

## ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ ОСОБЕЙ NERETA UCRAINICA (L.) (LAMIACEAE) В ВОСТОЧНОМ КАЗАХСТАНЕ

**Исследованы фазы морфогенеза особей *Nepeta ucrainica* L., произрастающих в условиях Восточного Казахстана. Описаны структурно-морфологическое строение побеговой системы, особенности побегообразования и формирования гипогеегенного корневища. Установлено, что особи последовательно проходят четыре фазы развития: первичный побег>главная ось>первичный куст>клон.**

*Nepeta ucrainica* L. – котовник украинский – относится к секции *Oxynepeta* Benth [1]. Вид сосредоточен в западной части Евразийского континента. На Европейской части современной России в меридиональном направлении произрастает от Волжско-Камской, Заволжской до Иртышской областей. Далее линия ареала проходит по Средней Азии от Аралокаспийского через Джунгаро-Тарбагатайскую и Тянь-Шанскую области до Памиро-Алая. В Западной Европе указывается в северной Румынии, Венгрии и Болгарии [2], [3].

Особи *N. ucrainica* произрастают в равнинных и горных степях, лугах, а также на открытых щебнистых и каменистых склонах гор различных экспозиций. Вид нередко встречается на галечниках, вдоль водотоков от равнин до среднего пояса [2], [3].

В работе подробно рассмотрены морфологические изменения в ходе морфогенеза надземных и подземных органов растений. При изучении онтогенеза и выделении фаз морфогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза [4], [5]. Структурная организация побеговой системы описана согласно представлениям W.Troll [6], И.Г. Серебрякова [7], Т.И. Серебряковой [8], И.В. Борисовой, Т.А. Поповой [9].

*N. ucrainica* – это травянистое поликарпическое, короткокорневищное растение, развивающееся по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования, относящееся к моноцентрической биоморфе. Гемикриптофит, по экологической приуроченности – ксерофит.

Морфогенез особей исследован в условиях Восточного Казахстана в каменистой мелкодерновинной степи (рис. 1).

Начальные этапы онтогенеза (проросток и ювенильное состояние) изучены в лабораторных условиях.

Прорастание семян надземное. Фаза первичного побега длится один вегетационный сезон. Проросток *N. ucrainica* – это двусемядольное растение с одним настоящим листом овальной формы. В год прорастания семян, нарастая моноподиально, растения переходят в следующее состояние.

Ювенильные растения первого года жизни представляют собой одиночный удлиненный побег высотой не более 3,0 см. После вегетации надземная часть первичного побега отмирает, а базальная часть втягивается в почву. На второй год, из боковой почки второго метамера, разворачивается побег возобновления, особи переходят к симподиальному нарастанию и в следующую фазу морфогенеза – главная ось. Обычно, в течение 2–3 лет, у растений формируется только один побег с высотой не более 3,0–3,5 см.

Условные обозначения: уровень субстрата; побег генеративный; побег скрытогенеративный; вегетативный побег; переход из одного онтогенетического состояния в другое; онтогенетические состояния: р – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное.

Появившийся побег на своей оси несет чешуевидные и настоящие листья. Ежегодно, после отмирания надземной удлиненной части побега, укороченное основание побега за счет контрактильной деятельности главного корня втягивается в субстрат. Подземный участок, на котором сохраняются две пары чешуевидных листьев, принимает участие в построении эпигеогенного корневища. Почкой регулярного возобновления становится боковая почка верхнего по положению метамера, расположенная на укороченной части побега.

На 3–4 год особи переходят в имматурное состояние. Это растения с одиночным ортотропным вегетативным побегом высотой 8,0–10,0 см. У особей происходит заметное усиление побегов последовательных порядков. Корневище компактное, на нем формируются 2–4 придаточных корней с эфемерными корнями II порядка. Главный корень утолщается и ветвится до I порядка. Длительность состояния 1 год.

Начиная с виргинильного состояния, особи переходят в фазу первичного куста, продолжительность которой, в типичном случае, растягивается до зрелого генеративного состояния. Сокращение этой фазы может быть обусловлено вытаптыванием растений. Побеги будущего года формируются в почках возобновления на втором, реже третьем метамере прошлогоднего прироста. Нижележащие и нереализованные боковые почки становятся спящими. В кусте насчитывается 2–3 побега высотой 10,0–15,0 см. Корневище продолжает формирование за счет оснований удлиненных побегов. Длина корневища не превышает 1,0–1,5 см, диаметр 1,0–1,2 см. На нем хорошо выражены

многолетние придаточные корни (4–6), достигающих длины главного корня. Главный и придаточные корни ветвятся до II–III порядка. Длительность данного состояния не превышает 2 лет.

Особи *N. usrainica* способны переходить к цветению на 5 год. В надземной сфере куст образован 2–3 генеративными побегами, которые могут быть все, или часть, скрытогенеративными. Цветущие побеги достигают высоты 30,0–35,0 см. Главное соцветие представляет собой закрытый (с редуцированным верхушечным цветком) фрондозный тирс, состоящий из далеко расставленных дихазиев (рис. 2г). Монокарпический побег в надземной части ветвится, образуя параклади I–II порядка. Синфлоренценция – пирамидальная метелка. В основании побега увеличивается число пар метамеров с чешуевидными листьями, их насчитывается 4–5. Почками возобновления становятся две супротивные боковые почки, находящиеся в пазухах чешуевидных листьев 3-го, реже 4-го метамера, остальные почки становятся спящими. Корневище, за счет продолжающейся кон-

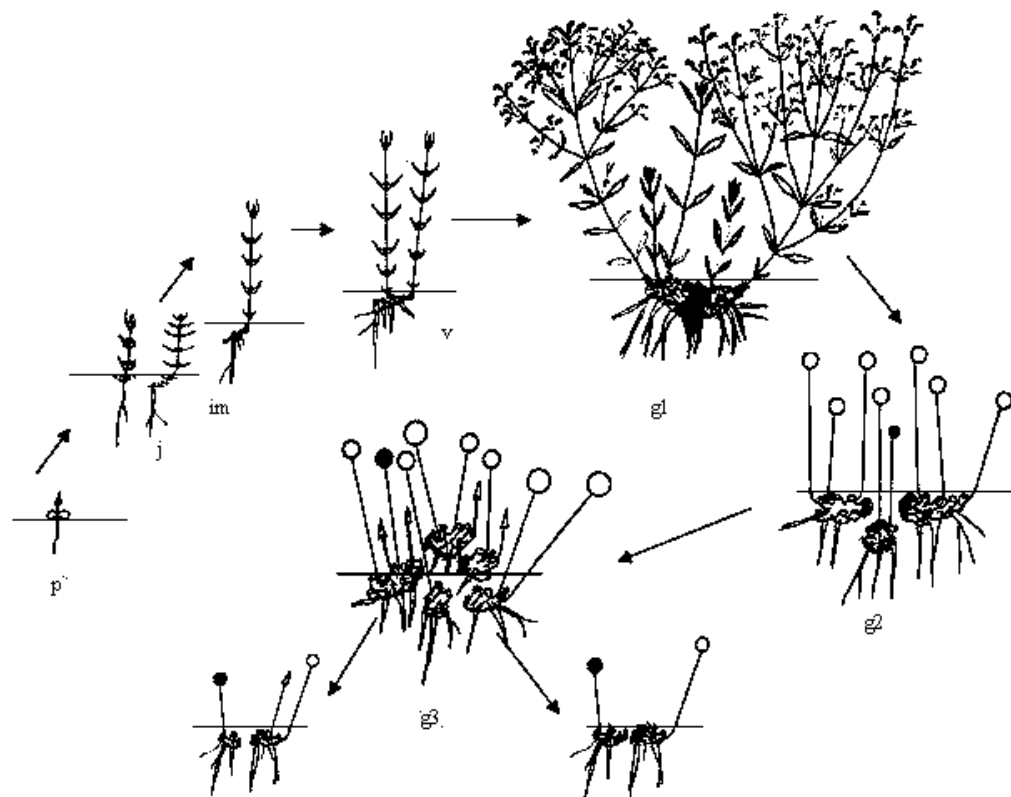
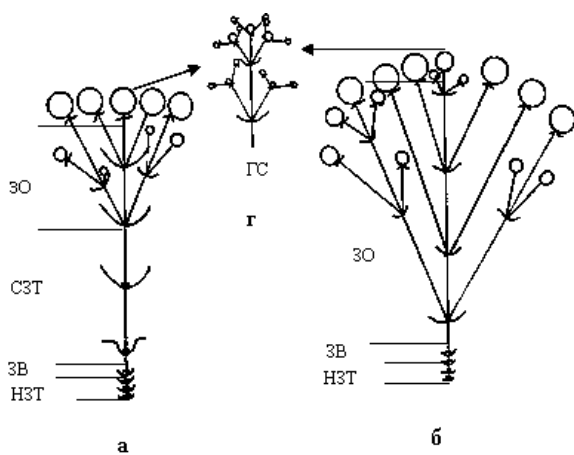


Рисунок 1. Онтогенез *Nepeta usrainica*

трактивной деятельности главного корня и придаточных корней, продолжается вытягиваться в субстрат. Корневище достигает длины 2,0–2,3 см, диаметра 1,5 см. На нем формируется от 15 до 18 придаточных корней, которые в свою очередь ветвятся до II порядка. За счет отмирания базальных частей побегов предыдущих лет, центральная часть корневища начинает разрушаться. Главный корень в этом состоянии плохо выражен среди придаточных корней. Он утолщенный, его ветвление не превышает III порядка. В данном состоянии происходит частичная партикуляция. Длительность состояния колеблется от 4 до 6 лет.

В зрелом генеративном состоянии происходит полная дезинтеграция особей. Начиная с этого состояния и до конца онтогенеза, особи находятся в фазе клона. Главный корень полностью отмирает. Процесс партикуляции особей *N. ussainica* может протекать двумя путями: 1) партикуляция происходит на многолетнем участке, ранее связывавшей главный корень и многолетнюю основу корневища, в результате чего материнская особь (первичный куст) полностью отмирает; 2) партикуляция протекает на любом участке многолетнего корневища, не затрагивая структуры первичного куста, в результате материнская особь сохраняется и существует вместе с дочерними партикулами.



НЗТ – нижняя зона торможения; ЗВ – зона возобновления; СЗТ – средняя зона торможения; ЗО – зона обогащения; ГС – главное соцветие; а, б – варианты строения монокарпического побега; г – строение соцветия.

Рисунок 2. Строение монокарпического побега *Nepeta ussainica*

В случае второго варианта распада образуются 3–4 близко расположенные дочерние партикулы, они не омоложены и стареют вместе с материнской особью. Дочерняя партикула ветвится. Побегообразование происходит за счет разворачивания двух, реже более, боковых почек, как правило, расположенных в узлах 3 или 4-го метамера, а также, нередко, из спящих почек. В партикуле развиваются 2–3 генеративных побега высотой не более 40,0 см. У каждой партикулы в данном состоянии формируются 1–3 хорошо выраженных придаточных корня, выполняющих функцию закоривания.

При рассмотрении структурно-зонального строения монокарпического побега *N. ussainica* в зрелом генеративном состоянии четко выделяются функциональные зоны: нижняя зона торможения (3–4 метамера), зона возобновления (1–2 метамера), средняя зона торможения (1–4 метамера), зона обогащения (4–6 метамеров), зона главного соцветия (3–5 метамеров). На рис. 2а схематично отображено строение генеративного побега. Нередко на побеге СЗТ не выражена, она преобразована в ЗО, которая представлена паракладиями (рис. 2б).

Клон старых генеративных особей представляет собой совокупность близкорасположенных кустящихся и некустящихся партикул. В данном состоянии кустящиеся дочерние партикулы, в свою очередь, также партикулируют. Партикуляция происходит на участке корневища между двумя придаточными корнями. Таким образом, число всех партикул может достигать 6–8. Каждая кустящаяся партикула состоит из 2–3 генеративных или скрытогенеративных побегов высотой не более 35,0 см. У некоторых партикул развиваются 1–2 вегетативных побега высотой не более 15,0 см. Побеги текущего года разворачиваются из почек возобновления и спящих почек, расположенных на прошлогодних приростах корневища. Корневище партикул длиной не более 2,0–3,0 см и не превышает 1,0–1,5 см в диаметре с хорошо видимыми отмершими частями.

Таким образом, онтогенез особей *N. ussainica*, изученный в условиях Восточного Казахстана в каменистой мелкодерновинной степи, неполный (особи отмирают в старом генеративном состоянии), сложный с полной партикуляцией в зрелом генеративном состоя-

нии и неоднократной партикуляцией дочерних партикул в старом генеративном состоянии. Растения проходят следующие фазы морфогенеза:

неза: первичный побег > главная ось > первичный куст > клон.

03.02.2014

**Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований  
(проект №12-04-00104-а)**

**Список литературы:**

1. Буданцев А.Л. Конспект рода *Nepeta* (Lamiaceae) // Бот. журн. – 1993. – Т. 78. – №1. – С. 93–106.
2. Пояркова А.И. Род *Nepeta* (Lamiaceae). Флора СССР. М., Л.: Наука. – 1954. – Т. 20. – С. 286–437.
3. Цукерваник Т.И. Род *Nepeta* (Lamiaceae). Определитель растений средней Азии. Ташкент: «Фан». – 1987. С. 44–58.
4. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Наука. – 1950. – 176 с.
5. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. – 1976. – 216 с.
6. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. – Jena. Fischer Verlag. – 1964. – 615 p.
7. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 1962. – 378 с.
8. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1977. – Т. 82. – вып. 5. – С. 112–128.
9. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. – 1990. – Т. 75. – №10. – С. 1420–1426.

Сведения об авторе:

**Алексей Юрьевич Асташенков**, старший научный сотрудник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, лаборатории лекарственных и пряно-ароматических растений, кандидат биологических наук  
630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, тел. (383) 339-97-55,  
e-mail: astal@bk.ru