

МОРФОГЕНЕЗ *PHLOMOIDES OREOPHILA* (LAMIACEAE) И ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНО-ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЭЛЕМЕНТАРНОГО ПОБЕГА В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© 2022 г. Е. К. Комаревцева^{1,*}, В. А. Черемушкина^{1,**}

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

**e-mail: cher.51@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2022 г.

После доработки 12.08.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Изучены морфогенез и функционально-зональная структура элементарного побега *Phlomoides oreophila* в горно-степном сообществе (Горный Алтай) и на высокогорном лугу (хребет Саур). Установлено, что *P. oreophila* – поликарпическое моноподиально-розеточное каудексообразующее растение, развивающееся по моноподиальной розеточной модели побегообразования. Онтогенез сложный, особь проходит следующие фазы морфогенеза: скелетный моноподиальный побег (j, im, v), система скелетного моноподиального побега (g_1), куст (g_2) и клон из многоосных и одноосных партикул (g_3, ss, s). Основная структурная единица растения – система многолетнего скелетного розеточного побега, состоящая из элементарных побегов, флоральная зона которых характеризуется интеркалярным расположением генеративных побегов. Элементарный побег включает зоны ассимилирующих и чешуевидных листьев, его функционально-зональная структура соответствует структуре монокарпического побега, выделенной W. Troll. Выявлено, что сезонные границы годичного и элементарного побегов не совпадают. В годичный побег входят зона обогащения прошлогоднего элементарного побега, зоны возобновления и торможения элементарного побега текущего года. Установлено, что редкое ветвление связано с нестабильностью зоны возобновления элементарного побега и определяется степенью развития флоральной зоны, зависящей от возраста особи и условий произрастания.

Ключевые слова: архитектурная модель, побегообразование, годичный побег, элементарный побег, функционально-зональная структура, *Phlomoides oreophila*

DOI: 10.31857/S0006813622100052

Описание архитектуры растения подразумевает анализ структуры и ее развития в онтогенезе растения. Согласно концепции архитектурных моделей все многообразие растительных форм сводится к наследственно закрепленным типам побегового тела растения, основанных, прежде всего, на способе роста побеговых систем (Hallé, Oldeman, 1970; Serebryakova, 1977; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007). Эта концепция применима как к древесным (Edelin, 1981; Caraglio, Edelin, 1990), так и к травянистым видам (Jeannoda-Robinson, 1977; Serebryakova, 1979, 1981; Hallé, 1986; Markov, 1990; Notov, Kuznetsova, 2004; Shul'kina, 2015; Savinykh, 2006; Tatarenko, 2015; Gambino et al., 2016). Знание структурной организации (архитектуры) растений разных жизненных форм применяется в разных областях: в эволюционной биологии – для выяснения эволюции отдельных таксонов и их

биогеографии (гетерохрония, архитектурные конвергенции и дивергенции) (Serebryakova, 1979; Bruy et al., 2018; Anest et al., 2021); в экологии – при изучении механизмов адаптации растений к окружающей среде и моделирования сценариев изменения структурного биоразнообразия в условиях меняющегося климата и возрастающего антропогенного влияния (Caraglio et al., 2007; Fourcaud et al., 2008; Mathieu et al., 2008; Guo et al., 2011; Kostina, 2015; Klimešová et al., 2019; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022 и др.).

Большое значение для установления особенностей архитектуры растения имеет понятие о структурно-функциональных зонах побегов у травянистых видов, произрастающих в условиях сезонных изменений климата. Под функциональным зонированием побега подразумевается выделение специализированных участков с соб-

ственными функциями (Troll, 1964). Причем в зависимости от структуры и способа нарастания число и последовательность зон побега варьируют (Musina, 1976; Serebryakova, Petukhova, 1978; Borisova, Popova, 1990; Savinykh, 1999; Astashenkov, 2015). Этот аспект слабо изучен у трав с моноподиальной моделью побегообразования. В растительном покрове России моноподиальные виды составляют 11.5%, причем число их увеличивается при переходе от южных степей до горных тундр, что свидетельствует об адаптивном характере этого типа побегообразования (Serebryakov, 1952). Моноподиальные виды встречаются в разных семействах: Gentianaceae (Serebryakova, 1979) Rosaceae (Serebryakova, Petukhova, 1978; Serebryakova, Pavlova, 1986; Notov, Kuznetsova, 2004); Violaceae (Serebryakova, Bogomolova, 1984); Fabaceae (Mikhailova, 1972; Plennik, Kuznetsova, 1976), Lamiaceae (Denisova, Cheryomushkina, 2007).

К видам с моноподиальным нарастанием побега относится *Phlomoidea oreophila* (Kar. et Kir.) Adylov, Kamelin et Makhm. – зопничек горолюбивый (сем. Lamiaceae). Это малоизученный азиатский горный вид, ареал которого охватывает горные системы: Горный Алтай, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, север Западного и Центрального Тянь-Шаня, Памиро-Алай. Вид приурочен к лесостепному и лесному поясам, доходит до субальпийского. Характерными местообитаниями вида являются каменистые склоны, предпочитает карбонатные породы (Orazova, 1964; Adylov, Makhmedov, 1987; Doron'kyn, 1997, Lazkov, 2016). Цель работы – изучение побегообразования и функционально-зональной структуры скелетного побега *Phlomoidea oreophila*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в Горном Алтае и в горах Восточного Казахстана. В Горном Алтае ценопопуляция (ЦП 1) располагается на высоте 993 м над ур. м. на пологом участке (2°) юго-восточного каменистого склона (30°) в кустарниковой овсецово-ковыльной степи в окрестностях села Белый Бом (Горный Алтай, Айгулакский хребет). Общее проективное покрытие в фитоценозе (ОПП) составляет 45%. Проективное покрытие (ПП) *Phlomoidea oreophila* 10%. Кустарниковый ярус представлен *Caragana microphylla* Lam., *Spiraea hypericifolia* L. Злаковую основу составляют виды: *Stipa krylovii* Roshev., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilg. Полидоминантный травостой составляют: *Carex pediformis* С.А. Mey, *Euphorbia virgata* Waldst. & Kit., *Minuartia euxina* Klok., *Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma, *Polygala hybrida* DC., *Aster alpinus* L., *Thalictrum foetidum* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Artemisia frigida* Willd., *Artemisia commutata* Besser и др. В Восточном Казахстане

ценопопуляция (ЦП 2) находится на высоте 2133 м над ур. м. (Восточный Казахстан, хребет Саур) на западном склоне (уклон 5°) в составе альпийского осоково-змееголовниково-манжеткового луга. ОПП сообщества 100%. ПП *Phlomoidea oreophila* 5%. Для травостоя характерно присутствие *Carex perfusca* (30%), из разнотравья преобладают *Dracocephalum grandiflorum* L. (25%), *Alchemilla cyrtopleura* (25%), *Bistorta officinalis* Delarbre (10%).

Развитие особей изучено с использованием популяционно-онтогенетического подхода (Rabotnov, 1950; Uranov, 1967; Hallé, 1986; Smirnova, 1976). Морфогенез побега описан согласно представлениям о побеговой структуре особей моноподиальных трав (Gatsuk, 1974; Serebryakova, 1977). За единицу роста принят элементарный побег (Spath, 1912; Grudzinskaya, 1960; Gatsuk, 1974). Структурно-функциональное зонирование побеговой системы проведено по W. Troll (1964) с дополнениями Л.С. Мусиной (Musina, 1976) и Т.И. Серебряковой (Serebryakova, Petukhova, 1978) для моноподиальных трав. Тип соцветия установлен согласно Т.В. Кузнецовой и А.К. Тимонину (Kuznetsova, Timonin, 2017). Длительность онтогенетических состояний определена через отношение длины каудекса к длине годовичного прироста. Такой способ позволяет достаточно точно выяснить продолжительность регенеративных состояний. У молодого растения каудекс сохраняет свою целостность, на нем хорошо видны остатки листьев и их пазушные почки. По нижним пазушным почкам выявлялась граница между каудексом и главным корнем и определялась длина каудекса. В генеративном периоде подземная часть растения расщепляется на несколько жгутов, и не все спящие почки сохраняются в нижней части каудекса. В результате его длина определялась по самым нижним сохранившимся спящим почкам, что, видимо, не всегда соответствовало реальной нижней границе каудекса. Поэтому длительность генеративных и постгенеративных состояний вычислена приблизительно. Структура почек изучалась с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss SteREO Discovery.V12 с камерой AxioCam HRC (Германия). Для выявления особенностей развития вида в ценопопуляциях у виргинильных и взрослых генеративных особей были проанализированы следующие биоморфологические параметры: длина и ширина зеленого розеточного и стеблевого листа, число пар розеточных листьев, число метамеров годовичного побега, число метамеров в тирсе и его длина, число цветков в одном дихазии (в пазухе одного стеблевого листа), длина и диаметр каудекса, общая длина подземной части растения, возраст виргинильных особей. Выборка составила до 25 растений в каждом состоянии. Полученные значения биоморфологических параметров



Рис. 1. Цветущее растение *Phlomoides oreophila* (фото В.А. Черемушкиной).

Fig. 1. Flowering plant of *Phlomoides oreophila* (photo by V.A. Cheryomushkina).

обработаны статистически в пакете программы Excel. Рассчитаны средние значения признаков, ошибка среднего, минимальное и максимальное значения. Достоверность различий параметров особей из разных ценопопуляций определена по *t*-критерию Стьюдента при 5%-м уровне значимости (Zaitsev, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Phlomoides oreophila — поликарпическое моноподиально-розеточное каудексообразующее растение (рис. 1). На розеточном побеге листья двух типов: чешуевидные и ассимилирующие. Чешуевидные листья имеют разросшееся пленчатое вытянутое основание листа, листовая пластинка практически отсутствует, только у верхней пары листьев над основанием отмечается сильно редуцированная листовая пластинка. Ассимилирующие листья длинночерешковые (до 12 см) с крупной листовой пластинкой (длиной до 7 см) широкояйцевидной формы с глубокосердцевидным основанием и городчатым краем. Годичный рост начинается с раскрытия чешуевидных листьев и отрастания пазушных генеративных побегов, выше которых на скелетном побеге разворачиваются 2–4 пары ассимилирующих листьев. Зацветает растение во второй половине мая. В пазухах чешуевидных листьев формируются вегетативно-генеративные почки, прорастающие в полурозеточные генеративные побеги, и вегетативные почки, дающие начало розеточным побегам следующего порядка. Пазушные почки зеленых листьев всегда вегетативные и не участвуют в побегообразовании. Каждый год в конце вегетации зе-

леные листья отмирают. В подземной части из годичных приростов розеточного побега формируется каудекс, который втягивается в субстрат в результате контрактильности главного корня. На каудексе развиваются тонкие придаточные корни.

Ход онтогенеза *P. oreophila* изображен на рис. 2. В прегенеративном периоде (*j*, *im*, *v*) происходит рост первичной скелетной оси. По мере ее развития увеличивается число метамеров годичного побега. В ювенильном состоянии (*j*) он состоит из 3 метамеров с 2 парами чешуевидных и 1 парой зеленых листьев, в имматурном (*im*) — из 4–5 метамеров с 2–3 парами чешуевидных и 1–2 парами зеленых листьев, в виргинильном состоянии (*v*) — из 5–6 метамеров с 3 парами чешуевидных и 2–3 парами крупных зеленых листьев. Годичный побег увеличивается в длину с 0.2–0.3 см в ювенильном состоянии до 0.6–0.7 см в виргинильном. К середине июня в верхушечной почке розеточного побега уже заложены метамеры годичного прироста следующего вегетационного сезона. В прегенеративный период в пазухах всех листьев закладываются почки. В ювенильном состоянии они мелкие и состоят из 1 пары зачатков. Начиная с имматурного состояния, по своему развитию начинают выделяться боковые почки верхних чешуевидных листьев, их емкость увеличивается до 2 пар зачатков по сравнению с почками нижних чешуевидных и зеленых листьев. В виргинильном состоянии различия между почками двух формаций листьев усиливаются: в пазухах верхних чешуевидных листьев появляются вытянутые почки емкостью 3–4 пары зачатков. Почки

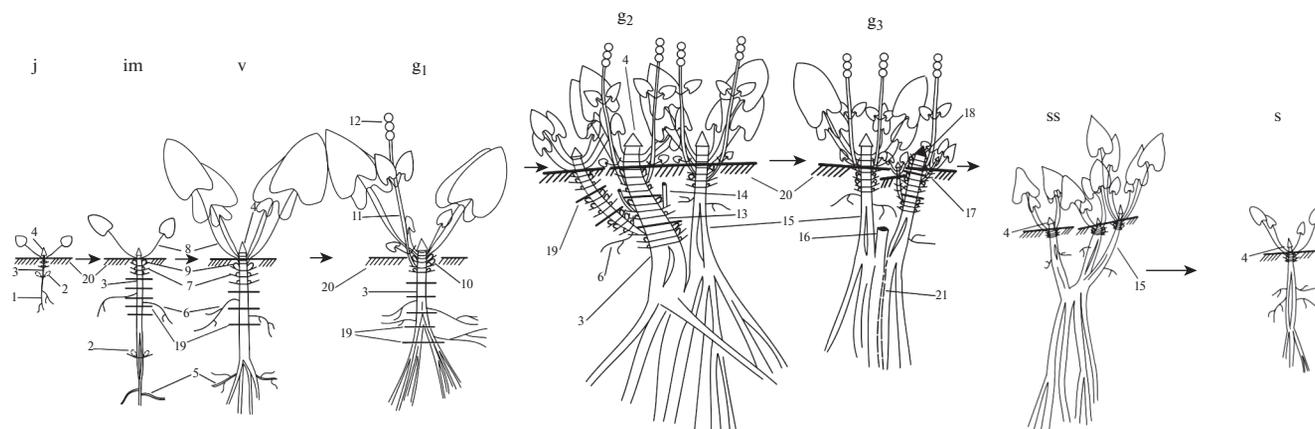


Рис. 2. Онтогенез *Phlomoides oreophila*.

1 – главный корень; 2 – семядоли; 3 – каудекс; 4 – верхушечная почка; 5 – боковой корень; 6 – придаточный корень; 7 – чешуевидный лист; 8 – зеленый лист; 9 – вегетативная почка; 10 – вегетативно-генеративная почка; 11 – генеративный побег; 12 – тирс; 13 – главная скелетная ось; 14 – отмерший генеративный побег; 15 – боковая скелетная ось; 16 – отмершая главная ось; 17 – вегетативный розеточный побег; 18 – отмершая верхушечная почка скелетной оси; 19 – граница годичных побегов; 20 – уровень почвы; 21 – разъединение скелетных осей (партикуляция). На рисунке в подземной части растений указана только часть годичных приростов.

Fig. 2. Ontogeny of *Phlomoides oreophila*.

1 – main root; 2 – cotyledons; 3 – caudex; 4 – apical bud; 5 – lateral root; 6 – adventitious root; 7 – scaly leaf; 8 – green leaf; 9 – vegetative bud; 10 – vegetative-generative bud; 11 – generative shoot; 12 – thyrus; 13 – main skeletal axis; 14 – dead generative shoot; 15 – lateral skeletal axis; 16 – dead main axis; 17 – vegetative rosette shoot; 18 – dead apical bud of the skeletal axis; 19 – boundary of annual shoots; 20 – soil level; 21 – separation of skeletal axes (particulation). Only a part of the annual growths is depicted in the underground part of the plants.

зеленых листьев меньшей емкости – до двух пар зачатков.

В результате в прегенеративном периоде на скелетной оси прослеживается чередование двух зон – чешуевидных и ассимилирующих листьев. В зоне чешуевидных листьев по развитию выделяется верхняя пара пазушных почек. В случае механического повреждения апикальной части побега (выгрызание личинками, облом) эти почки разворачиваются, образуя 1–2 моноподиальных розеточных побега второго порядка. Сформированный куст партикулирует через несколько лет. Образуются одноосные партикулы с собственной корневой системой, продолжающие свое развитие.

В ювенильном состоянии подземная часть растения представлена каудексом и главным корнем. Главный корень по строению проводящей системы диархный, в каудексе образуется четыре проводящих пучка. В этом состоянии происходит продольное разделение главного корня на 2 части. У иматурных особей этот процесс распространяется через гипокотиль и семядольный узел в побеговую часть растения. Каудекс в проксимальной части разделяется на 4 части, в его средней части появляются тонкие придаточные корни. В виргинильном состоянии идет его дальнейшее расщепление вверх до метамеров годичных приростов 2–3-х предыдущих лет. Прегенератив-

ный период длится 7–11 (14) лет: ювенильное состояние – 2–5 лет, иматурное – 2–3 года, виргинильное – 3–6 лет.

В генеративное состояние особь переходит с момента заложения вегетативно-генеративных почек на годичном побеге. Заложение их происходит в закрытой верхушечной почке скелетного побега. К середине июня она состоит из 6–7 пар зачатков (последовательно – 3 пары чешуевидных, 3–4 пары ассимилирующих листьев) и вегетативного конуса нарастания. Боковые почки зачатков чешуевидных листьев имеют разную степень развития: нижние почки мелкие (емкость 1 пара зачатков), средние и верхние развитые (3–4 и 2–3 пары зачатков соответственно). Только в средних дочерних почках в июне-июле закладывается генеративная сфера, они становятся вегетативно-генеративными и заметно увеличиваются (длина 0.5–0.7 см). К концу вегетации их емкость доходит до 5–7 пар зачатков (верхние 3–5 пар с пазушными зачатками репродуктивных органов). Разворачивание этих почек происходит только после перезимовки следующей весной. Верхние почки – вегетативные, из них возможно образование боковых розеточных побегов, но не одновременно с развитием генеративных побегов.

Таблица 1. Биоморфологические параметры виргинильных и генеративных особей *Phlomoïdes oreophila* в разных местообитаниях
Table 1. Biomorphological parameters of virginal and generative individuals of *Phlomoïdes oreophila* in different habitats

Морфологические параметры Morphological parameters		Особь/Individuals			
		виргинильные/virginil		генеративные/generative	
		ЦП 1/CP 1	ЦП 2/CP 2	ЦП 1/CP 1	ЦП 2/CP 2
Длина пластинки розеточного листа, см Rosette leaf blade length, cm	x lim	4.2 ± 0.3 3–6	3.1 ± 0.3 2.5–4.5	7.4 ± 0.5 4.5–12	4.8 ± 0.3 3.5–6.7
Ширина пластинки розеточного листа, см Rosette leaf blade width, cm	x lim	4 ± 0.3 2.6–6.1	2.8 ± 0.3 2–4.4	6.5 ± 0.5 2.8–9.1	4.6 ± 0.3 2.7–6.2
Число пар розеточного листа, шт. Number of pairs of rosette leaves	x lim	2 ± 0.1 2–3	1.9 ± 0.2 1–3	2.6 ± 0.2 2–4	2.3 ± 0.17 1–3
Число метамеров годичного побега, шт. Number of metamers in annual shoot	x lim	5 ± 0.2 5–6	4.9 ± 0.2 4–6	6.4 ± 0.2 6–8	6 ± 0.2 5–7
Длина каудекса, см Caudex length, cm	x lim	4.2 ± 0.4 3–7.5	2 ± 0.2 1.2–2.5	–	–
Длина подземной части, см Length of underground part, cm	x lim	8.4 ± 0.6 6–11.5	8.5 ± 1.2 4.5–14	19.7 ± 2.2 9–34	11.3 ± 0.7 8–15
Диаметр каудекса, см Caudex diameter, cm	x lim	0.5 ± 0.04 0.4–0.7	0.5 ± 0.1 0.3–1	1.7 ± 0.1 1.2–2.2	1.3 ± 0.1 0.9–1.6
Длина генеративного побега, см Generative shoot length, cm	x lim	–	–	27.5 ± 1.5 16–38	18.3 ± 0.7 13–24
Длина второй пары стеблевого листа, см Length of stem leaves of the second pair, cm	x lim	–	–	5.2 ± 0.3 3,3–6	3.6 ± 0.2 2.7–6
Ширина стеблевого листа, см Width of stem leaves of the second pair, cm	x lim	–	–	4.5 ± 0.4 3.5–6.7	2.5 ± 0.2 1.4–4
Длина тирса, см Thyrus length, cm	x lim	–	–	16 ± 1.3 8.5–26	10.4 ± 1.2 2.7–23
Число метамеров в тирсе, шт. Number of metamers in thyrus	x lim	–	–	2,8 ± 0,14 2–4	5.5 ± 0.3 3–7
Число цветков в дихазии, шт. Number of flowers in dichasium	x lim	–	–	9.8 ± 0.5 7–14	7.3 ± 0.4 4–11
Возраст особи, г. (individual age, years)	x lim	8.8 ± 1 5–11	6.4 ± 0.3 5–7	–	–

Примечание: ЦП – ценопопуляция; x – среднеарифметическое значение параметра и ошибка среднеарифметического; lim – пределы изменения параметра.

Note: CP – coenopopulation; x – arithmetic mean value of the parameter and the arithmetic mean error; lim – limits of the parameter change.

Первое цветение отмечается в возрасте 8–15 лет. Молодое генеративное растение (g_1) имеет 1–2 генеративных неветвящихся побега высотой 13–38 см, состоящих из нескольких метамеров: нижний короткий, второй удлиненный с черешковыми листьями и 2–7 удлиненных метамеров с прицветными сидячими зелеными листьями, в пазухах которых формируются 2–3-ярусный дихазий из 4–14 цветков, образуя открытый колосовидный тирс. В верхней части тирса располагаются 3–4 сближенных метамера с недоразвитыми

пазушными цимами. Эта часть тирса вскоре засыхает. Размеры генеративного побега и число метамеров в тирсе не зависят от возраста особи и определяются условиями местообитания (табл. 1). Отмечаются перерывы в цветении (до двух лет), связанные с нераскрытием сформированных вегетативно-генеративных почек. С появлением боковых генеративных побегов формируется система скелетного моноподиального побега, имеющего флоральную зону с интеркалярным цветорасположением (по: Kuznetsova, Timonin, 2017).

В подземной части молодого генеративного растения развивается одноосный каудекс, расщепленный на четыре тяжа.

В зрелом генеративном состоянии (g_2) годичный побег увеличивается до 7–8 метамеров (по 3–4 метамера с чешуевидными и с зелеными листьями). Длина годичного прироста 0.7–1 см. Различия по пазушным почкам между разными формациями листьев сохраняются. Емкость пазушных почек зеленых листьев изменяется снизу вверх от 3–4 пар зачатков до 1 пары. Они не участвуют в побегообразовании и становятся спящими. На метамерах с чешуевидными листьями (3–4 пары) располагаются вегетативные и вегетативно-генеративные почки. В нижней (первой) паре листьев пазушные почки слабо развитые (1–2 пары зачатков) и всегда вегетативные. В следующих 2–3 парах листьев почки крупные вегетативно-генеративные. Иногда вегетативно-генеративные почки закладываются только в пазухе средних пар, а самая верхняя пара несет вегетативные почки. Наибольшее число вегетативно-генеративных почек (до 6 пар) чаще наблюдается у генеративных особей на альпийском лугу, по сравнению со степными условиями. Одновременно на годичном приросте может развиваться 4–6 генеративных побегов, но чаще — не более двух–трех.

Ветвление первичной скелетной оси происходит через 5–6 лет после первого цветения (в возрасте 15–20 лет). Причем в этот год генеративные побеги не развиваются. Боковой розеточный побег (реже 2) образуется из боковой почки верхнего чешуевидного листа годичного прироста текущего года. Первые два года годичный прирост боковой оси состоит из 4 метамеров (3 пары чешуевидных и 1 пара зеленых листьев), в дальнейшем из 6–7 метамеров. На 3–5-й год боковая скелетная ось зацветает и вскоре догоняет по развитию первичную ось. Скелетные оси обоих порядков ветвятся раз в 5–15 лет, давая начало 1–2 скелетным осям следующего порядка. Образуется куст из 2–4 скелетных осей I–III порядков. Общая длина подземной части вместе с главным корнем составляет 20–35 см. Каудекс в зрелом генеративном состоянии многоосный, достигает в диаметре 1.5–3 см, разделяется с возрастом на большое число тяжей. На нем развиваются придаточные корни (диаметром 0.1–0.3 см) длиной до 15 см. В конце зрелого генеративного состояния в возрасте 30–45 лет верхушечная почка первичной скелетной оси отмирает.

В старом генеративном состоянии (g_3) вследствие партикуляции образуется плотный клон из многоосных и одноосных моноподиально нарастающих генеративных неомоложенных партикул, для которых характерны перерывы в цветении. Число метамеров годичного побега на скелетной оси n -порядка уменьшается до 6 (по 3–4 пары че-

шувидных и 2–3 пары зеленых листьев). Вегетативно-генеративные почки развиваются только на одном 2–3-м метамере, крупные вегетативные почки — на верхнем (3 или 4-м) метамере. В этом состоянии формирование вегетативно-генеративных почек происходит не каждый год, вместо них развиваются вегетативные почки из 3–5 пар зачатков. На скелетной оси наблюдается чередование годичных приростов, когда в зоне чешуевидных листьев образуются только вегетативные почки или вместе с вегетативными и вегетативно-генеративные почки. Вследствие этого перерывы в цветении увеличиваются до 4-х лет. Длительность старого генеративного состояния составляет около 10–15 лет.

Субсенильная парциальная особь (ss) — одноосная или ветвящаяся партикула. В надземной части побегов развиваются розеточные листья, по размерам приближающиеся к листьям виргинильных растений. В зоне чешуевидных листьев формируются крупные вегетативные почки, нерегулярно развертывающиеся в боковые розеточные побеги. Через 3–6 лет апекс скелетной оси теряет способность закладывать крупные пазушные почки, в нем развиваются только почки небольшой емкости, что означает переход в сенильное состояние. Сенильная особь (s) — одноосная партикула, на скелетной оси которой развертываются листья имматурного типа, моноподиальное нарастание продолжается не более 5 лет, после чего скелетная ось отмирает. Длительность постгенеративного периода около 10 лет.

Таким образом, общая длительность онтогенеза составляет 50–70 (до 80) лет. Прегенеративный период достаточно длительный — 7–11 (14) лет. Первое цветение отмечается в 8–15 лет. Наибольшая продолжительность характерна для генеративного периода — 33–45 (до 55) лет.

Сравнение биоморфологических параметров особей *P. oreophila* (табл. 1), произрастающих в разных условиях, показало, что наибольшей мощности особи вида достигают в кустарниковой степи (ЦП 1). Уже в виргинильном состоянии особи отличаются большими размерами зеленых листьев и каудекса по сравнению с растениями на альпийском лугу (ЦП 2). В генеративном периоде эта тенденция еще более усиливается. Но при снижении практически всех биоморфологических показателей цветущих особей на альпийском лугу отмечается увеличение числа метамеров колосовидного тирса. Кроме изменения размерных характеристик особей вида, отмечаются и изменения в длительности отдельных периодов онтогенеза и всего онтогенеза в целом. В условиях высокогорья происходит сокращение прегенеративного периода до 7 лет по сравнению с горно-степными условиями (11 лет). На альпийском лугу первое цветение отмечается в 8–10-летнем воз-

расте, в кустарниковой степи генеративный период начинается позже — в 12–15 лет. Онтогенез особей вида на альпийском лугу длится около 50 лет, в кустарниковой степи — до 70 и более лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование показало, что особи *Phlomoides oreophila* развиваются по моноподиально-розеточной модели побегообразования, выделенной Т.И. Серебряковой (Serebryakova, 1977, 1979). В целом развитие *P. oreophila* сходно с ростом моноподиально нарастающих трав, для которых характерны длительное ритмичное нарастание моноподиального розеточного побега и пазушное положение соцветий (Mikhailova, 1972; Plennik, Kuznetsova, 1976; Serebryakova, Petukhova, 1978; Serebryakova, 1979; Serebryakova, Pavlova, 1986). В то же время выявлены отличия, связанные со структурой годичного и элементарного побегов в генеративном периоде и последовательностью фаз морфогенеза.

Изучение онтогенеза моноподиально-розеточных растений показало, что особи этой модели побегообразования проходят определенные этапы формирования морфологической структуры. В процессе развития за счет ветвления образуется система скелетных моноподиальных побегов. Кроме того, происходит постепенное сокращение длительности жизни скелетных побегов последующих порядков (Serebryakova, Petukhova, 1978). Для онтогенеза *P. oreophila* нами установлены следующие последовательные этапы изменения морфологической структуры особи: скелетный моноподиальный побег ($j-v$), система скелетного моноподиального побега (g_1), куст — система скелетных моноподиальных побегов (g_2), клон из многоосных и одноосных партикул (g_3, ss, s). Подобное развитие описано для некоторых симподиально нарастающих корневищных (Serebryakova, Kagarlitskaya, 1972) и стержнекорневых каудексовых растений (Cheryomushkina, Astashenkov, 2014).

Скелетный моноподиальный побег складывается из элементарных побегов (Gatsuk, 1974), соответствующих “единицам морфогенеза” (Hallé, Martin, 1968; Barthélémy, Caraglio, 2007). Их структура определяется чередованием метамеров с чешуевидными и зелеными ассимилирующими листьями. В генеративном состоянии на элементарном побеге *P. oreophila* располагаются зеленые и чешуевидные листья, последние выполняют в основном роль верховых, несущих облиственные цветоносные побеги. Подобное строение отмечено для *Potentilla erecta* (Mikhalevskaya, Tikhonova, 1976; Serebryakova, Pavlova, 1986). Однако у *P. oreophila* в течение года развивается только одна генерация ассимилирующих листьев, что отличает его

от *Potentilla erecta*. Как описано выше, годичный рост побега *P. oreophila* начинается весной с раскрытия чешуевидных, затем зеленых листьев, которые функционируют до осени и отмирают.

Также было выявлено, что структуры элементарного побега *P. oreophila* и других ранее изученных моноподиальных трав имеют различия. По аналогии со структурно-функциональной зональностью побегов симподиальных трав, установленные W. Troll (1964), Т.И. Серебрякова дала следующую формулу структуры элементарного побега для моноподиальных трав: нижняя зона торможения → зона возобновления → средняя зона торможения → зона обогащения → верхушечная почка (Serebryakova, Petukhova, 1978). Элементарный побег *P. oreophila* начинается с зоны возобновления, состоящей из одного метамера, несущего чешуевидные листья с крупными пазушными вегетативными почками, которые реализуются в вегетативные побеги (рис. 3). Выше располагается зона торможения с зелеными ассимилирующими листьями и парой чешуевидных, вегетативные почки которых становятся спящими. Далее идет зона обогащения, состоящая из метамеров с чешуевидными листьями и вегетативно-генеративными почками. Заканчивается побег верхушечной почкой, несущей зачатки следующего элементарного побега.

Соотношение разных типов почек, а значит метамерная продолжительность функциональных зон, изменяется в ходе онтогенеза. В начале генеративного периода (g_1) вегетативно-генеративные почки развиваются только на одном среднем метамере зоны обогащения. В зрелом генеративном состоянии (g_2) зона обогащения увеличивается до 2–3-х метамеров, а зона возобновления выпадает. При старении особи (g_3) зона обогащения снова сокращается до одного метамера. Активность зон обогащения и возобновления обусловлена, видимо, тем, что для развития чешуевидных листьев не требуется большого количества пластических веществ, основная часть которых идет на формирование аксиллярного комплекса. Наоборот, в пазухах крупных ассимилирующих листьев последовательно (снизу вверх) идет уменьшение емкости пазушных почек. На рис. 4 показаны средние значения емкости пазушных почек для годичного побега, состоящего из шести метамеров: с 1-го по 3-й — чешуевидные листья, с 4-го по 6-й — развитые зеленые листья. На первом метамере чешуевидные листья минимальных размеров в листовом ряду, и этой паре листьев соответствуют пазушные почки с наименьшей емкостью (2 пары зачатков). В пазухе второй пары листьев сформированы вегетативно-генеративные почки (5 пар зачатков), готовые развернуться в генеративные побеги, на третьем метамере — крупные (емкость 4 пары зачатков)

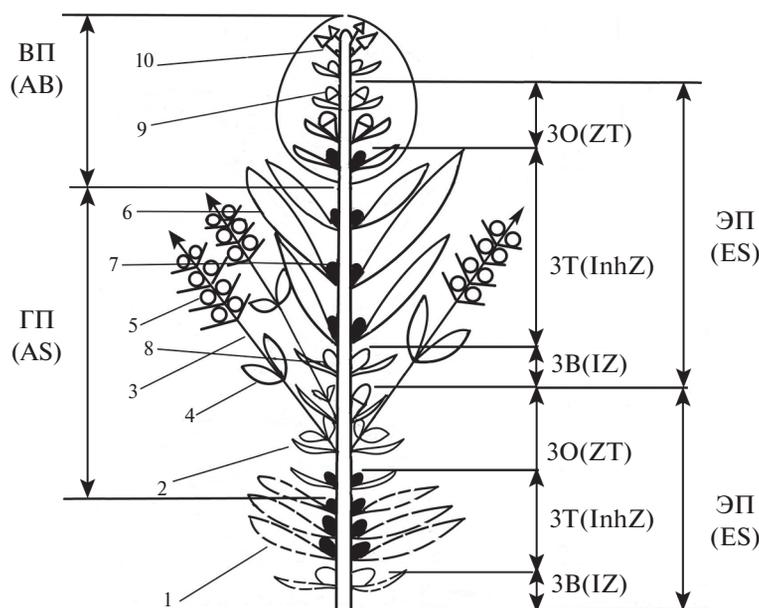


Рис. 3. Структура скелетного моноподиального розеточного побега *Phlomooides oreophila*.

1 – отмерший ассимилирующий лист; 2 – чешуевидный лист; 3 – вегетативно-генеративный побег; 4 – зеленый лист вегетативно-генеративного побега; 5 – многоярусный дихазий; 6 – ассимилирующий розеточный лист этого года; 7 – вегетативная почка в зоне торможения; 8 – вегетативная почка в зоне возобновления; 9 – вегетативно-генеративная почка; 10 – зачаток ассимилирующего листа. ЭП – элементарный побег; ГП – годичный побег; ВП – верхушечная почка; 3Т – зона торможения; 3В – зона возобновления; 3О – зона обогащения.

Fig. 3. Structure of a skeletal monopodial rosette shoot of *Phlomooides oreophila*.

1 – dead assimilating leaf; 2 – scaly leaf; 3 – vegetative-generative shoot; 4 – green leaf of vegetative-generative shoot; 5 – multi-tiered dichasium; 6 – assimilating rosette leaf of current year; 7 – vegetative bud in the zone of inhibition; 8 – vegetative bud in the zone of renewal; 9 – vegetative-generative bud; 10 – rudiment of an assimilating leaf. ЭП (ES) – elementary shoot; ГП (AS) – annual shoot; ВП (AB) – apical bud; 3Т (InhZ) – inhibition zone; 3В (IZ) – renewal zone; 3О (AZ) – amplification zone.

вегетативные почки, способные прорасти в боковой розеточный побег.

И.В. Борисова и Т.А. Попова (Borisova, Popova, 1990) выделяют два варианта этого типа функ-

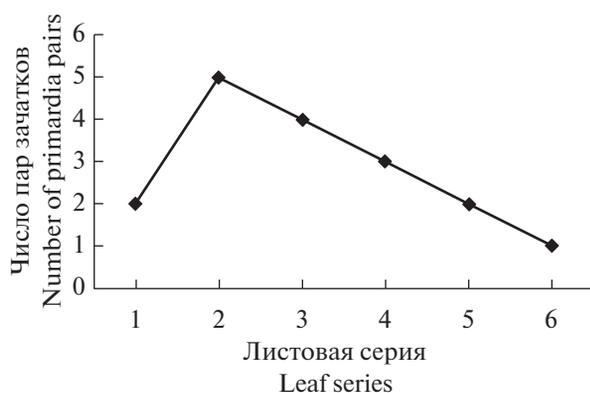


Рис. 4. Изменение емкости пазушных почек на годичном побеге *Phlomooides oreophila*.

По оси X – листовая серия; по оси Y – число пар зачатков в почке.

Fig. 4. Change in the capacity of axillary buds on the annual shoot of *Phlomooides oreophila*.

X-axis – leaf series (1–3 – scaly leaves; 4–6 – green leaves); Y-axis – the number of primordia pairs in the bud.

ционально-зональной структуры у травянистых растений Таджикистана, отличающихся ритмологически, т.е. степенью сезонного совпадения годичного и элементарного побегов. Сильное расхождение (почти на год) наблюдается у *Coronaria coriacea*, *Lindelophia macrostyla*, *Rosularia paniculata*. У другой группы видов (*Gentiana olivieri*, *Astragalus hissaricus*) элементарные побеги смещаются на часть года, т.е. флоральная часть элементарного побега, заложенная в текущем сезоне, не успевает развиваться и сохраняется в зимующей верхушечной почке до весны следующего года. Такое же сезонное смещение элементарного побега относительно годичного характерно для *P. oreophila*: генеративные почки закладываются в верхушечной почке после отрастания розеточных листьев, но не успевают развиваться в этом году и отрастают весной следующего года. Верхушечная почка годичного побега содержит зачатки двух элементарных побегов: текущего и следующего (рис. 3).

Условия среды влияют на степень развития зоны обогащения (флоральной зоны) вида. На альпийском лугу (ЦП 2) на высоте 2133 м над ур. моря у 45% зрелых генеративных особей на элементарном побеге текущего года отсутствует зона возоб-

новления из-за максимального развития флоральной зоны. На высоте 993 м над ур. м. в горно-степном сообществе (ЦП 1) это наблюдалось только у 20% зрелых генеративных особей. Следовательно, мощность флоральной зоны определяется не только возрастными изменениями скелетной оси, но и условиями произрастания. Усиление генеративной сферы, выражающееся в расширении флоральной зоны годичного побега и увеличении числа метамеров тирса генеративного побега, при уменьшении размеров вегетативной части растения можно рассматривать как адаптацию, направленную на повышение эффективности семенного возобновления в условиях высокогорья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. *Phlomoides oreophila* — поликарпическое моноподиально-розеточное каудексообразующее растение. В своем развитии особь *P. oreophila* проходит следующие фазы морфогенеза: скелетный моноподиальный побег (j , im , v), система скелетного моноподиального побега (g_1), куст (g_2) и клон из многоосных и одноосных партикул (g_3 , ss , s). Первое цветение отмечается в 8–15 лет. Ветвление наступает в зрелом генеративном состоянии. Отмирание верхушечной почки первичного скелетного побега происходит после 30–45 лет роста и стимулирует распад куста. Вегетативное размножение выражено слабо и начинается в конце генеративного периода. Семенное растение проходит полный онтогенез, дочерние особи — сокращенный.

2. Основная структурная единица растения — система многолетнего скелетного розеточного побега (скелетная ось). Единица развития скелетной оси — элементарный побег, состоящий из следующих зон: зона возобновления → зона торможения → зона обогащения → верхушечная почка. Зона возобновления и зона торможения представляют собой вегетативную часть, зона обогащения — генеративную (флоральную) часть элементарного побега. Флоральная зона характеризуется интеркалярным расположением цветочных осей. Развитие зоны обогащения (участок скелетной оси с генеративными побегами) определяется как эндогенными причинами (онтогенетическим состоянием), так и условиями произрастания. В условиях высокогорья наблюдается максимальное развитие зоны обогащения почти у половины взрослых генеративных особей, в степных условиях число таких особей значительно ниже. Из-за сезонного несоответствия границ годичного и элементарного побегов годичный побег состоит из генеративной части элементарного побега прошлого года и вегетативной части элементарного побега текущего года.

3. Условия произрастания определяют морфологические характеристики растений и темп их развития. На альпийском лугу (Восточный Казахстан, хребет Саур) по сравнению с кустарниковой степью (Горный Алтай, Айгулакский хребет) онтогенез особей длится на 20–30 лет меньше и происходит снижение основных биоморфологических показателей при усилении генеративной сферы, что можно рассматривать как адаптацию, направленную на повышение эффективности семенного возобновления в условиях высокогорья.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Adylov, Makhmedov] Адылов Т.А., Махмедов А.М. 1987. Род *Phlomoides* Moench. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 9. Ташкент. С. 105.
- Anest A., Tristan C.D., Maurin O., Milan M., Edelin C., Tomlinson K.W. 2021. Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in *Euphorbia*. — *New Phytol.* 231: 1278–1295. <https://doi.org/10.1111/nph.17296>
- Astашenkov A. 2015. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir Mountains. — *Contemporary Problems of Ecology.* 4(5): 636–646. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050029>
- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach of plant form, structure and ontogeny. — *Ann. Bot.* 99 (3): 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- [Borisova, Popova] Борисова И.В., Попова Т.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав. — *Бот. журн.* 75 (10): 1420–1426.
- Bruy D., Hattermann T., Barrabe L., Mouly A., Barthélémy D., Isnard S. 2018. Evolution of plant architecture, functional diversification and divergent evolution in the genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia. — *Front. Plant Sci.* 9: 1775. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01775>
- Caraglio Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de la croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.). — *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres botaniques.* 137 (4–5): 279–291. <https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>
- Caraglio Y., Rigolot E., Pimont F. 2007. *Pinus halepensis* Mill. Architectural analysis for fuel modelling. — In: *Proceedings of the international workshop MEDPINE.* 3: 43–59.

- Cheryomushkina V., Astashenkov A. 2014. Morphological adaptation of *Panzeria* Sojak (Lamiaceae) species to various ecological conditions. — *Contemporary Problems of Ecology*. 7 (5): 520–525.
<https://doi.org/10.1134/S1995425514050035>
- [Denisova, Cheryomushkina] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А. 2007. Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций змееголовника безбородого *Dracocephalum imberbe* Bunge. — *Сибирский ботанический вестник: электронный журнал*. 2 (1): 61–65. <http://journal.csbg.ru>
- [Doron'kyn] Доронькин В.М. 1997. *Phlomis*. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 187.
- Edelin C. 1981. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. — *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*. 128: 177–188.
- Fourcaud T., Stokes A., Lambers H., Korner C. 2008. Plants growth modeling and application: the increasing importance of plant architecture in growth models. — *Ann. Bot.* 101: 1053–1063.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcn050>
- Gambino S., Ratto F., Bartoli A. 2016. Architecture of genus *Gutierrizia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae). — *Boletín de Sociedad Argentina de Botanica*. 51 (4): 657–663.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4>
- [Gatsuk] Гатцук Л.Е. 1974. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 79 (1): 100–113.
- [Grudzinskaya] Грудзинская И.А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. — *Бот. журн.* 45 (7): 968–978.
- Guo Y., Fourcaud T., Jaeger M., Zhang X., Li B. 2011. Plant growth and architectural modeling and its applications. — *Ann. Bot.* 107: 723–727.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr073>
- Hallé F. 1986. Modular growth in seed plants. *Phil. Trans R. Soc. Lond.* 313: 77–87.
- Hallé F., Martin R. 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.). — *Adansonia*. 8: 475–503.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and forests. Berlin. 441p.
- Jeannot-Robinson V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes, thèse, université de Montpellier.
- Klimešová J., Martinková J., Pausas J. G., de Moraes M.G., Herben T., Yu F.-H., et al. 2019. Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. — *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 40: 125–485.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125485>
- Kostina M.V., Varabanshikova N.S., Bitugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. — *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 584–597.
<https://doi.org/10.1134/S1995425515050091>
- [Kuznetsova, Timonin] Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.
- Lazkov G.A. 2016. Labiatae (Family Labiatae Juss.) in flora of Kyrgyzstan. — *КН Bot. Monograph et Revisions*. 1: 1–384.
- [Markov] Марков М.В. 1990. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань. 178 с.
- Mathieu A., Courne`de P.-H., Barthélémy D., de Reffye P. 2008. Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. — *Ann. Bot.* 101: 1233–1242.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm171>
- [Mikhailova] Михайлова Т.Д. 1972. Побегообразование и жизненная форма *Astragalus macropodium* Lipsky. — *Науч. докл. высш. школы. Биол. науки*. 6: 49–54.
- [Mikhalevskaya, Tikhonova] Михалеvская О.Б., Тихонова В.Л. 1976. О сезонном ритме роста побегов лапчатки прямостоячей. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 81 (3): 100–107.
- [Musina] Мусина Л.С. 1976. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 81 (6): 123–132.
- Notov A.A., Kuznetsova T.V. 2004. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae. — *Wulfenia*. 11: 85–100.
- [Orazova] Оразова А. 1964. Род *Phlomis*. — В кн.: Флора Казахстана. Т. 7. Алма-Ата. С. 394.
- [Plennik, Kuznetsova] Пленник Р.Я., Кузнецова Г.В. 1976. Некоторые особенности формирования поликарпического побега розеточных видов родов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC. Юго-Восточного Алтая. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 81 (4): 107–117.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — *Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника*. 6: 7–204.
- [Savinykh] Савиных Н.П. 1999. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahk. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав. — *Бот. журн.* 84 (6): 20–31.
- [Savinykh] Савиных Н.П. 2006. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров. 324 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 392 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования. — *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* 82 (5): 112–128.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1979. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 84 (6): 97–109.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1981. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектр и эволюция. М. С. 161–177.
- [Serebryakova, Bogomolova] Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. 1984. Модели побегообразования и жиз-

- ненные формы в роде *Viola* (Violaceae). — Бот. журн. 69 (6): 729–742.
- [Serebryakova, Kagarlitskaya] Серебрякова Т.И., Кагарлицкая Т.Н. 1972. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 77 (6): 81–98.
- [Serebryakova, Pavlova] Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. 1986. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae). — Бот. журн. 71 (2): 154–167.
- [Serebryakova, Petukhova] Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. 1978. “Архитектурная модель” и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 83 (6): 51–64.
- [Shul'kina] Шулькина Т.В. 2015. Жизненные формы и архитектурные модели видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) и их связь с таксономией. — В кн.: Комаровские чтения. Т. 41. М., СПб. 100 с.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1976. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений разных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. С. 72–80.
- Spath H.L. 1912. *Der Johannistrieb*. Berlin. 91 p.
- Talovskaya E., Cheryomushkina V. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). — Botany. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>
- [Tatarenko] Татаренко И.В. 2015. Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. М. 238 с.
- Troll W. 1964. *Die Infloreszenzen*. Bd. 1. Jena. 615 p.
- [Uranov] Уранов А.А. 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия). — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. С. 3–8.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 182 с.

MORPHOGENESIS OF *PHLOMOIDES OREOPHILA* (LAMIACEAE) AND FEATURES OF FUNCTIONAL-ZONAL STRUCTURE OF ELEMENTARY SHOOTS UNDER DIFFERENT GROWTH CONDITIONS

E. K. Komarevtseva^{a,#} and V. A. Cheryomushkina^{a,##}

^a Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]e-mail: elizavetakomarevtseva@yandex.ru

^{##}e-mail: cher.51@mail.ru

The architectural model of the herbs with undetermined growth in seasonal climate has not been sufficiently studied, these include *Phlomoides oreophila* (Kar. & Kir.) Adylov, Kamelin & Makhm. (Lamiaceae). *P. oreophila* is an Asian montane species whose range covers mountain systems from the Mountain Altai to the Pamir-Alai. The species grows in the forest-steppe and forest belts, reaching the subalpine one. The morphogenesis and functional-zonal structure of an elementary shoot of *P. oreophila* were studied in the shrub steppe (Aigulak Ridge, Altai Mountains) and in the alpine meadow (East Kazakhstan, Saur Ridge).

It is established that *P. oreophila* is a polycarpic caudex-forming plant following a monopodial rosette pattern of shoot formation. Its ontogeny is complex, the individual goes through the following stages of morphogenesis: skeletal monopodial shoot (j , im , v), skeletal monopodial shoot system (g_1), bush (g_2) and a clone of multiaxial and uniaxial particulars (g_3 , ss , s). The duration of *P. oreophila* ontogenesis in the steppe community is 70–80 years, in the alpine meadow — 50 years. The plants reach their greatest capacity in the shrub steppe. The main structural unit of the plant is a system of a perennial skeletal rosette shoot (skeletal axis), consisting of elementary shoots. The elementary shoot has assimilating and scaly leaves, and has the following sequence of zones: renewal zone → inhibition zone → amplification zone → apical bud. The floral (amplification) zone consists of laterate generative shoots formed in the axils of scaly leaves; such an arrangement of reproductive shoots is known as intercalary. We have established that the seasonal boundaries of annual and elementary shoots do not coincide. The annual shoot includes the amplification zone of a last year's elementary shoot, the renewal and inhibition zones of the elementary shoot of the current year. The rare branching of the skeletal axis is associated with instability of the elementary shoot renewal zone and is determined by the degree of development of the floral zone, depending on the age of an individual and its growing conditions. At the beginning and at the end of the generative period, the amplification zone is minimal and takes one metamere. In the mature generative state, it increases to two metamers and can reach maximum development (three metamers), in the latter case there is no renewal zone. In high-altitude conditions, the number of individuals with the most developed floral zone is almost half of adult generative individuals, while in steppe conditions their share is much lower (20%). The strengthening of the generative sphere, with a decrease in the size of the vegetative part of the plant in the alpine meadow, is considered by us as an adaptation aimed at increasing the efficiency of seed propagation in high-altitude conditions.

Keywords: architectural model, shoot formation, annual shoot, elementary shoot, functional-zonal structure, *Phlomoides oreophila*

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Adylov T.A., Makhmedov A.M. 1987. Rod *Phlomoides* Moench [Genus *Phlomoides* Moench]. – In: *Opredelitel' rasteniy Sredney Azii*. Vol. 9. Tashkent. P. 105 (In Russ.).
- Anest A., Tristan C.D., Maurin O., Milan M., Edelin C., Tomlinson K.W. 2021. Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in *Euphorbia*. – *New Phytol.* 231: 1278–1295. <https://doi.org/10.1111/nph.17296>
- Astashenkov A. 2015. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir Mountains. – *Contemporary Problems of Ecology*. 4(5): 636–646. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050029>
- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach of plant form, structure and ontogeny. – *Ann. Bot.* 99 (3): 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Borisova I.V., Popova T.A. 1990. The diversity of the shoot functional-zonal structure in perennial herbs. – *Bot. Zhurn.* 75 (10): 1420–1426 (In Russ.).
- Bruy D., Hattermann T., Barrabe L., Mouly A., Barthélémy D., Isnard S. 2018. Evolution of plant architecture, functional diversification and divergent evolution in the genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia. – *Front. Plant Sci.* 9: 1775. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01775>
- Caraglio Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de la croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.). – *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres botaniques*. 137 (4–5): 279–291. <https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>
- Caraglio Y., Rigolot E., Pimont F. 2007. *Pinus halepensis* Mill. Architectural analysis for fuel modelling. – In: *Proceedings of the international workshop MEDPINE*. 3: 43–59.
- Cheryomushkina V., Astashenkov A. 2014. Morphological adaptation of *Panzerina sojak* (Lamiaceae) species to various ecological conditions. – *Contemporary Problems of Ecology*. 7 (5): 520–525. <https://doi.org/10.1134/S1995425514050035>.
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A. 2007. Ontogeny and ontogenetic structure of coenopopulations of *Dracocephalum imberbe* Bunge. – *Sibirskiy botanicheskiy vestnik: elektronnyy zhurnal*. 2 (1): 61–65 (In Russ.).
- Doron'kyn V.M. 1997. Rod *Phlomis* [Genus *Phlomis* L.]. – In: *Flora Siberiae*. Vol. 11. Novosibirsk. P. 187 (In Russ.).
- Edelin C. 1981. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. – *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques*. 128: 177–188.
- Fourcaud T., Stokes A., Lambers H., Korner C. 2008. Plants growth modeling and application: the increasing importance of plant architecture in growth models. – *Ann. Bot.* 101: 1053–1063. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn050>
- Gambino S., Ratto F., Bartoli A. 2016. Architecture of genus *Gutierrizita* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae). – *Bol. Soc. Argent. Bot.* 51 (4): 657–663. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4>
- Gatsuk L.E. 1974. Gemmaxilar plants and system of coordinate units of their shoot body. – *Bull. Soc. Nat. Moscow*. 79 (1): 100–113 (In Russ.).
- Grudzinskaya I.A. 1960. Summer shoot formation in trees and its classification. – *Bot. Zhurn.* 45 (7): 968–978 (In Russ.).
- Guo Y., Fourcaud T., Jaeger M., Zhang X., Li B. 2011. Plant growth and architectural modeling and its applications – *Ann. Bot.* 107: 723–727. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr073>
- Hallé F. 1986. Modular growth in seed plants. – *Phil. Trans R. Soc. Lond.* 313: 77–87.
- Hallé F., Martin. R. 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.). – *Adansonia*. 8: 475–503.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and forests. Berlin. 441 p.
- Jeannoda-Robinson V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes, thèse, université de Montpellier.
- Klimešová J., Martínková J., Pausas J.G., de Moraes M. G., Herben T., Yu F.-H., et al. 2019. Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. – *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 40: 125–485. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125485>
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bituyugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. – *Contemporary Problems of Ecology*. 8 (5): 584–597. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050091>
- Kuznetsova T.V., Timonin A.K. 2017. Sotsvetiye: morfologiya, evolyutsiya, taksonomicheskoye znachenie (primeniye komplementarnykh podkhodov) [Inflorescence: morphology, evolution, taxonomic significance (application of complementary approaches)]. Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Lazkov G.A. 2016. Labiatae (Family Labiatae Juss.) in flora of Kyrgyzstan. – *KH Bot. Monograph et Revisions* 1: 1–384.
- Markov M.V. 1990. Populyatsionnaya biologiya rozetochnykh i polurozetochnykh maloletnykh rasteniy [Population biology of rosette and semi-rosette short-lived plants]. Kazan. 178 p. (In Russ.).
- Mathieu A., Courne'de P.-H., Barthélémy D., de Reffye P. 2008. Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. – *Ann. Bot.* 101: 1233–1242. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm171>

- Mikhailova T.D. 1972. Pobegoobrazovaniye i zhiznennaya forma *Astragalus macropodium* Lipsky. [Shoot formation and life form of *Astragalus macropodium* Lipsky]. – Nauch. dokl. vyssh. shkoly. Biol. nauki. 6: 49–54 (In Russ.). Mikhalevskaya O.B., Tikhonova V.L. O sezonnom ritme rosta pobegov lapchatki pryamostoyachey. [On the seasonal growth rhythm of *Potentilla erectus* shoots]. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 81 (3): 100–107.
- Musina L.S. Pobegoobrazovaniye i stanovleniye zhiznenny formy nekotorykh rozetkoobrazuyushchikh trav. [Shoot formation and formation of the life form of some rosette-forming herbs]. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 81 (6): 123–132.
- Notov A.A., Kuznetsova T.V. 2004. Architectural units, axuality and their taxonomic implications in Alchemillinae. – Wulfenia. 11: 85–100.
- Orazova A. 1964. Rod *Phlomis* L. [Genus *Phlomis* L.]. – In: Flora Kazakhstan. Vol. 7. Alma-Ata. P. 394 (In Russ.).
- Plennik R.Ya., Kuznetsova G.V. 1976. The formation of polycarpic shoots in the rosette species of the gg. *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC. in the southeastern Altai. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 81 (4): 107–117 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. – Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 6: 7–204 (In Russ.).
- Savinykh N.P. 1999. Shoot formation, morphogenesis of *Veronica gentianoides* Vahk. (Scrophulariaceae) and the origin of semirosette grasses. – Bot. Zhurn. 84 (6): 20–31 (In Russ.).
- Savinykh N.P. 2006. Genus *Veronica*: morphology and evolution of life forms. Kirov. 324 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I., Kagarlitskaya T.N. 1972. The great life cycle and evolutionary relationships of life forms in some species of *Veronica* L. section *Pseudolysimachium* Koch. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 77 (6): 81–98 (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1977. On the basic “architectural models” of herbaceous perennials and the modes of their transformation. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 82 (5): 112–128 (In Russ.).
- Serebryakova T.I., Petukhova L.V. 1978. “Architectural model” and life forms of some herbaceous Rosaceae. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 83 (6): 51–64 (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1979. Models of shoot formation and some evolutionary trends in the genus *Gentiana* L. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 84 (6): 97–109 (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1981. Life forms and models of shoot formation in overground-creeping herbs. – In: Zhiznennyye formy: struktura, spektr i evolyutsiya. Moscow. P. 161–177 (In Russ.).
- Serebryakova T.I., Bogomolova T.V. 1984. Patterns of shoot formation and life forms in the genus *Viola* (Violaceae). – Bot. Zhurn. 69 (6): 729–742 (In Russ.).
- Serebryakova T.I., Pavlova N.R. 1986. Shoot formation, developmental rhythm and vegetative propagation in the section *Potentilla* section of the genus *Potentilla* (Rosaceae). – Bot. Zhurn. 71 (2): 154–167 (In Russ.).
- Shul'kyina T.V. 2015. The growth forms and architectural models of *Campanula* L. (Campanulaceae) species and their relationship with taxonomy. – In: Komarov memorial lectures. Vol. 41. Moscow, St. Petersburg. 100 p. (In Russ.).
- Smirnova O.V. 1976. Ob'yem schetnoy yedinitiy pri izuchenii tsenopopulyatsiy rasteniy raznykh biomorf [The volume of the counting unit in the study of plant cenopopulations of different biomorphs]. – In: Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura). Moscow. P. 72–80 (In Russ.).
- Talovskaya E., Cheryomushkina V. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). – Botany. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>
- Tatarenko I.V. 2015. Atlas of Root-Stem Modules of Orchids from Russia and Japan. Moscow. 238 p. (In Russ.).
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena. 615 p.
- Uranov A.A. 1967. Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsiy (vmesto predisloviya) [Ontogeny and age composition of populations (instead of a preface)]. – In: Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsiy tsvetkovykh rasteniy. Moscow. P. 3–8 (In Russ.).
- Zaitsev G.N. 1991. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow. 182 p. (In Russ.).