

**1.5. ИЛМҲОИ БИОЛОГӢ**  
**1.5. БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ**  
**1.5. THE BIOLOGICAL SCIENCES**

1.5.9. Ботаника  
1.5.9. Ботаника  
1.5.9. Botany

УДК 582.929:581.41  
ББК

**СТРУКТУРНО-  
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ  
ОСОБЕННОСТИ И  
ОНТОГЕНЕЗ КАЛЬЦИФИТА  
NERETA VAKHANICA  
ROJARK. (LAMIACEAE) –  
ЭНДЕМИКА ПАМИРА-АЛАЯ**

*Асташенков Алексей Юревич* - кандидат биологических наук, заведующий лабораторией популяционной биологии и биоморфологии. Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, 630090, Новосибирск, Российская Федерация, e-mail: [astal@bk.ru](mailto:astal@bk.ru)

*Черемушкина Вера Алексеевна* - доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, 630090, Новосибирск, Российская Федерация, e-mail: [cher.51@mail.ru](mailto:cher.51@mail.ru).

*Таловская Евгения Борисовна* - кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, 630090, Новосибирск, Российская Федерация, e-mail: [kolegova\\_e@mail.ru](mailto:kolegova_e@mail.ru)

*Бобоев Мариё Тиллоевич* - доктор биологических наук, председатель Хатлонского научного центра НАНТ, 735360, Куляб, Республика Таджикистан, e-mail: [b\\_mario@mail.ru](mailto:b_mario@mail.ru).

**ХУСУСИЯТҲОИ  
СТРУКТУРАЛИЮ  
МОРФОЛОГӢ ВА  
ОНТОГЕНЕЗИ КАЛСИФИИ  
NERETA VAKHANICA  
ROJARK. (LAMIACEAE) –  
ЭНДЕМИКИ ПОМИРУ  
ОЛОӢ**

*Асташенков Алексей Юревич* - номзади илмҳои биологӣ, мудири Лабораторияи биологияи популясионӣ ва биоморфологии Боғи ботаникии марказии Сибирии Шӯъбаи сибирии Академияи илмҳои Руссия, 630090, Новосибирск, Федератсияи Руссия, e-mail: [astal@bk.ru](mailto:astal@bk.ru)

*Черемушкина Вера Алексеевна* - доктори илмҳои биологӣ, профессор, ходими асосии илмии Лабораторияи биологияи популясионӣ ва биоморфологии Боғи ботаникии марказии Сибирии Шӯъбаи сибирии Академияи илмҳои Руссия, 630090, Новосибирск, Федератсияи Руссия, e-mail: [cher.51@mail.ru](mailto:cher.51@mail.ru).

*Таловская Евгения Борисовна* - номзади илмҳои биологӣ, ходими калони илмии Лабораторияи биологияи популясионӣ ва биоморфологии Боғи ботаникии марказии Сибирии Шӯъбаи сибирии Академияи илмҳои Руссия, 630090, Новосибирск, Федератсияи Руссия, e-mail: [kolegova\\_e@mail.ru](mailto:kolegova_e@mail.ru)

**Бобоев Мариё Тиллоевич** - доктори илмҳои биологӣ, директори Маркази илмии Хатлони Академияи миллии илмҳои Тоҷикистон, 735360, Кӯлоб, e-mail: b\_mario@mail.ru.

**STRUCTURAL-MORPHOLOGICAL FEATURES AND ONTOGENESIS OF *NEPETA VAKHANICA* POJARK CALCIFITH. (LAMIACEAE) – ENDEMIC TO THE PAMIR-ALAYA**

**Astashenkov Alexey Yurevich** - Candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Population Biology and Biomorphology. Central Siberian Botanical Garden SB RAS, 630090, Novosibirsk, Russian Federation, e-mail: astal@bk.ru

**Cheryomushkina Vera Alekseevna** - Doctor of Biological Sciences, Professor, Chief Researcher of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS, 630090, Novosibirsk, Russian Federation, e-mail: cher.51@mail.ru .

**Talovskaya Evgeniya Borisovna** - Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher. Central Siberian Botanical Garden SB RAS, 630090, Novosibirsk, Russian Federation, e-mail: kolegova\_e@mail.ru

**Boboev Mariyo Tilloevich** - Doctor of Biological Sciences, Director of Khatlon Science Center National Academy of Sciences of Tajikistan 735360, e-mail: b\_mario@mail.ru.

**Ключевые слова:** *Nepeta vakhanica*, кальцифит, эндемик, морфогенез, побегообразование, Памир.

В статье приведены результаты исследования по побегообразованию особей *Nepeta vakhanica* в условиях Памира. Установлено, что онтогенез особей простой, полный, состоит из фаз: первичный побег→главная ось→первичный куст. В развитии особей выявлена поливариантность: морфологическая и темпов развития. Различная поливариантность связана с влиянием погодных условий и конкретных мест произрастания.

**Калимаҳои калидӣ:** *Nepeta vakhanica*, калсифит, эндемик, морфогенез, ташиаккули инкишофи навдаҳо, Помир.

Дар мақола натиҷаҳои тадқиқот оид ба ташиаккули инкишофи навдаҳои *Nepeta vakhanica* дар Помир оварда шудаанд. Муқаррар карда шудааст, ки онтогенези фардҳо оддӣ ва мукамал буда, аз давраҳои зерин иборат аст: навдаи аввалия→меҳвари асосӣ→буттаи аввалия. Дар инкишофи фардӣ шакли поливариантӣ ошкор карда шуд: морфологӣ ва суръати инкишоф. Шаклҳои гуногуни поливариантӣ бо таъсири шароити иқлимӣ ва минтақаҳои мушаххаси афзоиши алоқаманд аст.

**Key words:** *Nepeta vakhanica*, calciphyte, endemic, morphogenesis, shoot formation, Pamir.

The article presents the results of a study of shoot formation of *Nepeta vakhanica* individuals in the Pamirs. It has been established that the ontogeny of individuals is simple, complete, and consists of the following phases: primary shoot→main axis→primary bush. Polyvariance was revealed in the development of individuals: morphological and development rates. Various polyvariance is associated with the influence of weather conditions and specific places of growth.

Кальцефитная растительность и растения-кальцефиты являются объектом пристального внимания исследователей-ботаников. Этот интерес связан с оригинальным составом сообществ, специфической физиологией растений и особенностями биологии видов [1-5]. В условиях Таджикистана растения-кальцефиты и кальцефитная растительность, как элемент естественной флоры, широко

распространены на Памире и в настоящее время слабо изучены. К кальцефитным растениям относятся некоторые представители *Nepeta*, одного из крупнейших родов семейства Lamiaceae. В Таджикистане таксоны этого рода в основном произрастают в высокогорьях в составе субальпийской и альпийской растительности на каменистых почвах [6], и только некоторые виды из sect. Capituliferae (Benth.) Rojark. освоили меловые субстраты, конгломераты и вместе с другими растениями образуют кальцефитные группировки. Изучение биологии кальцефитов и их морфологический анализ расширят знание о механизмах адаптации этой группы растений к своеобразным условиям обитания. В качестве объекта исследования выбран травянистый многолетник – *Nepeta vakhanica*. Цель нашей работы – изучение побегообразования и онтогенеза кальцефитного эндемика *Nepeta vakhanica*.

#### Материал и методы исследования

Исследования проводились в условиях Восточного Памира у подножья огипсованного сухого склона, образующего конгломераты, а также в каменистом русле временного водотока, примыкающего к руслу правого берега р. Памир. Для описания онтогенеза и структурно-морфологического разнообразия изучено не менее 100 особей разного онтогенетического состояния. При характеристике этапов развития и выделении фаз морфогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза [7-9]. Структурная организация побеговой системы описана согласно представлениям W.Troll [10], И.Г. Серебрякова [11], Т.И. Серебряковой [12], И.В. Борисовой, Т.А. Поповой [13]. В настоящее время эти подходы дополнены с позиции поливариантности онтогенеза и модульной организацией растений [14-16].

#### Результаты и их обсуждение

*Nepeta vakhanica* Rojark – котовник ваханский – эндемик Памиро-Алая. Стержнекорневой каудексовый поликарпик, развивающийся по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования. Вид относится к моноцентрической биоморфе. Ксерофит, кальцефит. Гемикриптофит (рис.1).



Рис. 1. Взрослое растение *Nepeta vakhanica* (фото Черемушкиной В.А.)

Онтогенез особей *N. vakhanica* схематично изображен на рис. 2.

Прорастание семян надземное и приходится в основном на осенний период. Проростки – двусемядольное растение с двумя парой настоящих листьев, хорошо выраженным гипокотилем и главным корнем. В год прорастания семян в пазухах всех

листьев закладываются боковые почки. После вегетации терминальная почка отмирает. За счет контрактильной деятельности главного корня базальная часть побега втягивается в субстрат.

На следующий год особи переходят в ювенильное состояние. Растение переходит к симподиальному нарастанию, в фазу главной оси. Как правило, формируется один побег возобновления, который разворачивается из боковой почки второго метамера прошлогоднего прироста первичного побега. Появившийся побег ортотропный, удлиненный, высотой 5,0-8,0 см. На его оси супротивно расположены: одна пара чешуевидных листьев, 1-2 пары переходных и 6-7 пар настоящих зеленых листьев.

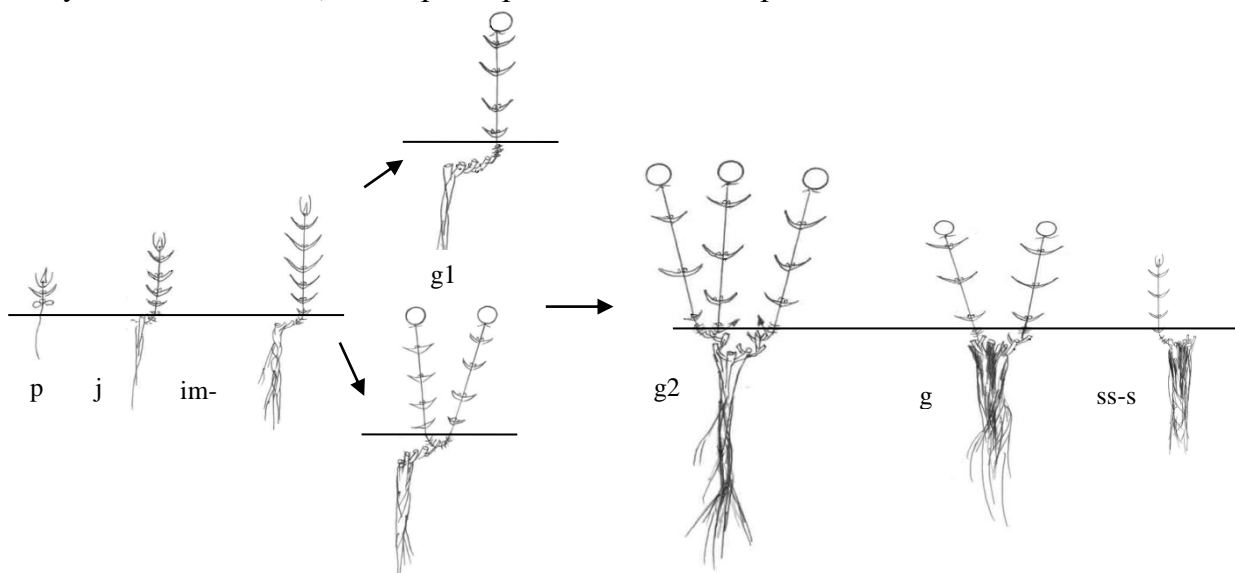


Рис. 2. Онтогенез особей *Nepeta vakhanica*.

Онтогенетические состояния: *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g1* – молодое генеративное, *g2* – зрелое генеративное, *g3* – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное; черта – уровень почвы, стрелки – переход из одного онтогенетического состояния в другое.

Междоузлия с зелеными листьями удлиненные, с чешуевидными и переходными укороченные. Листовая пластинка настоящих листьев обратнойцевидной формы на длинном черешке. Длина листа 0,8-1,0 см, ширина 0,7-1,2 см. Главный корень морщинистый, неветвящийся, более 5,0 см. После вегетации надземная часть побега отмирает. Сохранившийся под землей остаток (резид) принимает участие в формировании каудекса. Почка регулярного возобновления расположена в пазухе верхних метамеров, остальные почки не реализуются и становятся спящими.

На 3 год жизни, находясь в фазе главной оси, особи за один вегетационный сезон проходят имматурное и виргинильное онтогенетические состояния. Нередко в виргинильное состояние растения переходят на второй год.

Виргинильные особи однопобеговые, высотой 10,0-13,0 см. В структуре побега возобновления увеличивается число метамеров с чешуевидными листьями в базальной части побега (до 2-3). Каудекс одностолбчатый, представляет собой симподиальную систему, состоящую из коротких резидов. Главный корень не ветвится. Он достигает длины более 10,0 см.

Первое цветение у этого вида наступает рано. Нами установлено, что некоторые экземпляры зацветают на 3 год жизни.

У генеративных у особей *N. vakhanica* описана структурная поливариантность побегов, которая проявляется в разнообразии типов побегов и их цикличности. Нами выделено четыре варианта побегов: моноциклические удлиненные, моноциклические полурозеточные, моноциклические среднерозеточные, дициклические полурозеточные.

Разнообразие побегов связана с различным ритмом развития побегов в условиях Памира и конкретными условиями произрастания. Так, на твердом известняковом или на крупнокаменистом субстрате в русле временного водотока формируются моно-, и дициклические полурозеточные побеги. Формирование моноциклических среднерозеточных побегов связано с различной деятельностью верхушечной почки в течение сезона. Терминальная почка способна замирать при неблагоприятных внешних условиях (резкий перепад температур, влияние сильных ветров). Это приводит к сближению междоузлий надземной части и формированию верхней розетки. Последующие междоузлия генеративного побега удлиненные.

Наиболее распространенный вариант побега это – моноциклический удлиненный. Он встречается во всех изученных местообитаниях. Такой тип побега мы принимаем как основной тип. Структурно-функциональное строение генеративного побега схематически изображено на рис. 3. В зависимости от цикличности и типа побега метамерная протяженность отдельных зон может меняться.

НЗТ – расположенная всегда в субстрате базальная часть побега, состоящая из сближенноузловых метамеров, несущих чешуевидные листья. Боковые почки формируются в пазухе каждого листа и со временем могут отмирать.

ЗВ – расположенная в субстрате часть побега, находящаяся выше НЗТ, состоящая из метамеров с переходными листьями. В пазухах таких листьев закладываются почки будущих побегов возобновления.

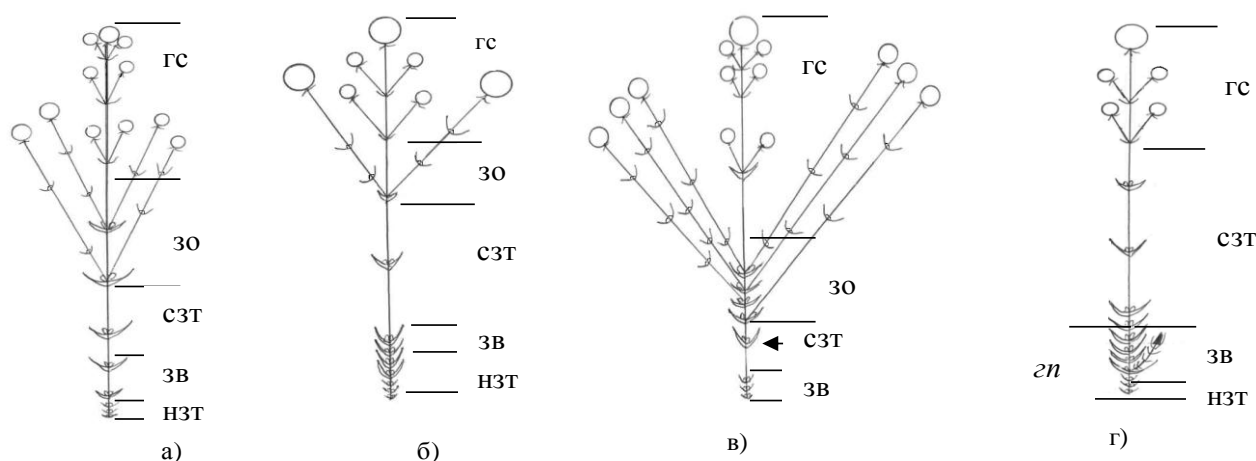


Рис. 3. Структурно-морфологическая поливариантность монокарпического побега *Nepeta vakhanica*.

а) моноциклический удлиненный, б) моноциклический полурозеточный, в) моноциклический среднерозеточный, г) дициклический полурозеточный; gn – годичный прирост.

ВЗТ – надземная часть побега, несущая настоящие зеленые листья с боковыми почками и выполняющая функцию фотосинтеза.

ЗО – надземная разветвленная часть побега, несущая настоящие зеленые листья. В зоне обогащения образуются паракладыи. В пазухах листьев формируются сериальные почки, которые остаются всегда нереализованными. Зона обеспечивает увеличение фотосинтезирующей поверхности, выполняет функцию размножения и расселения семян.

ГС – терминальная часть побега с удлиненными междоузлиями, выполняющая репродуктивную функцию.

У выделенных нами типов побегов отчетливо прослеживаются отличия в зоне возобновления. У особей, произрастающих на твердом известняковом субстрате, почка регулярного возобновления расположена на нижнем метамере; произрастающих на каменистом склоне – верхнем метамере.

Молодые генеративные особи, как правило, ветвятся, формируется первичный куст, однако некоторые экземпляры продолжают находиться в фазе главной оси. У кустящихся особей насчитывается 2-3 генеративных побега высотой 20,0-25,0 см. Выше по оси материнского побега листовая пластинка видоизменяется и в зоне главного соцветия редуцируется в брактею. Листовая пластинка настоящих листьев широкосердцевидной формы, длиной 4,0-4,8 см, шириной 2,0-2,4 см. Главное соцветие – фрондулезно-брактеозный кистевидный тирс, состоящий из супротивных дихазиев, заканчивающихся многочленными монохазиями. Генеративный побег в надземной сфере ветвится, образуются параклади I порядка. В пазухе каждого зеленого листа помимо основной почки после появления бокового побега закладывается одна сериальная почка, которая остается нереализованной. Каудекс одноглавый, в зависимости от условий произрастания он состоит из коротких или удлинённых резидов. Главный корень в апикальной части ветвится до II порядка.

Особи среднеговозрастного состояния представляют собой куст, состоящий из 4-6 генеративных разветвленных побегов, высотой более 25,0 см. Побегообразование осуществляется исключительно из почек регулярного возобновления. Спящие почки не реализуются и со временем могут отмирать. В подземной сфере покровные ткани каудекса и главного корня начинают разрушаться. Каудекс у особей, произрастающих на склоне среди камней, разветвленный, многоглавый с 2-3 длинными каудикалами. У особей, произрастающих на известняковом субстрате, каудекс компактный, многоглавый.

Старые генеративные особи – это кустящиеся растения, состоящие из 2-3 генеративных побегов. Побегообразование осуществляется из почек регулярно возобновления и из спящих почек, сохранившиеся на резиде каудекса. Главный корень веретенообразный с разрушенными покровными тканями.

Особи постгенеративного периода – это 1-2-х побеговые растения имматурного или виргинильного облика. Побег, как правило, развертывается из спящих почек, расположенных на каудексе. Главный корень сохраняется до конца онтогенеза.

### Заключение

Таким образом, онтогенез эндемика *N. vakhanica* простой, полный, состоит из фаз: первичный побег → главная ось → первичный куст. Особи переходят к цветению на 3 год жизни. Выделены четыре варианта побегов: моноциклические удлинённые, моноциклические полурозеточные, моноциклические среднерозеточные, дициклические полурозеточные. Поливариантность побегов связана с влиянием конкретных условий произрастания. Установлена разная метамерная протяженность зоны возобновления. Поливариантность побегов и развития особей обеспечивает устойчивое существование вида в составе флоры Центральной Азии.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФ в рамках научного проекта № 23-24-00254.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Семенова-Тян-Шанская А. М. Биология растений и динамика растительности меловых обнажений по р. Деркул // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1954. – Вып. 9. – С. 578-645.
2. WANG Cheng-Yuan, WANG Shi-Jie, RONG Li, LUO Xu-Qiang. Analyzing about characteristics of calcium content and mechanisms of high calcium adaptation of common pteridophyte in Maolan karst area of China[J] // Chin J Plant Ecol. – 2011. – Vol. 35. – No 10. – Pp. 106-1069.
3. Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Бобоев М.Т. Морфогенез и состояние ценопопуляции *Limonium chodshamumynense* Lincz. et Czuk. в Южном Таджикистане // Известия Академии Наук Республики Таджикистан. Отделение биологических и медицинских наук. – 2012. – № 1 (178). – С. 7-13.
4. О. Н. Демина, А. Ю. Королюк, Л. Л. Рогаль Кальцефитные степи Ростовской области // Растительность России. – 2016. – № 29. – С. 21-41.

5. Богданова, Е. С., Кавеленова, Л. М., Нестеров В. Н., Кузовенко О. А., Сарварова Р. Р., Табаленкова Г. Н., Розенцвет О. А. Особенности взаимосвязи редокс-метаболизма и структуры растений кальцефитов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2021 – Т. 14. – № 3. – С. 370-380.
6. Кочкарева Т.Ф. Семейство Lamiaceae // Флора Таджикской ССР. – Л., 1986. – Т. 8. – С. 104-142.
7. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР; Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950 – С. 179-196.
8. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.
9. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.
10. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. – Jena, 1964. – 615 p.
11. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
12. Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1977. – Т. 82. – № 5. – С. 112-128.
13. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботанический журнал.–1990. – Т. 75. – № 10.– С. 1420–1426.
14. Жукова Л.А., Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
15. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.
16. Савиных Н.П. Род Вероники: морфология и эволюция жизненных форм. – Киров.: ВятГПУ, 2006. – 324 с.

## REFERENCES

1. Semenova-Tyan-Shanskaya A. M. Plant biology and dynamics of vegetation of Cretaceous outcrops along the river. Derkul // Tr. Bot. Institute of the USSR Academy of Sciences. Ser. 3. Geobotany. – 1954. – Issue. 9. – pp. 578-645.
2. WANG Cheng-Yuan, WANG Shi-Jie, RONG Li, LUO Xu-Qiang. Analyzing about characteristics of calcium content and mechanisms of high calcium adaptation of common pteridophyte in Maolan karst area of China[J] // Chin J Plant Ecol. – 2011. – Vol. 35. – No. 10. – Pp. 106-1069.
3. Cheremushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Boboev M.T. Morphogenesis and state of the cenopopulation of *Limonium chodshamumynense* Lincz. et Czuk. in Southern Tajikistan // News of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan. Department of Biological and Medical Sciences. – 2012. – No. 1 (178). – P. 7-13.
4. Demina O.N., Korolyuk A.Yu., Rogal L.L. Calcephytic steppes of the Rostov region // Vegetation of Russia. – 2016. – No. 29. – P. 21-41.
5. Bogdanova, E. S., Kavelenova, L. M., Nesterov V. N., Kuzovenko O. A., Sarvarova R. R., Tabalenkova G. N., Rozentsvet O. A. Features of the relationship of redox metabolism and structures of calcephyte plants // Journal of the Siberian Federal University. Biology – 2021 – Т. 14. – No. 3. – P. 370-380.
6. Kochkareva T.F. Family Lamiaceae // Flora of the Tajik SSR. – L., 1986. – Т. 8. – P. 104-142.
7. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses // Proceedings of the BIN AN USSR; Ser. 3. Geobotany. Vol. 6. – М.; Л.: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1950 – P. 179-196.
8. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes // Biol. Sciences. – 1975. – No. 2. – P. 7-34.
9. Plant coenopopulations (Basic concepts and structure). – М.: Nauka, 1976. – 215 p.
10. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. – Jena, 1964. – 615 p.
11. Serebryakov I.G. Ecological morphology of plants. – М.: Higher School, 1962. – 378 p.
12. Serebryakova T.I. On the main “Architectural models” of herbaceous perennials and the modes of their transformation. // Bulletin of MOIP. Dept. biol. – 1977. – Т. 82. – No. 5. – P. 112-128.
13. Borisova I.V., Popova T.A. Diversity of the functional-zonal structure of shoots of perennial grasses // Botanical Journal.–1990. – Т. 75. – No. 10. – P. 1420–1426.
14. Zhukova L.A., Population life of meadow plants. – Yoshkar-Ola: RIIC “Lanar”, 1995. – 224 p.
15. Cheremushkina V.A. Biology of bows of Eurasia. – Novosibirsk: Nauka, 2004. – 280 p.
16. Savinykh N.P. Genus *Veronica*: morphology and evolution of life forms. – Киров.: VyatSPU, 2006. – 324 p.