

## РАЗВИТИЕ *ZIZIPHORA PAMIROALAIICA* В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ПАМИРА

В.А. Черемушкина<sup>1</sup>, К.А. Бобокалонов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия, e-mail: cher.51@mail.ru

<sup>2</sup>Институт ботаники, физиологии и генетики растений АН Республики Таджикистан,  
734017, Душанбе, ул. Каримова, 27, Таджикистан, e-mail: kobil\_5@bk.ru

Изучен онтоморфогенез *Ziziphora pamiroalaica* (сем. Lamiaceae) в условиях Западного Памира (Таджикистан). Онтогенез особей сложный и состоит из онтогенеза семенной особи и частного онтогенеза партикула. В онтогенезе особи сменяются следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p, j) – первичный куст (im-g<sub>2</sub>) – клон (g<sub>3</sub>-ss). Установлено, что в поясе криофильной растительности на высоте свыше 4000 м над ур. м. у вида формируется подушковидная жизненная форма. Показано, что структура подушки образована двумя типами симподиально нарастающих скелетных осей: ортотропными и плагитропными. Характер отмирания побегов в структуре подушки соответствует отмиранию побегов полудревесного типа. Выявлены отличительные черты онтоморфогенеза особей вида: позднее (в средневозрастном генеративном состоянии) формирование подушки, недолговечность ортотропных разветвленных скелетных осей, отмирание главного корня и образование клона, продолжительность онтогенеза до 25–28 лет.

**Ключевые слова:** *Ziziphora pamiroalaica*, Lamiaceae, подушковидная жизненная форма, онтогенез, морфогенез, Таджикистан.

### ВВЕДЕНИЕ

Для растений предельных высот Памира характерны чрезвычайная низкорослость и формирование подушковидной жизненной формы. К факторам, тормозящим рост и развитие растений в этих условиях, относятся отрицательные температуры в период вегетации, сильные ветра, сухость воздуха и почвы (Станюкович, 1949, 1973; Стешенко, 1965). Растения-подушки распространены на всех континентах в неблагоприятных для их роста условиях. Несмотря на то что их строению посвящены многочисленные зарубежные и отечественные работы (Rauch, 1939; Серебряков, 1962; Волков, 2002; Larcher et al., 2010; Aubert et al., 2014), интерес к этой группе растений не ослабевает. Подушковидная форма роста описана в основном у кустарников, кустарничков и трав (Борисова, 1962; Культиасов, 1962; Таловская, 2017) как приспособление к жизни в условиях крайних местообитаний, в то время как формирование подушки у полудревесных жизненных форм (полукустарнички и полукустарники) исследовано недоста-

точно (Стешенко, 1965; Дорохина, 1993; Astashenkov, 2015).

Большинство представителей рода *Ziziphora* L. (сем. Lamiaceae) относятся к полудревесным растениям, в том числе *Ziziphora pamiroalaica* Juz. Ареал *Z. pamiroalaica* охватывает горные системы от Памиро-Алая до Джунгарского Алатау (Туляганова, 1987). В Таджикистане этот вид является самым распространенным и отмечен почти во всех ботанико-географических и флористических районах. Вид встречается от поясов арчовников до высокогорных пустынь на высоте 1200–4500 м над ур. м. (Кочкарева, 1986). *Z. pamiroalaica* на крайнем высотном пределе распространения на Памире (выше 4000 м над ур. м.) образует подушковидную жизненную форму, механизм формирования которой ранее не был изучен. В связи с этим цель работы – изучение онтоморфогенеза особей *Z. pamiroalaica* и выявление механизмов их адаптации к условиям произрастания.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в условиях Западного Памира (Южно-Аличурский хребет) на перевале Койтезек ( $h = 4330$  м над ур. м.) в поясе криофильных пустошей с участками пустынь, на песча-

ном субстрате, местами покрытом камнями от 5 до 20 см в диаметре и более, на склоне крутизной 10°. В сообществе присутствовали *Nepeta pamirensis* Franch., *Inula rhizocephala* Schrenk., *Acantholimon*



Рис. 1. *Ziziphora pamiroalaica* на перевале Койтезек (Таджикистан).

Fig. 1. *Ziziphora pamiroalaica* on the Koytezek pass (Tajikistan).

*diapensioides* Boiss., *Delphinium lacostei* Danguy, *D. oreophilum* Huth., *Ziziphora pamiroalaica*. Общее проективное покрытие травостоя – 15 % (рис. 1).

При описании биоморфы *Z. pamiroalaica* опирались на классификацию жизненных форм

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На начальных этапах онтогенез особей *Z. pamiroalaica* подушковидной жизненной формы характеризуется быстрой сменой состояний. В течение короткого вегетационного сезона (середина июня–август) с начала прорастания семян особи сменяют три онтогенетических состояния. **Проростки** представляют собой первичный побег, достигающий 2 см в высоту. Они имеют две семядоли и одну пару супротивно расположенных настоящих листьев. Листья проростка 0.7 см в длину и 0.3 см в ширину. Длина гипокотилия до 1 см, главного корня до 5 см. После отмирания семядолей растения переходят в **ювенильное состояние**. Побег ювенильных особей удлиненный, 1–3 см, состоит в основном из 6 метамеров (см. таблицу). В пазухах всех листьев побега закладываются почки. В **имматурном состоянии** из почек семядольного узла и (или) первого метамера первичного побега образуются удлиненные вегетативные побеги II порядка от 1 до 1.5 см длиной. Часть почек становится спящими. Особь представляет собой первичный куст. Фаза первичного куста является самой продолжительной и сохраняется до старого генеративного состояния (рис. 2).

В конце вегетационного периода первичный и боковые побеги полегают, их терминальные почки не отмирают и располагаются выше субстрата. Особь переходит в **виргинильное состояние**. Пер-

И.Г. Серебрякова (1962) и подходы к описанию полудревесных растений (Серебряков, 1965; Гатцук, 1974; Бутник, 2001). При изучении этапов развития особей и выделении фаз морфогенеза принята концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Ценопопуляции..., 1976). В работе подробно рассмотрены морфологические изменения в ходе морфогенеза надземных и подземных органов особей. Календарный возраст особей разных онтогенетических состояний и возраст скелетных осей определяли по годичным кольцам. Для этого делали поперечные срезы в основании скелетных осей и базальной части главного корня и просматривали с помощью стереоскопического микроскопа Stemi 305 (фирма Karl Zeiss). При количественной характеристике подушки у особей в разных онтогенетических состояниях учитывали следующие биометрические признаки: число и длину вегетативных, генеративных побегов, длину и диаметр главного корня, число вторичностержневых придаточных корней, размеры листьев. Статистическая обработка полученных данных выполнена с помощью программы Microsoft Excel, приведены минимальные и максимальные значения признаков и рассчитаны средние арифметические со стандартной ошибкой.

вичный побег в дальнейшем войдет в состав главной скелетной оси, а боковые побеги, образованные из почек семядольного узла и первого метамера, – в состав скелетных осей II порядка. Во всех узлах боковых побегов закладываются почки. Оси всех побегов покрываются вторичной корой и древеснеют. Главный корень удлиняется до 9 см. На плагиотропной части побегов развивается 1–2 тонких придаточных корня. На следующий год трогаются в рост терминальные почки первичного и боковых побегов, а позже пазушные почки боковых побегов II порядка, расположенные на их первом годичном приросте. Куст состоит из первичного побега и 2–3 дициклических вегетативных побегов II порядка и годичных приростов побегов III порядка. Нереализованные почки переходят в спящее состояние. Первичный и дициклические побеги II порядка от 4 до 9 см длиной к зиме отмирают до первого годичного прироста. Нарастание растений сменяется с моноподиального на симподиальное. Побеги III порядка ортотропные, от 1 до 1.5 см длиной, образованы 3–5 метамерами. Их верхушечные почки перезимовывают.

Уже на третий год растение переходит в **молодое генеративное состояние**. Побеги III порядка удлиняются до 5–12 см, их второй годичный прирост состоит из 4–5 длинных метамеров и заканчивается соцветием тирс. Оно полностью отмира-

Биометрическая характеристика особей *Ziziphora pamiroalaica* подушковидной жизненной формы

Biometric characteristics of individuals of *Ziziphora pamiroalaica* cushion life form

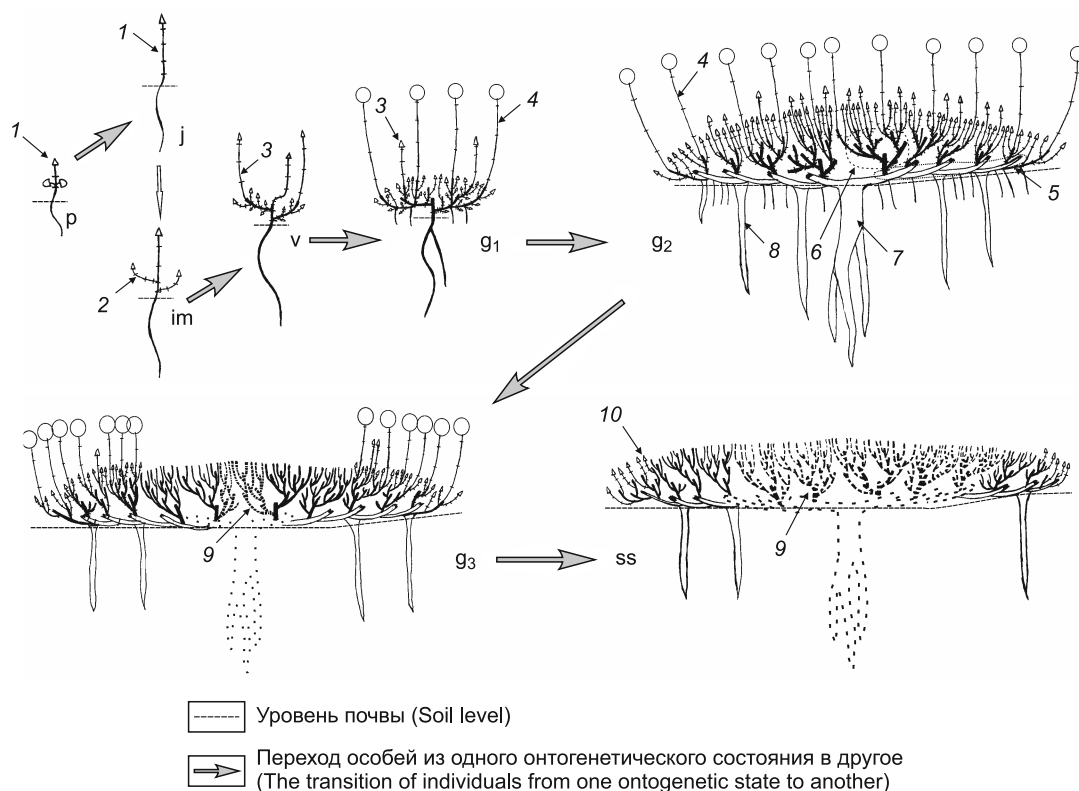
Признак	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss
Высота вегетативного побега, см	$2.25 \pm 0.18$	$2.7 \pm 0.3$	$5.88 \pm 0.1$	–	–	–	$3.85 \pm 0.16$
	1–3	2.3–3.8	4–9				3–5
Число вегетативных побегов, шт.	1	$1.9 \pm 0.07$	$6.22 \pm 0.36$	2–3	–	–	$4.85 \pm 0.33$
		1–3	2–10				2–8
Высота генеративного побега, см	–	–	–	$8.71 \pm 0.17$	$11.67 \pm 0.15$	$10.64 \pm 0.17$	–
				53–12	6–14	7–13	
Число генеративных побегов, шт.	–	–	–	$5.64 \pm 0.23$	$13.19 \pm 0.22$	$7.78 \pm 0.30$	–
				2–8	8–23	3–11	
Ширина листа, см	$0.25 \pm 0.02$	$0.24 \pm 0.01$	$0.34 \pm 0.02$	$0.33 \pm 0.02$	$0.33 \pm 0.04$	$0.32 \pm 0.02$	$0.27 \pm 0.03$
	0.2–0.3	0.2–0.3	0.2–0.4	0.3–0.4	0.3–0.4	0.3–0.4	0.2–0.3
Длина листа, см	$0.65 \pm 0.02$	$0.80 \pm 0.02$	$0.92 \pm 0.02$	$1.01 \pm 0.01$	$1.08 \pm 0.22$	$1.1 \pm 0.04$	$0.68 \pm 0.05$
	0.6–0.7	0.8–1	0.7–1	0.8–1.1	0.9–1.3	0.7–1.2	0.5–0.9
Длина главного корня, см	$3.75 \pm 0.2$	$4.4 \pm 0.96$	$5.85 \pm 0.15$	$7.44 \pm 0.15$	$7.04 \pm 0.32$	–	–
	3–5	3.8–6	4–9	5–9	5–11		
Диаметр корня, см	0.1	0.1	$0.26 \pm 0.03$	$0.29 \pm 0.20$	$0.72 \pm 0.11$	–	–
			0.2–0.3	0.2–0.4	0.5–0.9		
Число вторично-стержневых придаточных корней, шт.	–	–	$0.33 \pm 0.27$	$1 \pm 0.24$	$6.74 \pm 0.37$	$7.4 \pm 0.52$	$8.33 \pm 0.33$
			1–2	1–3	5–10	6–17	7–12

*Примечание.* Онтогенетическое состояние особи: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – зрелое генеративное, g<sub>3</sub> – старое генеративное, ss – субсенильное. Над чертой – среднее значение ± ошибка среднего; под чертой – минимальное значение – максимальное значение. Прочерк означает отсутствие данных.

ет в конце вегетации. Из зимующих почек первого годового прироста дициклических побегов образуются ортотропные вегетативные побеги следующего порядка, высотой от 1 до 1.5 см. Побеги первого годового прироста несут разную функциональную нагрузку. Побеги, развившиеся из верхних почек, удлиняют скелетную ось, образованные из почек средней части увеличивают ветвление, из нижних почек могут дать начало скелетной оси следующего порядка. Таким образом, удлинение скелетной оси и ее ветвление происходят за счет дициклических побегов. В молодом генеративном состоянии куст состоит из 4–5 разветвленных скелетных осей разных порядков, на которых одновременно развиваются от 2 до 8 генеративных и 2–3 вегетативных побегов. Длительность нарастания скелетных осей не превышает 3–4 лет. Помимо описанных побегов, из зимующих и спящих почек могут развиваться моноциклические вегетативные побеги, которые полностью отмирают. В результате интенсивного ветвления формируется компактный куст до 10 см в диаметре, многолетняя часть которого утолщается и несет большой запас нереализованных почек. Главный корень в диаметре от 0.5 до 0.9 см. На скелетных осях 1–2 придаточных корня становятся вторично-стержневыми. Развитие первичного куста в моло-

дом генеративном состоянии сходно с развитием куста у описанного нами ранее полукустарничка *Z. suffruticosa* Pazij & Vved. (Черемушкина, Бобокалонов, 2020). Длительность состояния 7–8 лет.

В *средневозрастном генеративном состоянии* формируется подушковидная форма растения (см. рис. 2). У растений развиваются два типа скелетных осей: плагиотропные и ортотропные. Плагиотропные оси способствуют разрастанию подушки по периферии, ортотропные оси увеличивают ее плотность. Плагиотропные оси сильно утолщены и несут придаточные корни до 0.2–0.3 см в диаметре. Они образованы первыми годовыми приростами дициклических побегов. Первый годичный прирост дициклических побегов анизотропный, второй – ортотропный, заканчивающийся соцветием и полностью отмирающий после плодоношения. Длина метамеров анизотропной части составляет 0.3–0.4 см. Ветвление осуществляется за счет перезимовавших почек, расположенных на апогеотропной дуге годового прироста. Нижележащая почка дает начало новому анизотропному побегу, который надстраивает плагиотропную скелетную ось, а выше-расположенные почки – ортотропным боковым побегам, принимающим участие в образовании ортотропной разветвленной скелетной оси. Мно-



**Рис. 2.** Онтогенез *Ziziphora pamiroalaica* подушковидной жизненной формы.

Онтогенетическое состояние: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – средневозрастное генеративное, g<sub>3</sub> – старое генеративное, ss – субсенильное.

1 – ортотропный вегетативный побег; 2 – первый годичный прирост дидеяльного вегетативного побега; 3 – дидеяльный вегетативный побег; 4 – дидеяльный генеративный побег; 5 – плагиотропная составная скелетная ось; 6 – ортотропная скелетная ось; 7 – главный корень; 8 – вторичный стержневой придаточный корень; 9 – отмершая часть подушки; 10 – моноциклический вегетативный побег.

**Fig. 2.** Ontogenesis of *Ziziphora pamiroalaica* cushion life form.

Ontogenetic state: p – seedling, j – juvenile, im – immature, v – virginal, g<sub>1</sub> – young generative, g<sub>2</sub> – mature generative, g<sub>3</sub> – old generative, ss – subsenile.

1 – orthotropic vegetative shoot; 2 – first annual growth of a dicyclic vegetative shoot; 3 – dicyclic vegetative shoot; 4 – dicyclic generative shoot; 5 – plagiotropic composite skeletal axis; 6 – orthotropic skeletal axis; 7 – main root; 8 – secondary tap adventitious root; 9 – dead part of the cushion; 10 – monocyclic vegetative shoot.

голетняя часть ортотропной разветвленной скелетной оси образована первыми годичными приростами ортотропных и косоортотропных дидеяльных побегов 3–4-х порядков ветвления. Длина первого годичного прироста побегов составляет 1–2 см, второго – 5–12 см. В их узлах сохраняются нереализованные почки, которые становятся спящими. В результате одинакового прироста и базитонного ветвления ортотропные скелетные оси в кусте оказываются выровненными по высоте. В кусте развиваются многочисленные придаточные корни, которые прижимают базальные части плагиотропных скелетных осей к субстрату. Таким образом, подушка состоит из рыхло расположенных многолетних, сильно утолщенных плагиотропных разветвленных осей, а все годичные побеги образуются в верхних ярусах на ортотропных разветвленных скелетных осях.

Внутри подушки скапливается ежегодный опад, состоящий из сухих листьев и отмерших побегов. Средневозрастное генеративное состояние самое продолжительное – около 13–15 лет. В этот период происходит разрастание подушки. Ее размеры могут достигать 40 см в диаметре. С каждым годом количество опада в подушке увеличивается, максимальное его содержание в центральной части, минимальное – на периферии. Многолетняя основа побеговых структур погружена в опад.

В старом генеративном состоянии растения вступают в фазу морфогенеза клон, которая длится до конца онтогенеза. В этом состоянии внешний облик подушки меняется. В ее центральной части накапливаются ортотропные отмершие остатки побегов. Разрушается главный корень. В результате партикуляции образуется клон, состоящий из дочерних особей, которые располагаются

очень плотно и не имеют физической связи между собой. Партикулы не претерпевают омоложения, но могут неоднократно партикулировать. Их основу составляют сохранившиеся живые участки многолетней системы плагиотропных и ортотропных скелетных осей с придаточными корнями. При этом в той части партикулы, которая расположена ближе к центру подушки, накапливаются отмершие побеги и части скелетных осей. Среди множества придаточных корней хорошо различимы 2–3, они утолщены и интенсивно ветвятся.

Подушка в **субсенильном состоянии** состоит из живых разветвленных партикул, расположенных по периферии, и большого числа отмерших побегов и скелетных осей в центре, что внешне напоминает форму “ведьминого кольца”. Основу партикул составляют многолетние плагиотропные и ортотропные разветвленные скелетные оси с несколькими сохранившимися годовыми приростами. Из спящих почек развиваются однолетние ортотропные вегетативные побеги, которые быстро отмирают. Корневая система каждой живой партикулы представлена одним утолщенным и несколькими нитевидными придаточными корнями. Субсенильное состояние длится до полного разрушения партикул. Общая продолжительность онтогенеза *Z. pamiroalaica* подушковидной жизненной формы не менее 25–28 лет.

Наши результаты, полученные на основе детального изучения онтоморфогенеза особей *Z. pamiroalaica*, показали, что в крайних неблагоприятных условиях Западного Памира (в поясе криофильных пустошей с участками пустынь) у

этого вида формируется подушковидная жизненная форма. Подобно другим представителям рода (*Z. suffruticosa* и *Z. clinopodioides* Lam.), нарастание и отмирание побеговых структур у особи *Z. pamiroalaica* происходит как у полудревесных растений. Многолетняя основа подушки строится за счет первого годового прироста дициклических побегов разного порядка, второй годичный прирост этих побегов однолетний и полностью отмирает. Почки, приводящие к возобновлению и ветвлению особи, всегда располагаются выше субстрата. Основные черты развития *Z. pamiroalaica* в целом соответствуют развитию растений-подушек. Ежегодный годичный прирост побегов незначителен и одинаков. В центре подушки постепенно накапливаются опад и субстрат. За счет пространственной дифференциации скелетных осей формируется плоская форма подушки, описанная у ряда высокогорных видов (Волков, 2002). Однако нами выявлено, что существуют различия. Так, формирование подушковидной формы у *Z. pamiroalaica* начинается в онтогенезе поздно, в средневозрастном генеративном состоянии, в то время как у многих растений подушковидная форма роста проявляется уже на начальных этапах развития (Стешенко, 1965; Серебряков, 1962). Также особи исследованного вида отличаются меньшей продолжительностью жизни по сравнению с другими подушковидными растениями Памира (Стешенко, 1973). Недолговечность ортотропных разветвленных скелетных осей приводит к достаточно ранней полной партикуляции подушки (в старом генеративном состоянии) и ее быстрому отмиранию.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение онтоморфогенеза особей *Z. pamiroalaica* на Западном Памире показало, что на крайнем высотном пределе произрастания вид образует подушковидную жизненную форму. Онтогенез особей сложный и состоит из онтогенеза семенной особи и частного онтогенеза партикул. В онтогенезе особи сменяются следующие фазы морфогенеза: первичный побег (р, j) – первичный куст (im-g<sub>2</sub>) – клон (g<sub>3</sub>-ss).

В условиях высокогорного пояса криофильных пустошей прегенеративный период не превышает 2 лет, первое цветение наступает на 3-й год, продолжительность онтогенеза достигает 28 лет. Партикуляция происходит в старом генеративном состоянии в результате разрушения главного корня и первичного куста. Партикулы не омолаживаются, но способны к дальнейшей партикуляции.

Структура подушки образована двумя типами симподиально нарастающих скелетных осей: ортотропными и плагиотропными. Плагиотропные оси способствуют разрастанию подушки по периферии, а ортотропные увеличивают ее плотность и несут генеративные и вегетативные побеги. Характер отмирания побегов соответствует отмиранию побегов полудревесного типа. Дифференциация в пространстве скелетных осей и незначительный прирост ортотропных скелетных осей определяют плоскую форму подушки.

**Благодарности.** Исследование выполнено в рамках проекта № АААА-А17-117012610053-9 государственного задания ЦСБС СО РАН и государственного задания ГР № 01011ТД065 (Таджикистан).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова И.В.** Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. Т. 6. Л., 1962. С. 336–345.
- Бутник А.А., Ашурметов О.А., Нигманова Р.Н., Пайзиева С.А.** Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 2. Полукустарники, полукустарнички. Ташкент, 2001. 132 с.
- Волков И.В.** Морфологическое строение подушковидных растений Юго-Восточного Алтая // Бот. журн. 2002. 87(8):105–108.
- Гатцук Л.Е.** К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. 79(3):84–100.
- Дорохина Л.Н.** Морфологические и анатомические особенности подушковидных растений (на примере рода *Artemisia* L.) // Жизненные формы: онтогенез и структура: Межвуз. сб. науч. тр. М., 1993. С. 39–41.
- Кочкарева Т.Ф.** Род *Ziziphora* L. – Зизифора // Флора Таджикской ССР. Т. 8. Л., 1986. С. 264–270.
- Культиасов И.М.** Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии // Бот. журн. 1962. 47(5):645–657.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. М.; Л., 1950. С. 179–196.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г.** О жизненной форме “полукустарничек” // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.; Л., 1965. С. 65–69.
- Станюкович К.В.** Растительный покров Восточного Памира. М., 1949. 159 с.
- Станюкович К.В.** Растительность гор СССР. Душанбе, 1973. 416 с.
- Стешенко А.П.** Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира // Проблемы ботаники. Т. 7. Л., 1965. С. 42–60.
- Стешенко А.Т.** Определение возраста растений-подушек (*Sibbaldia tetrandra* Bunge) в условиях высокогорий Памира // Бот. журн. 1973. 58(7):1004–1011.
- Таловская Е.Б.** Поливариантность онтогенеза *Thymus mugodzhariensis* (Lamiaceae) подушковидной жизненной формы // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. 40:88–101.
- Туляганова М.** Род *Ziziphora* L. – Зизифора // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т. 9. Ташкент, 1987. С. 155–159.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).** М., 1976. 217 с.
- Черемушкина В.А., Бобокалонов К.А.** Жизненная форма, онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Ziziphora suffruticosa* Pazij & Vved. в Таджикистане // Раст. мир Азиатской России. 2020. 2(38):25–35.
- Astashenkov A.Yu.** Morphological Adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the Conditions of the Pamir Mountains // Contemp. Prob. Ecol. 2015. 8(5):636–646.
- Aubert S., Boucher F., Lavergne S., Renaud J., Choler P.** 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter // Alpine Botany. 2014. 124(1):59–70.
- Larcher W., Kainmuller C., Wagner J.** Survival types of high mountain plants under extreme temperatures // Flora. 2010. 205(1):3–18.
- Rauh W.** Über polsterformigen wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1939. 7:1–49.

## DEVELOPMENT OF *ZIZIPHORA PAMIROALAICA* IN EXTREME CONDITIONS OF THE PAMIR

V.A. Cheryomushkina<sup>1\*</sup>, K.A. Bobokalov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 101, Zolotodolinskaya str., Novosibirsk, 630090, Russia

\* Corresponding author: cher.51@mail.ru

<sup>2</sup>Institute of Botany, Physiology and Plant Genetics, AS Republic Tajikistan, 27, Karamova str., Dushanbe, 734017, Tajikistan, e-mail: kobil\_5@bk.ru

The ontomorphogenesis of *Z. pamiroalaica* (Lamiaceae) was studied in the conditions of the Western Pamir (Tajikistan). The ontogenesis of individuals is complex and consists of the ontogenesis of the seed individual and the partial ontogenesis of the particles. In ontogenesis of an individual, the following phases of morphogenesis change: primary shoot (p, j) – primary bush (im–g<sub>2</sub>) – clone (g<sub>3</sub>–ss). It is established that in the belt of cryophilic vegetation at an altitude of over 4000 m above sea level. m. a cushion life form is formed in the species. It is shown that the cushion structure is formed by two types of sympodially growing skeletal axes: orthotropic and plagiotropic. The nature of the death of shoots in the structure of the cushion corresponds to the death of shoots of the semi-wood type. The distinctive features of the ontomorphogenesis of individuals of the species were revealed: later (in the mature generative state) the formation of the cushion, the fragility of orthotropic branched skeletal axes, the death of the main root and the formation of a clone, the duration of ontogenesis up to 25–28 years.

**Key words:** *Ziziphora pamiroalaica*, Lamiaceae, cushion life form, ontogenesis, morphogenesis, Tajikistan.

**Acknowledgements.** The work was carried out within the framework of the projects of AAAA-A17-117012610053-9 State Assignment CSBG SB RAS, (Russia) and State Assignment GR No. 01011ТД065 (Tajikistan).

## REFERENCES

- Astashenkov A.Yu.** Morphological Adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (*Lamiaceae*) to the Conditions of the Pamir Mountains // *Contemp. Prob. of Ecol.* 2015. 8(5):636–646.
- Aubert S., Boucher F., Lavergne S., Renaud J., Choler P.** 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter // *Alpine Botany.* 2014. 124(1):59–70.
- Borisova I.V.** Biological and morphological characteristics of herbaceous pillow-like plants of Northern Kazakhstan [Biologo-morfologicheskaya kharakteristika travyanistykh podushkovidnykh rasteniy Severnogo Kazakhstana] // *Problemy botaniki.* T. 6. Leningrad, 1962. P. 336–345. (In Russ.).
- Butnik A.A., Ashurmetov O.A., Nigmanova R.N., Payzieva S.A.** Ecological anatomy of desert plants in Central Asia. Half-bushes, half-bushes [Ekologicheskaya anatomiya pustynnykh rasteniy Sredney Azii. Polukustarniki, polukustarnichki]. T. 2. Tashkent, 2001. 132 p. (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Bobokalonov K.A.** Life form, ontogenesis and ontogenetic structure of cenopopulations of *Ziziphora suffruticosa* Pazij et Vved. in Tajikistan // *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii.* 2020. 2(38):25–35. (In Russ.).
- Dorokhina L.N.** Morphological and anatomical features of pillow-shaped plants (on the example of the genus *Artemisia* L.) [Morfologicheskije i anatomicheskije osobennosti podushkovidnykh rasteniy (na primere roda *Artemisia* L.)] // *Zhiznennye formy: ontogenez i struktura: Mezhevuz. sb. nauch. tr. Moskva,* 1993. P. 39–41. (In Russ.).
- Gatsuk L.E.** On the methods of description and definition of life forms in seasonal climates // *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley pripody.* Otd. Biol. 1974. 74(3):84–100. (In Russ.).
- Kochkareva T.F.** Genus *Ziziphora* L. – *Ziziphora* [Rod *Ziziphora* L. – *Zizifora*] // *Flora Tadzhikskoy SSR.* T. 8. Leningrad, 1986. P. 264–270. (In Russ.).
- Kultiasov I.M.** Ecological and morphological features of cushion sainfoins of Central Asia // *Bot. journal.* 1962. 47(5):645–657. (In Russ.).
- Larcher W., Kainmuller C., Wagner J.** Survival types of high mountain plants under extreme temperatures // *Flora.* 2010. 205(1):3–18.
- Rabotnov T.A.** Life cycle of perennial herbaceous plants in meadows coenosis // *Trudy BIN AN SSSR, Ser. 3. Geobotanika.* 1950. 3(6):7–204. (In Russ.).
- Rauh W.** Über polsterförmigen wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen // *Nova Acta Leopoldina.* 1939. 7:1–49.
- Serebryakov I.G.** Ecological morphology of plants: life forms of angiosperms and conifers [Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynnykh]. Moscow, 1962. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G.** A life form “half-shrub” [O zhiznennoy forme “polukustarnichek”] // *Problemy sovremennoy botaniki.* T. 2. Moscow; Leningrad, 1965. P. 65–69 (In Russ.).
- Stanyukovich K.V.** Vegetation cover of the Eastern Pamir [Rastitel'nyy pokrov Vostochnogo Pamira]. Moscow, 1949. 159 p. (In Russ.).
- Stanyukovich K.V.** Vegetation of the USSR mountains [Rastitel'nost' gor SSSR]. Dushanbe, 1973. 416 p. (In Russ.).
- Steshenko A.P.** Main morphological and biological features of plants of the Pamir highlands [Osnovnyye morfologo-biologicheskije osobennosti rasteniy vysokogorij Pamira] // *Problemy botaniki.* T. 7. Leningrad, 1965. P. 42–60. (In Russ.).
- Steshenko A.T.** Opreделение vozrasta rasteniy-podushek (*Sibbaldia tetrandra* Bunge) v usloviyakh vysokogorij Pamira // *Bot. zhurn.* 1973. 58(7):1004–1011. (In Russ.).
- Talovskaya E.B.** Multivariate analysis of the ontogenesis of *Thymus mugodzhharicus* (*Lamiaceae*) of the cushion-shaped life form // *Tomsk Vestnik state un-that. Biology.* 2017. 40:88–101. (In Russ.).
- Tsenopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura).** Moscow, 1976. 217 p. (In Russ.).
- Tulyaganova M.** [Genus *Ziziphora* L. – *Ziziphora*] Rod *Ziziphora* L. – *Zizifora* // *Opredelitel' rasteniy Sredney Azii. Kriticheskiy konspekt flory.* T. 9. Tashkent, 1987. P. 155–159. (In Russ.).
- Volkov I.V.** Morphological structure of cushion-shaped plants in the South-East Altai // *Bot. journal.* 2002. 87(8):105–108. (In Russ.).

Поступила в редакцию 12.05.2020 г.,  
после доработки – 17.06.2020 г.,  
принята к публикации 25.06.2020 г.