

РАЗВИТИЕ И АРХИТЕКТУРА КОРНЕВИЩА *Nepeta transiliensis* (LAMIACEAE)

© 2023 г. В. А. Черемушкина*, @, А. Ю. Асташенков*, Е. К. Комаревцева*, А. А. Гусева*

*Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН,
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090 Россия

@E-mail: astal@bk.ru

Поступила в редакцию 22.02.2022 г.

После доработки 18.04.2022 г.

Принята к публикации 18.04.2022 г.

Изучен онтогенез и структурная организация корневища у особей *Nepeta transiliensis* в высокогорных условиях Заилийского Алатау. Используя архитектурный подход к описанию растений, выделены основные конструкционные единицы — корневищные модули. Различное ветвление модулей приводит к построению отличимых корневищных осей. В корневищных осях углы расхождения боковых модулей от материнского отличаются, развитие модулей происходит из почек возобновления или из спящих почек. Совокупность корневищных осей образует разветвленный корневищный комплекс и приводит к формированию корневищных ярусов. В целом, корневище *N. transiliensis* относится к “промежуточному” типу, у которого сочетаются признаки геометрического и негеометрического корневища.

Ключевые слова: архитектура, корневищный модуль, корневищная ось, корневище, онтогенез, побегообразование, *Nepeta transiliensis*

DOI: 10.31857/S1026347023010031, **EDN:** IJBCJM

Подходы к анализу структуры растений основаны на исследовании характера нарастания и ветвления основных структурных единиц побеговой системы, их сочленения и пространственного расположения в теле растений (Серебряков, 1962; Troll, 1964; Hallé, Oldeman, 1970; Гагцук, 1974; Мазуренко, Хохряков, 1977; Серебрякова, 1977; Barthélémy, Caraglio, 2007). Уделяется особое внимание изучению модулей наземной сферы как травянистых, так древесных и полудревесных биоморф (Troll, Rauh, 1950; Bell, Adrian, 1991; Савиных, 2012; Колегова, Черемушкина, 2012; Cheryomushkina, Guseva, 2015; Vuissart *et al.*, 2018). Многие исследования иллюстрируют актуальность структурного анализа для отслеживания архитектурных вариаций и диверсификаций внутри различных групп растений (Guillaument, 1973; Cremers, 1975; Veillon, 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007; Черемушкина, Таловская, 2019; Anest *et al.*, 2021), некоторые описывают эволюционные преобразования и сценарии структурного развития видов (Vester, 1999; Enriquez *et al.*, 2008). Однако остается без должного внимания изучение подземной структуры травянистых растений, в частности, корневища. Изучение основного паттерна формирования корневища представляет собой значительный прорыв в понимании взаимосвязи между его архитектурой и окружающей средой (Chomicki, 2013). Кроме этого, эволюция структу-

ры корневища плохо изучена несмотря на то, что это древний тип организации, который присущ многим ранним наземным растениям (Серебряков, Серебрякова, 1965; Chomicki, 2013). В настоящее время проведен архитектурный анализ корневища лишь у некоторых растений и показано, что определенные виды формируют различные типы корневища, которые определяются филлотаксисом, ограниченным/неограниченным ветвлением, структурой модулей, степенью и временем ветвления, углом расхождения боковых модулей относительно материнского. Помимо этого, выделяют различные типы корневищных систем — геометрические, негеометрические и промежуточные (Bell, 1979; Chomicki, 2013). Также обращают внимание на кривизну, скорость развития корневища и его топографию в субстрате (Серебрякова, 1971, Смирнова, Торопова, 1974; Bell, Tomlinson 1980; Keller, 1997; Черемушкина, 2004, Chomicki, 2013; Guseva, Cheryomushkina, 2020). Установлено, что у каждого определенного вида корневище развивается согласно своему архитектурному дизайну и геометрии, а их разнообразие отражает эволюционные стратегии растений. Так, на примере видов рода *Agropyron* и *Pteridium* описаны линейные системы корневища, которые характерны для агрессивных сорняков (эксплерентный тип стратегии) и некоторых видов, обитающих в отсутствие конкуренции или в определенных сообществах. Ис-

пользование архитектурного подхода при изучении подземной структуры актуально для демографической оценки популяций, так как понимание паттернов ветвления особей дает возможность выявить их вегетативную мобильность, архитектурную систему клона и парциальных образований (Смирнова, 1974, 1987, Смирнова и др., 1976; Bell, 1979; Bell, Tomlinson; 1980; Восточно-европейские, 2004), а также морфофилогенетические связи близкородственных таксонов (Chomicki, 2013; Гусева, 2019; Astashenkov *et al.*, 2021).

Ранее нами были изучены жизненные формы и побегообразование высокогорных эндемиков видов рода *Nepeta* L. из различных ксерофитных районов Центральной Азии. Было установлено, что многие близкородственные группы из аридных местообитаний формируют стержнекорневые каудексовые биоморфы и имеют свои особенности развития (Astashenkov, 2015; Astashenkov *et al.*, 2017, 2019). Если способы построения многолетней основы (каудекса) у этих видов исследованы, и как показывают наши результаты, они достаточно хорошо предсказуемы, то остается до конца не выясненными механизмы формирования подземных структур корневищных растений этого рода в условиях высокогорий. Отсутствие общего понимания об организации и развитии многолетних осевых структур корневищных эндемичных видов подтолкнули нас провести детальный биоморфологический анализ гигро-мезофильного длиннокорневищного вида *Nepeta transiliensis* Rojark., который находится в близком родстве с ксерофильным видом *Nepeta mariae* Rojark. Биоморфа последнего отличается, она относится к каудексообразующей. Структурный анализ особей *N. transiliensis* позволит выявить механизмы адаптации вида к высокогорным условиям, а также установить морфологическое разнообразие и оценить степень диверсификации биоморф этих таксонов в процессе эволюции. Цель работы – изучение онтогенеза и структурной организации корневища особей *N. transiliensis*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

N. transiliensis – травянистый, длиннокорневищный многолетний высокогорный эндемик, произрастающий на хребте самой северной дуги Тянь–Шаня – Заилийском Алатау. При первоописании вида А.И. Пояркова (1953) указывает на его распространение только для западной части хребта. Позднее в материалах “Растения Центральной Азии” О.В. Чернева (1970) расширяет границы ареала на северо-восток до высокогорий долины р. Кунгес (Китай), однако при обработке семейства Lamiaceae во флоре Китая Li-Xi-wen, Ian C. Hedge (1994) *N. transiliensis* не приводят. Вид приурочен к горному альпийскому поясу, где обитает на щебнистых и каменистых склонах, ре-

же на каменистых плакорах, подошвах осыпей, в трещинах скал (Пояркова, 1953).

Материал для описания онтогенеза особей и архитектуры корневища собран на хр. Карач (восточная часть Заилийского Алатау, Казахстан (43°16'43.6" с.ш., 77°52'08.1" в.д., 2700 м над у. м.) в верховье р. Тургень в гигро-мезофитных условиях альпийского пояса в составе злаково-разнотравно-манжетковой луговой растительности на задернованной горно-луговой почве вдоль каменистого русла реки с включениями гальки. Было исследовано 250 экземпляров особей *N. transiliensis* разного онтогенетического состояния.

При изучении онтогенеза была использована общепринятая методика (Работнов, 1950; Смирнова и др., 1976; Gatsuk *et al.*, 1980; Smirnova *et al.*, 2002). При типизации побегов и их характеристике применяли понятия и термины, предложенные Е. Warming (1918), И.Г. Серебряковым (1962), Л.Е. Гатцук (1974), Е.Л. Нухимовским (1997) (рис. 1, А–Д).

В качестве элементарной структурной единицы корневища у особей *N. transiliensis* принят *корневищный модуль* (КМ). В нашей работе термин *корневищный модуль* используется для обозначения сохранившейся проксимальной подземной части побега (Chomicki, 2013). В течение всего онтогенеза у особей образуются корневищные модули, которые отличаются по: происхождению (из почек возобновления или из спящих почек), метамерной протяженности (укороченные, удлиненные); направлению роста (ортотропные, анизотропные, плагиотропные); временем их появления в онтогенезе и их топографии в теле растения (рис. 1, а–д). Последовательное симподиальное сочленение модулей приводит к формированию разветвленной *корневищной оси* (КО). Совокупность корневищных осей мы рассматриваем как разветвленный *корневищный комплекс*.

Для анализа структуры корневища у особей разного онтогенетического состояния использовали следующие признаки: длина модуля, число метамеров модуля, углы ветвления модуля, место и время возникновения модуля. Типы модулей названы по типам побегов, из которых они образованы (рис. 1, а–д).

Для характеристики типа корневища *N. transiliensis* использованы представления о его структурной организации и “геометрии” (Bell, 1979; Bell, Tomlinson, 1980; Chomicki, 2013) где: для “геометрического” корневища характерно сохранение углов расхождения между дочерними модулями относительно материнского, развитие модулей происходит из почек возобновления, в строго определенных и в ограниченном числе узлов; для “негеометрического” – угол расхождения дочерних модулей от материнского не постоянен, развитие модулей происходит из спящих почек

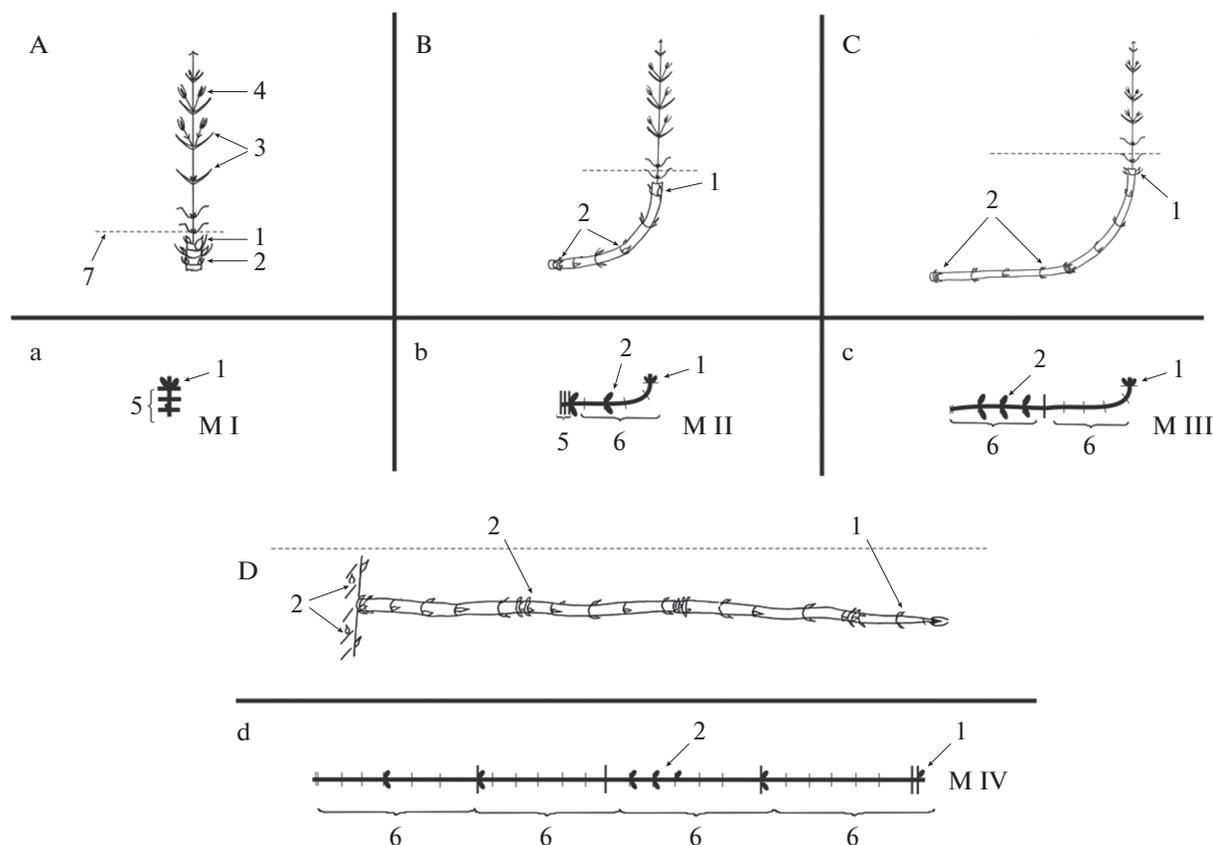


Рис. 1. Типы побегов и типы корневищных модулей *N. transiliensis*. Типы побегов: А – побег ортотропный моноциклический, В – побег анизотропный моноциклический, С – побег анизотропный дициклический, D – побег корневищный плагиотропный полициклический. Типы модулей: а – короткий ортотропный моноциклический, б – длинный анизотропный моноциклический, с – длинный анизотропный дициклический, d – длинный плагиотропный корневищный (ось полициклического корневищного побега). 1 – почки возобновления, 2 – спящая почка (их число указано произвольно), 3 – зеленый лист, 4 – боковой побег, 5 – укороченная часть с короткими метамерами, 6 – удлиненная часть с длинными метамерами, 7 – уровень субстрата.

или из почек возобновления и спящих почек, развитие модулей может быть в любом количестве и из любого узла; для “промежуточного” – характерно сочетание признаков “геометрического” и “негеометрического” корневища.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Онтогенез. На рис. 2 схематично изображен онтогенез особей *N. transiliensis*. Прорастание семян надземное. Проросток представляет собой удлиненный одноосный побег, на котором развиваются, помимо семядольных, настоящие зеленые листья в числе 2–3 пар. В год прорастания семян растения переходят в ювенильное состояние. Терминальная почка в течение вегетационного сезона успевает отделиться от 5 до 8 пар накрест-супротивно расположенных листьев. Высота побега не превышает 2.0–2.5 см. За счет контрактной деятельности главного корня базальная часть побега втягивается в субстрат. Гипокотиль

слабо выражен, главный корень ветвится до II порядка и достигает длины 4.0–4.5 см.

После вегетации побег отмирает до второго метамера, сохранившаяся часть побега становится первым звеном корневища. На второй год особи переходят в имматурное состояние. Растения ветвятся, образуется первичный куст, состоящий из двух супротивных побегов. Побеги возобновления разворачиваются из двух почек, расположенных в семядольном узле. Появившиеся побеги ортотропные, высотой не более 5.0 см. В их структуре четко выделяются три коротких метамера в проксимальной части с чешуевидными и переходными листьями и 7–8 длинных метамеров с настоящими зелеными листьями. В пазухах всех листьев закладываются почки. Почки возобновления формируются в узле третьего короткого метамера, остальные почки проксимальной части не реализуются и становятся спящими. Нередко почки в узлах зеленых листьев раскрываются, в результате формируются боковые побеги обога-

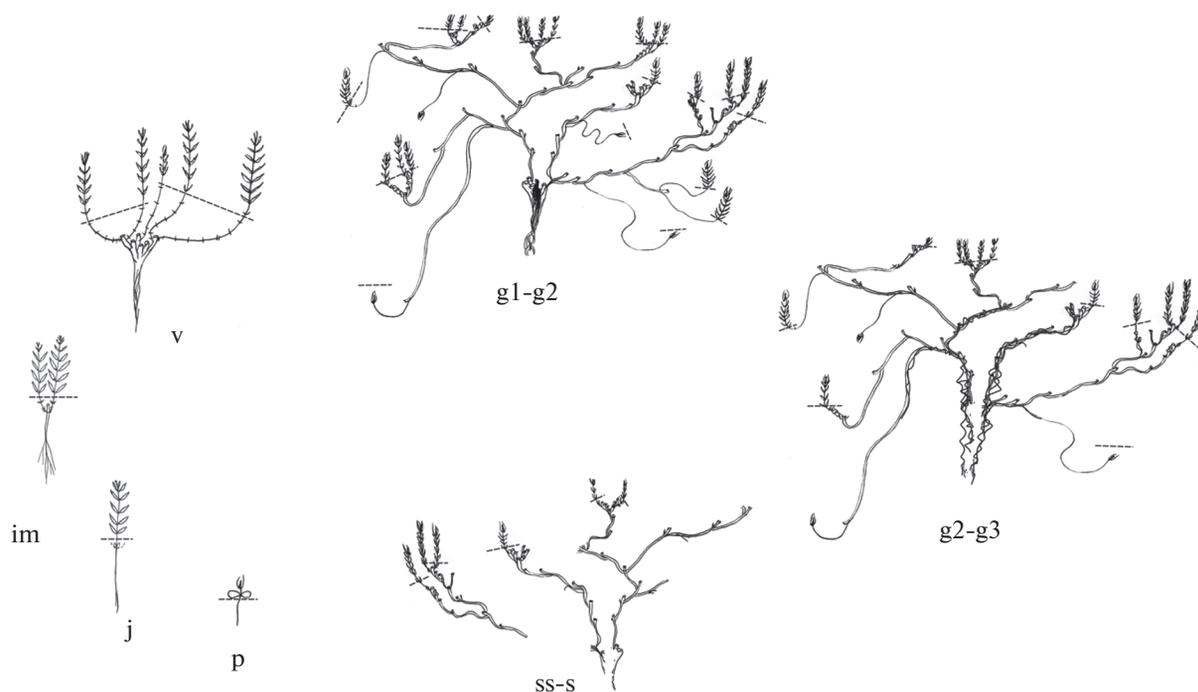


Рис. 2. Онтогенез особей *N. transiliensis*. тогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное, прерывистая линия – уровень субстрата.

шения. В конце вегетации надземная часть побега отмирает. Сохранившаяся короткая ортотропная базальная часть входит в состав гипогеогенного корневища. Главный корень утолщается, достигает 10.0 см длины, ветвится до II порядка. Онтогенетическое состояние длится 1–2 года.

В виргинильное состояние особи переходят на 3–4 год и представляют собой первичный куст с 2–5 вегетативными побегами. В структуре особей различают два типа вегетативных побегов, они формируются из почек возобновления, сохранившихся на коротких остатках побегов предыдущего прироста. Побеги отличаются циклическостью и метамерной протяженностью: 1) моноциклический анизотропный (рис. 1, b); 2) дициклический анизотропный (рис. 1, c). Одна часть почек возобновления реализуется в первый тип побега, другая во второй.

Моноциклические анизотропные побеги развиваются из двух супротивных почек. Они имеют длинную геофильную часть (2.0–4.0 см), состоящую из 3-х коротких и 4–5 длинных метамеров с чешуевидными листьями. Вышележащие 1–2 метамера (на дуге побега) несут переходные листья. Как правило, почки возобновления закладываются в узлах 6–7 метамера. Надземная часть каждого побега ортотропная, разветвленная, образована 7–8 метамерами с зелеными листьями. Побеги обогащения слаборазвиты, они формируются из боковых почек каждого узла.

После вегетации ортотропная надземная часть отмирает, сохраняются длинные базальные части этих побегов, которые надстраивают корневище.

Дициклические анизотропные побеги развиваются одновременно с моноциклическими анизотропными побегами. Обычно разворачивается один побег возобновления. В первый год образуется плагитропная часть (длиной 5.0–7.0 см), состоящая из первых 3–4 коротких и 6–8 длинных метамеров. На второй год формируется надземная фотосинтезирующая часть побега высотой 3.0–5.0 см. Второй годичный прирост несет только длинные метамеры (9–10) с переходными и зелеными листьями. Почками возобновления становятся 1–2 почки, расположенные в узлах 6–7 длинного метамера второго годичного прироста. Остальные почки не реализуются и становятся спящими. После вегетации дициклического побега сохраняется его подземная часть, которая также участвует в построении корневища. Развитие дициклических побегов приводит к разрастанию материнской особи и увеличению ее диаметра (15.0–17.0 см). Главный и боковые корни проникают глубоко в почву, они занимают вертикальное положение среди камней, а их контрактильная деятельность приводит к глубокому погружению первичных структур особи. На поверхности удлиненных геофильных участков появляются тонкие придаточные корни. Длительность виргинильного состояния не превышает 3 лет.

Чаще всего особи зацветают на 5–6 год. Начиная с молодого генеративного состояния, у особей *N. transiliensis* формируется куртина. Куртина состоит из системы парциальных кустов и парциальных побегов, они соединены между собой коммуникационными корневищами и имеют связь с первичным кустом. В результате симподиального сочленения длинных проксимальных частей, растения разрастаются в диаметре (20.0–30.0 см). Побегообразование осуществляется из почек возобновления, расположенных на сохранившихся длинных геофильных частях от побегов. Почки возобновления реализуются в моно- и дициклические побеги, которые образуют систему парциальных побегов. На основе многолетнего коммуникационного корневища строится парциальный куст. Так, из почек возобновления последнего годичного прироста коммуникационного корневища разворачиваются ортотропные моноциклические побеги. После отмирания их надземной сферы сохраняются подземные короткие ортотропные части с почками возобновления. Многолетняя структура парциального куста образуется за счет развития серии ортотропных побегов из почек третьего короткого метамера.

В молодом генеративном состоянии начинается процесс партикуляции. Разрушение затрагивает первичные структуры корневища и базальную часть главного корня. Распад происходит по сердцевидным лучам и сопровождается обособлением проводящих пучков. Сосудистые пучки главного корня веретенообразно перекручены. Длительность состояния не превышает 3 года.

В зрелом генеративном состоянии особи некоторое время находятся в фазе куртина, затем переходят в фазу клона. В результате интенсивного побегообразования, особи увеличиваются в размерах, диаметр некоторых экземпляров может достигать 100.0 см.

Находясь в фазе “куртина” у особей пробуждаются спящие почки, расположенные глубоко в почве (15–20 см) на многолетних участках корневища. Из спящих почек формируются типичные корневищные побеги, верхушечная почка таких побегов не реализуется в надземную фотосинтезирующую часть (Нухимовский, 1997). Корневищный побег может быть моно-, ди-, три- и полициклическим. Как правило, формируется полициклический побег (рис. 1, d). Он нарастает моноподиально в течение 4–5 лет, а его длина может достигать более 30 см. Ежегодный годичный прирост полициклического побега составляет 6–7 метамеров. Произрастая среди камней ось побега сильно изогнута. Почка возобновления находится в дистальной части последнего годичного прироста в узле 6–7 длинного метамера, остальные почки становятся спящими. Из-за глубокого расположения полициклического побега в субстрате из

почки возобновления формируется дициклический побег с фотосинтезирующей частью. Геофильная часть первого годичного прироста может достигать 15 см и состоять из 15–17 метамеров, она продолжает надстраивать ось длинного корневища. Верхушечная почка второго годичного прироста ориентирована ортотропно к поверхности субстрата. Почки возобновления закладываются в узлах 12–14 метамера, как правило, реализуется одна почка. В результате ее раскрытия формируется анизотропный моноциклический побег. Дальнейшее побегообразование осуществляется за счет развития анизотропных моноциклических побегов из одной/двух почек возобновления, расположенных в пазухах 6–7 метамера на сохранившихся частях предыдущих приростов. Развитие побегов с длинной геофильной частью приводит к дезинтеграции куста и формированию новых систем парциальных побегов, которые становятся основой для построения новых парциальных кустов. Парциальные кусты образуются за счет развития побегов, имеющих короткую ортотропную геофильную часть. Длительность жизни парциальных кустов не превышает 3 лет. Развитие различных побегов приводит к интенсивному ветвлению корневища и пространственному распределению его многолетних структур в толще субстрата.

В середине зрелого генеративного состояния в результате полной партикуляции происходит дезинтеграция куртины. Некроз приводит к партикуляции многолетней побеговой системы первичного куста и главного корня. Образуется диффузный распластаный клон, состоящий из системы неомоложенных парциальных кустов и парциальных побегов. Интенсивный некроз приводит к обособлению проводящих сосудов главного корня. Жизнеспособность каждого парциального образования поддерживается за счет отделившихся проводящих пучков и появлением на корневище эфемерных придаточных корней.

Неомоложенная система парциальных кустов продолжает свой частный онтогенез и переходит в старое генеративное состояние. В каждой партикуле из почек возобновления формируются моно-, дициклические анизотропные и моноциклические ортотропные побеги. Нередко из спящих почек развиваются как типичные корневищные побеги, так и побеги с фотосинтезирующей частью. Система парциальных побегов продолжает свое развитие: некоторые быстро стареют и отмирают; некоторые дают начало новым неомоложенным парциальным кустам.

В постгенеративном периоде в результате старения парциальных образований глубоко расположенные спящие почки отмирают. Побегообразование осуществляется за счет раскрытия почек возобновления, редко спящих почек, сохранившихся в поверхностном горизонте субстрата. В

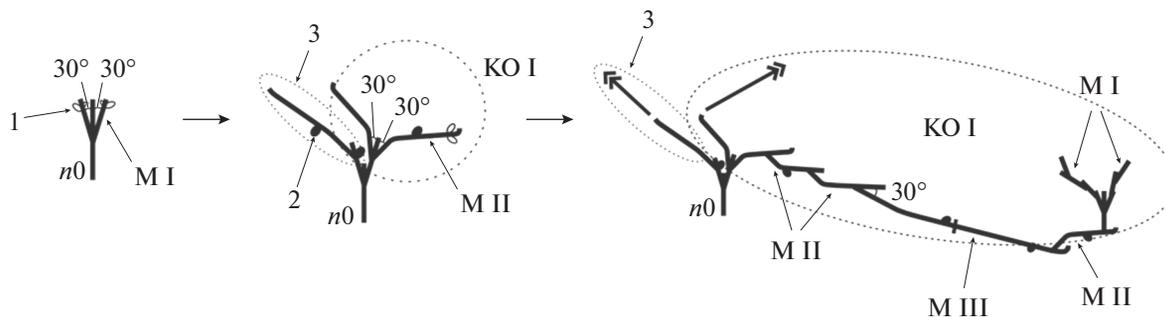


Рис. 3. Развитие корневищной оси I типа M I, M II, M III — типы модулей (см. рис.1), n_0 — модуль базовый, 1 — почка возобновления, 2 — нереализованная почка (спящая), 3 — растущая дочерняя корневищная ось KO I.

структуре партикулы различают только моноциклические анизотропные и ортотропные побеги возобновления. Дальнейший некроз многолетних структур приводит к многократной партикуляции. Этот процесс сопровождается появлением только неомоложенных парциальных образований следующего поколения, находящихся в субсильном или сильном онтогенетическое состояние. В конце онтогенеза формируются только одиночные побеги ювенильного или имматурного облика с короткими проксимальными частями.

Архитектура корневища. В течение онтогенеза особи в построении корневища участвуют различные корневищные модули, возникшие из почек возобновления и спящих почек. Нами описаны варианты построения корневищных осей.

I тип корневищной оси. Такой тип оси формируется у особей в первой половине онтогенеза. После вегетации и частичного отмирания первичного побега образуется корневищный модуль (n_0), который становится базовым для построения двух одинаковых дочерних корневищных осей I типа (KO I) (рис. 3).

Первый корневищный модуль ветвится из почек семядольного узла по типу дихазия. Каждый дочерний модуль ($n + 1$) дает начало самостоятельной корневищной оси, которая в течение ряда лет надстраивается длинными модулями (M II рис. 1, b). Угол расхождения модулей от материнского составляет 30° . Их последовательное развитие происходит в дистальной части предыдущего модуля из почек 6–7 метамера. Одновременно с этим из одной почки возобновления любой дочерней оси последовательно формируется длинный дициклический модуль (M III) (рис. 1, c). Угол его расхождения от предыдущего модуля также составляет 30° . После его развития он ветвится в дистальной части по типу монохазия/дихазия. В течение последующих лет вся дочерняя корневищная ось надстраивается M II и M III по типу монохазия/дихазия. В конце построения каждой дочерней оси образуется последовательная серия коротких ортотропных модулей (MI),

сочлененных по типу монохазия. Продолжительность развития KO I не превышает 7–8 лет.

Таким образом, в корневищной оси развитие модулей происходит последовательно из ограниченного числа почек, как правило, в определенном узле дистальной части модуля: короткий модуль ветвится в 3 междоузлии, длинный — 6–7. Угол расхождения модулей от материнского составляет 30° . Эти признаки в большей степени характеризуют “геометрический” тип корневища. Однако корневищная ось состоит из разнообразных модулей (коротких и длинных), их различного сочетания и способа ветвления (по типу монохазия/дихазия).

II тип корневищной оси. Такой тип оси формируется у особей в середине онтогенеза в структуре куртины и в системе парциальных кустов и побегов. В результате раскрытия спящей почки, расположенной на любом модуле KO I формируется типичный корневищный полициклический побег (рис. 1, d). Вся ось побега сохраняется под землей, такой побег мы рассматриваем как корневищный модуль M IV (рис. 1, d). Угол его расхождения от материнского модуля составляет 60° . Рост модуля плагиотропный, на его основе строится корневищная ось (KO II) (рис. 4). После полного развития модуля апикальная меристема отмирает, и корневищный модуль ветвится в дистальной части по типу монохазия. Замещающий модуль представляет собой дициклический модуль (M III) с большим числом метамеров, с углом расхождения от материнского 30° . Приближаясь к поверхности субстрата, монохазальная ось ветвится. Ветвление происходит обычно из 12 метамера дистальной части дициклического модуля в результате раскрытия двух супротивных почек. Появившиеся дочерние модули длинные (M II). Угол расхождения дочерних модулей от материнского 30° . Нередко ветвление модуля происходит из почек двух разных метамеров. Каждый дочерний модуль надстраивает свою ось по типу дихазия/монохазия модулями M III и M II. Новые боковые оси развиваются из спящих почек, расположен-

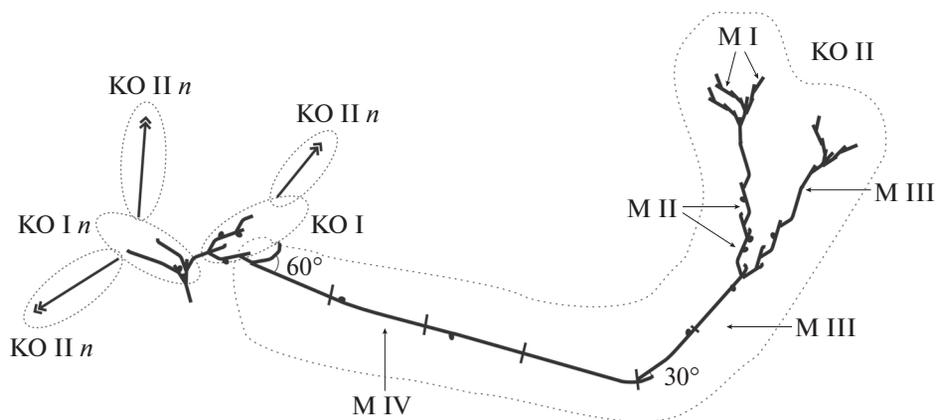


Рис. 4. Развитие корневищной оси II типа. М I, М II, М III, М IV – типы модулей (см. рис. 1), КО I – корневищная ось I типа, КО n – дочерние корневищные оси, КО II – корневищная ось II типа.

ных в медианной или проксимальной части любого модуля. Заканчивается рост любой дочерней оси короткими модулями (М I) по типу монохазия. Продолжительность дочерней КО II не превышает 10 лет.

Таким образом, корневищная ось состоит из длинных и коротких модулей. В корневищной оси модули сохраняют углы расхождения (60° и 30°). Формирование первого модуля происходит из спящей почки, а затем последовательно из ограниченного числа почек возобновления. Ветвление по монохазальному/дихазальному типу происходит в медианной или проксимальной части модуля.

III тип корневищной оси. Такой тип оси формируется в конце онтогенеза в структуре парциального куста и побега. В целом, механизм построения такой оси подобен механизму построения КО II. Отличие заключается в том, что основой для построения этой оси вместо типичного корневищного модуля выступает анизотропный моноциклический или дициклический модуль (образованный от побегов с фотосинтезирующей частью), возникший из спящей почки любой корневищной оси (КО n) (рис. 5). Затем последовательное развитие М II и/или М III надстраивают ось корневища. Заканчивается ось, как и во всех случаях, симподиальной серией из модулей М I. Продолжительность жизни КО III не превышает 3–4 лет.

Исходя из особенностей строения различных типов осей, корневище *N. transiliensis* можно отнести к промежуточному типу. В целом у взрослых генеративных особей совокупность корневищных осей (КО I и КО II) формирует разветвленный *корневищный комплекс*. Корневищный комплекс в течение всего онтогенеза разрушается и надстраивается новыми корневищными осями по типу КО II. Стоит отметить, что у парциальных образований наблюдается частичная реитерация корневищных осей (в понимании Barthélemy,

Caraglio, 2007) посредством развития разных корневищных модулей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно классификации Т.И. Серебряковой (1977), особи *N. transiliensis* развиваются по симподиальной длинно-побеговой модели побегообразования. Онтогенез сложный, полный, растения проходят следующие фазы развития: первичный побег → первичный куст → куртина → система

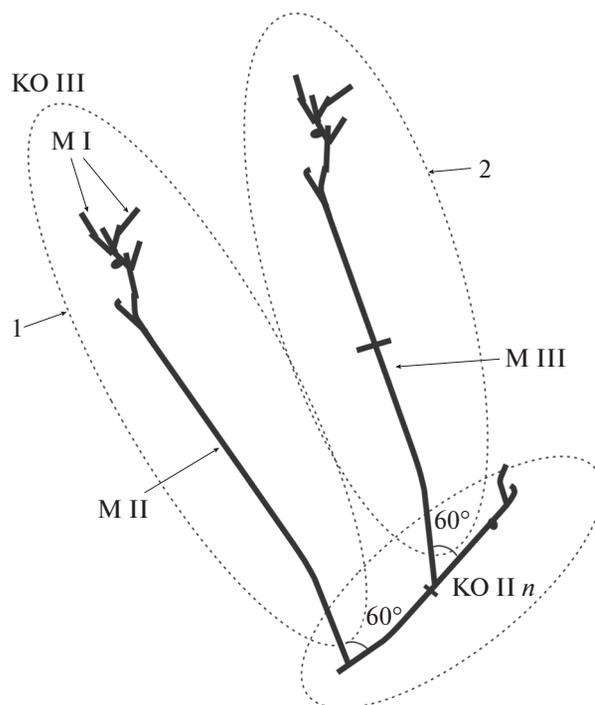


Рис. 5. Развитие корневищной оси III типа. М I, М II, М III – типы модулей (см. рис. 1), КО II n – любая корневищная ось II типа n -го порядка.

парциальных кустов и парциальных побегов → → парциальный куст → парциальный побег. Такой тип развития характерен для многих длиннокорневищных растений (Серебрякова, 1977; Жукова, 1995). В течение всего онтогенеза особей формируются различные типы удлиненных побегов, геофильные части которых, принимают участие в построение корневища. Произрастая на горных луговых задернованных почвах, у растений *N. transiliensis* в организации корневища участвуют различные по структуре корневищные модули: короткие ортотропные, длинные анизотропные, длинные плагиотропные.

Формирование модулей связано с реализацией разных почек (почек возобновления, спящих почек). Так, в корневище *N. transiliensis* нередко одна супротивная почка в узле дочернего модуля остается в покое, она реализуется с некоторым запозданием. В условиях высокогорья такой сдвиг во времени, с одной стороны, можно рассматривать как проявление резервного механизма восстановления дочерней оси в случае ее повреждения, с другой — как адаптационный механизм побегообразования. В любом случае для особей *N. transiliensis* развитие модулей из спящих почек приводит к отсроченной реитерации оси (Barthélémy, Caraglio, 2007), что следует рассматривать в качестве морфобиологической основы этого вида.

Корневищный комплекс *N. transiliensis* состоит из совокупности корневищных осей. Выявлено три типа корневищных осей. Анализ их структуры показал, что они состоят из длинных и коротких модулей, углы расхождения дочерних модулей от материнского сохраняются (60° и 30°), развитие модулей происходит из спящих почек, а затем последовательно из ограниченного числа почек возобновления. Из-за изменчивого ветвления (по монохазальному/дихазальному типу) и различного топографического положения модулей (в медианной или проксимальной части) рисунок корневища не предсказуем. Эти признаки в большей степени характеризуют “негеометрический” тип корневища. Подобное построение корневища отмечено у многих трав, произрастающих в сезонном и бессезонном климате в различных группах однодольных и двудольных растений (Смирнова, Торопова, 1974; Восточноевропейские, 1994; Восточно-европейские, 2004; Chomicki, 2013; Cheryomushkina, Guseva, 2015).

Различное симподиальное сочленение и ветвление модулей сопровождается дифференциацией разветвленных осей, их ярусным распределением и функциональной нагрузкой. Нижний ярус образуют длинные полициклические корневищные модули, которые обеспечивают подземное продвижение особи, а также являются опорными конструкциями для построения вышележащих структур. Увеличение угла расхождения до 60°

связано с ростом спящей почки за счет увеличения числа зачаточных метамеров, что приводит к отклонению ее от материнской оси. Такой угол отхождения дает возможность будущему модулю отойти как можно дальше от материнской оси, что обеспечивает больший захват территории. Как правило, средний ярус образован дициклическими и моноциклическими анизотропными модулями, возникшими из почек возобновления под углом 30° . Несмотря на острый угол расхождения дочерних модулей от материнского, их длинные анизотропные части приводят к центробежному развитию корневищной оси в субстрате и захвату пространства. Размещение побеговых структур верхнего яруса определяют моноциклические ортотропные модули, выполняющие функции — удержания территории, фотосинтезирующую, репродуктивную. Ярусное распределение корневищных осей у особей *N. transiliensis* обеспечивает устойчивое развитие вида в гиетро-мезофитных высокогорных условиях Тянь-Шаня. Подобная ярусная организация отмечена у вегетативно подвижных многолетних и малолетних корневищных растений (Любарский, 1967; Смирнова, Торопова, 1974, Восточно-европейские, 2004).

В сравнении с некоторыми видами, в том числе из сем. Lamiaceae (*Dracocephalum ruyschiana* L., *Scutellaria alpina* L.) (Bell, 1979), корневище *N. transiliensis* стремится к соответствию Y-образного рисунка “по типу дихазия”. Однако, в целом, многолетняя основа корневищной оси *N. transiliensis* характеризуется линейным типом построения “по типу монохазия” (Bell, 1979), что характерно для растений с выраженными эксплерентными свойствами и для растений, произрастающих на песчаных дюнах (Bell, Tomlinson, 1980; Смирнова, 1987; Восточноевропейские, 1994; Восточно-европейские, 2004). Наши результаты показывают, что линейный тип развития оси у корневища *N. transiliensis*, может быть связан с влиянием высокогорных условий и сильной задернованностью почвы.

Подобное развитие многолетних структур нами отмечено у близкородственного вида *N. mariae*, произрастающего в ксерофильных условиях Таджикистана на плотном глинистом субстрате (Асташенков, Черемушкина, 2016). Особи этого вида формируют каудекс за счет симподиального развития только коротких ортотропных модулей (аналогичных М I, *N. transiliensis*). Основной паттерн построения многолетней оси происходит по типу монохазия (реже дихазия) в результате раскрытия только одной почки возобновления в короткой проксимальной части в узле 3 или 4 метамера предыдущего модуля. Супротивная и нижележащие почки становятся спящими. В отличие от *N. transiliensis*, у *N. mariae* угол расхождения дочернего модуля от материнского составляет $10-15^\circ$. Развитие новых боковых осей происходит из спящих почек. По-

жившейся из спящей почки модуль становится основой для построения новой оси по монохазальному типу следующего порядка. Исходя из этого, линейный тип построения осевых органов характерен не только для видов, произрастающих на задернованных почвах, но и у видов, растущих на твердых и плотных субстратах. При сравнении развития многолетних структур двух близкородственных видов наблюдаются схожие направления в паттерне ветвления модулей и построения многолетней структуры, однако основной рисунок подземной сферы *N. mariae* в отличие от *N. transiliensis* более предсказуем. Исходя из общих тенденций развития рода, возникшего в мезофитных районах Восточной Азии, и предковой формы (Буданцев, 1993), мы предполагаем, что диверсификация биоморф близкородственных таксонов могла проходить в ряду от мезофитных к ксерофитным местообитаниям с изменениями роста, длины и угла ветвления модулей (Astashenkov *et al.*, 2021). Изменение экологических условий в сторону уменьшения уровня увлажнения, вероятно, привели к трансформации длинного плагиотропного модуля с развернутым (тупым) углом ветвления к короткому ортотропному модулю с острым углом ветвления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Онтогенез особи *N. transiliensis* полный, сложный. На начальных этапах онтогенеза особи представляют собой первичный куст, в середине онтогенеза происходит вегетативное размножение с образованием систем неомоложенных парциальных кустов и побегов. В побегообразовании принимают участие разные типы почек (почки возобновления, спящие почки) из которых формируются различные типы удлинённых побегов: ортотропный моноциклический, анизотропный моно-, дициклический, плагиотропный полициклический. Архитектурный подход выявил разнообразие корневищных модулей, развитие которых происходит из почек возобновления и спящих почек. Угол расхождения дочерних модулей от материнского при последовательном развитии составляет 30°, при отсроченном 60°.

В течение онтогенеза формируются три типа корневищных осей. В первой половине онтогенеза (первичный побег → первичный куст → куртина) развитие модулей происходит последовательно из ограниченного числа почек, как правило, в определенном узле дистальной части модуля. Корневищная ось состоит из коротких и длинных модулей и различного их сочетания, ветвление модулей происходит по типу монохазия/дихазия. Короткий модуль ветвится в 3 междоузлии, длинный в 6–7. В середине онтогенеза (куртина → система парциальных кустов и парциальных побегов) развитие модулей происходит из спящих почек и

почек возобновления. Модули формируются из ограниченного числа почек, ветвление модулей изменчивое (по монохазальному/дихазальному типу) и происходит в медианной или проксимальной частях модуля. Корневищная ось состоит из длинных и коротких модулей. В оси сохраняются углы отхождения модулей (60° и 30°). На завершающих фазах морфогенеза (парциальный куст → парциальный побег) развитие модулей происходит также из спящих почек и почек возобновления. Основой для построения оси вместо типичного корневищного модуля выступает анизотропный моноциклический или дициклический модуль, возникший из спящей почки. Любая корневищная ось заканчивается серией ортотропных коротких модулей. Совокупность корневищных осей формирует сложный разветвленный корневищный комплекс. Исходя из особенностей ветвления и способу построения, корневище *N. transiliensis* относится к “промежуточному” типу. Устойчивое развитие особей в гигро-мезофитных высокогорных условиях определяется многоярусной архитектурой корневища.

Благодарности. Авторы выражают особую признательность А.Н. Ивашенко за поддержку и помощь в организации и проведении полевых работ.

Финансирование. Работа выполнена по проекту Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (AAAA-A21-121011290026-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) // Раст. мир Азии. Рос. 2016. № 4. С. 22–29.
- Буданцев А.Л. Триба *Nepeteae* Benth. семейства *Lamiaceae* Lindl. (систематика, география, возможности использования): Автореф. дис. докт. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 1993. 33 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса / Ред. Смирнова О.В. М: Наука, 1994. 364 с.
- Восточно-европейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 1 / Ред. Смирнова О.В. 2004. 479 с.
- Гатиук Л.Е. Геммаксилярные растения и система подчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.
- Гусева А.А. Морфогенез видов рода *Scutellaria* L. и структура их ценопопуляций в Сибири”: Автореф. дис. канд. биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2019. 16 с.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с.
- Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 2. С. 173–183.
- Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: КГУ, 1967. 184 с.

- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 151 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии высших растений. М.: Недра, Т.1. 1997. 630 с.
- Пояркова А.И. Новые виды котовника // Ботан. мат. герб. БИН АН СССР. 1953. Т. 15. С. 282–320.
- 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. Архитектура трав // Актуальные проблемы современной биоморфологии: Мат. II Всерос. школы-семинара. Киров: Радуга-Прес, 2012. 342–354.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67–81.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 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. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом / Ред. Уранов А.А. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. 1974. С. 168–195.
- Смирнова О.В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов М.: Наука, 1987. 206 с.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом / Ред. Уранов А.А. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1974. С. 56–69.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А. Фаликов Л.Д. Морфобиологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляции // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Ред. Уранов А.А., Серебрякова Т.И. М.: Наука, 1976. С. 14–43.
- Черемушкина В.А. Биология Луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 279 с.
- Черемушкина В.А., Таловская Е.Б. Жизненные формы видов рода *Thymus* (Lamiaceae): архитектурный подход // Ботан. журн. 2019. Т.104. № 3. С. 377–390.
- Чернева О.В. Семейство Labiatae Juss. // Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1970. Вып. 5. С. 9–95.
- Anest A., Charles-Dominique T., Maurin O., Mullane M., Edelin C., Tomlinson K.W. Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in Euphorbia // New Phytol. 2021. V. 231(3). P. 1278–1295.
- Astashenkov A.Yu. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir mountains // Contem. Probl. of Ecol. 2015. V. 8. №. 5. P. 636–646.
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Grebenjuk A.V., Dzumanov S.D. Transformation of life forms and ontogenetic structure of *Nepeta pulchella* Pojark. coenopopulations in Acsy-Zhabaglinsky nature reserve // Contem. Probl. of Ecol. 2017. V. 10. № 6. P. 758–771.
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Myrzagalieva A.B., Medeubaeva B. Ontogenesis, estimation of coenopopulations state and component composition in *Nepeta densiflora* individuals of East Kazakhstan // Inter. J. Environ. Stud. 2019. V. 76. № 4. P. 634–647.
- Astashenkov A.Yu., Karpova E.A., Cheryomushkina V.A. Diversity patterns of life forms and phenolic profiles of endemic *Nepeta* plants along an aridity gradient of a high-mountain zone in Central Asia // Taiwan. 2021. V. 66(4). P. 541–556.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. № 99(3). P. 375–407.
- Bell A.D. The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae) // Ann. Bot. 1979. № 43. P. 209–223.
- Bell A.D., Adrian D. Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology. London: Oxford University Press. 1991. 341 p.
- Bell A.D., Tomlinson P.B. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. Journ. Linnees Soc. 1980. V. 80. № 2. P. 125–160.
- Buissart F., Vennetier M., Delagrance 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. of Bot. Plants. 2018. V. 10. № 4. P. 1–17.
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) // Contem. Probl. of Ecol. 2015. V. 8. № 5. P. 624–635.
- Chomicki G. Analysis of rhizome morphology of the Zingiberales in Payamino (Ecuador) reveals convergent evolution of two distinct architectural strategies // Acta Bot. Gallica: Botany Letters. 2013. V. 160. P. 239–254.
- Cremers G. Sur la présence de dix modèles d’architecture végétative chez les Euphorbes malgaches. Comptes Rendus de l’Académie des Sciences Série D: Sciences Naturelles. 1975. V. 281(21). P. 1575–1578
- Enriquez B., Leon L., Franciscus H., Vester M., Hallé F. The Architecture of phyllanthus acuminatus Vahl: a prelude to understanding the architectural evolution in the Phyllanthaceae // Adansonia. 2008. V. 30(1). P. 137–149.
- Gatsuk L.F., Smirnova O.V., Vorontzova I.T. et al. Age States of Plants of Various Growth Forms // A Review. J. Ecol. 1980. V. 68. № 4. P. 675–696.
- Guillaumet J.L. Formes et développement des “Pandanus” malgaches // Webbia. 1973. V. 28(2). P. 495–519.
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. Features of the development of xylorhizomes in a dwarf shrub *Scutellaria mongolica* K. Sobol. // Plant diversity: status, trends, conservation concept / BIO Web of Conferences. 2020. V. 24. P. 26.

- Hallé F., Oldeman R.A.A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson. 1970. 178 p.
- Keller R.* Les divers modes de ramification de *Potamogeton pectinatus* L. (Potamogetonaceae) dans le Léman // *Adansonia*. 1997. Ser. 3. V. 19(1). P. 117–134.
- Li-Xi-wen, Ian C. Hedge* Family *Lamiaceae* // *Flora of China*. Beijing: Science press: Missouri bot. garden. 1994. V. 17. P. 165–166.
- 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 // *Russ. J. Develop. Biol.* 2002. V. 33. № 1. P. 1–10.
- Troll W.* Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag. 1964. Bd. 1. 615 p.
- Troll W., Rauh W.* Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. Bd. 1. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer-Verlag OHG Press. 1950. 87 p.
- Veillon J.-M.* Architecture of the new caledonian species of *Araucaria* // *tropical trees as living systems cambridge* / Eds: *Tomlinson P.B., Zimmerman M.* Cambridge University Press. 1978. P. 233–245.
- Vester H.* Architectural diversification within the genus *Vismia* (Clusiaceae) in the amazonian rain forest (Aracaceae, Colombia) // *The Evolution of Plant Architecture* / Eds: *Kurmann M.H. Hensley A.R.* Kew: Royal Botanic Gardens, Kew. 1999. P. 147–158.
- Warming E.* Om Jødduløbere. Kgl. Danske vid. selskab. Biol. Skr. Ser. 8. II. № 6. Kjöbenhavn. 1918. P. 295–378.

Development and Architecture of the *Nepeta transiliensis* (Lamiaceae) Rhizome

V. A. Cheryomushkina^{1, #}, A. Yu. Astashenkov¹, E. K. Komarevtseva¹, and A. A. Guseva¹

¹ Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090 Russia

[#]e-mail: astal@bk.ru

The ontogeny and structural organization of the rhizome of *Nepeta transiliensis* individuals in the high-mountain conditions of the Zailiyskiy Alatau have been studied. Various types of buds (renewal buds, dormant buds) take part in shoot formation, from which various types of elongated shoots are formed. Using the architectural approach to the description of plants, the main structural units – rhizome modules – are identified. Different branching of modules leads to the construction of different rhizome axes. In the rhizomatous axes, the angles of departure of the lateral modules from the maternal one differ, the development of the modules occurs sequentially from the renewal buds or with a delay from the dormant buds. The set of rhizomatous axes forms a branched rhizome complex and leads to the formation of rhizome tiers. In general, the rhizome of *N. transiliensis* is of the “intermediate” type, which combines the features of a geometric and non-geometric rhizome.

Keywords: architecture, rhizome module, rhizome axis, rhizome, ontogenesis, shoot-formation, *Nepeta transiliensis*