

Параллелизм в развитии жизненных форм видов рода *Kudrjaschevia* (Lamiaceae): онтогенез, архитектурный анализ

В. А. ЧЕРЕМУШКИНА¹, А. Ю. АСТАШЕНКОВ¹, Д. С. САИДОВ²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: cher.51@mail.ru

²Институт ботаники, физиологии и генетики растений АН РТ
734017, Душанбе, ул. Каримова, 27
E-mail: dovud_s83@mail.ru

Статья поступила 05.01.2020

После доработки 13.01.2020

Принята к печати 13.01.2020

АННОТАЦИЯ

Исследование направлено на изучение травянистых жизненных форм близкородственных узколокальных эндемичных видов рода *Kudrjaschevia* в Центральной Азии. Детальная характеристика жизненных форм позволит выявить морфологические перестройки растений, связанные с адаптацией особей видов к определенным условиям обитания. Полученные результаты расширят представления об основных направлениях эволюции морфы, что у растений центральноазиатской флоры практически не изучено. В процессе соматической эволюции особи этой группы адаптировались к различным специфическим местообитаниям: скалы – *K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*; подвижные осыпи – *K. allotricha*; каменистые выходы склонов гор – *K. korshinskyi*. Применяя архитектурный подход к описанию растений, установлено, что различные экотопические и эколого-ценотические условия не отразились на характере развития жизненных форм родственных таксонов. Параллелизм в развитии жизненных форм у изученных видов проявляется в прохождении одинаковых фаз морфогенеза: первичный побег, главная ось, первичный куст (клон), и в сохранении моноцентрической биоморфы. В онтогенезе у особей близкородственных видов формируются однотипные повторяющиеся оси, каждая из которых характеризуется как ежегодно отмирающая ветвящаяся/неветвящаяся с радиальной симметрией, имеющая супротивный филлотаксис, апикальная меристема которой реализуется в соцветие. Многолетняя основа растений у всех представителей *Kudrjaschevia* построена в результате симподиального последовательного сочленения коротких базальных частей осей (резидями) по монохазальному/дихазальному типу. Несмотря на отличие в надземной части у изученных скальных (*K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*) и видов склонов гор (*K. allotricha*, *K. korshinskyi*), побегообразование и общая многолетняя основа особей одинаковые. Разнообразие надземной части осей отражает адаптацию растений к конкретным специфическим условиям обитания, сохраняя при этом генетически закрепленную общую программу развития.

Ключевые слова: архитектура растений, *Kudrjaschevia*, онтогенез, жизненные формы.

В последнее время уделяется особое внимание развитию структуры травянистых растений в онтогенезе. Некоторые российские исследователи с использованием архитектурного подхода у ряда близкородственных таксонов (на уровне видов, секций, родов) описывают основные этапы морфологических преобразований, отражающих трансформацию жизненных форм в процессе эволюции [Черемушкина, 2004; Байкова, 2006; Савиных, 2006]. С помощью архитектурного анализа изучено большое число видов растений в различных экологических условиях в сезонном и бессезонном климате [Фершалова, Байкова, 2013; Gambino et al., 2016; Chomicki et al., 2017; Таловская и др., 2018; Klimešová, 2018]. Использование архитектурного подхода дает возможность оценить морфологическое разнообразие и выявить механизмы устойчивости особей различных растений к условиям обитания [Hallé et al., 1978; Bell, 1991; Charles-Dominique et al., 2010; Савиных, Черемушкина, 2015], а также решать вопросы, связанные с эволюционными закономерностями изменения морфы в онтогенезе, отражающими филогенетические отношения таксонов разных систематических групп [Tortosa et al., 1996; Notov, Kuznetzova, 2004; Bruy et al., 2018].

Подходы к анализу структуры растений основаны на исследовании характера нарастания и ветвления основных структурных единиц побеговой системы (модулей разного ранга), их сочленения и пространственного расположения в теле растений, способов ветвления и нарастания осей [Troll, 1964; Hallé, Oldeman, 1970; Гатцук, 1974; Серебрякова, 1977; Bell, Tomlinson, 1980; Савиных, 2006; Barthélémy, Caraglio, 2007; Таловская (Колева), 2015]. Некоторые исследователи уделяют особое внимание изучению функциональности отдельных модулей побеговой сферы, отражающей генетическую программу развития у таксонов разного ранга и ее реализацию в зависимости от конкретных экологических условий [Troll, Rauh, 1950; Bell, 1991; Tumidajowicz, 2005; Колева, Черемушкина, 2012; Черемушкина, Гусева, 2015; Buissart et al., 2018]. Накопленный материал дает широкое представление об архитектуре растений разных экологических и систематических групп, отражающее дивергентное, конвергентное или параллельное их развитие.

Наиболее интересны и мало изучены с точки зрения развития архитектуры растений таксоны близкого родства, освоившие контрастные экологические условия. К таким растениям относятся близкородственные к роду *Nepeta* (Lamiaceae) виды рода *Kudrjaschevia*. Представители этой группы в процессе эволюционного развития всего рода выработали механизмы морфологической адаптации, которые позволили им приспособиться к различным и специфическим местообитаниям.

Систематическое положение в системе губоцветных (Lamiaceae) представителей *Kudrjaschevia* в настоящее время остается дискуссионным. По мнению А. П. Поярковой [1954], габитус и морфологическое строение отдельных элементов цветка у гербарных образцов растений дают возможность отнести виды в ранг самостоятельного рода. Однако А. Л. Буданцев [1993] считает, что признаки растений *Kudrjaschevia* близки к видам секции *Spicatae* (Benth.) Pojark. рода *Nepeta*, и предлагает рассматривать их в качестве отдельной секции. В работе А. П. Поярковой [1954] *K. korshinskiyi* приводится как вид, замещающий *K. allotricha* Pojark. Представители *Kudrjaschevia*, по последним флористическим сводкам [Буданцев, 1993], включают 6 видов, один из которых однолетний (*K. jacubi* (Lipsky) Pojark.), остальные – *K. allotricha* Pojark., *K. korshinskiyi* (Lipsky) Pojark., *K. nadinae* (Lipsky) Pojark., *K. grubovi* (Lipsky) Pojark., *K. pojarkoviae* Ikonn. – многолетние травы, эндемики, произрастающие в ксерофитных условиях Памиро-Алая. В предлагаемой работе мы придерживаемся представлений А. П. Поярковой [1954]. В нашем исследовании мы не пытаемся решить проблемы филогении таксонов *Nepeta* и *Kudrjaschevia*, однако анализ онтогенеза и жизненных форм на структурно-морфологическом уровне, возможно, станет основополагающим для выбора критериев, определяющих родство этих систематических групп растений.

Цель работы – изучение онтогенеза и особенностей структурных элементов особей видов *Kudrjaschevia*, приводящих к построению всей архитектуры растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в различных условиях Памиро-Алая в составе комплексной экспеди-

Вид	Место обитания, пункт сбора
<i>K. allotricha</i>	Ущелье р. Гарм-Чашма, осыпи*; ущелье р. Одуди, сероземный склон, борт временного водотока*; низовье р. Мотраун-Дара, нижняя часть крутого осыпного склона*
<i>K. korshinskyi</i>	Окр. кишл. Пошхарв, осыпи*; ущелье р. Мотраун-Дара, скалы; ущелье р. Шах-Дара, скалы
<i>K. nadinae</i>	Ущелье р. Бартанг, скалы*; окр. кишл. Мотраун, скалы*; ущелье р. Одуди, скалы*
<i>K. grubovi</i>	Ущелье р. Оби-Харак, скалы*
<i>K. pojarkoviae</i>	Ущелье р. Бартанг, скалы*

* Личные сборы авторов.

ции совместно с сотрудниками Института ботаники, физиологии и генетики АН РТ (г. Душанбе, Таджикистан).

Краткая характеристика мест обитания и пункты сбора материала приведены в таблице.

Жизненная форма понимается нами согласно трактовке Варминга – Серебрякова [Серебряков, 1962]. Для изучения развития архитектуры особей различных видов *Kudrjaschevia* в природе исследовано более 300 растений, находящихся в разных онтогенетических состояниях. Также проанализированы гербарные образцы, хранящиеся в фондах БИН РАН им. В. Л. Комарова (LE), Института ботаники, физиологии и генетики растений АН РТ (TAD). При изучении онтогенеза принята концепция его дискретного описания, разработанная Т. А. Работновым [1950], А. А. Урановым [1975] и его учениками [Gatsuk et al., 1980; Zhukova, Glotov, 2001; Smirnova et al., 2002]. Стадии онтогенеза от прорастания до смерти разделены на периоды (прегенеративный, генеративный, постгенеративный), каждый из которых включает определенные онтогенетические состояния. Отдельному онтогенетическому состоянию присвоен соответствующий символ [Уранов, 1975]. У особей в течение всего онтогенеза отмечались крупные морфологические преобразования, которые объединены в фазы морфогенеза [Смирнова и др., 1976; Черемушкина, Астащенко, 2014]. Архитектурный анализ выполнен в соответствии с представлениями, впервые предложенными F. Hallé, R. A. A. Oldeman [1970], впоследствии дополненные F. Hallé et al. [1978], D. Barthélémy, Y. Caraglio [2007]. В качестве структурной единицы рассматривается облиственная ось (в понимании M. F. Prévost [1967], переосмысленном F. Hallé [1986]). Монокарпический побег рассмотрен с позиции его структурно-функциональной организации

[Troll, 1964; Борисова, Попова, 1990]. Календарный возраст особей по мере возможности устанавливался с помощью прямого подсчета годичных колец на анатомическом срезе главного корня и по числу сохранившихся базальных частей побегов (резидов). При работе с анатомическими срезами использован световой бинокляр Carl Zeiss Primo.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ниже приведено подробное описание онтогенеза особей скального вида *K. nadinae*, который схематично изображен на рис. 1, а.

Эремы, попав в небольшие лотки (карманы) или расщелины вертикальных монолитных скал, прорастают ранней весной. Проросток (р) высотой не превышает 1,0 см, имеет две лопатчатые семядоли. В этот же год растения переходят в ювенильное (j) состояние – фаза первичного побега продолжается (см. рис. 1, а). За счет функционирования терминальной почки побег удлиняется, на нем формируется одна-две пары супротивно расположенных настоящих сидячих листьев. В пазухах семядолей закладываются почки, одна из которых становится почкой возобновления. После вегетации фотосинтезирующая часть побега отмирает. Семядольный узел, который остается в расщелине скал, сохраняется. Сохранившаяся часть побега – резид, становится первым звеном каудекса. Главный корень приплюснутый, длиной 1,5 см.

На следующий год из почки возобновления разворачивается удлиненный побег высотой не более 2,0 см. Нарастание особи сменяется на симподиальное, растение переходит в имматурное состояние (im). Побег возобновления состоит из одной пары чешуевидных, одной пары переходных и 2–3 пар настоящих зеленых листьев. Зеленые листья

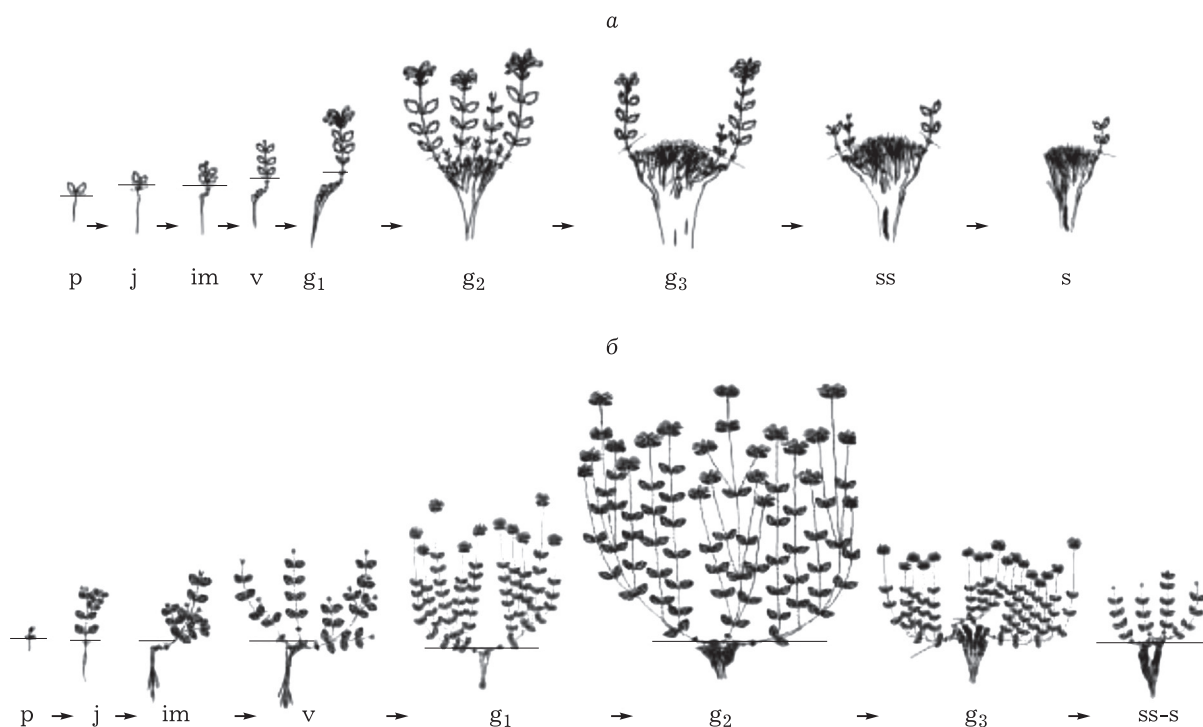


Рис. 1. Онтогенез особей разных представителей *Kudrjaschevia*:

a – *K. nadinae*; *б* – *K. allotricha*. Онтогенетические состояния: *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное; стрелка – переход из одного онтогенетического состояния в другое, черта – уровень субстрата

округлые, бесчерешковые, с зубчатым краем. В пазухах листьев закладываются почки, которые по-разному развиты. Наиболее сформированной оказывается одна почка, расположенная в пазухе чешуевидных листьев. Она становится почкой возобновления. Пазушные почки остальных листьев не развиты, слабо дифференцированы, реже они не формируются вовсе. После вегетации побег отмирает до метамера с переходными листьями. Сохранившийся резид прижат к предыдущему, он симподиально надстраивает каудекс. Главный корень достигает длины 3,0 см. Длительность состояния не превышает двух лет.

На 3–4-й год особи переходят в виргинильное состояние (*v*). У них формируется побег, в структуре которого имеется сильно укороченная базальная часть, состоящая из двух коротких метамеров, представляющих собой зону возобновления. Ежегодно, в течение 3–4 лет, особи нарастают только одним побегом возобновления. Это приводит к формированию многолетней симподиальной оси, строящейся по типу монохазия – растения находятся в фазе “главной оси”. Побег во-

зобновления разворачивается, как правило, из почки самого нижнего первого метамера. В результате чего спящие почки, характерные для большинства видов рода *Nepeta*, не формируются [Асташенков, Черемушкина, 2019]. Появившийся цветущий побег высотой 5,0 см помимо зоны возобновления состоит из длинных метамеров, несущих 1–2 пары переходных и 3–4 пары зеленых листьев. В конце вегетационного сезона побег отмирает до метамеров с переходными листьями. Сохранившийся короткий резид (длиной 0,6–0,7 см) встраивается в общую структуру компактного каудекса. Резиды, слагающие многолетнюю основу растения, обеспечивают задержку мелкозема, что приводит к его накоплению, удержанию конденсата атмосферной влаги, а также защищают почку возобновления от неблагоприятных погодных условий (иссушающих ветров и избыточной инсоляции). Дистальная часть корня утолщается, его поверхность веретенообразно перекручена. Длину всего главного корня у растений этого состояния определить не представляется возможным.

Особи *K. nadinae* зацветают на 5–6-й год и переходят в молодое генеративное состояние (g_1). У растений формируется только один генеративный побег, особи остаются однопобеговыми, сохраняя нарастание по типу моноказия – фаза “главной оси” продолжается. Генеративный побег высотой 5,0–6,0 см закладывается в почке, расположенной в пазухе первого, реже второго метамера с чешуевидными листьями. Из-за очень сближенного расположения резиды к другим многолетним структурам остальные почки слабо развиты или не формируются вовсе. В структуре генеративного побега четко выделяется зона возобновления (ЗВ) – один (реже два) короткий метамер с чешуевидными листьями, затем зона торможения (ЗТ), которая состоит из длинных метамеров с 1–2 переходными и 3–4 зелеными листьями. Заканчивается побег главным соцветием (ГС) – фрондозным головчатым тирсом, состоящим из 2–3 сближенных узлов, несущих супротивно расположенные редуцированные до одного цветка дихазии. Зеленые листья сидячие или с невыраженным коротким черешком ромбическо-яйцевидной формы, длиной 1,0–1,1 см и шириной 1,0–1,1 см. После цветения и плодоношения побег отмирает до переходных листьев, сохранившийся резид надстраивает компактный одноглавый каудекс. Резиды разных порядков одревесневают, они покрыты мелкоземом и ветошью, что создает благоприятные микроусловия для дальнейшего побегообразования. Покровы проксимальной части корня начинают слущиваться. Длительность состояния не превышает 2–3 лет.

На 8–9-й год особи начинают ветвиться, растения переходят в зрелое генеративное состояние (g_2) и в следующую фазу морфогенеза – первичный куст. У особей *K. nadinae* эта фаза самая продолжительная и, в зависимости от варианта развития, может длиться до конца всего онтогенеза. Растения молодого генеративного состояния представляют собой компактный куст, состоящий из 6–10 ортотропных побегов высотой от 5,5 до 10,5 см. У особей образуются генеративные побеги и побеги с неполным циклом развития, не способные ветвиться в надземной части. Однако в случае повреждения материнского побега в рост трогаются одна, реже две почки, расположенные ниже места повреждения. По-

беги замещения слабо развиты и никогда не переходят к цветению. Куст формируется в результате заложения и реализации двух супротивных почек в зоне возобновления. Как правило, реализуются супротивные почки одного метамера, реже двух. Нами не установлена зависимость в периодичности заложения и реализации двух почек, что, скорее всего, носит стихийный характер, связанный с погодными условиями и со специфическим экотопом. Структура отдельного генеративного побега не отличается метамерной протяженностью и своим функционально-зональным рядом от побегов особей предыдущего онтогенетического состояния, и его можно выразить следующим образом: ЗВ–ЗТ–ГС.

В многолетней подземной сфере взрослых особей различают от 3 до 5 близкорасположенных глав каудекса. Их формирование связано с сохранением удлиненной базальной части побега и реализацией боковой почки в узле первого длинного метамера с переходными листьями. Сохранившийся удлиненный резид становится основой для формирования отдельной близкорасположенной главы каудекса. Обособленная глава впоследствии ежегодно надстраивается одним, реже двумя базальными участками побегов следующих порядков. Нередко растения остаются компактными, без образования обособленных глав. Диаметр базальной части некоторых экземпляров может варьировать от 1,5 до 3,0 см. Одновременно с этим происходит накопление частичек органики и мелкозема. Накопленный материал в структуре каудекса становится субстратом для будущих серий побегообразования. Такой механизм приводит к постепенному “поднятию” общей многолетней основы всего растения. Паренхимный слой вдоль проводящих пучков проксимальной части главного корня начинает разрушаться, что приводит к их обособлению. Длительность состояния 5–6 лет.

В старом генеративном состоянии (g_3) особи *K. nadinae* представляют собой в надземной части невысокие (2,5–3,5 см) кустящиеся малопобеговые растения. Число цветущих побегов и побегов с неполным циклом развития резко сокращается, их насчитывается 2 и 4 соответственно. Произрастая в ограниченном пространстве в течение продолжительного времени, накопленный мелкозем и органи-

ческий материал в структуре особей приводят к формированию выпуклой формы растений. Стоит отметить, что многолетняя выпуклая форма, подверженная ветрам и инсоляции, цементируется и становится твердой. Побегообразование осуществляется за счет реализации почек возобновления, заложенных в базальных частях сохранившихся коротких резидов. Такая форма у особей *K. nadinae* дает возможность реализации почек возобновления, расположенных в различных частях куста. Нами отмечено, что побеги возобновления могут формироваться как в центре, так и по периферии компактного растения. В структуре появившихся генеративных побегов снижается их метамерная протяженность. Так, у некоторых особей ЗВ представлена только одним метамером с чешуевидными листьями, в ЗТ отсутствуют метамеры с переходными листьями; число метамеров, несущих настоящие зеленые листья, сокращается до двух. У многоглавых каудексовых особей происходит партикуляция, связанная с разрушением удлиненного резиды. Партикуляция протекает по паренхимным лучам побеговых структур по периферии и затрагивает проксимальную часть главного корня. Одновременно с этим веретенообразный главный корень с дистальной части также партикулирует с обособлением проводящих систем. Длительность состояния не превышает 2–3 лет.

На 15–18-й год жизни особи *K. nadinae* перестают формировать генеративные побеги, растения переходят в постгенеративный период (ss – s), который длится не более 3–4 лет. В побегообразовании особи участвуют почки возобновления, сохранившиеся на резиды предыдущих побегов. В структуре выпуклой многолетней части насчитывается от 2 до 4 вегетативных побегов высотой не более 2,5 см. У особей сенильного состояния формируется один, реже два побега. Появившиеся побеги имеют облик побегов имматурных или ювенильных растений. У многоглавых каудексовых растений происходит полная партикуляция с образованием неомоложенных партикул, которые тесно прижаты друг к другу и веретенообразно переплетены между собой проводящими пучками. Особи переходят в завершающую фазу развития – клон. Многолетняя материнская часть куста не принимает участие в побегообразовании. Функционируют

почки, расположенные на живых частях партикул, продлевая онтогенез всей особи. Компактные особи заканчивают свой онтогенез, находясь в фазе клона.

Онтогенез и побегообразование особей другого скального вида – *K. grubovii*, имеют ряд схожих черт. Так же как особи *K. nadinae*, особи *K. grubovii* развиваются по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования. Фазы морфогенеза *K. grubovii* совпадают с онтогенетическими состояниями и фазами развития, описанными у *K. nadinae*. Функционально-зональный ряд и метамерная протяженность отдельных зон монокарпического побега *K. grubovii* не отличаются от структуры побега, описанного у *K. nadinae*.

Таким образом, онтогенез особей скальных видов *K. nadinae*, *K. grubovii* полный, простой. Вся программа онтогенеза реализуется в одном поколении. Особи проходят последовательно следующие фазы развития: первичный побег, главная ось, первичный куст (клон).

Применяя архитектурный подход к описанию растений, в онтогенезе *K. nadinae*, *K. grubovii* и *K. rojarkoviae* можно выделить однотипные повторяющиеся оси (рис. 2, а), базальные части которых участвуют в построении многолетней основы взрослого растения. Однотипная повторяющаяся ось характеризуется как ежегодно отмирающая, облиственная, неветвящаяся, с радиальной симметрией, имеющая супротивный филлотаксис, апикальная меристема которой реализуется/не реализуется в соцветие. Тело взрослых особей изученных скальных видов построено в результате симподиального последовательного сочленения осей по монохазальному типу (реже дихазальному) (рис. 3, а).

Ранее нами изучены некоторые особенности онтогенеза и популяционная биология *K. allotricha* и *K. korshinskyi* [Асташенков, Саидов, 2015]. В отличие от скальных видов, особи *K. allotricha* приурочены к поясам высокогорных степей и пустынь, произрастают в ковыльно- и солянково-полынных группировках на каменистых и щебнистых склонах. Особи *K. korshinskyi* произрастают в поясе древесно-кустарниковой растительности, колючетравных и остепененных пустынь с фрагментами шибляка среди камней, на скалах [Пояркова, 1954].

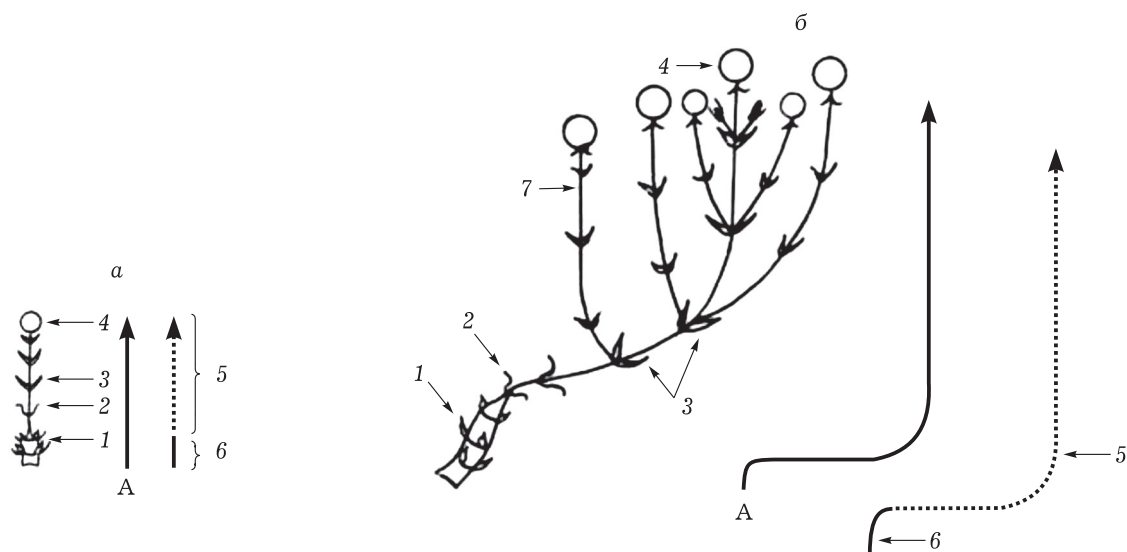


Рис. 2. Строение осей у представителей *Kudrjaschevia*.

А — оси: а — *K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*; б — *K. allotricha*, *K. korshinskyi*. 1 — почка возобновления, расположенная в чешуевидном листе; 2 — переходный лист; 3 — зеленый лист; 4 — главное соцветие; 5 — отмершая часть оси; 6 — сохранившаяся базальная часть оси (короткий резид); 7 — паракладии

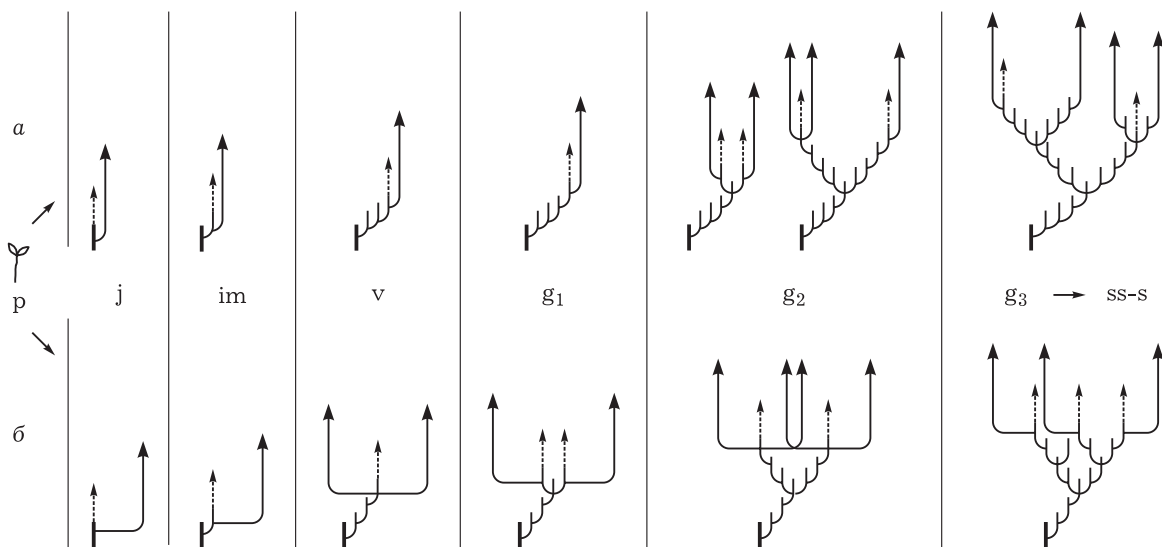


Рис. 3. Развитие архитектуры и построение тела взрослых растений в онтогенезе представителей *Kudrjaschevia*.

а — *K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*, развитие происходит по монохазальному типу (j — g₁) в сочетании с дихазальным (g₂ — s); б — *K. allotricha*, *Korshinskyi*, развитие по монохазальному типу (j — im) в сочетании с дихазальным (g₁ — s). Ост. усл. обозн. см. на рис. 1, 2

Как отмечает А. И. Пояркова [1954], *K. allotricha* иногда образует полкустарниковую жизненную форму. Нами изучен онтогенез особей травянистой биоморфы (см. рис. 1, б). Этапы развития и онтогенез особей в целом совпадают с этапами и онтогенезом *K. korshinskyi*. В ювенильное состояние особи *K. allotricha* и *K. korshinskyi* переходят в год

прорастания семян и находятся в фазе первичного побега. У особей *K. allotricha* первичный побег состоит из 6–8 длинных метамеров с ассимилирующими листьями, в отличие от *K. allotricha*, у *K. korshinskyi* побег состоит из 3–4 метамеров с зелеными листьями. Однако в конце вегетации надземная часть побегов отмирает до второго метамера. Сохранивший-

ся остаток – резид, за счет контрактильной деятельности главного корня втягивается в субстрат. Формируется первый элемент каудекса. Начиная со второго года жизни особи *K. allotricha* и *K. korshinskyi* нарастают симподиально и переходят в следующую фазу развития – “главная ось”. В имматурном состоянии побег возобновления образуется из почки второго метамера на сохранившейся базальной части прошлогоднего побега. Побег ортотропный, удлинённый, его структура подобна побегу ювенильных особей. Почками возобновления оказываются почки 2-го, реже 3-го метамера. Нереализованные почки становятся спящими. Каудекс представляет собой симподиальную ось, состоящую из резидов $n + 1$ -го порядка. На 3–4-й год *K. allotricha*, *K. korshinskyi* переходят в виргинильное состояние. Особи этих видов, как правило, ветвятся и переходят в фазу первичного куста. Куст у этих видов состоит из 2–3 анизотропных побегов, развернувшихся из почек возобновления. На побегах увеличивается число метамеров с зелеными листьями до 8, число метамеров с чешуевидными листьями остается прежним (3 метамера). Годичный побег у *K. allotricha* и *K. korshinskyi* в надземной части ветвится, образуя побеги II порядка (от 1 до 3 побегов) разной длины (от 0,9 до 3,0 см). В редких случаях развиваются побеги III порядка. В этом состоянии в побеговой системе у *K. allotricha*, *K. korshinskyi* помимо основной боковой почки в пазухе зеленого листа формируется одна сериальная. Она закладывается только в пазухе того листа, в котором разворачивается боковой побег. Однако у особей *K. korshinskyi* сериальные почки остаются всегда нереализованными, в отличие от особей *K. allotricha*, у которых они разворачиваются в дополнительные боковые побеги. В подземной сфере каудекс представлен симподиальной разветвленной системой укороченных резидов. На 4–6-й год особи *K. allotricha*, так же как *K. korshinskyi*, зацветают. Побеги возобновления лежащие, образуются из почек 2-го метамера, сохранившихся на резиде. В целом, особи этих видов развиваются по монохазальному типу в сочетании с дихазальным. Нереализованные почки становятся спящими и, в отличие от скальных представителей, способны сохраняться и принимать участие в побегообразовании на завершающих

этапах онтогенеза. В структуре генеративного побега особей *K. allotricha* и *K. korshinskyi* в базальной части четко выделяется зона возобновления, состоящая из 2–3 укороченных метамеров с чешуевидными листьями. Выше по оси формируются 5–7 длинных метамеров с зелеными листьями – зона обогащения, заканчивается ось открытым головчатым фрондозным тирсом, состоящим из 5–6 супротивно расположенных двойных дихазиев, редуцированных до монохазия. В зоне обогащения разворачиваются от 2 до 6 боковых побегов II порядка. Часть из них становится паракладиями, а часть остается вегетативными. Как правило, паракладиями оказываются нижние боковые побеги. В конце вегетации вся надземная разветвленная побеговая система отмирает до коротких метамеров. Куст особей зрелого генеративного состояния в надземной части состоит из разветвленных монокарпических побегов. Ветвление особи приводит к формированию разветвленного компактного каудекса. Каудикулы в числе 2–3 расположены близко друг к другу и состоят из укороченных резидов. Начиная со старого генеративного состояния у *K. allotricha* отмечена старческая партикуляция, которая сопровождается фазой морфогенеза – клон, однако это происходит редко. В отличие от всех остальных видов, особи *K. korshinskyi* никогда не переходят в фазу клона, они остаются в фазе первичного куста до конца онтогенеза. Клон *K. allotricha* состоит из материнской особи и близкорасположенных неомоложенных партикул. Побегообразование происходит за счет разворачивания почек возобновления и сохранившихся спящих почек. Клон особей постгенеративного периода состоит из 1–2 близкорасположенных кустящихся или некустящихся партикул. В этом состоянии материнская особь, как правило, не жизнеспособна. Она не ветвится и сохраняется в структуре клона в виде многолетней отмершей части. Участки главного корня сохраняются в течение всего онтогенеза партикул. У непартикулирующих особей *K. allotricha* и *K. korshinskyi* в субсенильном и сенильном состояниях, как правило, разворачиваются 1–2 побега. Побегообразование происходит за счет спящих почек, сохранившихся на периферии каудекса. Главный корень, как во всех случаях, сохраняется в течение всего онтогенеза особей.

В развитии общей архитектуры особей *K. allotricha*, *K. korshinskyi* также можно выделить однотипную повторяющуюся ось, облиственную, с радиальной симметрией, имеющую супротивный филлотаксис, с ежегодным отмиранием дифференцированной апикальной меристемы, реализуемой в соцветие (см. рис. 2, б).

ОБСУЖДЕНИЕ

В группе видов *Kudrjaschevia*, объединенных родством, отмечен ряд схожих черт в развитии и структурной организации биоморф. Онтогенез *K. allotricha* и *K. korshinskyi* так же, как и скальных видов, полный, простой. Вся программа онтогенеза реализуется в одном поколении. Особи *K. allotricha* и *K. korshinskyi* проходят последовательно те же фазы морфогенеза, что и *K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*: первичный побег, главная ось, первичный куст (клон). Отличия заключаются только в том, что особи *K. allotricha*, *K. korshinskyi* переходят в виргинильное состояние на 3–4-й год и раньше – в фазу первичного куста. В генеративном периоде побеги возобновления *K. allotricha* и *K. korshinskyi*, в отличие от *K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*, в надземной части разветвленные – образуются параклади. Разнообразие надземной части осей отражает адаптацию растений к конкретным специфическим условиям обитания. Оно не приводит к изменению побегообразования и общей многолетней архитектуры особей. Тело растений строится в результате симподиального последовательного сочленения базальных частей осей по монохазальному типу в сочетании с дихазальным (см. рис. 3, а, б). Несмотря на некоторые различия в целом отмечен параллелизм в онтогенезе и побегообразовании у всех представителей *Kudrjaschevia*, который проявляется в виде общей для рода генетически закрепленной программы. Таким образом, различные экотопические и эколого-ценотические условия не повлияли на архитектуру изученной группы видов.

Ранее нами изучены некоторые среднеазиатские виды *Nepeta*, объединенные родством sect. *Spicatae* [Асташенков, 2015; Асташенков, Черемушкина, 2016; Асташенков и др., 2017, Astashenkov et al., 2019]. Для этой группы растений, в отличие от видов рода

Kudrjaschevia, выявлены особенности, которые отражают дивергентное развитие морфы в условиях Центральной Азии. Дивергентное развитие особей установлено как внутри одного вида (*N. pamirensis*), так и у разных видов одного систематического ряда (ser. *Densiflora* sect. *Spicatae*). У особей *N. pamirensis* установлен путь трансформации жизненной формы от травянистого каудексового многолетника в мезофильных условиях через аэроксильный полукустарничек до подушковидной биоморфы в криоксерофильных местообитаниях. Основными морфологическими модусами трансформации биоморфы можно рассматривать медиальную девиацию особей в онтогенезе одновременно с базальной пролонгацией и аббревиацией их побеговых систем. Переход от полукустарничковой жизненной формы к подушковидной можно оценить как базальную пролонгацию побеговых систем. Расхождение жизненных форм видов ser. *Densiflora* в мезофильных условиях выражается в медиальной и терминальной девиации особей в онтогенезе, одновременно с медиальной и терминальной аббревиацией побеговых систем в ксерофитных местообитаниях.

Помимо систематических признаков, которые позволили А. И. Поярковой [1954] выделить представителей *Kudrjaschevia* в самостоятельный род, биоморфологический анализ показал, что обособленность *Kudrjaschevia* от видов sect. *Spicatae* рода *Nepeta* выражается в параллелизме их развития в отличие от дивергенции, характерной для видов sect. *Spicatae*. Это дает право согласиться с мнением А. И. Поярковой [1954], отделившей *Kudrjaschevia* в самостоятельный таксон родового ранга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применяя биоморфологический анализ и архитектурный подход, у изученных видов рода *Kudrjaschevia*, приуроченных к различным экотопическим и эколого-ценотическим условиям: скалы – *K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*; подвижные осыпи – *K. allotricha*; каменистые выходы склонов гор – *K. korshinskyi*, выявлен параллелизм в развитии их жизненных форм. Параллелизм выражается: 1) в одинаковых стадиях и фазах морфогенеза; 2) в одинаковых особенностях

и одной модели побегообразования; 3) в одинаковой длине сохраняющихся базальных частей осей; 4) в одинаковой архитектуре и сложении многолетней основы особей. Отличия выражаются в темпах перехода особей в фазу куста и разном структурно-функциональном зонировании побегов (надземной части оси), что можно рассматривать как механизм морфологической адаптации видов рода *Kudrjaschevia* к конкретным условиям обитания.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ в рамках научного проекта № 15-04-02857а и государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № ААА-А-А17-117012610053-9.

ЛИТЕРАТУРА

- Асташенков А. Ю. Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 770–785. [Astashenkov A. Yu. Morphological Adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the Conditions of the Pamir Mountains // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 22, N 5. P. 636–646.]
- Асташенков А. Ю., Саидов Д. С. Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Kudrjaschevia alotrisha* Pojark. (Lamiaceae) в петрофитных группировках Памиро-Алая // Растит. мир Азиат. России. 2015. Т. 4 (20). С. 19–24.
- Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) // Растит. мир Азиат. России. 2016. № 4(24). С. 22–29.
- Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А. Роль спящих почек в трансформации травянистых биоморф (на примере видов рода *Nepeta* L. sect. Spicatae (Benth.) Pojark.) // Изв. АН. 2019. № 6. С. 598–606. [Astashenkov A. Yu., Cheryomushkina V. A. The Role of Dormant Buds in Transformation of Herbaceous Biomorphs (by the Example of *Nepeta* L. sect. Spicatae (Benth.) Pojark.) // Biol. Bull. 2019. Vol. 46, N 6. P. 562–569].
- Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А., Гребенюк А. В., Джуманов С. Д. Трансформация жизненных форм и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta pulchella* Pojark в условиях Аксу-Жабаглинского заповедника // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 6. С. 758–777. [Astashenkov A. Yu., Cheryomushkina V. A., Grebenjuk A. V., Dzumanov S. D. Transformation of life forms and ontogenetic structure of *Nepeta pulchella* Pojark. ceno-populations in Acsy-Zhabaglinsky nature reserve // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 24, N 6. P. 758–771].
- Байкова Е. В. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 248 с.
- Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Буданцев А. Л. Триба *Nepeteae* Benth. семейства Lamiaceae Lindl. (систематика, география, возможности использования): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 33 с.
- 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.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 2. С. 173–183.
- 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.
- Савиных Н. П. Род Вероники: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГПУ, 2006. 324 с.
- Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 659–670. [Savinykh N. P., Cheryomushkina V. A. Biomorphology: Current Status and Prospects // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 541–549.]
- 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.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
- Таловская (Колегова) Е. Б. Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) в разных условиях обитания // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 735–742. [Talovskaya (Kolegova) E. B. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) Morphological Transformation under Different Environmental Condition // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 607–613.]
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А., Денисова Г. Р. Морфологическая адаптация видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Якутии // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 6. С. 736–749. [Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A., Denisova G. R. Morphological adaptation of species of the genus *Thymus* (Lamiaceae) in Yakutia // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 6. P. 624–634.]
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фершалова Т. Д., Байкова Е. В. Интродукция бегоний в оранжереях и интерьерах. Новосибирск: Наука, 2013. 157 с.
- Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 280 с.
- Черемушкина В. А., Асташенков А. Ю. Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta rodostachys* Benth. в условиях Таджикистана // Раст. мир Азиат. России. 2014. № 3 (14). С. 32–38.
- Черемушкина В. А., Гусева А. А. Жизненные формы *Scutellaria supina* (Lamiaceae) // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 756–769. [Cheryomushkina V. A., Guseva A. A. Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 5. P. 624–635].
- Astashenkov A. Yu., Cheryomushkina V. A., Myrzagalieva A., Medeubaeva B. Ontogenesis, estimation

- of coenopopulations state and component composition in *Nepeta densiflora* individuals of East Kazakhstan // Int. J. Environ. Stud. 2019. Vol. 76, N 4. P. 634–647.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99, N 3. P. 375–407.
- Bell A. D. Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, 1991. 341 p.
- Bell A. D., Tomlinson P. B. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80, N 2. P. 125–160.
- Bruy D., Hattermann T., Barrabe L., Mouly A., Barthélémy D., Isnard S. Evolution of plant architecture, functional diversification and divergent evolution in the genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia // Front. Plant Sci. 2018. Vol. 9. P. 1–17.
- Buissart F., Vennetier M., Delagrangé S., Girard F., Caraglio Y., Sabatier S.-A., Munson A. D., Nicolini E.-A. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North American conifers // Ann. Bot. Plants. 2018. Vol. 10, N 4. P. 1–17.
- Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // Ann. Bot. 2010. Vol. 105. P. 205–220.
- Chomicki G., Coiro M., Renner S. Evolution and ecology of plant architecture: integrating insights from the fossil, record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies // Ann. Bot. 2017. Vol. 120. P. 855–891.
- Gambino S., Ratto F., Bartoli A. Architecture of genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae) // Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. 2016. Vol. 51, N 4. P. 657–663.
- Gatsuk L. F., Smirnova O. V., Vorontzova I. T., Zaugolnova L. B., Zhukova L. A. Age states of plants of various growth forms // J. Ecol. 1980. Vol. 68, N 4. P. 675–696.
- Hallé F. Modular growth in seed plants. The growth and form of modular organisms // Philosoph. Transact. Royal Soc. L. Ser. B. 1986. Vol. 313. P. 77–87.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux [An essay on the architecture and growth dynamics of tropical trees]. Paris: Masson Press, 1970. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag Press, 1978. 441 p.
- Klimešová J. Temperate herbs: an architectural analysis. Praha: Academia Press, 2018. 276 p.
- Notov A. A., Kusnetzova T. V. Architectural units, axuality and their taxonomic implications in *Alchemilla* // Wulfenia. 2004. N 11. P. 85–130.
- Prévost M. F. Architecture de quelques Apocynacées ligneuses // Bull. de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. 1967. Vol. 114. P. 24–36.
- Smirnova O. V., Palenova M. M., Komarov A. S. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations // Rus. J. Developmental Biol. 2002. Vol. 33, N 1. P. 1–10.
- Tortosa R. D., Aagesen L., Tourn G. M. Morphological studies in the tribe *Colletieae* (Rhamnaceae) analysis of architecture and inflorescences // Bot. J. Linn. Soc. 1996. Vol. 122. P. 353–367.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena: Fisher Press, 1964.
- Troll W., Rauh W. Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. Bd. 1. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer-Verlag OHG Press, 1950.
- Tumidajowicz D. Architecture of the growth and development of the two alpine rhododendron species *Rhododendron hirsutum* and *Rhododendron ferrugineum* as a basis for the verification of the assessed relative and absolute age of aboveground shoots // Oecologia Montana. 2005. Vol. 14. P. 1–10.
- Zhukova L. A., Glotov N. V. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations // Rus. J. Developmental Biol. 2001. Vol. 32, N 6. P. 381–387.

Parallelism in the development life forms species of the genus *Kudrjaschevia* (Lamiaceae): ontogenesis, architectural analysis

V. A. CHERYOMUSHKINA¹, A. Yu. ASTASHENKOV¹, D. S. SAIDOV²

¹Central Siberian Botanical Garden of SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: astal@bk.ru

²Institute of Botany, Physiology and Genetics of Plants of AS RT (Tajikistan)
734017, Dushanbe, Karamova str., 27
E-mail: dovud_s83@mail.ru

The study is aimed at studying the herblife forms of closely related narrowly localized endemic species of the genus *Kudrjaschevia* in Central Asia. A detailed description of life forms will make it possible to identify morphological rearrangements of plants associated with the adaptation of species to certain ecological conditions. Our results will expand our understanding of the main directions in the evolution of morphs, which is practically not studied in plants of the Central Asian flora. In the process of somatic evolution, individuals of this group adapted to various specific habitats: rocks – *K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*; mountain scree – *K. allotricha*; rocky outcrops of the mountain slopes – *K. korshinskyi*. Using an architectural approach to the description of plants, it was found that various ecotopic and ecological-coenotic conditions did not affect the nature of the development of life forms of related taxa. Parallelism in the development of life forms in the studied species is manifested in the passage of the same phases of morphogenesis: primary shoot, main axis, primary bush (clone) and in the preservation of a monocentric biomorph. In ontogenesis in individuals of closely related species, similar reiteration of axes is formed. Each axis characterized as an annually dying branching / non-branching with radial symmetry, having opposite phyllotaxis, the apical meristem of which is realized in inflorescence. The long-term basis of plants in all representatives of *Kudrjaschevia* was built as a result of sympodial sequential articulation of the short basal parts of the axes (residues) according to the monochasial / dichasial types. Despite the difference in the aerial parts of the studied rock (*K. nadinae*, *K. grubovii*, *K. pojarkoviae*) and mountain slope species (*K. allotricha*, *K. korshinskyi*), the shoot formation and the common long-term basis of the individuals are the same. The diversity of the aerial parts of the axes reflects the adaptation of plants to specific ecological conditions, while maintaining a genetically fixed, general development program.

Key words: architecture of plant, *Kudrjaschevia*, ontogenesis, life form.