

**Трансформация жизненных форм
и онтогенетическая структура ценопопуляций
Nereta pulchella Pojark.
в условиях Аксу-Жабаглинского заповедника**

А. Ю. АСТАШЕНКОВ¹, В. А. ЧЕРЕМУШКИНА¹, А. В. ГРЕБЕНЮК², С. Д. ДЖУМАНОВ³

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

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2
E-mail: AGrebenjuk@binran.ru

³ Аксу-Жабаглинский государственный заповедник (Южно-Казахстанская область)
131610, Жабаглы, ул. Абая, 8
E-mail: samat.reserve@mail.ru

Статья поступила 18.04.2017

Принята к печати 02.06.2017

АННОТАЦИЯ

Приводятся результаты изучения онтогенеза и структурно-морфологических особенностей особей разных жизненных форм *Nereta pulchella* Pojark. (Lamiaceae). Охарактеризованы эколого-ценотические условия местообитаний вида в пределах Аксу-Жабаглинского заповедника. Установлено, что *N. pulchella* распространена от среднегорья до субальпийского пояса. Представлена оценка состояния ценопопуляций в двух типах растительных сообществ. В зависимости от различных эколого-ценотических условий особи *N. pulchella* формируют две жизненные формы – стержнекорневую каудексовую и короткокорневищно-стержнекорневую. Особи этих биоморф проходят полный сложный онтогенез. Для первой биоморфы описаны фазы морфогенеза: первичный побег → главная ось → первичный куст → клон, для второй – первичный побег → главная ось → первичный куст → кустящаяся партикула → некустящаяся партикула. Исследованные ценопопуляции нормальные, переходные к зрелым, устойчивые, неполночленные. Эколого-ценотический и структурно-морфологический анализ позволил выявить в морфогенезе особей вида *N. pulchella* ряд признаков, обусловленных филогенетическими отношениями с близкородственными таксонами.

Ключевые слова: *Nereta pulchella*, морфология, жизненные формы, онтогенез, морфологическая адаптация, ценопопуляции, Аксу-Жабаглы.

Район Аксу-Жабаглинского заповедника, современные границы которого охватывают западные отроги Таласского Алатау и час-

тично Угамского хребта со своими отличающимися природными комплексами, привлекал внимание ботаников начиная с XIX в.

Исследования, проводимые на заповедной территории, в основном касались анализа растительности, где соседство элементов Среднеазиатской и Западно-Тянь-Шаньской флор придают уникальность этому району [Коровин, 1962; Кармышева, 1973; Рачковская, 2016; и др.]. С помощью структурно-морфологического анализа представляется объективно возможным выявить механизмы морфологической адаптации и устойчивого развития особей видов в контрастных условиях обитания. Популяционно-онтогенетический метод, широко применяемый в современной биологии, позволяет изучить состояние природных ценопопуляций в различных эколого-фитоценотических условиях и прогнозировать дальнейшее их развитие под влиянием биотических и абиотических факторов [Заугольнова, 1994]. В мире используют различные подходы к анализу структуры растений. Они основаны на исследовании характера нарастания и ветвления основных структурных единиц побеговой системы – модулей разного ранга [Серебряков, 1962; Troll, 1964; Halle, Oldeman, 1970; Гатцук, 1974; Серебрякова, 1977; Bell, Tomlinson, 1980; Barthélémy, Caraglio, 2007; Савиных, Черемушкина, 2015]. Вслед за М. Т. Мазуренко [1986], авторы рассматривают структурный облик особи на определенном этапе (в конкретном онтогенетическом состоянии) как онтобиоморфу. Развитие структуры особи в онтогенезе проходит через ряд фаз морфогенеза [Смирнова и др., 1976; Серебрякова, 1980; Шафранова и др., 2009], а внешние условия определяют разнообразные пути этих процессов [Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995] и приводят к высокой поливариантности развития особей и побеговых структур [Пичугина, Савиных, 2006; Черемушкина, Асташенков, 2014; Асташенков, 2015; Таловская (Колегова), 2015]. Некоторые вопросы морфологической адаптации особей *Scutellaria cordifrons* Juz., произрастающих в пределах заповедника, изучены ранее авторами настоящей статьи [Черемушкина и др., 2016]. Подобные работы проводятся А. А. Иващенко [2016]. Используя комплексный подход, автор изучил некоторые биологические особенности *Delphinium confusum* M. Pop.: приведена детальная эколого-ценотическая характеристика сообществ с участием живокости

и получены результаты многолетних наблюдений за состоянием популяции вида. Подобные исследования вносят существенный вклад в познание развития разных видов растений на охраняемых природных территориях.

Цель работы – изучение особенностей онтогеногенеза, онтогенетической структуры ценопопуляций *Nereta pulchella* Pojark. в различных сообществах заповедника Аксу-Жабаглы, а также выявление морфобиологических способов адаптации вида к условиям среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Жизненная форма, особенности побегообразования и онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) *N. pulchella* детально изучены в двух типах растительности – высокогорных и среднегорных лугах (рис. 1).

Приуроченность вида к типам растительности в пределах заповедника приведена согласно классификации Е. И. Рачковской [2016]. При изучении онтогенеза принята концепция дискретного описания процесса [Работнов, 1950; Уранов, 1975] и его поливариантности [Жукова, 1995]. Онтобиоморфа, фазы морфогенеза и структурная организация побеговой системы описаны согласно представлениям И. Г. Серебрякова [1962], W. Troll [1964], О. В. Смирновой с соавт. [1976], А. П. Хохрякова [1978], М. Т. Мазуренко [1986], И. В. Борисовой, Т. А. Поповой [1990], а также авторами настоящей статьи [Черемушкина, Асташенков, 2014]. Календарный возраст особей установлен с помощью прямого подсчета годичных колец на анатомическом срезе каудекса, а также по количеству сохранившихся ежегодных резидов. Онтогенетическая структура ценопопуляций определена как соотношение разных онтогенетических групп в ЦП. Онтогенетический спектр описывался на основе учета особей на 50–70 площадках размером 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной 1 м, которые располагались вдоль и поперек склона. При характеристике ЦП использованы классификации по абсолютному максимуму онтогенетических групп [Уранов, Смирнова, 1969], а также “дельта-омега” Л. А. Животовского [2001]. Рассчитаны следующие демографические показатели: индекс возрастности (Δ) [Ура-

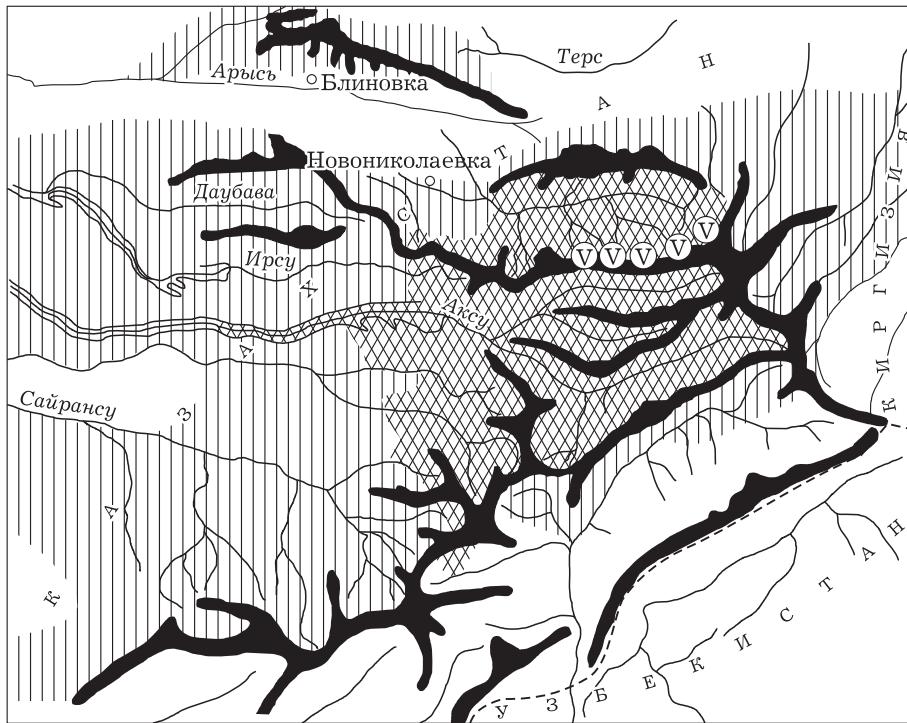


Рис. 1. Карта границ Аксу-Жабаглинского заповедника, О – места исследований

нов, 1975], и эффективности (ω) [Животовский, 2001], индекс восстановления (I_v) Л. А. Жуковой [1995], модифицированный Н. В. Глотовым [1998]. Показатели экологической плотности (P_e) даны согласно Ю. Одому [1986].

ЦП 1 исследовалась в ущелье Улькен-Кайнды на склоне северной экспозиции субальпийского пояса в мезофильном редколесье из *Juniperus turkestanica* Kom. и *J. seravshanica* Kom. в разнотравно-злаковом луговом сообществе, закустаренном *Rosa kokanica* Regel, *R. Alberti* Regel. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) составляло 90–100 %, высота подстилки из ветоши – 30–40 см. В сообществе преобладали *Polygonum biaristatum* Aitch. et Hemsl. – 35 %, *Alopecurus himalaicus* Hook. f. – 40 %, *Poa bulbosa* L. – 10 %, из разнотравья присутствовали *Aegopodium podagraria* L., *Galium pamiroalaicum* Pobed., *Thalictrum collinum* Wall., *Ligularia songarica* (Fisch.) Ling., *Myosotis silvatica* Hoffm., *Scutellaria cordifrons* Juz., *Stachyopsis oblongata* (Schrenk) M. Pop., *Allium fetissovi* Regel, *Achillea millefolium* L., *Iris sogdiana* Bunge, *Polygona hybrida* DC. и др. ЦП 2 изучалась в окрестностях оз. Айнакуль на верхней границе

среднегорья северо-восточной экспозиции лавинных лотков над обвалом левого борта р. Джабаглы – в лугово-степном сообществе, закустаренном *Lonicera simulatrix* Pojark., *L. nummulariifolia* Jaub. et Spach. ОПП 80–90 %, сообщество слагали виды: *Alopecurus pratensis* L. – 40 %, *Calamagrostis holciforme* Jaub. et Spach – 25 %, *Elytrigia repens* (L.) Nevski. – 15 %, из разнотравья – *Veronica spuria* L. *Pilosella procera* (Fr.) F. W. Schultz et Sch. Bip., *Hieracium virosum* Pall., *Seseli schrenkianum* (C. A. Mey. ex Schischk.) Pimenov et Sdobnina.

РЕЗУЛЬТАТЫ

N. pulchella – эндемик западной части Таласского Алатау. Особи вида произрастают в субальпийском поясе и верхней полосе лесного пояса в луговых ценозах [Пояркова, 1953]. Исследования в пределах бассейна р. Жабаглы показали, что *N. pulchella* предпочитает различные экспозиционные варианты северного макросклона Таласского хребта. Верхняя граница распространения проходит по субальпийскому поясу осевой части

хребта, вид произрастает на щебнисто-мелкоземистых и горно-луговых почвах. Наибольшее обилие *N. pulchella* достигается в разнотравно-злаковых субальпийских лугах. Обычно растение образует аспект по бортам рукавов временных водотоков и в микропонижениях. Нижняя граница обитания проходит по луговому среднегорью, где особи *N. pulchella* произрастают на открытых участках увалистого мезорельефа, принимая незначительное участие в сложении лугово-степных ценозов на горно-луговых и темно-коричневых почвах.

Структурно-морфологический анализ особей показал, что в условиях Аксу-Жабаглинского заповедника *N. pulchella* формирует две жизненные формы: стержнекорневую каудексовую и короткокорневищно-стержнекорневую.

Внутри стержнекорневой каудесковой биоморфы выделяется две онтобиоморфы – компактно-каудексовая и рыхлокаудексовая. Обычно стержнекорневая компактно-каудексовая онтобиоморфа формируется в крайних экологических условиях на границе верхнего предела произрастания вида в криомезофитных лугах субальпийского пояса. Рыхлокаудексовая онтобиоморфа развивается в более ксерофитных условиях на нижнем пороге распространения вида обычно в лугово-степных сообществах. Наиболее часто в пределах заповедника встречается короткокорневищно-стержнекорневая жизненная форма, которая формируется на склонах гор в условиях среднетравных мезофитных разнотравных лугов. Становление данной жизненной формы связано с трансформацией рыхлокаудексовой онтобиоморфы при повышенном увлажнении, задернованности и уплотненности луговых почв.

Ниже приводится описание онтогенеза особей рыхлокаудексовой онтобиоморфы (рис. 2, I). Особи остаются моноцентрическими в течение всей жизни.

Прорастание семян надземное, приходится на конец летних месяцев. Первичный побег ортотропный, удлиненный, на его оси, кроме семядольных, развивается одна пара настоящих зеленых листьев. В год прорастания семян, продолжая нарастать моноподиально, удлиняется ось растения, на которой формируются последовательно 2–3 пары на-крест супротивно расположенных листьев с

удлиненными метамерами. Растения переходят в ювенильное состояние. В пазухах всех листьев закладываются почки.

После вегетации первичный побег засыпает и отмирает до первого удлиненного метамера. Его базальная часть за счет контрактильной деятельности главного корня втягивается в почву. Сохранившийся остаток побега – первый резид, участвует в формировании каудекса.

На следующий год из одной почки, сохранившейся в семядольном узле, развертывается удлиненный ортотропный побег возобновления. Противоположная почка не реализуется и становится спящей. Особи, находясь в ювенильном состоянии, переходят к симподиальному нарастанию и в следующую фазу морфогенеза – главную ось. Побег возобновления состоит из удлиненных метамеров, первый из которых несет чешуевидные листья, следующие 3–4 метамера – зеленые. Почкой регулярного возобновления оказывается закрытая почка, расположенная в узле первого метамера, противоположная ей не реализуется и становится спящей. Длительность состояния не превышает двух лет.

На третий год особи переходят в имматурное состояние. В течение двух, реже более, лет особи нарастают одним побегом замещения. Он развивается из одной боковой почки регулярного возобновления. В его структуре увеличивается число метамеров с зелеными листьями (до 5–6), также появляется зона, состоящая из одного метамера с переходными листьями.

При таком развитии, одним побегом замещения, формируется симподиальная ось каудекса, состоящая из укороченных резидов (рис. 3, a).

На 5–6 год растения переходят в фазу первичного куста и следующее онтогенетическое состояние – виргинильное. Первое ветвление осуществляется в результате развития двух почек, сохранившихся на резиде от прошлогоднего побега. Разветвленный резид становится основой для развития двух осей каудекса, каждая из которых в дальнейшем (в течение 2–3 лет) нарастает симподиально по типу главной оси (см. рис. 3, б). Подобное ветвление описано как архитектурный комплекс в онтоморфогенезе особей *N. mariae*, однако у этого вида он образует-



Рис. 2. Онтогенез особей *Nepeta pulchella* разных онтобиоморф: I – рыхлокаудексовой, II – компактно-каудексовой.

Онтогенетические состояния: р – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; 1 – побег вегетативный, 2 – побег генеративный, 3 – побег ветвления вегетативный; _____ – уровень почвы, → – переход из одного онтогенетического состояния в другое и его варианты

ся в структуре растений зрелого генеративного состояния [Асташенков, Черемушкина, 2016].

У виргинильных особей происходит структурно-функциональная перестройка побега возобновления. В его базальной подземной части возникает укороченный участок с тремя сближенными метамерами, несущими чешуевидные листья. Почка регулярного возобновления перемещается на третий метамер. Не реализовавшиеся почки становятся спящими, они со временем подрастают и сохраняются длительное время. Надземная часть состоит только из удлиненных метамеров, одного, несущего переходные листья, и 8–9 метамеров с зелеными листьями. В зоне настоящих листьев пазушные почки раскрываются, формируя побеги, несущие одну пару листьев.

В подземной сфере главный корень ветвится до II–III порядков, вместе с этим на

каудексе появляются эфемерные придаточные корни, увеличивающие объем всасывания питательных веществ.

Главная особенность этого состояния заключается в горизонтальном направлении нарастания осей каудекса. У особей *N. pulchella* за счет уплотненной почвы и сильного задержания контрактильная деятельность корня ослабевает, в результате чего погружение резидов затруднено, что приводит к плахиотропному нарастанию каудекса.

Длительность виргинильного состояния не превышает 1–2 вегетационных периодов.

На 6–7 год растения зацветают. В кусте развиваются генеративные и вегетативные побеги. Генеративные побеги удлиненные, ортотропные. Они развертываются из почек регулярного возобновления. Ветвление резида за счет реализации двух почек имеет периодичность в 3–4 года. Монокарпический по-

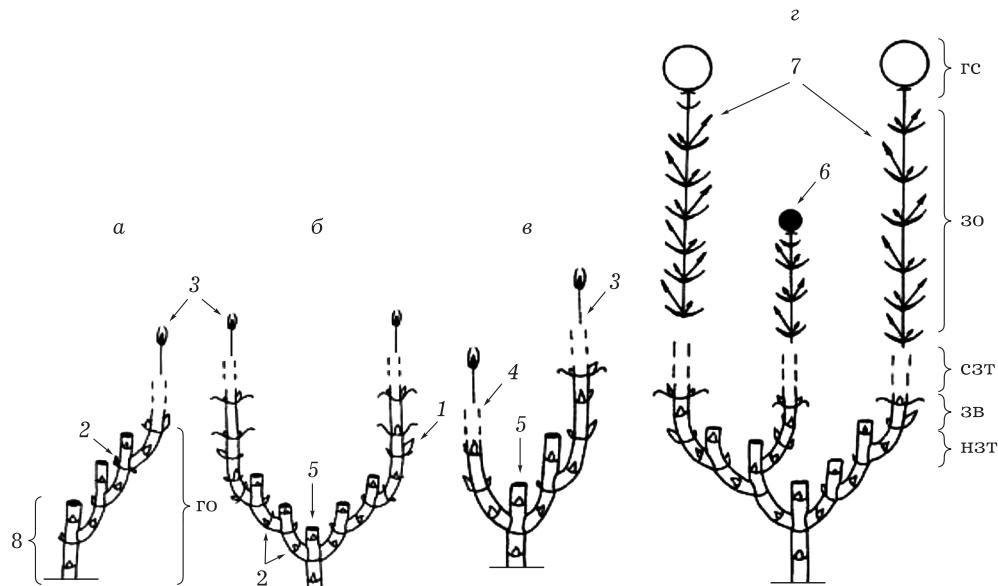


Рис. 3. Способы ветвления и характер нарастания особей *Nepeta pulchella*.

1 – почка возобновления; 2 – почка спящая; 3 – побег, развернувшийся из почки возобновления; 4 – побег, развернувшийся из спящей почки; 5 – резид разветвленный; 6 – побег скрытогенеративный; 7 – побег боковой вегетативный; 8 – укороченный резид; нзт – нижняя зона торможения; зв – зона возобновления; сзт – средняя зона торможения; зо – зона обогащения; гс – зона главного соцветия

бег состоит из укороченной базальной части, несущей 3–4 сближенно-узловых метамера с чешуевидными листьями и удлиненной части, имеющей расставленно-узловые метамеры с 1–2 переходными и 7–8 зелеными листьями. Заканчивается побег открытым фрондулезно-брakteозным соцветием, которое представляет собой колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных двойных дихазиев. Нередко боковые цветки дихазия II порядка недоразвиты, что приводит к формированию монодихазиев. Генеративные побеги в надземной части ветвятся. Длина боковых побегов II порядка варьирует от 1,0 до 3,5 см.

Вегетативные побеги формируются из спящих почек и структурно подобны побегам виргинильных особей.

Каудекс разветвленный, состоит из 2–3 плахиотропно нарастающих каудикул, каждая из которых образована разветвленной симподиальной системой укороченных резидов разного возраста и порядка (см. рис. 3, в, г). Ежегодно на его поверхности формируются придаточные корни. Главный корень утолщается и веретенообразно перекручивается.

Длительность состояния не превышает 3–4 года.

На 9–11 год, пребывая в фазе первично-куста, растения переходят в зрелое генеративное состояние. Побегообразование осуществляется в результате развития двух, реже трех почек возобновления, а также спящих почек, сохранившихся на многолетних частях каудекса, которые способны ветвиться. В результате их реализации увеличивается число побегов и фитомасса растений. В структуре куста различают генеративные и вегетативные побеги, развитие которых связано с деятельностью почек возобновления и спящих. В типичном случае строение монокарпического побега имеет следующий порядок функциональных зон (см. рис. 3, г).

НЗТ – нижняя зона торможения, расположенная в почве ортотропная базальная часть побега, состоящая из одного укороченного метамера с чешуевидными листьями. Боковые почки формируются в пазухе каждого листа, они не реализуются и впоследствии могут отмирать. Метамер этой зоны является основой для резида.

ЗВ – зона возобновления, расположенная в почве ортотропная базальная часть побега выше НЗТ, состоящая из двух укороченных метамеров с чешуевидными листьями. Как

правило, реализуются почки второго и третьего метамера побега или как вариант по одной из почек этих метамеров. В этом случае развиваются более крупные почки с большим набором зачаточных элементов будущих побегов. Противоположные почки функционально становятся спящими, нередко они ветвятся. Потенциально из них развиваются пролептические побеги, которые функционально усиливают побегообразование. Метамеры этой зоны входят в состав укороченного резида.

СЗТ – средняя зона торможения – это подземно-надземный ортотропный участок побега, расположенный на поверхности почвы протяженностью 1–2 метамера с удлиненными междуузлиями, несущий переходные зеленые листья с нереализованными боковыми почками. Функционально эта зона участвует в фотосинтезе растения. Ее первый метамер ограничивает некроз монокарпического побега и может входить в состав резида.

ЗО – зона обогащения – надземный, ортотропный с зелеными листьями разветвленный участок побега, расположенный выше СЗТ, состоящий из 9–10 удлиненных метамеров. В этой зоне формируются боковые вегетативные удлиненные побеги II порядка. Их развитие и длина зависят от положения в зоне. Наиболее развитыми (с максимальной длиной 7,0–10,0 см) оказываются побеги в средней части зоны. Функциональная нагрузка зоны – увеличение фотосинтезирующей поверхности. Ежегодно она отмирает до первого метамера с переходными листьями.

ГС – главное соцветие – участок протяженностью в 6–7 метамеров с расставленными 1–2 нижними узлами. Функциональность зоны – репродуктивная.

Каудекс растений зрелого генеративного состояния многоглавый, он разрастается по периферии, что приводит к разрыхлению всей особи. Его основу слагают многолетние утолщенные каудикулы, число которых может достигать 3–5. Некроз внутренних тканей резидов и многолетних структур каудекса приводит к его частичной партикуляции. Разрушение целостности каудекса сопровождается образованием в нем полостей и дупел. Одновременно с этим с проксимальной стороны начинает разрушаться главный корень, дезинтеграция которого проходит по линии

паренхимных лучей. Центральная часть куста заполнена плотными частичками почвы.

Точно подсчитать длительность этого состояния из-за разрушения целостности каудекса не представляется возможным, однако по числу сохранившихся резидов установлен приблизительный возраст отдельных взрослых особей, который приближается к 20-летнему.

Старое генеративное состояние характеризуется частичной партикуляцией рыхлого куста. Разрушение особи происходит по линии отдельных многолетних структур каудикул, что приводит к разрыхлению ее надземной части. Каждая каудикула имеет связь с проводящей системой главного корня. Побегообразование происходит за счет развертывания почек регулярного возобновления и спящих. В побеговой системе различают генеративные, вегетативные и скрытогенеративные побеги. Под скрытогенеративным побегом понимается побег, неспособный к полноценному цветению, ось которого заканчивается зачаточными элементами генеративной сферы. Такие побеги обычно развиваются из спящих почек.

В постгенеративном периоде (субсенильное и сенильное состояния) у особей происходит полная партикуляция, в результате чего обособляются ветвящиеся многолетние каудикулы. Растения переходят в завершающую фазу морфогенеза – клон. Он рыхлый, партикулы не омоложены, имеют остатки латеральной проводящей системы от главного корня. Структура партикулы представлена 2–5 одноосными, реже ветвящимися, вегетативными побегами, развивающимися из спящих почек, сохранившихся на многолетних резидах. Заканчивается онтогенез отмиранием последней жизнеспособной партикулы. В некоторых случаях, при повышенном увлажнении почвы микрорельефа, в результате ускоренного перегнивания многолетних частей, полная партикуляция может наступить в старом генеративном состоянии. Нередко в постгенеративном периоде материнская особь полностью отмирает.

Стержнекорневая компактнокаудексовая онтобиоморфа описана в ущелье р. Улькен-Кайнды на криомезофитном лугу высокогорного пояса на выровненном пологом рельефе гребневой части северной экспозиции хребта.

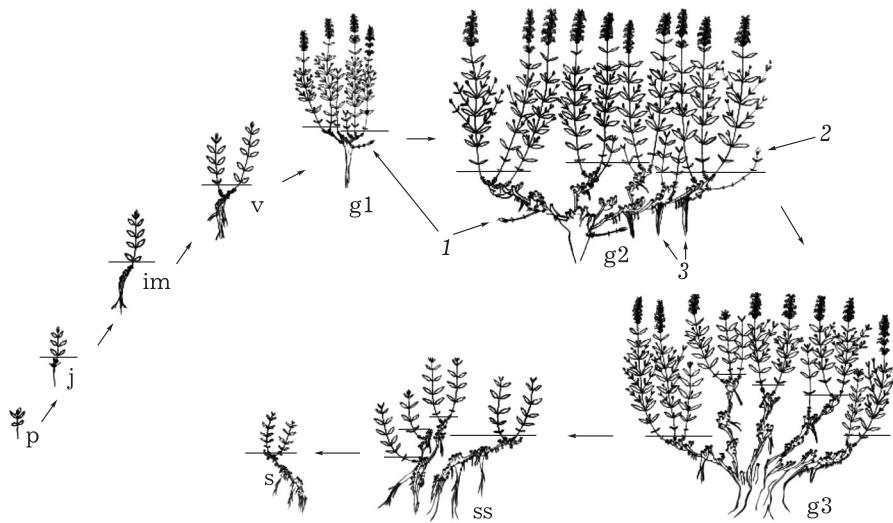


Рис. 4. Онтогенез особей *Nepeta pulchella* короткокорневищно-стержнекорневой биоморфы.

1 – геофильная удлиненная часть растущего побега; 2 – побег (моноциклический) с базальной удлиненной геофильной частью; 3 – придаточный корень “центр закрепления”. Усл. обозн. см. на рис. 2

Особи в течение всего онтогенеза остаются моноцентрическими. Особенность развития этой онтобиоморфы заключается в формировании только укороченных резидов, орто-тропном нарастании каудикул и тесном их взаиморасположении. В отличие от рыхлокаудексовой онтобиоморфы, у компактнокаудексовой в результате полной партикуляции куста в постгенеративном периоде формируется компактный клон. Порядок и набор фаз морфогенеза этой биоморфы соответствуют рыхлокаудексовой (см. рис. 2, II).

Трансформация рыхлокаудексовой биоморфы в короткокорневищно-стержнекорневую отмечена у особей, произрастающих в сообществах среднетравных лугов субальпийского пояса на горно-луговых задернованных почвах, на склонах, по ложбинам и времененным водотокам, в крупнокаменистых мезо- и микрорельефах. Ниже приводится описание формирования этой биоморфы на склоне в условиях лугового разнотравно-злакового сообщества (рис. 4).

Особи прогенеративного периода развиваются подобно особям рыхлокаудексовой онтобиоморфы. В типичном случае они представляют собой каудексовые кустящиеся растения. Развитие короткокорневищно-стержнекорневой биоморфы начинается в молодом генеративном состоянии и связано с деятельностью спящих почек, развитие которых при-

водит к появлению удлиненных геофильных участков.

Побеги, развернувшиеся из спящих почек,mono-, реже дициклические, как правило, вегетативные, длина их геофильной части зависит от положения почек на многолетних резидах (от 2,0 до 3,0 см). Обычно моноциклические побеги вегетативные, дициклические – генеративные. У вегетативных побегов геофильная часть состоит из 2–3 укороченных и 1–2 удлиненных метамеров с чешуевидными листьями. В надземной части побег неразветвленный и состоит из 4–6 (9) удлиненных метамеров с зелеными листьями. В структуре дициклического побега выделяется первый годичный прирост, состоящий из плахиотропной геофильной части, и второй, состоящий из генеративного орто-тропного побега. И в первом, и во втором случаях отмирание побегов происходит до геофильного участка с чешуевидными листьями. Почекой возобновления становится почка верхнего метамера сохранившегося резида. Первый удлиненный резид становится первым звеном плахиотропно нарастающего гипогеогенного корневища, связанного с каудикулой каудекса.

На основе удлиненного резида формируется “центр закрепления” (рис. 5). Из его верхней почки на будущий год развертывается новый побег возобновления со структур-

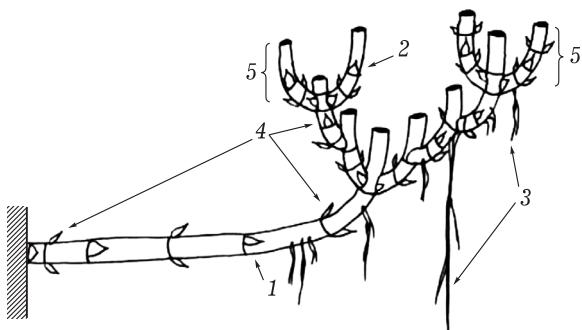


Рис. 5. Формирование корневища и “центра закрепления” у особей *Nepeta pulchella*.

1 – удлиненный резид; 2 – почка возобновления; 3 – придаточные корни; 4 – спящие почки; 5 – укороченный резид

но-функциональным строением подобным побегу рыхлокустовой каудексовой онтобиоморфы. После вегетации он отмирает до укороченной базальной части, состоящей из трех–четырех сближенных метамеров. Почки возобновления становятся почками второго–третьего метамера. Развитие побегов следующих порядков осуществляется за счет почек, сохранившихся на укороченных резидах. Формируется парциальный куст. В целом, в основе формирования парциальных кустов лежит способ нарастания побегов подобно архитектурным комплексам, описанным ранее для особей *N. mariae*, а их сочетание и проявление у *N. pulchella* приводит к их структурному усложнению. На корневище и в центре парциального куста образуется большое число придаточных корней, которые углубляют в почву базальные части побеговых систем. Впоследствии один из придаточных корней становится многолетним. Он утолщается, начинает лидировать в росте и позднее после партикуляции особи функционально замещает главный корень, формируя вторично-стержнекорневую систему. Появление новых “центров закрепления” носит нерегулярный характер и связано со временем раскрытия спящих почек. В зрелом генеративном состоянии длина геофильной части побега может достигать 7,0 см и состоять из двух–трех укороченных и четырех–пяти удлиненных метамеров. Число подобных “центров закрепления” может превышать 10–15. Монокентрический тип биоморфы сменяется на неявнополицентрический. Корневище над-

страивается резидами различной длины, что приводит к разрастанию осевых частей куста по периферии.

В конце зрелого генеративного состояния особи короткокорневищно-стержнекорневой биоморфы полностью партикулируют. Партикуляция может протекать по двум вариантам: 1) дезинтеграция куста происходит в результате некроза многолетних структур каудекса и затрагивает внутренние ткани главного корня; 2) распад особи происходит в результате разрушения многолетних частей корневища. В обоих случаях формируется рыхлый клон. В первом случае он состоит из кустящихся партикул, во втором – из материнской особи и дочерних неомоложенных кустящихся партикул. Отдаленность партикул от материнской особи может достигать 15–20 см. Особи переходят в следующую фазу морфогенеза – кустящаяся партикула. Структура партикулы образована многолетними участками корневища и системой кустов, состоящих из вегетативных и генеративных побегов.

Особи старого генеративного состояния представляют собой рыхлый клон, состоящий из неомоложенных кустящихся партикул. Побеговая система дочерних партикул образована генеративными и вегетативными побегами, развившимися из почек возобновления, реже из спящих почек. Корневище нарастает, как правило, укороченными резидами. Удлиненные резиды формируются крайне редко, они обычно отмирают и не принимают участия в появлении новых “центров закрепления”. Разрыхление клона приводит к появлению свободных пространств, которые в условиях высокого задернения быстро застают злаками. Почки, расположенные на первых “центрах закрепления” и многолетних участках каудекса и корневища, в побегообразовании, как правило, не участвуют.

В постгенеративном периоде (субсенильное и сенильное состояния) партикулы переходят в завершающую фазу развития – некустящаяся партикула. К этому времени материнская особь, как правило, отмирает. Побеги возобновления развертываются из спящих почек, расположенных на многолетних частях корневища, и имеют структуру побегов имматурных или виргинильных растений. Дальнейшее разрушение корневища

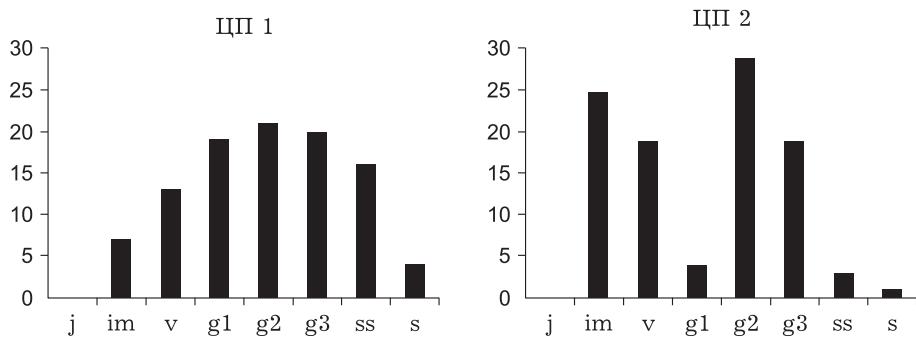


Рис. 6. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Nepeta pulchella*.

По оси X – онтогенетические состояния, по оси Y – процентное содержание особей разных онтогенетических групп в ЦП, %

может привести к повторной партикуляции дочерних партикул с образованием нежизнеспособных некустящихся партикул, которые быстро отмирают.

Анализ двух ценопопуляций выявил отличия в онтогенетических спектрах ЦП и плотности особей, которые связаны с особенностями развития в различных эколого-ценотических условиях. В ЦП 1 формируется одновершинный центрированный тип спектра (рис. 6). Особи в этих условиях представлены неявнополицентрической короткокорневищно-стержнекорневой биоморфой. Спектр неполночленный (отсутствуют особи ювенильного состояния), характеризуется плавным подъемом прегенеративной фракции с максимумом на зрелых генеративных особях (21 %) и плавным спадом на постгенеративную группу. Такой тип спектра отражает продолжительное развитие особей в генеративном периоде, которое характеризуется формированием корневища, партикуляцией куста и образованием достаточно долго живущих кустящихся партикул. Накопление высокой подстилки из ветоши злаков, под которой создается благоприятный микроклимат, положительно сказывается на развитии растений прегенеративного периода. Однако плотная подстилка затрудняет проникновение семян в почву, что отрицательно влияет на возобновление популяции. Индекс восстановления равен 0,2. Несмотря на это, постепенное увеличение доли молодых растений указывает на успешное семенное возобновление и устойчивость ЦП. Значительная доля старых генеративных растений (20 %) связана с формированием клона, что также приводит к

растянутому онтогенезу. Структурно-морфологическая трансформация растений положительно влияет на позиции вида в ценозе и удержание за собой территории. Партикулы субсенильного состояния за счет ежегодного побегообразования из спящих почек остаются жизнеспособными продолжительное время, а накопление этой группы в популяции увеличивает численность вида в ценозе. По классификации Л. А. Животовского [2001], ЦП – переходная к зрелой: индекс возрастности равен 0,50, индекс эффективности – 0,65. Экологическая плотность составляла 3,9 экз./м².

ЦП 2, в отличие от ЦП 1, исследованная в более ксерофитных условиях среднегорья, имеет двухвершинный онтогенетический спектр с абсолютным пиком на зрелых генеративных растениях (29 %) и локальным максимумом на имматурных особях (25 %). В этих условиях формируется моноцентрическая стержнекорневая каудексовая биоморфа. Онтогенетический спектр также неполночленный (отсутствуют ювенильные растения). Абсолютный пик связан с особенностями развития особей в онтогенезе, локальный – нерегулярностью семенного возобновления. Накопление имматурных растений связано с их защищенностью ветошью и хорошим семенным возобновлением в предыдущий год. Это отражается в индексе восстановления, он выше, чем в ЦП 1 в 4 раза и составляет 0,8. Такое распределение особей разных онтогенетических групп указывает на вторую волну развития популяции. Плавное снижение в спектре на старые генеративные особи отражает естественный ход в развитии попу-

ляции каудексовых растений. Низкое содержание в ЦП особей постгенеративного периода связано с быстрыми темпами старения и отмирания. ЦП – переходная к зрелой, однако индексы возрастности и эффективности, по сравнению с ЦП 1, ниже и составили 0,36 и 0,61 соответственно. Снижение эффективности ЦП 2 связано с отсутствием большого числа молодых генеративных особей. Экологическая плотность особей составила 1,6 экз /м², это в 2 раза ниже, чем в ЦП 1, что также говорит о менее благоприятных условиях произрастания вида в среднегорье. Несмотря на это, ЦП характеризуется как устойчивая.

ОБСУЖДЕНИЕ

Структурно-морфологический подход с применением представлений о модульном строении растений позволяет выявить пути эволюционных преобразований и построить морфогенетические ряды в таксонах разного ранга – видовом [Кузнецова, 2015; Таловская (Колегова), 2015; Черемушкина, Гусева, 2015; и др.], родовом [Жмылев, 2000; Notov, Kusnetzova, 2004; Байкова, 2006; Савиных, 2006; Гетманец, 2008; и др.].

При описании структуры растений разных жизненных форм большое значение приобретает выделение модулей разного ранга, на основе которых строится их вегетативное тело [Halle, Oldeman, 1970; Гатцук, 1974; Савиных, 2006]. Для более точного описания архитектурных моделей древесных D. Barthélémy, Y. Caraglio, [2007] предложили выделять архитектурные единицы, которые образуются в результате закономерного и подчиненного развития побеговых осей. Такие единицы в настоящее время выделены у травянистых видов [Notov, Kusnetzova, 2004; Асташенков, 2015; Асташенков, Черемушкина, 2016].

У *N. pulchella* нарастание и способ ветвления побеговой системы подобны особям вида *N. mariae*. Так, в онтогенезе *N. pulchella* на начальных этапах развития на основе одноосного резида формируется симподиальная ось, нарастающая одноосным удлиненным побегом по типу одностороннего монохазия. Такое нарастание побегов соответствует пер-

вому архитектурному комплексу *N. mariae* [Асташенков, Черемушкина, 2016]. В дальнейшем, на базе первого архитектурного комплекса у особей *N. mariae* формируется второй комплекс, состоящий из комбинации двух одноосных резидов, причем резид предыдущего порядка надстраивает ось за счет реализации одной спящей почки. У особей *N. pulchella* трансформация второго комплекса приводит к появлению геофильного участка побега и формированию корневища. В генеративном периоде у особей *N. mariae* формируется третий архитектурный комплекс, основой которого является разветвленный резид, а его две боковые оси нарастают симподиально по типу одностороннего монохазия. Подобный комплекс формируется у особей *N. pulchella*, однако время появления такой структуры приходится на прегенеративный период. Развитие схожих структурных элементов в онтогенезе отмечено и у особей *N. transiliensis* [Асташенков, 2016].

Сопоставление полученных данных по биоморфологии *N. pulchella* с результатами изученных ранее близкородственных видов – стержнекорневого каудексового многолетника с моноциклическими удлиненными побегами *N. mariae* и длиннокорневицкого многолетника с моно-, ди-, трициклическими удлиненными побегами *N. transiliensis*, позволило выявить направление трансформации биоморф этих видов от ксерофитных Памиро-Алайских представителей к мезофитным Западно-Тянь-Шаньским, от травянистых стержнекорневых каудексовых (*N. mariae*) через короткокорневицко-стержнекорневые (*N. pulchella*) к типичным длиннокорневицким растениям (*N. transiliensis*). Развитие особей шло в сторону усложнения морфогенеза за счет появления фазы куртины и добавления в конце онтогенеза фазы некустящейся партикулы, появления многолетних придаточных корней и редукции главного корня до полного его исчезновения. В структуре побегов изменялись их пространственное положение, цикличность, характер отмирания и длина резидов – от ортотропных моноциклических побегов с укороченными базальными частями (*N. mariae*) через нерегулярное развитие из спящих почек побегов с плахиотропной геофильной частью (*N. pulchella*) до ди-, трициклических

плагиотропных побегов с удлиненными геофильными участками (*N. transiliensis*). Подобные механизмы трансформации жизненной формы особи в онтогенезе в таксонах низкого ранга описаны в ряде работ [Гатцук и др., 1974; Савиных, 2006]. Таким образом, исходя из особенностей жизненной формы и побегообразования, короткокорневищно-стержнекорневую биоморфу *N. pulchella* можно рассматривать как промежуточную между стержнекорневой каудексовой и длиннокорневищной биоморфами.

Известно, что структура ценопопуляций видов растений в ненарушенных сообществах определяется их жизненной формой и ходом онтогенеза особей [Смирнова и др., 1976; Загульнова, 1994; Черемушкина, 2004]. Исследование онтогенетической структуры ценопопуляций *N. pulchella* показало, что онтогенетические спектры соответствуют спектрам многолетних стержнекорневых каудексовых растений, у которых абсолютный максимум приходится на средневозрастное онтогенетическое состояние. Такой тип спектра формируется при продолжительном развитии особей в зрелом генеративном состоянии. Однако изменение онтогенетической структуры и появление локальных пиков в левой части спектра связано с конкретными экологическими условиями и нерегулярностью семенного возобновления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Произрастание *N. pulchella* в пределах Аксу-Жабаглинского заповедника приурочено к северным склонам различных экспозиций обычно от высокогорий до среднегорий в составе луговой растительности. Механизмы морфологической адаптации особей вида к разнообразным местообитаниям проявляются в структурно-функциональных перестройках и способах нарастания побеговых систем, поливариантности онтогенеза. В результате чего формируются две жизненные формы: короткокорневищно-стержнекорневая и стержнекорневая каудексовая. Внутри стержнекорневой каудесковой биоморфы описаны компактнокаудесковая и рыхлокаудесковая онтобиоморфы. Первая формируется на границе верхнего предела произрастания особей

в составе криомезофитных лугов субальпийского пояса, вторая – развивается в ксерофитных условиях на нижней границе распространения, как правило, в лугово-степных сообществах. Развитие этих онтобиоморф проходит последовательно через ряд фаз морфогенеза: первичный побег → главная ось → первичный куст → клон. Наиболее часто в пределах заповедника встречается короткокорневищно-стержнекорневая жизненная форма, которая формируется на склонах гор в условиях среднетравных мезофитных разнотравных лугов. Становление такой жизненной формы связано с трансформацией рыхлокаудесковой онтобиоморфы при повышенном увлажнении, задернованности и уплотненности луговых почв. Развитие спящих почек, расположенных на каудексе, в этих условиях приводит к формированию побега с удлиненной геофильной частью, которая входит в состав короткого корневища. В результате ветвления корневища образуются центры закрепления, кусты которых представлены симподиально нарастающей системой моноциклических, удлиненных побегов. Преобразование биоморф приводит к изменению набора фаз морфогенеза. Особи короткокорневищно-стержнекорневой биоморфы проходят фазы развития: первичный побег → главная ось → первичный куст → кустящаяся партикула → некустящаяся партикула. Исходя из вышеописанного, авторами предложены основные модусы морфологической трансформации биоморф особей *N. pulchella*. Переход от стержнекорневой каудесковой биоморфы к короткокорневищно-стержнекорневой можно рассматривать: 1) как медиальную пролонгацию побеговых систем, связанную с реализацией спящих почек, приводящую к формированию корневища через образование удлиненных геофильных участков побега, и с перемещением почки возобновления вверх по оси; 2) терминальную пролонгацию последних фаз морфогенеза с образованием многолетних симподиально нарастающих центров закрепления. Эколо-ценотический и сравнительно-морфологический анализ позволил выявить в онтоморфогенезе особей *N. pulchella* признаки, показывающие механизмы трансформации биоморф в морфофилогенетическом ряду близкородственных

таксонов (*N. mariae* и *N. transiliensis*). Высокая поливариантность развития особей *N. pulchella* обеспечивает устойчивое существование вида в пределах Аксу-Жабаглинского заповедника, что отражается в численности и онтогенетической структуре исследованных ценопопуляций. Изученные ЦП переходные к зрелым, устойчивые.

Исследования выполнены при финансовой поддержке проекта Государственного задания № 0312-2016-0003 и гранта РФФИ (научный проект 15-04-02857). Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам научного отдела Аксу-Жабаглинского заповедника за помощь в организации и проведении экспедиционных работ, а также благодарность администрации в лице директора А. Н. Менлибекова за поддержку и предоставления технического оснащения.

ЛИТЕРАТУРА

- Асташенков А. Ю. Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 770–785 [Astashenkov A. Yu. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir mountains // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 22, N 5. P. 636–646].
- Асташенков А. Ю. Основные этапы развития особей *Nepeta transiliensis* Pojark. // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: мат-лы VI Все-рос. конф. с междунар. участием, посвящ. 110-летию со дня рождения Л. М. Черепнина и 80-летию Гербария (KRAS). Красноярск: Гос. пед. ун-т им. В. П. Астафьева, 2016. С. 262–265.
- Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae) // Раст. мир Азиатской России. 2016. № 4 (24). С. 22–29.
- Байкова Е. В. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 248 с.
- Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 50, № 4. С. 555–562.
- Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 3. С. 84–100.
- Гатцук Л. Е., Дервиз-Соколова Т. Г., Иванова И. В., Шафранова Л. М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 16–36.
- Гетманец И. А. Модульная организация побегового тела ив // Вестн. Твер. ун-та. Сер. Биология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 47–50.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Изд-во Мариийск. гос. ун-та, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жмылев П. Ю. Жизненные формы камнеломок в связи с эволюцией рода *Saxifraga* L. (Saxifragaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 6. С. 32–37.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Изд-во Мариийск. гос ун-та, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Иващенко А. А. Эколо-фитоценотическая характеристика и биологические особенности живокости спутанной (*Delphinium confusum* M. Pop) в Аксу-Жабаглинском заповеднике // Тр. Аксу-Жабагл. гос. заповедника / под ред. А. Ф. Ковшарь. Алматы: Изд-во ТОО СП “BVK Druck”, 2016. Вып. 11. С. 171–223.
- Кармышева Н. Х. Flora и растительность заповедника Аксу-Джабаглы. Алма-Ата: Наука, 1973. 176 с.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент, 1962. Т. 2. 452 с.
- Кузнецова С. Б. Биоморфология кустарниковой лианы *Atragene sibirica* L. // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 725–734 [Kuznetsova S. B. Biomorphology of *Atragene sibirica* L. // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N. 5. P. 598–606].
- Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 209 с.
- Пичугина Е. В., Савиных Н. П. Особенности онтогенеза *Jurinea cyanoides* (Asteraceae) на северной границе ареала // Раст. ресурсы. 2006. Вып. 3. С. 10–25.
- Пояркова А. И. Новые виды котовника // Ботан. мат-лы гербария 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.
- Рачковская Е. И. Растительный покров Аксу-Жабаглинского заповедника // Тр. Аксу-Жабагл. гос. заповедника. Алматы: Изд-во “BVK Druck”, 2016. Вып. 11. С. 149–170.
- Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.
- Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Биоморфология: основное состояние и перспективы // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 659–670 [Savinykh N. P., Cheryomushkina V. A. Biomorphology: Current status and prospect // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N. 5. P. 541–549].
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т. И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.
- Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Там же. 1980. Т. 95, вып. 6. С. 75–86.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.

- Таловская (Колегова) Е. Б. Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) в разных условиях обитания // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 735–742 [Talovskaya (Kolegova) E. B. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental condition // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N. 5. P. 607–613].
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. М.: Наука, 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119–134.
- Хохряков А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, вып. 3. С. 40–47.
- Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 279 с.
- Черемушкина В. А., Асташенков А. Ю. Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta podostachys* Benth. в условиях Таджикистана // Раств. мир Азиатской России. 2014. № 3 (14). С. 32–38.
- Черемушкина В. А., Гусева А. А. Жизненные формы *Scutellaria supina* L. // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 756–769 [Cheryomushkina V. A., Guseva A. A. Life forms of *Scutellaria supina* L. // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N. 5. P. 624–635].
- Черемушкина В. А., Гусева А. А., Асташенков А. Ю., Джуманов С. Особенности развития *Scutellaria cordifrons* Juz. в Аксу-Жабаглинском заповеднике // Тр. Аксу-Жабагл. гос. заповедника / под ред. А. Ф. Ковшаря. Алматы: Изд-во ТОО СП “BBK Druck”, 2016. Вып. 11. С. 251–255.
- Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е., Шорина Н. И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М: Изд-во МПГУ, 2009. 85 с.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. N 99 (3). P. 375–407.
- Bell A. D., Tomlinson P. B. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. Journ. Linneae Soc. 1980. Vol. 80, N 2. P. 125–160.
- Halle F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux. Paris, 1970. 178 p.
- Notov A. A., Kusnetzova T. V. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae // Wilfenia. 2004. Vol. 11. P. 85–130.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 p.

Transformation of Life Forms and Ontogenetic Structure of *Nepeta pulchella* Pojark. Coenopopulations in Acsy-Zhabaglinsky Nature Reserve

A. Yu. ASTASHENKOV¹, V. A. CHERYOMUSHKINA¹, A. V. GREBENYUK²,
S. D. DZHUMANOV³

¹ Central Siberian Botanical Garden, SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: astal@bk.ru, cher.51@mail.ru

² V. L. Komarov Institute of Botany, RAS
197376, St. Petersburg, Prof. Popov str., 2
E-mail: AGrebenjuk@binran.ru

³ Aksu-Zhabaglinsky Nature Reserve
131610, Zhabagly, Abay str., 8
E-mail: samat.reserve@mail.ru

The present paper is devoted to the results of study of ontogenesis and structural-morphological pattern of *Nepeta pulchella* individuals of different life forms. Ecological-coenotic conditions of the species habitats within Aksu-Zhabaglinsky Nature Reserve are characterized. *N. pulchella* occurs from the middle part of the mountains to the subalpine belt. Status of coenopopulations in two types of plant communities has been assessed. Depending on various ecological-coenotic conditions *N. pulchella* individuals have two life forms: taprooted caudex and short-rooted- taprooted. Individuals of these biomorphs pass complete complicated ontogenesis. The following morphogenetic phases are described for the first biomorph: primary shoot → main axis → primary bush → clone and for the second one – primary shoot → main axis → primary bush → tillering particle → not tillering particle. The coenopopulations studied are normal, transitional to mature, resistant and incomplete. Ecological-coenotic and structural-morphological analyses have made it possible to reveal in *N. pulchella* individual morphogenesis a number of characters indicative to phylogenetic link with closely related taxa.

Key words: *Nepeta pulchella*, morphology, life forms, ontogenesis, morphological adaptation, coenopopulations, Aksu-Zhabagly.