

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

DOI: 10.15372/RMAR20230303

**PHLOMOIDES ALPINA (LAMIACEAE) В ГОРНОМ АЛТАЕ:
МОРФОГЕНЕЗ И УСТОЙЧИВОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ**

Е.К. Комаревцева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; elizavetakomarevceva@yandex.ru

В последние несколько десятилетий из-за глобального потепления происходит сокращение площади ледников и поднятие верхней границы леса в Горном Алтае. Для выяснения адаптационного потенциала высокогорных видов в этих условиях необходимо изучение их биологии. *Phlomoides alpina* – один из постоянных видов субальпийских сообществ Горного Алтая. Исследование проводилось на территории государственного природного биосферного заповедника “Катунский” (Республика Алтай). Изучен онтогенез и структура ценопопуляции. Установлено, что *P. alpina* – поликарпическое моноподиально-розеточное короткостебельное растение. Онтогенез особей полный сложный с поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией в зрелом генеративном состоянии. Размножение вида семенное. Первое цветение наступает в возрасте 20–25 лет. Зрелое генеративное состояние наиболее продолжительное (25–40 лет). Полный онтогенез особи длится 70–90 лет. Выявлены два варианта функционирования верхушечной почки скелетной оси генеративного растения: на годичном побеге происходит формирование пазушных почек: вегетативно-генеративных или развитых вегетативных почек. Формирование вегетативно-генеративных почек является необходимым условием для цветения особи и способствует семенному возобновлению ценопопуляции. Появление крупных вегетативных почек на годичном побеге предопределяет перерыв в цветении, но в то же время за их счет осуществляется ветвление скелетных осей. Благодаря этому в средневозрастном генеративном состоянии образуются мощные многопобеговые кусты, сохраняющиеся в составе растительного сообщества в течение нескольких десятилетий. Молодая нормальная ценопопуляция *P. alpina* на субальпийском лугу имеет левосторонний многовершинный онтогенетический спектр. Главный максимум на группе ювенильных особей указывает на успешное семенное возобновление вида, два локальных пика на виргинильных и зрелых генеративных особях связаны с увеличением длительности этих состояний.

Ключевые слова: *Phlomoides alpina*, онтогенез, моноподиальная модель побегообразования, вегетативная почка, вегетативно-генеративная почка, Горный Алтай.

Для цитирования: Комаревцева Е.К. 2023. *Phlomoides alpina* (Lamiaceae) в Горном Алтае: морфогенез и устойчивость ценопопуляции. *Растительный мир Азиатской России*. 16(3):243-254. DOI 10.15372/RMAR20230303

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия – одна из важнейших задач современной экологии на фоне трансформации растительности в условиях глобальных климатических изменений. Горные экосистемы, отличающиеся высокой степенью биоразнообразия, особенно чутко реагируют на эти изменения (Grabherr et al., 1994; Lenoir et al., 2008; Engler et al., 2011). Горный Алтай отличается разнообразием горных ландшафтов. С середины прошлого века на этой территории отмечается повышение средней годовой температуры воздуха, сокращение площади ледников и поднятие верхней границы леса (Нарожный, Никитин, 2003; Сыромятина и др., 2010; Чистяков и др., 2014). Предполагается, что поднятие верхней границы леса может вызвать

сокращение численности некоторых видов вплоть до их исчезновения (Dirnböck T. et al., 2011; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022). В связи с этим важно изучение биологии высокогорных видов для оценки их состояния в составе фитоценозов.

Phlomoides alpina (Pall.) Adylov, Kamelin & Makhm. (сем. Lamiaceae) – один из постоянных видов высокогорий Горного Алтая, он встречается от верхней границы леса до субальпийского пояса в различных сообществах (Флора..., 2001; Зибзеев, 2012; Зибзеев и др., 2015). Для вида характерен азиатский дизъюнктивный ареал. Основная его часть располагается в горах Центральной Азии: на Северном Тянь-Шане (хр. Кунгей Алатау), в Джунгарском Алатау, Тарбагатае, на Алтае, в Монгольском Алтае. Меньшая часть ареала находится в

Хабаровском крае (хребты Буреинский, Сихотэ-Алинь). Будучи психрофитом *P. alpina* произрастает в верхнем поясе гор: на субальпийских, альпийских и лесных лугах, в редколесьях и ерниковых тундрах (Куминова, 1960; Оразова, 1964; Адылов, Махмедов, 1987; Пробатова, Крестовская 1995; Губанов, 1996; Доронькин, Эбель, 2012).

Познание механизмов устойчивости вида в природе невозможно без изучения онтогенеза, на основе которого выявляется морфологическая гетерогенность ценопопуляции, что позволяет оценить состояние вида в ценозе (Жукова, 2001). Цель работы – выявить особенности развития *P. alpina*, обеспечивающие устойчивое состояние вида в фитоценозах, на основе изучения онтогенеза и структуры ценопопуляции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на территории биосферного заповедника “Катунский” вблизи Верхнего Мультинского озера (северный макросклон Катунского хребта, 1860 м над ур. м.) в июле 2017 г. на субальпийском ерниково-разнотравном лугу с общим проективным покрытием травостоя 100 % и проективным покрытием (ПП) *P. alpina* 8–10 % (рис. 1). Кустарниковый ярус состоит из *Betula glandulosa* Michx. (ПП 15–20 %). Из злаков присутствуют *Calamagrostis obtusata* Trin. (ПП 10 %) и *Deschampsia altaica* (Schischk.) O.D. Nikif. (ПП 5 %). Заметна доля *Carex stenocarpa* Turcz. ex Krecz. (ПП 20 %), из разнотравья присутствуют *Aquilegia sibirica* Lam. (ПП 10 %), *Veratrum lobelianum* Bernh. (ПП 5 %), *Dracocephalum grandiflorum* L. (ПП 5 %), *Saussurea latifolia* Ledeb. (ПП 1 %), *Sanguisorba alpina* Bunge (ПП 1 %) и др.

Изучение онтогенеза и структуры ценопопуляции проводили в рамках популяционно-онтогенетического направления (Работнов, 1950; Уранов, 1967; Смирнова, 1976). Для построения онтогенетического спектра на трансектах было заложено 20 площадок по 1 м², где были учтены все особи изучаемого вида. В качестве счетной единицы с начала развития особи и до средневозрастного состояния включительно (j–g₂) принимали семенную особь, в конце генеративного и постгенеративного периодов (g₃–s) – партикулу. Морфологическая характеристика онтогенетических состояний проведена с учетом следующих параметров: длина и ширина зеленого розеточного и стеблевого листа, число пар розеточных листьев, число метамеров годичного побега, длина генеративного побега, число метамеров в тирсе и его длина, число цветков в одном дихазии (в пазухе одного стеблевого листа), длина и диаметр корневища, возраст прегенеративных особей. Выборка составила не

менее 20–25 растений в каждом состоянии. Возраст особей определялся по соотношению длины годичного прироста розеточного побега (0.4–0.6 см) и общей длины корневища. Значения морфологических параметров особей разных онтогенетических состояний статистически обработаны в пакете программ Excel. Достоверность различий между параметрами определялась по t-критерию Стьюдента при 5%-м уровне значимости (Зайцев, 1991). Демографическая оценка ценопопуляции проводилась с помощью классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001), с использованием индексов восстановления (I_в) и старения (I_с) (Глотов, 1998).

Морфогенез побега и его структуру рассматривали с позиций Л.Е. Гатцук (1974) и Т.И. Серебряковой (1977). Тип соцветия установлен согласно Т.В. Кузнецовой и А.К. Тимонину (2017). По числу цветущих особей в ценопопуляции, а также по остаткам генеративных побегов на корневище и заложенным вегетативно-генеративным почкам в верхушечной почке скелетной оси растения определялась доля цветущих растений (%) в разные годы. Для уточнения сроков прохождения фенологических фаз использовались также гербарные образцы вида, собранные в конце вегетационного сезона. Структура верхушечных и пазушных почек изучена с использованием микроскопа Steini 305 MAT (Carl Zeiss, Германия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

P. alpina – поликарпическое растение с моноподиально нарастающими розеточными побегами (рис. 2). На годичном побеге образуются два типа листьев: чешуевидные и ассимилирующие. Чешуевидные листья не участвуют в фотосинтезе и представляют собой разросшееся основание листа. Ассимилирующие листья крупные, листовая пластинка яйцевидной формы (10–21 см длина, 8–20 см ширина) с глубокосердцевидным основанием и городчатым краем, черешок длиной до 49 см. Разным типам листьев соответствует свой тип пазушных почек. В пазухах чешуевидных листьев формируются вегетативно-генеративные и(или) вегетативные почки различной емкости. Почки, расположенные в пазухах зеленых листьев, вегетативные и слабо развитые. Подземная часть растения представлена косоортотропным корневищем, образованным из годичных приростов розеточного побега, с длинными придаточными корнями. Весной на многолетнем розеточном побеге первыми раскрываются чешуевидные листья и отрастают пазушные генеративные побеги. Выше генеративных побегов развиваются 1–2 пары ассимилирующих листьев. Зацветает растение в июне.



Рис. 1. Субальпийский ерниково-разнотравный луг в окрестностях оз. Верхнее Мультиинское (фото автора).

Fig. 1. Subalpine dwarf birch-forb meadow in the vicinity of Lake Verkhnee Multinskoe (photo by author).



Рис. 2. Цветущее растение *Phlomoides alpina* (фото автора).

Fig. 2. Flowering plant *Phlomoides alpina* (photo by author).

Онтогенез *P. alpina* полный сложный (рис. 3). В течение прегенеративного периода (j, im, v) формируется моноподиально нарастающая первичная скелетная ось (I-й порядок), состоящая из годичных розеточных побегов, структура которых меняется в процессе развития особи. В ювенильном состоянии (j) каждый годичный прирост состоит из 3 метамеров, в имматурном (im) – из 3–4, в виргинильном (v) из 4–6 метамеров (табл. 1). На первых 2–4 метамерах годичного побега развиваются чешуевидные листья, выше которых на следующих 1–2 метамерах – ассимилирующие длинночерешковые листья. В течение онтогенеза форма листовой пластинки меняется с округлой (j) на яйцевид-

ную с сердцевидным основанием (im). У виргинильных растений (v) размеры листа увеличиваются без изменения формы пластинки, основание листа становится глубокосердцевидным. Длина годичного прироста увеличивается с 0.2–0.3 см в ювенильном до 0.4–0.5 см в виргинильном состояниях. С имматурного состояния на годичном побеге в пазухах чешуевидных листьев формируются боковые почки, емкость которых составляет 2–3 пары листовых зачатков.

К концу каждого вегетационного сезона годичный прирост розеточного побега втягивается вследствие контрактивности главного корня. Так в подземной части растения начинает формиро-

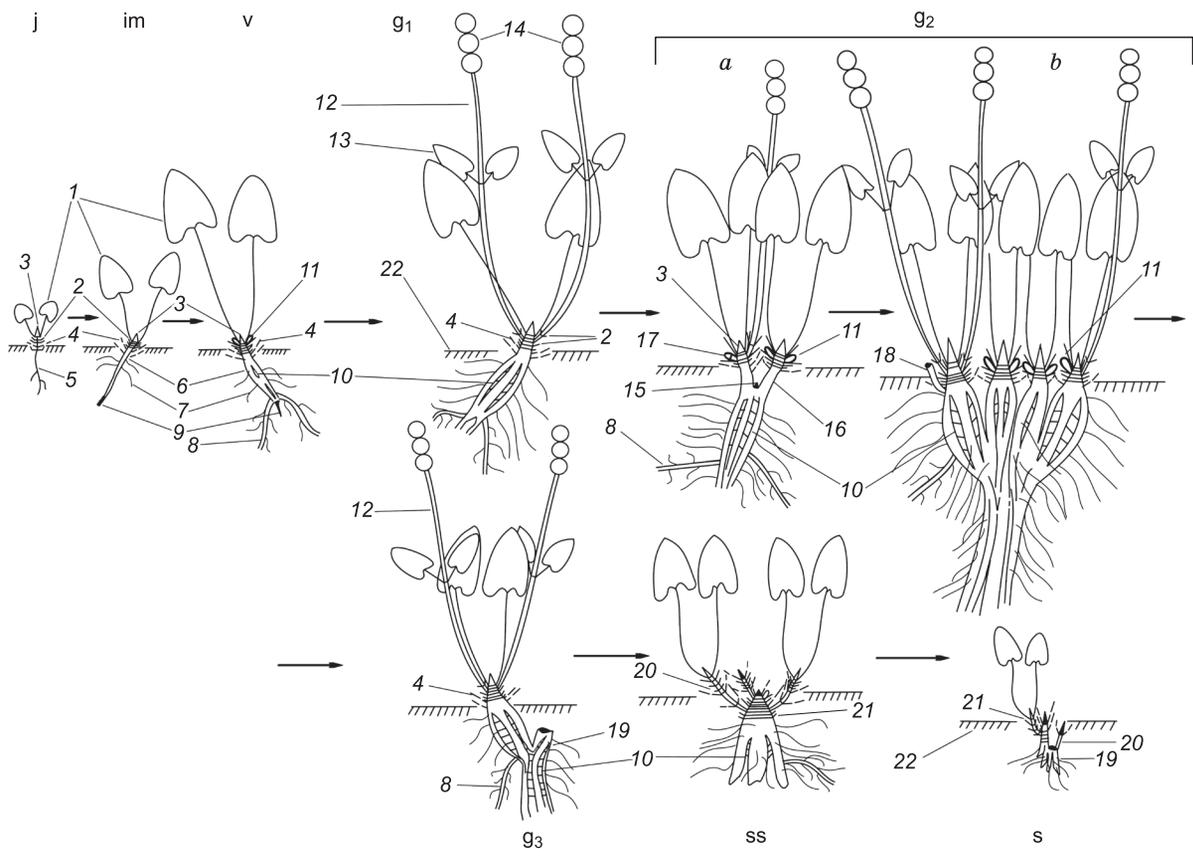


Рис. 3. Онтогенез *Phlomoides alpina*.

Онтогенетические состояния: j–s; a – зрелый генеративный куст; б – клон в средневозрастном генеративном состоянии; 1 – зеленый лист; 2 – чешуевидный лист; 3 – верхушечная почка; 4 – отмерший зеленый лист; 5 – главный корень; 6 – скелетная ось I-го порядка; 7 – тонкий придаточный корень; 8 – толстый придаточный корень; 9 – отмерший главный корень; 10 – разрыв в корневище; 11 – вегетативная почка; 12 – генеративный побег; 13 – срединный лист; 14 – тирс; 15 – отмершая верхушечная почка скелетной оси I-го порядка; 16 – розеточный побег II-го порядка; 17 – вегетативно-генеративная почка; 18 – отмерший генеративный побег; 19 – остаток скелетной оси n-порядка; 20 – розеточный побег (n + 1)-го порядка; 21 – розеточный побег (n + 2)-го порядка; 22 – уровень почвы.

Fig. 3. Ontogeny of *Phlomoides alpina*.

Ontogenetic state: j–s; a – mature generative bush; b – middle-age generative clone; 1 – green leaf; 2 – scale-like leaf; 3 – apical bud; 4 – dead green leaf; 5 – primary root; 6 – skeletal axis of the first order; 7 – thin adventitious root; 8 – thick adventitious root; 9 – dead main root; 10 – rhizome rupture; 11 – vegetative bud; 12 – generative shoot; 13 – foliage leaf; 14 – thyrsus; 15 – dead apical bud of the skeletal axis of the first order; 16 – rosette shoot II order; 17 – vegetative-generative bud; 18 – dead generative shoot; 19 – residue of the skeletal axis of the n-order; 20 – rosette shoot (n + 1)-order; 21 – rosette shoot (n + 2)-orders; 22 – soil level.

Таблица 1

Биоморфологические параметры особей *Phlomoides alpina* в прегенеративном периоде
 Biomorphological individual parameters of *Phlomoides alpina* in pregenerative (before flowering) period

Морфологические параметры		Особь		j	im	v
		x	lim			
Розеточные зеленые листья	Длина пластинки, см	x	lim	1.3 ± 0.1 0.5–2.2	5.2 ± 0.6 2–8.2	10.5 ± 0.7 6–15.5
	Ширина пластинки, см	x	lim	1.2 ± 0.1 0.5–2	4.3 ± 0.4 2–7.1	8.7 ± 0.6 5.1–14
	Число пар, шт.	x	lim	1	1	1.2 + 0.1 1–2
Длина корневища, см		x	lim	0.9 ± 0.1 0.2–3	3.3 ± 0.4 2–6.5	6.6 ± 0.5 3.3–10
Диаметр корневища, см		x	lim	0.1 ± 0.01 0.05–0.1	0.5 ± 0.04 0.2–0.7	1.2 ± 0.1 0.7–2.2
Число метамеров годичного побега, шт.		x	lim	3	3.8 ± 0.1 3–4	4.7 ± 0.2 4–6
Число метамеров верхушечной почки скелетной оси, шт.		x	lim	3.2 ± 0.1 2–4	5.2 ± 0.3 4–6	6.6 ± 0.2 5–8
Емкость боковых почек, шт.	в терминальной почке скелетной оси	x	lim	–	1	1.9 ± 0.1 1–2
	на годичном побеге	x	lim	1	2	2.9 ± 0.1 2–3
Возраст особи, год		x	lim	3.4 ± 0.2 2–5	8.3 ± 0.8 6–10	19.2 ± 0.6 14–23

Примечание. j–v – онтогенетические состояния; x – среднееарифметическое значение параметра и ошибка среднеарифметического; lim – пределы изменения параметра.

Note: j–v – ontogenetic stages; x – arithmetic mean value of the parameter and the arithmetic mean error; lim – limits of the parameter change.

ваться корневище. В ювенильном состоянии побеговая часть достигает в длину 0.2–3 см и диаметре до 0.1 см. У имматурного растения главный корень отмирает (см. рис. 3, im), на гипокотиле появляются 1–2 крупных придаточных корня, контрактивная деятельность которых способствует изменению положения корневища с ортотропного на косоортотропное. Корневище увеличивается в размерах (длина 2–6.5 см и диаметр 0.2–0.7 см). В подземной части появляются сначала редкие (im), затем многочисленные (v) тонкие придаточные корни длиной до 10 см. В виргинильном состоянии корневище увеличивается в длину до 10 см и в диаметре до 2 см, начинает разрушаться его дистальная часть, вдоль всего корневища появляются 2–4 трещины. Прегенеративный период длится 14–25 лет, наиболее длительное виргинильное состояние – 8–15 лет.

Первичная скелетная ось в прегенеративном периоде не ветвится, только при повреждении апикальной почки происходит ее перевершинивание. В виргинильном состоянии единично отмечается ветвление скелетной оси I порядка без отмирания ее верхушечной почки. Во всех случаях про-

буждается одна из почек в пазухе верхних чешуевидных листьев прошлогоднего годичного прироста. Боковой побег нарастает моноподиально.

Появление пазушных вегетативно-генеративных почек в закрытой верхушечной почке первичного скелетного побега означает переход особи в молодое генеративное состояние (g_1). Годичный побег состоит из 4–6 метамеров на всем протяжении генеративного периода. В начале июля в верхушечной почке отмечено 6–9 последовательно расположенных пар зачатков: 3–4 пары чешуевидных, 1–2 пары ассимилирующих листьев, 2–3 пары недифференцированных зачатков и вегетативный конус нарастания (рис. 4). Нижние пары зачатков (4–6 пар) представляют собой годичный побег следующего года, самые верхние (2–3 пары) – начало годичного побега третьего года. В зоне чешуевидных листьев годичного прироста следующего (второго) года формируются пазушные почки. Строение боковых почек следующее: нижние 1–2 пары почек состоят из 1–2 пар зачатков, средняя пара почек – из 5–7 пар и верхняя пара почек – из 2 пар зачатков. Средняя пара почек – крупные (1.2 см в длину) вегетативно-генеративные, в них заложена

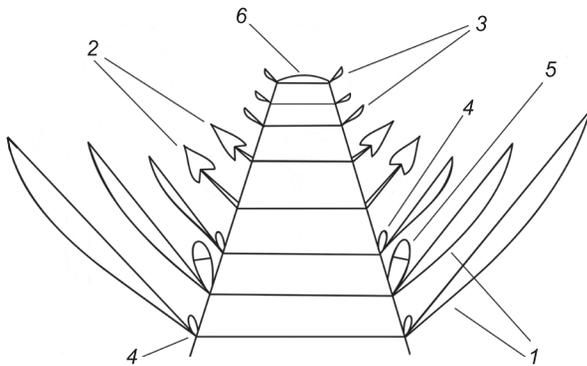


Рис. 4. Структура верхушечной почки скелетной оси генеративной особи *Phlomoides alpina*.

1 – зачаточный чешуевидный лист; 2 – зачаточный ассимилирующий лист; 3 – недифференцированный листовый зачаток; 4 – вегетативная почка; 5 – вегетативно-генеративная почка; 6 – конус нарастания.

Fig. 4. The structure of the apical bud of the skeletal axis of a generative individual of *Phlomoides alpina*.

1 – rudiment of the scale-like leaf; 2 – rudiment of the assimilating leaf; 3 – undifferentiated leaf primordium; 4 – vegetative bud; 5 – vegetative-generative bud; 6 – growing point.

часть генеративной сферы будущего генеративного побега. К осени в этих почках появляются все структуры генеративного побега следующего года, их емкость увеличивается до 8–9 пар зачатков: из них верхние 6–7 пар составляют зачаточное соцветие. В верхушечной почке скелетной оси рост вегетативно-генеративных почек сопровождается угнетением развития вегетативных почек на близлежащих метамерах: к концу лета их емкость и размер не увеличиваются. На следующий год из полностью сформированных вегетативно-генеративных почек развиваются генеративные побеги.

Выявлены несколько вариантов нарушений закладки генеративной части в боковых почках терминальной почки скелетной оси. Во-первых, возможно недоразвитие вегетативно-генеративных почек: в июле в почках закладывается только часть генеративной сферы (2–3 пары пазушных дихазиев) и дальнейшего ее развития не происходит. На следующий год такая незрелая вегетативно-генеративная почка не прорастает в побег. Во-вторых, на одном метамере развивается одна вегетативно-генеративная почка, парная почка отстает в развитии и формируется как вегетативная. Весной на этом метамере разовьется только один генеративный побег. В-третьих, происходит замедление темпов роста пазушных почек, в июле емкость их не превышает 2–3 пар зачатков, к осени увеличивается до 4–5 пар, пазушные генеративные зачатки полностью отсутствуют.

Молодая генеративная особь (g_1) представлена скелетной осью I-го порядка (многолетним ро-

зеточным побегом) длиной 4.5–10.5 см и диаметром до 3.5 см, покрытой множеством длинных придаточных корней. Первое цветение происходит в 20–25-летнем возрасте (табл. 2). В июне развиваются генеративные побеги (не более 1–2) длиной 52–91 см следующего строения: в нижней части один короткий метамер с чешуевидными листьями, следующий метамер удлинённый с парой листьев срединного типа на коротких черешках и заканчивается генеративный побег 2–5 сближенными метамерами с сидячими зелеными листьями, в пазухах каждого из них располагаются трехъярусный дихазий из 9–15 цветков. В совокупности все дихазии побега образуют открытый колосовидный тирс, который заканчивается 2–4 парами недоразвитых пазушных цим. Параметры генеративного побега не зависят от возрастного состояния генеративной особи. При достижении особью 23–30 лет верхушечная почка главной скелетной оси отмирает. В отсутствие апикального доминирования первичная скелетная ось ветвится. Образуется куст, и особь переходит в следующее онтогенетическое состояние. Молодое генеративное состояние длится 5–8 лет.

Зрелый генеративный куст (g_2) состоит из скелетной оси I-го порядка (с отмершей верхушечной почкой) и двух розеточных побегов II-го порядка (см. рис. 3, а), которые развиваются из почек двух последних годовичных приростов материнской скелетной оси. Растущие оси II-го порядка зацветают на 8–12-й год, в их верхушечных почках закладываются 1–2 пары вегетативно-генеративных почек. Рост продолжается до 20 лет, после чего их верхушечная почка отмирает. В ходе нарастания они 1–2 раза ветвятся, образуя побеги III–IV-го порядка. Побеги III–IV-го порядка зацветают на (3)4–7-й год. К концу этого состояния куст представлен 4–6 скелетными осями n -го и $(n + 1)$ -го порядков, покрытыми придаточными корнями длиной до 25 см. Разветвленное корневище увеличивается до 20–30 см в длину и со временем распадается на несколько частей, что вызывает полную партикуляцию куста с образованием плотного клона из 2–3 неомоложенных партикул (см. рис. 3, б). Возраст средневозрастных особей оценивается в 50–70 лет. Средневозрастное генеративное состояние наиболее продолжительное в онтогенезе особи и составляет 25–40 лет. Через некоторое время часть партикул отмирает, оставшиеся 1–2 партикулы продолжают свое развитие. Растение переходит в следующее онтогенетическое состояние.

Старое генеративное растение (g_3) – ветвящаяся партикула, состоящая из остатка скелетной оси n -го порядка и растущих 1–2 скелетных осей $(n + 1)$ -го порядка, образующих 1–2 генеративных

Таблица 2

Биоморфологические параметры особей *Phlomoides alpina* в генеративном и постгенеративном периодах
 Biomorphological individual parameters of *Phlomoides alpina* in generative and post-generative periods

Морфологические параметры		Особь		g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
		x	lim					
Число розеточных побегов, шт.		x	lim	1	3.2 ± 0.3 2–6	1.2 ± 0.1 1–2	1.4 ± 0.2 1–3	2
Длина генеративного побега, см		x	lim	69.9 ± 4.3 52–80.5	72.7 ± 3.3 61.5–86.5	83.8 ± 5.1 76.5–91	–	–
Число метамеров в тирсе, шт.		x	lim	3.8 ± 0.2 3–4	3.8 ± 0.4 3–5	3.5 ± 0.4 3–4	–	–
Число цветков в дихазии, шт.		x	lim	11.8 ± 0.7 9–13	12.0 ± 0.8 9–15	12.5 ± 1.1 11–14	–	–
Розеточные зеленые листья	Длина пластинки, см	x	lim	16.0 ± 0.9 10.6–20.5	13.4 ± 0.4 6–19.5	13.4 ± 0.7 7.5–18.5	10.1 ± 0.7 5–14.5	2.7 ± 1.1 1.2–4.2
	Ширина пластинки, см	x	lim	14.6 ± 0.9 9.7–20	11.6 ± 0.4 5.5–19.5	12.1 ± 0.8 6.2–19	8.2 ± 0.6 3.5–12.4	2.1 ± 0.8 1–3.2
	Число пар, шт.	x	lim	1.8 ± 0.1 1–2	1.4 ± 0.1 1–2	1.8 ± 0.1 1–2	1.1 ± 0.1 1–2	1
Длина корневища, см		x	lim	7.6 ± 0.6 4.5–10.5	12.3 ± 1.3 5–24	7.0 ± 0.5 3.5–11	6.4 ± 0.7 3.5–9.5	5.3 ± 0.5 4.5–6
Диаметр корневища, см		x	lim	2.7 ± 0.1 1.6–3.5	3.3 ± 0.3 2–6	2.3 ± 0.2 1.3–3.5	1.3 ± 0.2 0.6–2.7	0.6 ± 0.1 0.4–0.7
Число метамеров годичного побега, шт.		x	lim	5.0 ± 0.1 4–6	4.5 ± 0.1 4–6	4.8 ± 0.2 4–6	4.1 ± 0.1 3–5	4
Число метамеров (емкость) верхушечной почки скелетной оси, шт.		x	lim	7.0 ± 0.2 6–8	7.3 ± 0.1 5–9	6.8 ± 0.2 6–8	5.9 ± 0.1 5–7	5.0 ± 0.7 4–6
Емкость боковых почек, шт.	в терминальной почке	x	lim	2.4 ± 0.1 2–3	2.6 ± 0.1 2–4	2.3 ± 0.2 2–4	1.1 ± 0.1 1–2	–
	на годичном побеге	x	lim	3.3 ± 0.2 2–4	3.3 ± 0.2 2–5	3.4 ± 0.2 2–4	2.4 ± 0.1 2–3	1

Примечание. j–v – онтогенетические состояния; x – среднеарифметическое значение параметра и ошибка среднеарифметического; lim – пределы изменения параметра.

Note: j–v – ontogenetic stages; x – arithmetic mean value of the parameter and the arithmetic mean error; lim – limits of the parameter change.

побега. Длина корневища составляет 3.5–11 см, диаметр 1.3–3.5 см (см. табл. 2). В верхушечных почках растущих осей формируется одна пара вегетативно-генеративных почек. Переход к формированию в верхушечных почках скелетных осей только вегетативных почек означает конец генеративного периода.

Для генеративного периода характерны перемены в цветении особей продолжительностью от 2 до 6 лет. Это связано в основном с замедлением темпов роста пазушных почек и не заложением в них генеративной сферы, в результате чего вместо вегетативно-генеративных почек формируются вегетативные почки. Из цветущих в этом году особей на следующий год зацветут менее половины (45 %). Период ежегодного цветения длится не более 2–3 лет, и отмечен он только у 20 % генеративных особей. Доля цветущих растений среди гене-

ративных особей ценопопуляции в течение трех лет изменялась следующим образом: в 2016 г. – 20 %, в 2017 г. – 27.5 %, в 2018 г. – 40 %.

Субсенильное растение (ss) – ветвящаяся партикула, состоящая из остатка скелетной оси n-го порядка диаметром до 2.7 см и отходящих от нее 1–3 вегетативных побегов (n + 1)-го порядка длиной до 9.5 см и диаметром 0.6–1 см. Годичный побег (прирост) в постгенеративном периоде уменьшается до 3–5 метамеров. Корневище покрыто тонкими придаточными корнями. Вегетативный розеточный побег несет 1(2) пару зеленых листьев, по размеру приближающихся к листьям виргинильных растений. В его верхушечной почке (емкостью 5–7 пар зачатков) развиваются мелкие пазушные почки, состоящие из одной пары зачатков. Это онтогенетическое состояние продолжается 3–8 лет.

Сенильное растение (s) – ветвящаяся партикула из остатков побегов n-го, (n + 1)-го порядков и растущего розеточного побега (n + 2)-го порядка (длина до 5 см, диаметр 0.3–0.5 см) с парой листьев ювенильного или имматурного типа. В верхушечной почке растущего побега пазушные почки не отмечены. Сенильное состояние длится 2–3 года.

Таким образом, в ходе сложного онтогенеза особи *P. alpina* проходят следующие фазы морфогенеза: первичная скелетная ось (j, im, v, g₁) → первичный куст (g₂) → клон (g₂) → ветвящаяся партикула (g₃, ss, s). Первое цветение наступает в возрасте 20–25 лет. В генеративном периоде наиболее продолжительное средневозрастное генеративное состояние (25–40 лет). Полная неспециализированная дезинтеграция семенной особи происходит в средневозрастном состоянии. Полный онтогенез особи длится не менее 70–90 лет.

Онтогенетический спектр ценопопуляции *P. alpina* полночленный многовершинный (рис. 5). Абсолютный максимум приходится на ювенильные (j) особи (29.1 %). Но численность этой группы изменчива из-за низкой жизнеспособности особей. В ювенильном состоянии из-за слаборазвитых пазушных почек в случае повреждения верхушечной почки розеточного побега особь отмирает. Начиная с имматурного состояния, на годичном побеге первичной скелетной оси появляются пазушные почки большей емкости, что повышает возможность выживания растений. Элиминация части

ювенильных особей снижает долю имматурных (im) (9.4 %). Далее в спектре отмечается второй максимум (15.4 %) на группе виргинильных (v) растений, что связано с наибольшей продолжительностью этого онтогенетического состояния (до 15 лет) среди прегенеративных особей. Во фракции генеративных особей нет резких перепадов численности по онтогенетическим состояниям. Уменьшение молодых генеративных особей (9.4 %) происходит из-за небольшой длительности молодого генеративного состояния (5–8 лет). Средневозрастное состояние наиболее длительное в онтогенезе, поэтому доля этих особей преобладает среди генеративных растений (13.6 %), образуя третий локальный максимум в спектре. Старые генеративные растения немного уступают (11.1 %) по численности зрелым генеративным, что свидетельствует о плавном переходе особей в это состояние. Заметна доля субсенильных особей (10.3 %): в этом состоянии особь может находиться до 8 лет. Сенильные растения недолговечны, поэтому малочисленны (1.7 %) в составе ценопопуляции.

По классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001) ценопопуляция *P. alpina* молодая ($\Delta=0.30$; $\omega=0.44$), что подтверждается высокими значениями индекса восстановления I_v (0.62) и низким индексом старения I_c (0.11). На субальпийском лугу формируется молодая нормальная ценопопуляция с левосторонним многовершинным онтогенетическим спектром.

ОБСУЖДЕНИЕ

Онтогенетическая структура ценопопуляции формируется под влиянием не только внешних условий среды, но и внутренних факторов, т.е. биологических особенностей вида (Заугольнова, 1994). Изучение онтогенеза дает наиболее полную информацию о его биологии. Нами выяснено, что особи *P. alpina* проходят сложный онтогенез с партикуляцией зрелых генеративных особей без омоложения. Многовершинность онтогенетического спектра ценопопуляции *P. alpina* на субальпийском лугу свидетельствует о ее динамическом состоянии. Абсолютный максимум на ювенильных особях указывает на хорошее семенное поддержание ценопопуляции. Снижение числа имматурных растений обусловлено, видимо, не только элиминацией части ювенильных особей, но и нерегулярностью семенного возобновления.

Успешность семенного размножения во многом определяется такими характеристиками генеративного периода как частота цветения (ежегодно или с перерывами), число генеративных побегов на годичном побеге, размер соцветия и число

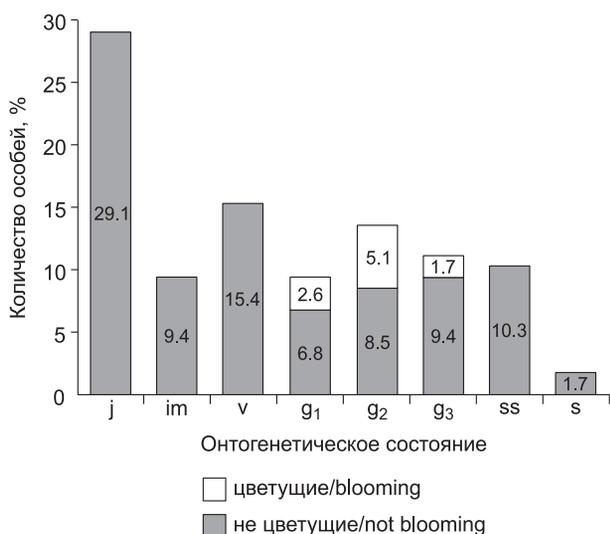


Рис. 5. Онтогенетический спектр ценопопуляции *Phlomoides alpina*.

Fig. 5. Ontogenetic spectrum of the cenopopulation *Phlomoides alpina*.

Note: on the X-axis – ontogenetic states; on the Y-axis – the percentage of individuals.

цветков в нем. Генеративный период *P. alpina* характеризуется частыми и длительными перерывами в цветении. Только 20 % генеративных особей цветут 2–3 года подряд. Ежегодно в ценопопуляции 60–80 % генеративных растений являются временно не цветущими. На годичном побеге *P. alpina* максимально может развиваться две пары генеративных побегов в зрелом состоянии (g_2), но чаще во всех генеративных состояниях развивается не более одной пары генеративных побегов в год. Параметры генеративного побега (его длина, число метамеров в тирсе, число цветков в дихазии) не изменяются в течение генеративного периода (см. табл. 2). Все эти факты указывают на нестабильность заложения вегетативно-генеративных почек, что должно отрицательно повлиять и на семенное возобновление вида. Но высокая доля ювенильных особей в составе ценопопуляции это не подтверждает. Разобраться в этой парадоксальной ситуации помогло изучение структуры верхушечной почки скелетной оси.

Были выявлены следующие закономерности заложения на годичном побеге вегетативно-генеративных и вегетативных почек. Установлено, что развитие годичного побега внутри верхушечной почки розеточного побега длится два года. В первый год закладываются первые 2–3 метамера годичного побега с еще недифференцированными зачатками без пазушных почек. На второй год в верхушечной почке проходят основные этапы формирования годичного побега: он увеличивается еще на 2–3 метамера, и формируется комплекс аксиллярных почек. Появившиеся во второй год метамеры несут зачатки зеленых листьев с пазушными вегетативными почками небольшой емкости. На метамерах, заложившихся в прошлом году, недифференцированные зачатки преобразуются в зачатки чешуевидных листьев, в их пазухах формируются почки разной емкости. Первая (внешняя) пара этих зачатков (со слабо развитыми вегетативными почками) плотно закрывает внутреннюю часть верхушечной почки (см. рис. 4). Под их защитой в пазухах внутренних зачатков чешуевидных листьев закладываются 1–2 пары вегетативно-генеративных почек. Формирование даже одной пары вегетативно-генеративных почек вызывает торможение процессов роста вегетативных почек на ближайших метамерах, что определяет их небольшие размеры и маленькую емкость. Это означает, что на заложение генеративных органов особь *P. alpina* использует значительные внутренние ресурсы. Видимо, с этим связано позднее начало цветения (в возрасте около 20 лет), перерывы в цветении особи и низкая доля цветущих растений в группе генеративных особей.

Если по какой-то причине не происходит закладки вегетативно-генеративных почек, то в пазухе зачатков чешуевидных листьев формируются вегетативные почки разной емкости. Крупные развитые почки (4 пары зачатков) появляются на месте, где должны были сформироваться вегетативно-генеративные почки. Ниже и выше расположенные вегетативные почки меньше по размеру и состоят из 1–2 пар зачатков. Только крупные вегетативные почки успешно развиваются в боковые розеточные побеги следующего порядка. В итоге в средневозрастном генеративном состоянии за счет ветвления скелетных осей образуются многопобеговые кусты, надолго удерживающие за собой территорию.

Таким образом, верхушечная почка генеративной особи *P. alpina* образует вегетативную многолетнюю моноподиально нарастающую скелетную ось, несущую пазушные вегетативно-генеративные или вегетативные побеги с разными функциями. Вегетативно-генеративные побеги обеспечивают цветение особи и семенное воспроизведение вида, вегетативные побеги способствуют повышению мощности генеративной особи за счет бокового ветвления, а значит, ее долголетию и продлению генеративного периода. Это позволяет виду успешно произрастать в неблагоприятных условиях высокогорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Phlomooides alpina – моноподиально-розеточное короткокорневищное растение, развивающееся в ходе сложного онтогенеза с партикуляцией в зрелом генеративном состоянии без омоложения. Особи *P. alpina* проходят следующие фазы морфогенеза: первичный многолетний побег (j, im, v, g_1) → первичный куст, клон (g_2) → ветвящаяся партикула (g_3, ss, s). Основной способ поддержания ценопопуляции – семенной.

Генеративный период характеризуется частыми перерывами в цветении, во время которых на розеточном побеге формируются развитые вегетативные почки, обеспечивающих ветвление скелетной оси. В результате в средневозрастном генеративном состоянии формируются мощные многопобеговые кусты, удерживающие за собой территорию в течение нескольких десятилетий (до 40 лет). Увеличение длительности генеративного состояния поддерживает семенное возобновление и позволяет виду сохранять устойчивое положение в сообществах субальпийского высокогорья. На субальпийском ерниково-разнотравном лугу формируется полночленная молодая ценопопуляция с левосторонним многовершинным спектром, что свидетельствует об устойчивом воспроизведении ценопопуляции.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Адылов Т.А., Махмедов А.М. 1987.** Род *Phlomoidea* Moench. В: Определитель растений Средней Азии. Т. 9. Под ред. Т.А. Адылова. Ташкент. 104. [Adylov T.A., Makhmedov A.M. 1987. Genus *Phlomoidea* In: Adylov T.A. (Ed.). Key to plants of Central Asia. Vol. 9. Tashkent. 104. (in Russian)]
- Гатцук Л.Е. 1974.** Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический.* 79(1):100-113. [Gatsuk L.E. 1974. Gemmaxilar plants and system of co-ordinate units of their shoot body. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel Biologicheskoy = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 79(1):100-113. (in Russian)]
- Глотов Н.В. 1998.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. В: Жизнь популяций в гетерогенной среде: Материалы II Всероссийского популяционного семинара. Йошкар-Ола. 1:146-149. [Glotov N.V. On the parameter's assessment of the age structure of plant populations. In: The life of populations in a heterogeneous environment: Materials of the II All-Russian Population Seminar. Yoshkar-Ola. 1:146-149. (in Russian)]
- Губанов И.А. 1996.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М. 136 с. [Gubanov I.A. 1996. Conspectus of the flora of Outer Mongolia (vascular plants). Moscow. 136 p. (in Russian)]
- Доронькин В.М., Эбель А.Л. 2012.** Сем. Lamiaceae. В: Определитель растений Республики Алтай. Под ред. И.М. Красноборова, И.А. Артемова. Новосибирск. 394. [Doron'kin V.M., Ebel A.L. 2012. Family Lamiaceae. In: I.M. Krasnoborov, I.A. Artemov (Eds.). Key to plants of the Altai Republic. Novosibirsk. 394. (in Russian)]
- Животовский Л.А. 2001.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. *Экология.* 1:3-7. [Zhivotovskiy L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology.* 1:3-7. (in Russian)]
- Жукова Л.А. 2001.** Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений. *Экология.* 3:169-176. [Zhukova L.A. 2001. Diversity of ontogenesis pathways in plant populations. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology.* 3:169-176. (in Russian)]
- Зайцев Г.Н. 1991.** Математический анализ биологических данных. М. 184 с. [Zaitsev G.N. 1991. Mathematical analysis of biological data. Moscow. 184 p. (in Russian)]
- Заугольнова Л.Б. 1994.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 70 с. [Zaugolnova L.B. 1994. Structure of seed plant populations and problems of their monitoring. Abstract of Diss. Dr. Sci. (Biol.). St. Petersburg. 70 p. (in Russian)]
- Зибзеев Е.Г. 2012.** Ландшафтообразующие высокогорные сообщества южного макросклона Теректинского хребта (Центральный Алтай): классификация, эколого-фитоценотическая характеристика. *Turczaninowia.* 15(3):83-108. [Zibzeev E.G. 2012. Landscape forming high mountain communities of southern macroslope of the Terektinsky ridge (Central Altai): classification, ecological and phytocoenotic characteristics. *Turczaninowia.* 15(3):83-108. (in Russian)]
- Зибзеев Е.Г., Басаргин Е.А., Недовесова Т.А. 2015.** Разнообразие эколого-ценотические особенности березовых криволесий с *Betula tortuosa* Ledeb. в Алтае-Саянской горной области. *Растительность России.* 26:38-54. [Zibzeev E.G., Basargin E.A., Nedovesova T.A. 2015. The diversity and ecological-phytocoenotic characteristics of the birch krummholz (*Betula tortuosa* Ledeb.) in Altai-Sayan mountain region. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia.* 26: 38-54. (in Russian)]
- Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017.** Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с. [Kuznetsova T.V., Timonin A.K. 2017. Inflorescence: morphology, evolution, taxonomic significance (application of complementary approaches)]. Moscow. 183 p. (in Russian)]
- Куминова А.В. 1960.** Растительный покров Алтая. Новосибирск. 450 с. [Kuminova A.V. 1960. Vegetation covers of Altai. Novosibirsk. 450 p. (in Russian)]
- Нарожный Ю.К., Никитин С.А. 2003.** Современное оледенение Алтая на рубеже XXI века. *Материалы гляциологических исследований.* 95:93-101. [Narozhnyi Yu.K., Nikitin S.A. 2003. Recent glaciations of Altai at the beginning of 21th century. *Materialy Glyatsiologicheskikh Issledovaniy = Data of Glaciological Studies.* 95:93-101. (in Russian)]
- Оразова А. 1964.** Род *Phlomis*. В: Флора Казахстана. Т. 7. Гл. ред. Н.В. Павлов. Алма-Ата. 393-394. [Orazova A. 1964. Genus *Phlomis*. In: N.V. Pavlov (Ed.). Flora of Kazakhstan. Vol. 7. Alma-Ata. 393-394. (in Russian)]
- Пробатова Н.С., Крестовская Т.В. 1995.** Сем. Lamiaceae. В: Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 7. Отв. ред. С.С. Харкевич. СПб. 335. [Probatova N.S., Krestovskaya T.V. 1995. Family Lamiaceae. In: S.S. Charcevicz (Ed.). Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 7. St. Petersburg. 335. (in Russian)]
- Работнов Т.А. 1950.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Труды

- БИН АН СССР. Сер. III. Вып. 6. 7-204. [Rabotnov T.A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. Proceedings of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR. Ser. 3. Iss. 6. 7-204. (in Russian)]
- Серебрякова Т.И.** 1977. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 82(5):112-128. [Serebryakova T.I. 1977. On the basic “architectural models” of herbaceous perennials and the modes of their transformation. *Bulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel Biologicheskii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 82(5):112-128 (in Russian)]
- Смирнова О.В.** 1976. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений разных биоморф. В: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. 72-80. [Smirnova O.V. 1976. The volume of the countable unit (in the study of coenopopulations of plants of different biomorphs. In: A.A. Uranov, T.I. Serebryakova (Eds.). Coenopopulations of plants (principal concepts and structure). Moscow. 72-80. (in Russian)]
- Сыромятина М.В., Москаленко И.Г., Чистяков К.В.** 2010. Тенденции изменения климата на Алтае на фоне глобальных климатических изменений (по инструментальным и дендрохронологическим данным). *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 7: Геология. География*. 3:82-91. DOI 10.18551/rjoas.2015-07.01. [Syromyatina M.V., Moskalenko I.G., Chistyakov K.V. 2010. Tendencies of climate change in the Altai Mountains against the background of global climatic change derived from instrumental and dendrochronological data. *Vestnik Sankt-Petersburgskogo Universiteta. Seriya 7: Geologiya. Geografiya = Bulletin of St. Petersburg University. Series 7: Geology. Geography*. 3:82-91. DOI 10.18551/rjoas.2015-07.01. [in Russian]
- Уранов А.А.** 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия). В: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. 3-8. [Uranov A.A. 1967. Ontogeny and age composition of populations (instead of a preface). In: A.A. Uranov (Ed.). Ontogeny and age composition of flowering plant populations. Moscow. 3-8. (in Russian)]
- Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай).** 2001. Отв. ред. В.П. Седельников. Новосибирск. 316 с. [Sedelnikov V.P. (Ed.). 2001. Flora and vegetation of the Katunsky Reserve (Gorny Altai). Novosibirsk. 316 p. (in Russian)]
- Чистяков К.В., Зелепукина Е.С., Гаврилкина С.А.** 2014. Оценка реакции ландшафтных структур горных территорий Алтая и Саян на изменение климата. *Вопросы географии*. 137:315-331. [Chistyakov K.V., Zelepukina E.S., Gavrilkina S.A. 2014. Assessing the response of landscape structures in the Altai and Sayan mountains to climate change. *Voprosy Geografii = Questions of Geography* 137:315-331. (in Russian)]
- Dirnböck T., Essl F., Rabitsch W.** 2011. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. *Global Change Biology*. 17:990-996. DOI 10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x
- Engler R., Randin C.F., Thuiller W., Dullinger S., Zimmermann N.E., Araujo M.B., Pearman P.B., Le Lay G., Piedallu C., Albert C.H., Choler P., Coldea G., De Lamo X., Dirnböck T., Gegout J.-C., Gomez-Garcia D., Crytnes J.-A., Heegaard E., Hoistad R., Sebastia M.-T., Stanisci A., Theurilat J.-P., Trivedi M.R., Vittoz P., Guisan A.** 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*. 17:2330-2341. DOI 10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x
- Graherr G., Gottfried M., Pauli H.** 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature*. 369:448. DOI 10.1038/369448a0.
- Lenoir J., Gergout J.C., Marquet P.A., De Ruffray P., Brisse H.** 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*. 320:1768-1771. DOI 10.1126/science.1156831
- Talovskaya E., Cheryomushkina V.** 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). *Botany*. 100(6):499-508. DOI 10.1139/cjb-2021-0101

PHLOMOIDES ALPINA (LAMIACEAE) IN THE MOUNTAIN ALTAI: MORPHOGENESIS AND POPULATION STABILITY

Elizaveta K. Komarevtseva

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia;
elizavetakomarevtseva@yandex.ru

Global warming over the past few decades is causing a reduction of the area of glaciers and a rise of the upper forest line in the Mountain Altai. Therefore, it is important to study the biology of mountain species in order to determine their adaptive potential. *Phlomoides alpina* is one of the permanent species of subalpine communities. The study was conducted on the territory of Katun Nature Reserve (Altai Republic). Using the terms of discrete description of ontogeny, we studied the ontogeny of *P. alpina* and the age structure of its cenopopulation. It has

been established that *P. alpina* is a polycarpic monopodial-rosette short-rhizome plant. Ontogeny of individuals is complete and complex with late non-specialized morphological disintegration: a mature generative individual is fragments into non-rejuvenated ramets. The species reproduction by means of seeds. The first flowering occurs at the 20–25 years age. The middle-aged generative state is the longest (25–40 years) compared to other ontogenetic states. The complete individual's ontogeny lasts 70–90 years. Two variants of the functioning of the apical bud of the skeletal axis of the generative plant were revealed, when either vegetative-generative buds or developed vegetative buds are formed on the annual shoot. The development of vegetative-generative buds is a necessary condition for the flowering of an individual and contributes to the seed renewal of the coenopopulation. The appearance of large vegetative buds on a one-year shoot predetermines a interruptions (pauses) in flowering, but at the same time, skeletal axes are branched due to them. Due to this, multi-shoot large mature bushes are formed in the middle-aged generative state, which occupy the territory for a long time. The young normal cenopopulation of *P. alpina* has a left-sided multi-top ontogenetic spectrum in the subalpine meadow. The main peak on the group of juvenile individuals indicates successful seed reproduction of the species; two local peaks on virginal and mature generative individuals are associated with an increase in the duration of these states.

Key words: *Phlomoides alpina*, ontogeny, monopodial-rosette model of shoot formation, vegetative bud, vegetative-generative bud, Mountain Altai.

For citation: Komarevtseva E.K. 2023. *Phlomoides alpina* (Lamiaceae) in the Mountain Altai: morphogenesis and population stability. *Rastitel'nyj Mir Aziatsloj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 16(3):243-254. DOI 10.15372/RMAR20230303

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

ORCID ID

E.K. Komarevtseva 0000-0003-4793-9878

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The author declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 10.04.2022

Принята к публикации / Accepted for publication 25.06.2023