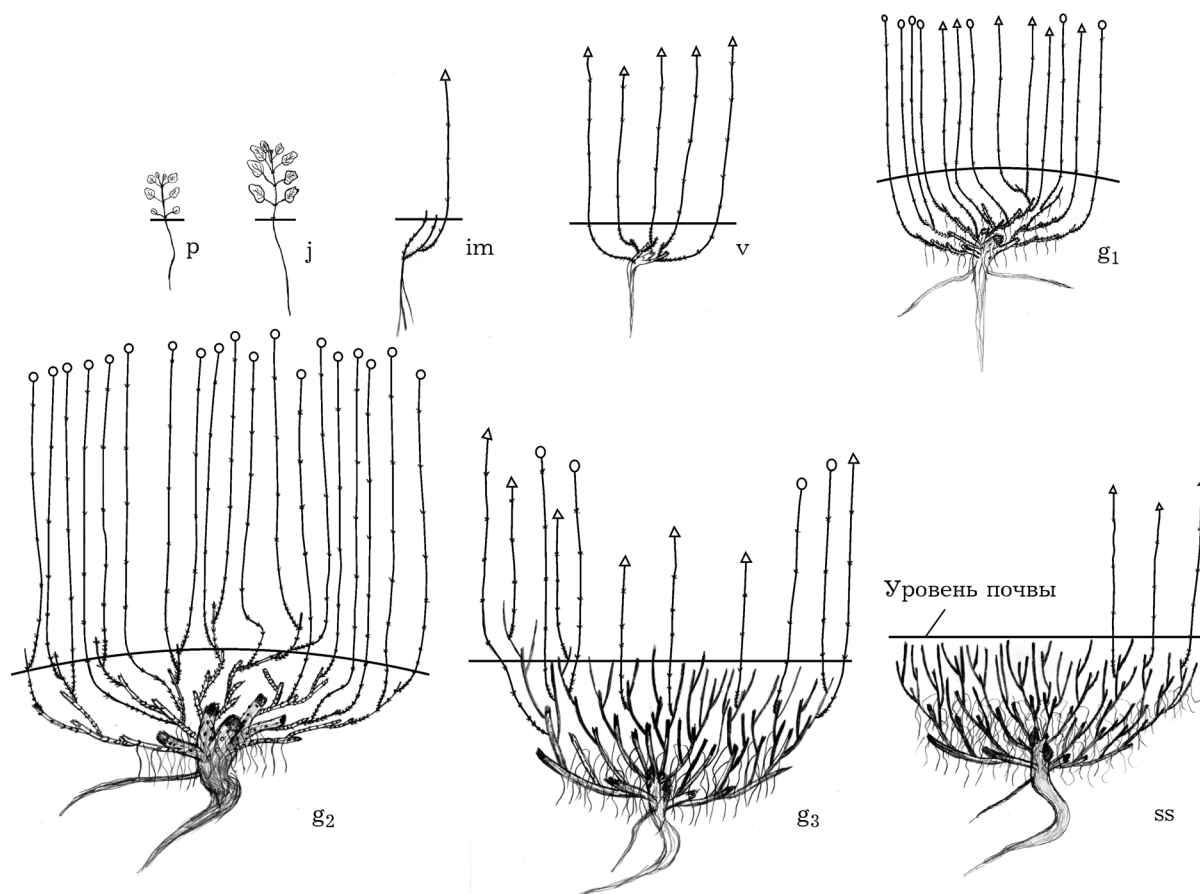


Рис. 4. Онтогенез особей *Scutellaria supina* стержнекорневой жизненной формы.

Онтогенетические состояния см. на рис. 1.

ной оси. Таким образом, образование СПФ происходит в результате базитонного ветвления. ССО увеличивается в длину за счет бази- и мезосимподиального нарастания 4–6 СПФ. Изученные нами особи в зрелом генеративном состоянии достигали 60–70 см в высоту и 90 см в диаметре, в кусте насчитывалось до 257 побегов. Скелетные оси таких растений имели возраст от 16 до 20 лет, а возраст зрелых генеративных особей достигал 36 лет.

Отмирание старых осей происходит до места ответвления более молодой дочерней скелетной оси. Постепенно скелетные оси отмирают до базальной части куста и сохраняются в виде стволиков. Старение особей проявляется в уменьшении числа СПФ и расположении их по периферии куста. В постгенеративный период из спящих почек разворачиваются моноциклические удлиненные побеги дополнения, полностью отмирающие в конце вегетационного сезона. Корневая си-

стема смешанная, связь с главным корнем сохраняется до конца жизни особей. Продолжительность онтогенеза – не менее 50–55 лет.

Стержнекорневая травянистая биоморфа. Стержнекорневая жизненная форма образуется у *S. supina* в сообществах горных луговых степей. В онтогенезе особи проходят три стадии морфогенеза: первичный побег (p–j) – главная ось (im) – первичный куст (v–ss). Прорастание семян весенне-летнее, наземное. От проростка до ювенильного состояния особи находятся в фазе первичного побега (рис. 4). Большая часть удлиненного побега отмирает, а базальная, состоящая из 4–5 укороченных и двух удлиненных метамеров, втягивается в почву: образуется зона возобновления. В иматурном состоянии моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное, ежегодно образуется один побег. Главная ось и базальная часть корня незначительно утолщаются, одревесневают, зона возобновления находится в почве. Начиная с виргинильного

состояния и до конца онтогенеза особи находятся в фазе первичного куста. Куст образован двумя типами моноциклических побегов. Из почек возобновления образуется удлиненный побег, состоящий из 4–6 укороченных метамеров, несущих чешуевидные листья с почками, и 4–5 удлиненных метамеров с зелеными листьями; в конце вегетационного сезона побег отмирает до базальной укороченной части. Из спящих почек разворачивается удлиненный побег с хорошо выраженной геофильной косо-ортотропной частью, сохраняющейся в конце года и имеющей 4–9 укороченных метамеров с чешуевидными листьями и 2–4 удлиненных с недоразвитой листовой пластинкой. После отмирания надземной части побегов сохранившиеся части втягиваются в почву и формируют зону возобновления. Зацветают особи на 6–8 год. Корневая система в течение жизни особей смешанная: главный корень, сохраняющийся всю жизнь, и многочисленные мелкие придаточные корни, образующиеся на многолетней подземной части. Старение особей проявляется в разрушении центра многолетней подземной части корня и развитии побегов из спящих почек по периферии куста.

Длиннокорневищно-стержнекорневая травянистая биоморфа. Эта биоморфа формируется на остепненных лугах. Онтогенез особей сложный, и состоит из онтогенезов семенной особи и рамет (рис. 5). Возникшие раметы находятся в разных онтогенетических состояниях (от имматурного до молодого генеративного). В течение онтогенеза семенная особь проходит следующие фазы морфогенеза: первичный побег ($p-j$) – главная ось (im) – первичный куст (v) – куртина ($v-ss$); рамета: парциальный побег ($im-g_1$) – система парциальных побегов ($v-g_1$) – парциальный куст ($v-g_1$) – система парциальных кустов и побегов (g_2-g_3) – парциальный куст (побег) (ss). Начальные этапы онтогенеза стержнекорневой и длиннокорневищно-стержнекорневой жизненных форм не отличаются. Различия наблюдаются в виргинильном состоянии. Кроме моноциклических удлиненных побегов, разворачивающихся из почек возобновления, расположенных в почве, из спящих почек в базальной части побегов второго порядка образуются дициклические длиннокорневищно-удлиненные побеги. В первый год развивает-

ся плагиотропная часть побега с чешуевидными листьями (гипогеогенное корневище), состоящая из 9–22 метамеров, длина междоузлий от 0,2 до 2 см, на второй год – удлиненная часть. В зоне перехода побега в ортотропное положение (апогеотропная часть) находятся укороченные метамеры с почками возобновления. Раскрытие этих почек после отмирания надземной части побега приводит к ветвлению и образованию парциального куста, от которого отходит придаточный корень. Плагиотропная часть становится гипогеогенным корневищем, на котором развиваются придаточные корни. Образуется куртина, состоящая из первичного и парциального кустов и 1–2 парциальных побегов. Всего в куртине образуется 7–9 вегетативных побегов. Раметы находятся от первичного куста на расстоянии 4–10 см.

На 9–10 год особи переходят в генеративное состояние. Первыми зацветают генеративные побеги первичного куста. Вегетативные побеги ветвятся с образованием силлептических побегов обогащения с 3–4 парами листьев. На генеративных побегах формируются параклады. Разрастание куртины происходит за счет образования новых дициклических длиннокорневищно-удлиненных побегов из спящих почек в базальной части куста и почек, расположенных на гипогеогенном корневище, что приводит к разветвлению корневища. На нем развиваются тонкие придаточные корни, часть из них утолщаются, принимают вертикальное положение и становятся вторично-стержнекорневыми. В среднемозрастном генеративном состоянии все побеги (от 12 до 22) цветут. Куртина состоит из первичного, 4–6 парциальных кустов и 1–4 растущих корневищ. В старом генеративном состоянии многолетняя подземная часть начинает разрушаться, в центре куста остается большое число следов от отмерших побегов. Возобновление происходит за счет почек, расположенных на сохранившихся многолетних базальных участках моноциклических побегов в первичном и парциальных кустах. Разворачиваются 1–2 генеративных побега и 4–5 вегетативных. Общая длительность генеративного периода составляет 12–16 лет.

Старение особей проявляется в наличии большого числа отмерших побегов в центре

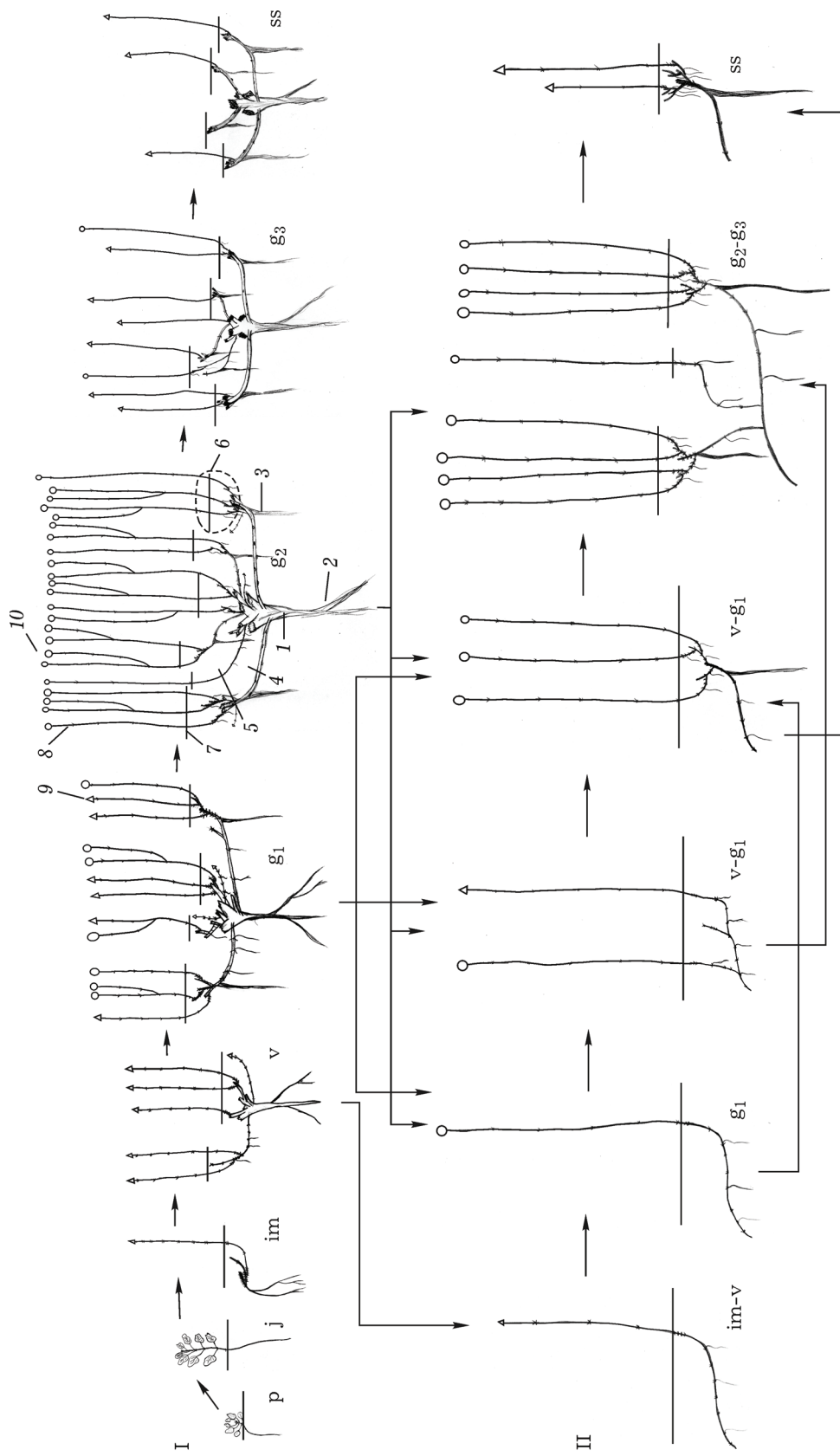


Рис. 5. Онтогенез особей *Scutellaria virgata* длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы.

I - семенной ряд, II - вегетативный ряд; 1 - главный корень, 2 - боковой корень, 3 - придаточный вторично стержнекорневой корень, 4 - гипогейное корневище, 5 - парциальный побег, 6 - парциальный куст, 7 - уровень почвы, 8 - генеративный побег, 9 - вегетативный побег, 10 - параклади; стрелками обозначены пути перехода из одного онтогенетического состояния в другое. Онтогенетические состояния см. на рис. 1.

первичного и парциальных кустов, разрушении многолетней подземной части и неспособности формировать длиннокорневищно-удлиненные побеги. Возобновление происходит в основном за счет спящих почек на парциальных кустах, уменьшается число побегов возобновления. Главный корень сильно перекрученный, с глубокими продольными складками.

Вегетативное размножение в результате естественного перегнивания корневищ или травматического повреждения происходит в любом онтогенетическом состоянии, для которого характерно развитие гипогеогенных корневищ с придаточными корнями. Морфогенез рамет зависит от степени их омоложения, онтогенетического состояния материнской особи.

Анализ распространения описанных выше биоморф *S. supina* в пределах азиатской части ареала показал, что каждая жизненная форма приурочена к определенным условиям обитания: полукустарничек – к петрофитным вариантам настоящих богато-разнотравных степей, полукустарник – к достаточно увлажненным закустаренным ложбинам в поясе богато-разнотравных настоящих степей, стержнекорневой травянистый поликарпик – к луговым степям, длиннокорневищно-стержнекорневой травянистый поликарпик – к остепненным лугам.

У *S. supina* адаптация к условиям произрастания и формирование разных биоморф происходила в результате изменения типа побегов, их структурно-функциональной организации, положения зоны возобновления относительно субстрата и формирования новых морфологических структур в онтогенезе.

На рис. 6 показаны возможные направления изменения побега возобновления (замещения) как универсального модуля [Савиных, 2006]. По нашим представлениям, первичное преобразование побега происходило на базе ортотропного моноциклического удлиненно-генеративного побега полукустарничкового типа, описанного Л. Н. Дорохиной [1970]. В его структуре выделяется четыре структурно-функциональные зоны: нижняя зона торможения (НЗТ), состоящая из пяти укороченных метамеров, зона возобновления (ЗВ), представленная одним удлиненным метамером, средняя зона торможения (СЗТ), состо-

ящая из 7–8 удлиненных метамеров, и зона главного соцветия (ГС). Преобразование этого побега шло в следующих двух направлениях.

Первое направление. ЗВ переместилась на 3–4 удлиненное междоузлие, что привело к увеличению НЗТ. Перемещение ЗВ отразилось на способе нарастания системы побегов: базисимподиальное сменилось на мезосимподиальное. СЗТ преобразовалась в зону обогащения (ЗО), почки которой стали раскрываться и формировать силлептические генеративные (паракладии), реже вегетативные побеги. Параллельно с изменением структурно-функциональных зон происходило увеличение размеров длинных метамеров с 1–2 до 5 см. Все это способствовало выносу почек возобновления на большую высоту над поверхностью субстрата, чем у полукустарничка, и увеличению длины побега и высоты растения в целом. В связи со значительным удлинением нижних скелетных осей (до 30–45 см) и слабым окоренением, они принимают плагиотропное положение. Описанные выше изменения приводят к формированию жизненной формы полукустарника.

Второе направление. ЗВ увеличивается за счет исчезновения НЗТ и оказывается в субстрате. Происходит это из-за втягивания базальной части побегов главным корнем. В рост могут тронуться любые одна или несколько почек, расположенных в зоне возобновления. Остальные становятся спящими. Погружение почек возобновления в субстрат приводит к формированию травянистой биоморфы. Формируется стержнекорневой поликарпик. О значении геофилии как одного из модусов эволюции жизненных форм при переходе от древесных растений к травянистым писали А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко [1985].

Дальнейшая трансформация травянистой биоморфы связана с раскрытием спящих почек и образованием моноциклического монокарпического побега с геофильной косо-ортотропной частью, представляющей собой ЗВ. При заселении остепненных лугов в предгорьях, для которых характерно меньшее задернение, чем в луговых степях, высокий и сомкнутый травостой, изменилась цикличность побега с моно- на дициклический, при этом геофильная часть увеличилась за счет растяжения метамеров, и ее темпы разви-

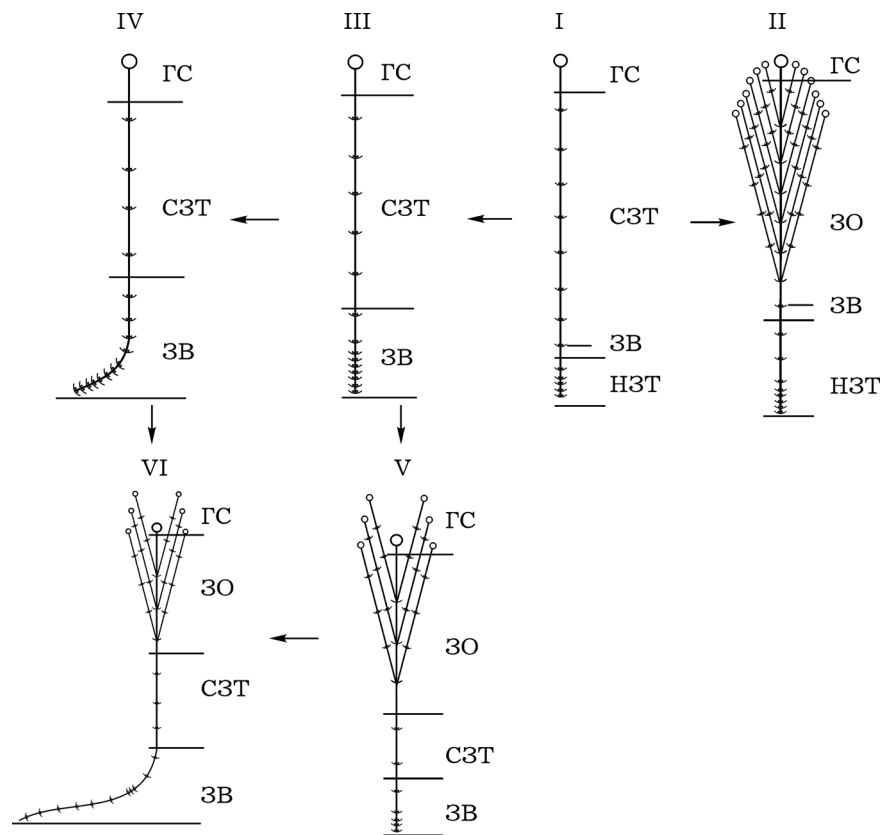


Рис. 6. Структурно-функциональная организация побега *Scutellaria supina* разных жизненных форм.

I – моноциклический генеративный побег полукустарничковой биоморфы, II – моноциклический генеративный побег полукустарничковой биоморфы, III – моноциклический генеративный побег стержнекорневой биоморфы, IV – моноциклический генеративный побег с геофильной косо-ортотропной частью стержнекорневой биоморфы, V – моноциклический генеративный побег длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы, VI – дициклический монокарпический побег длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы. НЗТ – нижняя зона торможения, ЗВ – зона возобновления, СЗТ – средняя зона торможения, ЗО – зона обогащения, ГС – главное соцветие, → – направление изменения побегов

тия замедлились. Произошло разделение развития побега во времени: геофильная плагиотропная часть стала развиваться в первый, а фотофильная ортотропная – во второй год. В узлах развились придаточные корни, что привело к формированию гипогеегенного корневища. Геофильный участок побега и его косоортотропная часть функционально становятся ЗВ. Кроме того, на побеге сокращается метамерность СЗТ и появляется ЗО. Из первой, реже второй пары верхних пазушных почек развиваются генеративные побеги (паракладии), из остальных нижележащих – вегетативные побеги. Причем паракладии обрастают материнский побег, что, вероятно, связано с быстрым ростом травостоя. Образование ЗО происходит и у моноциклического монокарпического по-

бега, принимающего участие в образовании структуры куста.

Помимо преобразований структурно-функциональной организации побега формирования (возобновления), которые можно трактовать как девиации, в трансформации биоморф *S. supina* значительная роль принадлежит онтогенетическим изменениям, а именно появлению новых морфологических структур: рыхлого куста у полукустарника, куртины и системы парциальных кустов и побегов у длиннокорневищно-стержнекорневой травы. Так, формирование фазы рыхлого куста у полукустарника (терминальная пролонгация) значительно увеличило длительность жизни особей по сравнению с полукустарничком. При возникновении длиннокорневищно-стержнекорневой травянистой жиз-

ненной формы из стержнекорневой основными модусами преобразований в онтогенезе выступали базальные девиация и пролонгация. Появление на ранних стадиях онтогенеза длинного гипогеегенного корневища в результате отклонения в развитии моноциклического побега с геофильной апогеотропной базальной частью и его укоренение привело к появлению новой фазы морфогенеза – куртины, а при вегетативном размножении – системы парциальных кустов и побегов. При этом происходило усиление роли придаточных корней в структуре особей. Перечисленные модусы преобразований структуры побегов и онтоморфогенеза исходной жизненной формы способствовали формированию новых жизненных форм, адаптированных к различным условиям произрастания: к луговым степям и остепненным лугам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение развития *Scutellaria supina* в широком диапазоне эколого-ценотических условий в азиатской части ареала – от каменистых степей до остепненных лугов – выявило спектр жизненных форм (от полудревесных до трав).

Адаптация вида к разным условиям произрастания отразилась в смене жизненной формы. Трансформация биоморф происходила как на уровне органа (побега), так и организма. В процессе адаптации к новым условиям среды менялась структурно-функциональная организация генеративных побегов возобновления (зональность, длина метамеров, положение зоны возобновления относительно поверхности субстрата) и их цикличность. В онтоморфогенезе возникли новые морфологические структуры (рыхлый куст, куртина, система парциальных кустов и побегов).

Мы принимаем полудревесный тип жизненной формы за исходный для вида. Наши исследования показали, что морфологическая трансформация и формирование травянистой жизненной формы происходили на основе изменения структуры и онтогенеза особей полукустарничковой биоморфы. В результате выстраивается следующий эволюционный ряд жизненных форм: полукустар-

ничек – стержнекорневой травянистый поликарпик – длиннокорневищно-стержнекорневой травянистый поликарпик, отражающий приспособление к условиям произрастания: петрофитные варианты настоящих и луговых степей – луговые степи – остепненные луга.

Формирование полукустарника происходило также на основе полукустарничковой биоморфы. При этом менялся способ нарастания расположенных на периферии куста скелетных осей с базисимподиального на мезосимподиальный, значительно увеличивалась их длина и длительность жизни осей и особи в целом. Однако наличие в составе куста скелетных осей с базисимподиальным нарастанием не позволяет рассматривать способ нарастания как единственный критерий жизненной формы полукустарника. На настоящем этапе исследований необходимо дальнейшее изучение этих двух биоморф для поиска критериев их разграничения.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Беспалова З. Н. О жизненной форме “полукустарничек” // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 65–69.
- Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. М., 1994. 364 с.
- 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.
- Гатцук Л. Е. Морфогенез копеечника кустарничкового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка // Вопросы морфогенеза цветковых растений. М.: Наука, 1968. С. 7–51.
- Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 3. С. 84–100.
- Голубев В. Н. К определению понятий жизненных форм полукустарничков, полукустарников, кустарников и кустарничков // Бюл. ГНБС. 1973. Вып. 1 (20). С. 9–11.
- Горошкевич С. Н., Кустова Е. А. Морфогенез жизненной формы стланца у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
- Дорохина Л. Н. Морфогенез жизненной формы полукустарника у сантаналистной полыни (*Artemisia san-*

- tolinifolia* Turcz.) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1970. Т. 2. С. 53–58.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л. Б. Образование двух биоморф в ценопопуляции *Galium ruthenicum* Willd. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1974. Т. 8. С. 65–72.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарничков. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Недосекина Т. В., Агафонов В. А. Морфогенез и возрастные состояния *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) в условиях среднейрусской возвышенности // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. 111, вып. 2. С. 89–94.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Наука, 1997. Т. 2. 859 с.
- Османова Г. О. Морфологические особенности и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2007. 184 с.
- Паленова М. М. Эколого-генетический подход к исследованию искусственных популяций клевера ползучего // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Йошкар-Ола, 1991. С. 90–91.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Рачковская Е. И. К биологии пустынных полукустарничков // Геоботаника. М.; Л., 1957. Вып. 11. С. 5–87.
- Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во: ВятГПУ, 2006. 324 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 17–22.
- Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. “Архитектурная модель” и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–63.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 205 с.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Стещенко А. П. Образование полукустарничковой формы роста в условиях высокогорий Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. естеств. наук. 1955. Вып. 12. С. 3–16.
- Черёмушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 279 с.
- Черёмушкина В. А., Шереметова С. А., Буко Т. Е. Ценопопуляции *Dracoscephalum krylovii* Lypsky в Горной Шории // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 10. С. 1565–1577.
- Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 2. С. 129–137.
- Юзепчук С. В. Род Шлемник – *Scutellaria* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 183–184.
- Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Геофилия как один из основных путей экологической эволюции биоморф растений в Арктике и субарктических высотах // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 876–884.
- Kawano S., Nagai Y. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategies of three Alliumspecies in Japan // Botanical Magazine of Tokyo. 1975. N 88. P. 281–318.

Life Forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae)

V. A. CHERYOMUSHKINA, A. A. GUSEVA

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mails: cher.51@mail.ru, guseva.sc@list.ru

The development of *Scutellaria supina* individuals was studied in the Asian part of the distribution range. Four life forms (subshrub, dwarf subshrub, taproot herbaceous polycarpic and long-rhizomatous-taproot herbaceous polycarpic) were described in different growing conditions. The mechanisms of structural transformations of individual plants and modes of morphological evolution of life forms of the species were detected.

Key words: morphogenesis, life form, morphological adaptation, somatic evolution, *Scutellaria supina*, Lamiaceae.