

**Структурно-ритмологическая организация побеговых систем трех видов рода *Atraphaxis* L. (Polygonaceae): *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch., *A. replicata* Lam., *A. pyrifolia* Bunge**

М. В. КОСТИНА<sup>1</sup>, О. В. ЮРЦЕВА<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет  
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6/3  
E-mail: mkostina@list.ru

<sup>2</sup>Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,  
биологический факультет  
119991, Москва, Ленинские горы, 1/12

Статья поступила 21.11.2020

После доработки 15.12.2020

Принята к печати 28.12.2020

**АННОТАЦИЯ**

В работе проведен структурно-ритмологический анализ побеговых систем трех видов *Atraphaxis*. Выявлены межвидовые различия в строении терминальных синфлоресценций, флоральных единиц, генеративных побегов. Продолжительность весенне-летнего цветения курчавок определяется числом и порядком ветвления паракладиев в синфлоресценции и длиной генеративных побегов. Виды различаются по морфологической дифференциации осей и распределению функций между генеративными и вегетативными побегами. У *A. frutescens* основные скелетные оси развиваются на основе генеративных побегов, выполняющих функцию как ассимиляции, так и репродукции. Этот вид имеет жизненную форму аэроксильного кустарника, кустарничка или полукустарничка, в зависимости от сохранившейся части вегетативной зоны генеративных побегов, что определяется условиями зимовки. У *A. replicata* основные скелетные оси формируются на основе как генеративных, так и вегетативных побегов. Терминальная аббревиация, т. е. недоразвитие терминальной синфлоресценции у мощных генеративных побегов, создает условия для передачи репродуктивной функции небольшим рано зацветающим генеративным побегам, что позволяет виду адаптироваться к засушливому климату. Формирование многолетней системы осей на основе мощных разветвленных вегетативных побегов у *A. pyrifolia* дает возможность полнее реализовывать преимущества акротонного ветвления и достичь значительного размера. Специализация генеративных побегов на выполнении репродуктивной функции у этого вида реализована наиболее полно.

**Ключевые слова:** синфлоресценция, генеративный побег, сроки и продолжительность цветения, реитерация, жизненная форма, адаптация.

Анализ структуры и ритма развития побеговых систем растений позволяет наиболее полно выявить специфику той или иной жизненной формы с учетом особенностей стро-

ения цветоносных осей и их встраивания в многолетнюю осевую систему растения [Дорохина, 1978; Байкова, 2006]. Такой подход, учитывающий время появления отдельных структурных элементов (генеративных и вегетативных побегов, соцветий) в системе осей, длительность их функционирования и степень отмирания, дает возможность раскрыть механизмы морфологической адаптации растений к воздействию факторов внешней среды [Hallé et al., 1978; Bell, 1991; Charles-Dominique et al., 2010; Асташенков, 2015], строить гипотезы о трансформации жизненных форм, направлениях структурных перестроек побегов, их морфологических основах и эколого-фитоценотической обусловленности [Notov, Kuznetsova, 2004; Байкова, 2006; Таловская и др., 2018; Bruy et al., 2018; Черемушкина и др., 2020].

Род *Atraphaxis* L. включает более 35 видов, распространенных в Северо-Восточной Африке и Евразии, где встречается от Юго-Восточной Европы до Восточной Сибири, Китая и Монголии [Павлов, 1936; Webb, 1964; Cullen, 1967; Rechinger, Schiman-Cheika, 1968; Ловелиус, 1978, 1979; Бородин, 1989; Brandbyge, 1993; Bao, Grabovskaya-Borodina, 2003]. Это сильно ветвистые ксероморфные кустарники или приземистые кустарнички с жесткими торчащими или отклоненными и иногда колючими ветвями, реже полукустарнички. Они распространены в степной и пустынной зонах, где растут в равнинных и горных степных и кустарниковых сообществах на щебнистом и каменистом субстрате, по галечникам в руслах рек, песчаным дюнам, глинистым и меловым обнажениям [Ловелиус, 1978].

Немногочисленные работы, посвященные биоморфологии некоторых видов *Atraphaxis*, рассматривают лишь отдельные аспекты структурной организации побеговых систем и жизненных форм [Никитин, 1966; Мазуренко, Хохряков, 1977; Шубин, 1983; Костиков, Банаев, 2016; Магомедова, Мингажова, 2016; Ильина, 2017].

Признаки строения соцветий и их положение в системе побегов используют при определении видов *Atraphaxis* и для выделения секций и подсекций [Павлов, 1936; Ловелиус, 1979; Коропачинский, Встовская, 2002]. Однако при описании соцветий авторы концентрируют внимание не на точности морфологической характеристики, а на общем виде

соцветий. Так, согласно Н. В. Павлову [1936] в подроде *Atraphaxis* “цветки сидят в пазушных пучках, а оси соцветия отсутствуют”; в подроде *Tragopyrum* (M. Bieb.) Jaub. & Spach цветки собраны в “головчатые или длинные кисти с ясно выраженной осью соцветия”. Подобная характеристика соцветий *Atraphaxis* неточна, поскольку у *Atraphaxis*, как и у других членов подсемейства Polygonoideae, элементарное соцветие – тирс [Юрцева, 2006; Yurtseva et al., 2016].

Цель нашего исследования – анализ структуры и ритма развития побеговых систем *Atraphaxis* на примере трех видов рода с наиболее контрастным габитусом: *A. replicata* Lam. из секции *Atraphaxis*, *A. pyrifolia* Bunge и *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch. из секции *Tragopyrum* (M. Bieb.) Meisn., и установление связи между особенностями побеговых систем и экологическими факторами.

Были поставлены следующие задачи: 1) выявить межвидовые различия в строении побегов, побеговых систем и соцветий; 2) установить особенности строения генеративных побегов и соцветий, определяющие сроки и продолжительность цветения растений; 3) выявить структуру генеративных и вегетативных побегов и их роль в формировании многолетней осевой системы; 4) выявить модусы морфологической трансформации, приводящие к дифференциации вегетативных и генеративных побегов по выполняемым функциям; 4) оценить связь между условиями произрастания и особенностями побеговых систем курчавок.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на гербарном материале (МНА, MW, MOSP) из Астраханской, Волгоградской, Саратовской областей, Калмыкии, Казахстана и Крыма (*A. frutescens*, *A. replicata*), Кыргызстана, Узбекистана, Таджикистана (*A. pyrifolia*), собранном с начала апреля по конец декабря, и собственных сборах и сборах коллег, сделанных в Астраханской, Волгоградской, Саратовской, Самарской областях, Казахстане, Кыргызстане и Узбекистане в 2015–2017 гг. Всего исследовано около 500 гербарных образцов. Кроме того, просмотрен материал из гербариев ALTB, FRU, KUZ, LE, NSK, NS.

### **Термины и методы описания побегов и побеговых систем**

Структурно-ритмологический анализ побеговых систем осуществляли путем выделения в теле растения иерархически соподчиненных конструктивных элементов. Выявляли взаимосвязи этих элементов в пространстве, время их появления, длительность развития и функционирования, степень отмирания в разных условиях внешней среды [Серебряков, 1962; Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007].

В качестве конструктивных элементов использовали побеги, формирующиеся за один цикл видимого роста из почек регулярного возобновления или из спящих почек. У видов с закрытыми почками они хорошо различимы благодаря наличию в их основании зоны укороченных междоузлий и почечных чешуй.

За один цикл видимого роста могут формироваться как неразветвленные, так и разветвленные побеги, которые, в свою очередь, могут быть вегетативными и генеративными. Неразветвленные вегетативные побеги в русскоязычной литературе называют элементарными побегами [Грудзинская, 1960]. Разветвленный вегетативный побег состоит из материнского побега и силлептических побегов, которые развиваются из пазушных почек без периода покоя одновременно с ростом материнского побега, т.е. в результате силлепсиса [Späth, 1912; Грудзинская, 1960; Михалевская, 1995]. Силлептические побеги обычно не имеют в своем основании зоны укороченных междоузлий и почечных чешуй. Синхронность развития материнского и силлептических побегов дает основание рассматривать их не как отдельные самостоятельные элементарные побеги, а как составные элементы единого разветвленного побега, образующегося за один цикл роста [Михалевская, 1995].

Под генеративным побегом мы понимали конструктивный элемент, формирующийся за один цикл видимого роста и включающий, помимо стебля, листьев и почек, еще цветок или соцветие [Костина, 2005]. Поскольку у растений умеренной зоны соцветие обычно развивается в результате силлепсиса [Kusnetzova, 1988; Кузнецова, 1992; Нухимовский, 1997], то генеративный побег – частный случай силлептически развет-

вленного побега. Генеративные побеги также нередко называют цветоносными побегами [Серебряков, 1952; Troll, 1964, 1969; Кузнецова, 1992].

Исходя из данного определения генеративного побега, мы не рассматривали в качестве самостоятельных генеративных побегов паракладии синфлоресценции и пазушные цветоносы флоральной зоны, образующиеся в результате силлептического ветвления, поскольку они входят в состав генеративного побега и подчиняются закономерностям его организации.

Побеги и системы побегов, образовавшиеся в результате пролептического ветвления в конце вегетационного сезона из пазушных почек, которые заложились в текущем году и некоторое время находились в состоянии покоя, мы рассматривали как самостоятельные конструктивные элементы [Костина, 2005].

При описании генеративных побегов обращали внимание на строение системы цветоносных осей и на организацию вегетативной зоны. Последняя у видов с закрытыми почками включает стебель, почечные чешуи, а также нередко спящие почки, листья срединной формации и почки регулярного возобновления, а иногда и силлептические вегетативные побеги.

В работе использовали понятия “синфлоресценция”, “флоральная единица”, “флоральная зона”, “соцветие”.

Синфлоресценцию рассматривали как систему цветоносных осей, развивающуюся на побеге текущего года [Troll, 1964, 1969]. Для анализа особенностей цветорасположения опирались на универсальную модель строения синфлоресценции, предложенную Т. В. Кузнецовой [Kusnetzova, 1988; Кузнецова, 1992; Кузнецова, Тимонин, 2017] на основе обобщения и углубления, прежде всего, идей W. Troll [1964, 1969], H.-J. Maresquell [1970] и Y. Sell [1969]. Согласно данной модели, типичная синфлоресценция состоит из флоральной единицы (ФЕ) и паракладиев. ФЕ – цветок или совокупность цветков, завершающие основную ось генеративного побега. Паракладии – боковые оси, развивающиеся на основной оси ниже терминальной ФЕ и повторяющие строение основной оси. ФЕ зацветает первой, паракладии развиваются и зацветают базипетально.

Вслед за Т. А. Кузнецовой [1992], флоральной зоной мы называли зону пазушных цветоносных побегов (“цветонос”), образующуюся в результате силлептического ветвления и располагающуюся между вегетативными участками побега текущего года.

Под соцветием понимали достаточно целостные и отчетливо отграниченные от вегетативных частей растения группировки цветков, образовавшиеся в результате силлептического ветвления, которые могут соответствовать синфлоресценции, ФЕ, флоральной зоне или пазушным цветоносным побегам [Кузнецова, 1992].

В качестве структурных элементов выделяли также оси, т. е. части растения, которые имеют по одному основанию и по одной верхушке, служат опорами для других частей и формируются в результате моноподиального или симподиального нарастания [Нухимовский, 1971; Barthélémy, Caraglio, 2007]. При выявлении особенностей организации осевой системы растений, прежде всего, обращали внимание на скелетные оси, которые сохраняют жизнеспособность более одного года, и основные скелетные оси, которые выполняют функции стволиков, сменяющих друг друга в процессе кущения [Серебряков, 1962; Мазуренко, Хохряков, 1977].

Мы не изучали первичный побег, образующийся из семени и формирующий первую основную скелетную ось кустарника или кустарничка, поскольку растения на данном этапе онтогенеза отсутствуют в гербарных сборах и редко встречаются в природе.

Для анализа и описания осевых систем *Atraphaxis* мы использовали также понятие “реитерация”. Это морфогенетический процесс, посредством которого растение полностью или частично дублирует свою собственную архитектурную модель и формирует “реитерационный комплекс” [Oldeman, 1974; Barthélémy, Caraglio, 2007]. Под побегами реитерации мы понимали мощные побеги, которые развиваются из спящих почек, расположенных в нижней части материнского стволика, на основе которых формируются дочерние стволики. В русскоязычной литературе такие побеги называют “побегами формирования” [Мазуренко, Хохряков, 1977].

Исследование проводили в два этапа. Сначала выявляли основные варианты строения

генеративных и вегетативных побегов. Затем выясняли особенности начальных этапов формирования реитерационных комплексов, характер и взаимное расположение побегов, участвующих в их построении. Особое внимание уделяли строению и ритму развития генеративных побегов, определяющих сроки и продолжительность цветения растения.

Составляли схемы строения генеративных побегов, а также схемы строения многолетних побеговых систем с указанием положения в них генеративных и вегетативных побегов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Развитие побегов и их систем у курчавок*

Изученные виды *Atraphaxis* – аэроксильные стержнекорневые кустарники или кустарнички с приземным или надземным кущением. Для *Atraphaxis* характерно формирование многоглавого каудекса [Никитин, 1966], который образован нижними многолетними, одревесневающими, укороченными участками главной и основных скелетных осей, несущими спящие почки, и соединен посредством основания оси первого порядка с корнем [Нухимовский, 1997; Жмылев и др., 2005]. Гипо- и эпигеогенные корневища, а также корневые отпрыски для изученных видов не характерны, так что они принадлежат к моноцентрической жизненной форме [Смирнова и др., 1976]. Покоящиеся верхушечные почки у рассмотренных видов не формируются [Никитин, 1966; Шубин, 1983], поэтому для них характерно симподиальное нарастание [Мазуренко, Хохряков, 1977]. Почки регулярного возобновления у представителей рода закрытые.

### *Развитие побегов и побеговых систем A. frutescens (L.) K. Koch*

*Atraphaxis frutescens* – сильно ветвистый, неколючий кустарник, кустарничек или полукустарничек высотой от 20 до 70 см, пространственный в степной зоне Евразии от Донецкого Кряжа до Восточной Сибири, Монголии и Китая [Павлов, 1936; Ловелиус, 1978; Бородин, 1989; Кашина, 1992; Bao, Grabovskaya-Borodina, 2003]. Вид приурочен

к степной зоне. Южная граница распространения проходит южнее оз. Балхаш в Казахстане, Синцзяне и Юго-Западной Монголии. Вид заходит на север Кыргызстана. На востоке доходит до Тувы и Хакасии. Растет в сухих типчаковых, ковыльно-типчаковых степях и полупустынях, на песчаных, глинистых и солонцеватых почвах, на щебнистых и меловых склонах сопок. Вид уязвим, исчезает при промышленной разработке мела и известняка, при эрозии почв на склонах, пожарах, а также в результате чрезмерного выпаса скота.

**Строение генеративных и вегетативных побегов.** В зависимости от размеров генеративных побегов, строения синфлоресценции и вегетативной зоны, наличия или отсутствия флоральной зоны, у *A. frutescens* можно выделить следующие основные типы генеративных побегов.

**Тип 1.** Генеративные побеги длиной 3–10 см завершаются ФЕ – открытым брактеозным тирсом длиной 2–5 см, состоящим из 6–9 монохазиев из 1–3 цветков. Паракладии не формируются. Вегетативная зона длиной 1–5 см включает стебель, почечные чешуи, в пазухах которых образуются спящие почки, листья срединной формации, почки регулярного возобновления (рис. 1, а).

**Тип 2.** Генеративные побеги длиной 10–30 см имеют терминальную ФЕ – открытый брактеозный тирс длиной 5–10 см. Иногда присутствуют немногочисленные паракладии. В вегетативной зоне длиной до 20 см помимо почечных чешуй, листьев и почек нередко развиваются силлептические вегетативные побеги длиной до 1 см (рис. 1, б).

**Тип 3.** Генеративные побеги длиной 30–50 см завершаются тирсом длиной до 30 см, включающим 10–20 монохазиев из 2–3, реже

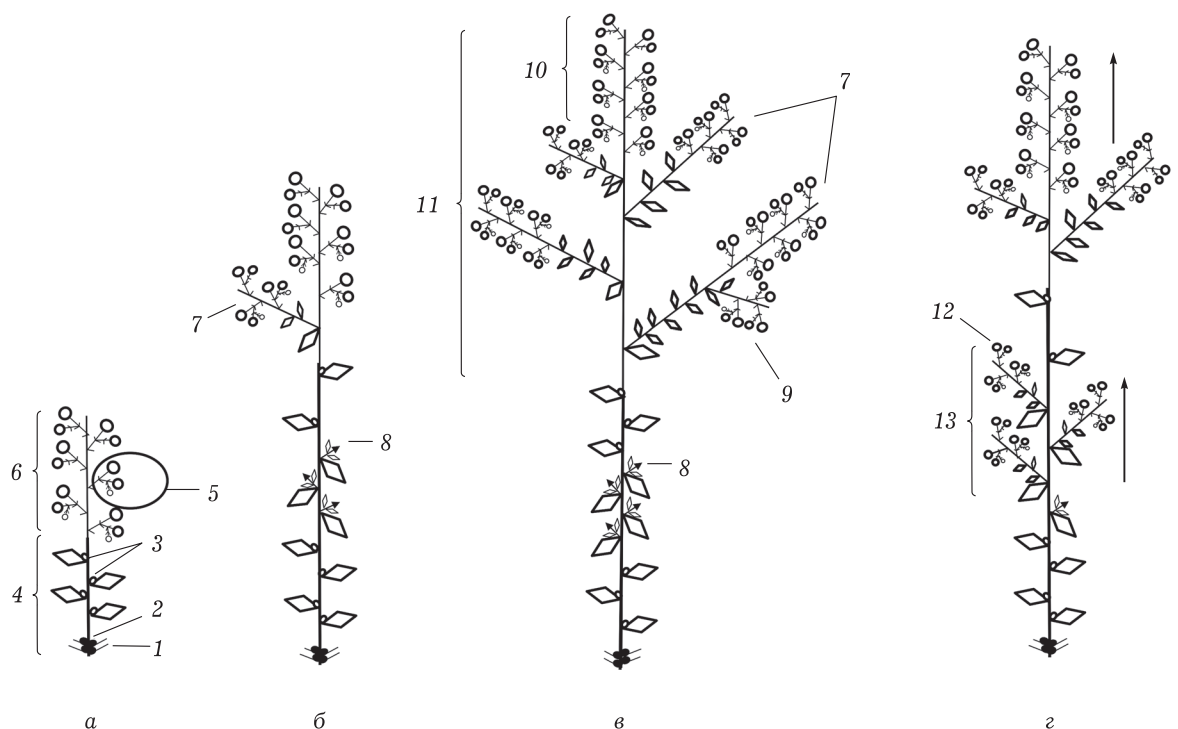


Рис. 1. Строение генеративных побегов *Atraphaxis frutescens*: а – небольшой генеративный побег с терминальной ФЕ; б – генеративный побег с ФЕ и паракладием; в – мощный генеративный побег с терминальной ФЕ и паракладиями первого и второго порядка; г – мощный генеративный побег с терминальной синфлоресценцией и флоральной зоной.

1 – почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – почки регулярного возобновления; 4 – вегетативная зона генеративного побега; 5 – трехцветковый монохазий; 6 – ФЕ, представляющая собой открытый брактеозный тирс; 7 – паракладии первого порядка; 8 – силлептические вегетативные побеги; 9 – паракладий второго порядка; 10 – терминальная флоральная единица; 11 – терминальная синфлоресценция; 12 – пазушный цветонос; 13 – флоральная зона. Толстой линией обозначена многолетняя часть оси; направление стрелок указывает порядок распускания монохазиев в верхушечном тирсе, порядок зацветания паракладиев и пазушных цветоносных побегов



1–6 цветков. Ниже могут развиваться до 12 олиственных паракладиев длиной до 10 см. Нижние паракладии превосходят по длине расположенные выше и формируют большее число листьев (до 10). На мощных генеративных побегах паракладии могут ветвиться (рис. 1, в). Порядок распускания монохазиев во ФЕ акропетальный, порядок зацветания паракладиев – базипетальный, т. е. первыми зацветают паракладии, расположенные под ФЕ (см. рис. 1, в).

**Тип 4.** Генеративные побеги длиной до 50 см завершаются синфлоресценцией, состоящей из ФЕ и паракладиев. В вегетативной зоне генеративного побега формируется флоральная зона из 1–5 олиственных пазушных цветonoсных побегов длиной до 10 см, развивающихся в акропетальной последовательности (рис. 1, г).

Таким образом, у *A. frutescens* терминальная синфлоресценция представлена или ФЕ – открытым брактеозным тирсом (см. рис. 1, а), или ФЕ и паракладиями (см. рис. 1, б–г), в последнем случае формируется закрытая кисть из тирсов, часто довольно компактная. Кроме того, у *A. frutescens* развиваются мощ-

ные генеративные побеги, которые, помимо терминальной синфлоресценции, имеют зону пазушных цветonoсных побегов (флоральную зону) (см. рис. 1, г).

Большинство вегетативных побегов *A. frutescens* 2–3 см длиной несут 3–5 листьев и выполняют функцию ассимиляции. Их роль в формировании многолетней осевой системы растения невелика.

*Начальные этапы формирования дочернего стволика и его кроны (реитерационного комплекса).* У *A. frutescens*, как и у всех кустарников и кустарничков, в процессе онтогенеза происходит смена основных скелетных осей – стволиков. На рис. 2 показана схема формирования реитерационного комплекса в течение трех лет. Следует отметить, что куст состоит из нескольких реитерационных комплексов, находящихся на разных этапах развития и отмирания.

Формирование нового реитерационного комплекса начинается с образования генеративного побега из спящей почки, находящейся в основании материнского стволика (рис. 2, а). В конце вегетационного сезона синфлоресценция генеративного побега, занима-

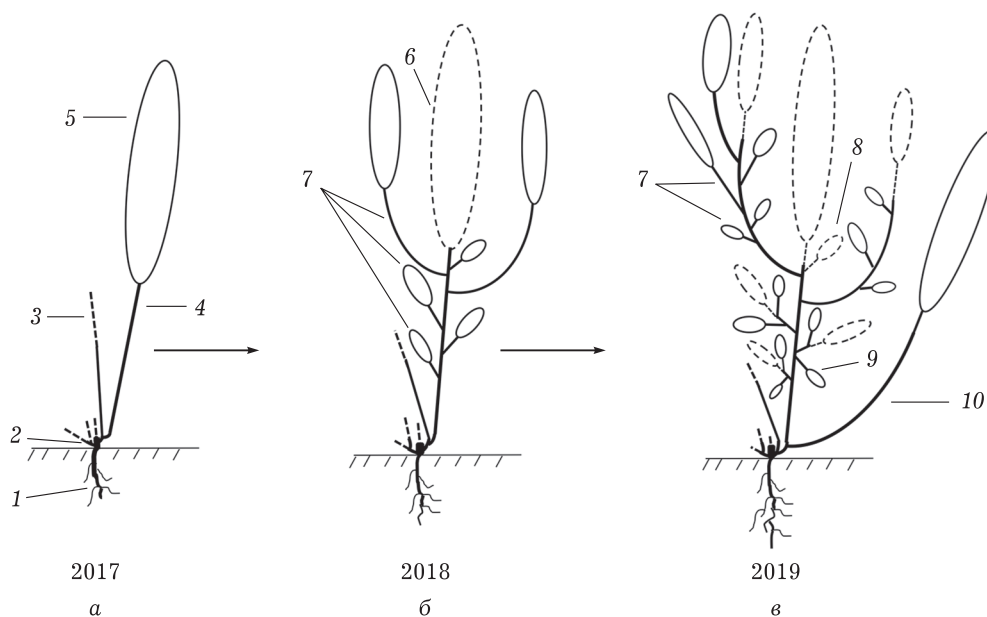


Рис. 2. Последовательные стадии формирования реитерационного комплекса (стволика и его кроны) на основе мощного генеративного побега у *Atraphaxis frutescens*: 1 – корень; 2 – каудекс и основания отмерших стволиков; 3 – отмирающий ствол; 4 – мощный генеративный побег, выполняющий функцию побега реитерации; 5 – синфлоресценция; 6 – отмершая синфлоресценция; 7 – генеративные побеги; 8 – полностью отмерший генеративный побег; 9 – генеративный побег из спящей почки; 10 – генеративный побег реитерации следующего порядка. Пунктирной линией обозначены отмирающие части растения, толстой линией обозначена многолетняя часть оси

ющая от четверти до половины его длины, отмирает, а вегетативная зона с пазушными почками регулярного возобновления сохраняется частично или полностью.

Весной следующего года из пазушных почек регулярного возобновления, сидящих на сохранившемся участке вегетативной зоны, развиваются новые вегетативные и генеративные побеги (рис. 2, б). Самые мощные генеративные побеги выполняют функцию ветвей кроны стволика, а также принимают участие в дальнейшем нарастании стволика.

В зависимости от степени отмирания вегетативной зоны побега реитерации, образование мощных генеративных побегов может быть приурочено к любой ее части. Рисунок 2, б иллюстрирует вариант, когда новые генеративные побеги развиваются в дистальной части вегетативной зоны. Осенью терминальные синфлоресценции генеративных побегов отмирают, а их вегетативные зоны входят в состав многолетней осевой системы растения. Генеративные побеги, имеющие небольшие размеры, могут отмирать целиком (рис. 2, б, в).

На третий год из почек регулярного возобновления, сидящих на побегах второго порядка, развиваются вегетативные и генеративные побеги следующего порядка длиной 2–10 см. Кроме того, новые генеративные побеги образуются из спящих почек, расположенных в основании генеративных побегов прошлых лет (см. рис. 2, в). Спящие почки в основании стволика могут дать начало одному или нескольким мощным генеративным побегам реитерации следующего порядка (см. рис. 2, в).

Таким образом, у *A. frutescens* размеры и строение генеративных побегов в пределах одного растения сильно варьируют и зависят от положения генеративного побега в побеговой системе растения.

**Сроки и порядок зацветания генеративных побегов.** Время начала цветения генеративных побегов, появившихся из почек возобновления в начале вегетационного периода, определяется их длиной: чем короче генеративный побег, тем раньше он зацветает. В конце апреля – начале мая распускаются цветки на генеративных побегах со слабо разветвленными синфлоресценциями и небольшим числом листьев в вегетативной зоне (см. рис. 1, а, б), в конце июня – на самых мощных генеративных побегах, имеющих

многочисленные листья срединной формации в вегетативной зоне и терминальные синфлоресценции с многочисленными паракладиями (см. рис. 1, в, г).

В конце вегетационного периода у *A. frutescens* могут зацвести новые небольшие генеративные побеги, возникшие из пазушных почек вегетативной зоны генеративных побегов, развившихся весной. В их основании находятся почечные чешуи, что указывает на пролептический характер развития.

### **Развитие побегов и побеговых систем у *A. pyrifolia* Bunge**

*Atraphaxis pyrifolia* – растопыренно-ветвистый кустарник высотой 1–2 м. Вид растет в Передней и Средней Азии (Прибалхашье, Памиро-Алай, Тянь-Шань, Джунгария) по каменистым и щебнистым склонам гор в нижнем и среднем горном поясе. Вид образует заросли кустарников и редколесья вместе с *Juniperus* sp., *Cerasus verrucosa* (Franch.) Nevski, *Pistacea vera* L., *Amygdalus bucharica* Korsch. [Павлов, 1936; Ловелиус, 1978].

**Строение генеративных и вегетативных побегов.** Синфлоресценция *A. pyrifolia* обычно представлена компактной ФЕ без паракладиев. ФЕ визуальнo хорошо отделена от вегетативной зоны и представлена открытым брактеозным тирсом из 4–15 двух- и трехцветковых монохазиев. Вегетативная зона генеративного побега включает стебель, почечные чешуи и расположенные в их пазухах спящие почки, листья срединной формации, в пазухах которых образуются почки регулярного возобновления. Кроме того, в вегетативной зоне могут формироваться силлептические вегетативные побеги. После плодоношения синфлоресценция отмирает, а вегетативная зона входит в состав многолетней осевой системы растения.

Генеративные побеги различаются длиной ФЕ и числом составляющих ее монохазиев, длиной вегетативной зоны и числом ее листьев, наличием или отсутствием силлептических вегетативных побегов.

Разнообразие генеративных побегов можно свести к двум основным типам.

**Тип 1.** Генеративные побеги длиной 3,5–5 см завершаются ФЕ – тирсом длиной 2–3 см, состоящим из 4–5 монохазиев. В вегетативной зоне развиваются 1–3 листа сре-

динной формации (рис. 3, б). Если спящие почки и почки возобновления не формируются, то такие генеративные побеги после плодоношения отмирают полностью (рис. 3, а).

**Тип 2.** Генеративные побеги длиной 6–10 см завершаются ФЕ – тирсом длиной до 7 см из 6–15 монохазиев. В вегетативной зоне образуются силлептические вегетативные побеги длиной 1–3 см с 2–4 листьями срединной формации, которые в следующем сезоне превращаются в колючки (рис. 3, в). Один из вегетативных силлептических побегов длиной до 10 см, расположенных непосредственно под соцветием, может принимать направление роста материнского побега и смещать соцветие в ложнобоковое положение (рис. 3, г). Этот силлептический вегетативный побег также может ветвиться. За счет него общая длина генеративного побега достигает 20 см. После отмирания терминальной синфлоресценции осевые участки вегетативной зоны генеративного побега и силлептических вегетативных побегов становятся многолетними.

Вегетативные побеги *A. pyrifolia* длиной от 2 до 60 см заканчиваются острием, покоящаяся верхушечная почка не образуется.

В основании вегетативного побега в пазухах почечных чешуй закладываются спящие почки. Нередко самые мощные вегетативные побеги силлептически ветвятся (см. рис. 3, д, е). Силлептические побеги длиной 1,5–5 см несут от 1 до 5 листьев, после опадения листьев они принимают вид жесткой одревесневшей колючки. Изредка силлептические побеги совершенно лишены листьев срединной формации и с самого начала являются колючими (см. рис. 3, д). На силлептических побегах закладываются пазушные почки регулярного возобновления, из которых на следующий год образуются небольшие вегетативные (см. рис. 3, д) и генеративные (см. рис. 3, а–в) побеги типа 1. На этих побегах, в свою очередь, могут развиваться генеративные и вегетативные побеги следующего порядка.

*Начальные этапы формирования дочернего стволика и его кроны.* Из спящей почки, расположенной в основании материнского стволика, развивается мощный силлептически ветвящийся вегетативный побег, который выполняет функцию побега реитерации (рис. 3, е, рис. 4, а). Зона силлептического ветвления нередко занимает большую часть

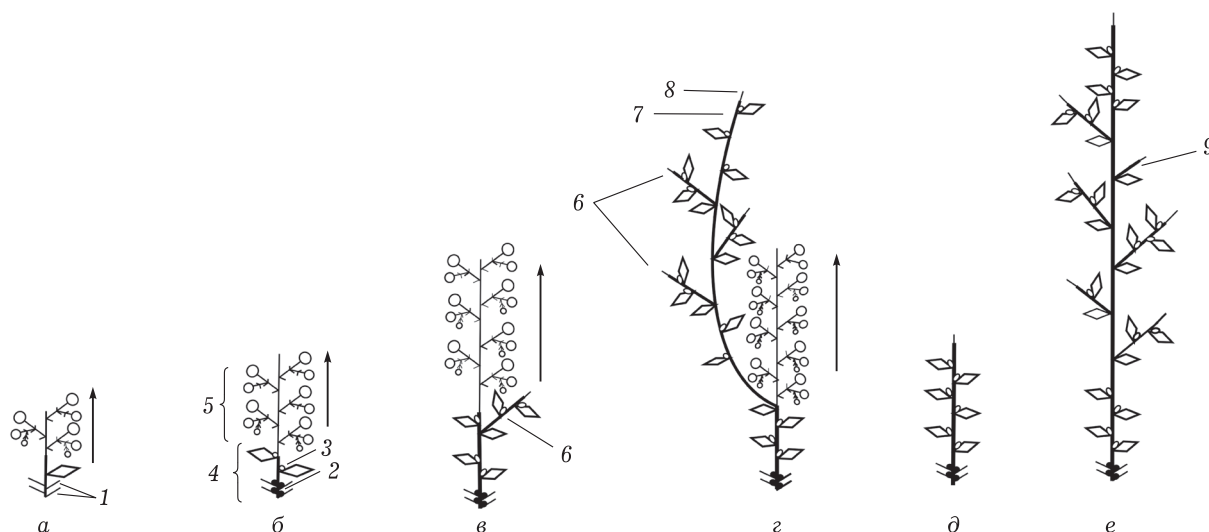


Рис. 3. Строение генеративных и вегетативных побегов *Atraphaxis pyrifolia*:

а – генеративный побег с терминальной ФЕ, полностью отмирающий после цветения и плодоношения (тип 1); б – генеративный побег с терминальной ФЕ и почками возобновления в вегетативной зоне (тип 1); в – генеративный побег с силлептическим вегетативным побегом, в будущем колючкой (тип 2); г – генеративный побег с силлептическим вегетативным побегом, принимающим направление роста материнского побега (тип 2); д – вегетативный побег с колючей верхушкой; е – мощный вегетативный побег с зоной силлептических вегетативных побегов, которые в последующем превращаются в колючки.

1 – почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – почки регулярного возобновления; 4 – вегетативная зона; 5 – флоральная единица; 6 – силлептические побеги, дающие начало колючкам; 7 – силлептический вегетативный побег, превышающий по длине материнский генеративный побег; 8 – заостренная верхушка побега; 9 – безлистная колючка. Толстой линией обозначена многолетняя часть оси, стрелкой показан порядок распускания монохазиев в тирсе



его длины. Практически вся осевая часть побега реитерации входит в состав многолетней побеговой системы растения.

На следующий год в дистальной части вегетативного побега реитерации развивается небольшое число генеративных побегов типов 1 и 2. Чуть ниже образуются мощные вегетативные побеги, один из которых принимает направление роста побега реитерации и участвует в акросимподиальном нарастании стволика. Большая часть генеративных побегов типа 1 и небольших вегетативных побегов формируется в средней и нижней частях побега реитерации из почек регулярного возобновления, заложившихся на колючках (рис. 4, б).

В конце вегетационного сезона соцветия отмирают, а вегетативные зоны генеративных побегов и оси вегетативных побегов входят в состав многолетней осевой системы растения. Некоторые генеративные побеги типа 1 отмирают целиком.

На третий год из почек регулярного возобновления и из спящих почек, которые располагаются в основании всех побегов, развиваются генеративные и вегетативные побеги следующего порядка (рис. 4, в).

Кроме того, из спящих почек, находящихся в основании материнского стволика, могут образоваться один или несколько вегетативных побегов реитерации следующего порядка (рис. 4, в).

**Порядок зацветания генеративных побегов.** Длина генеративных побегов у *Atraphaxis pyrifolia* варьирует незначительно. Терминальная синфоресценция представлена только ФЕ, поэтому цветение у этого вида в апреле – мае достаточно дружное.

В конце лета – начале осени у *Atraphaxis pyrifolia* можно наблюдать преждевременное цветение генеративных побегов, возникших в результате пролепсиса из пазушных почек регулярного возобновления, заложившихся в текущем году в нижней части генеративных

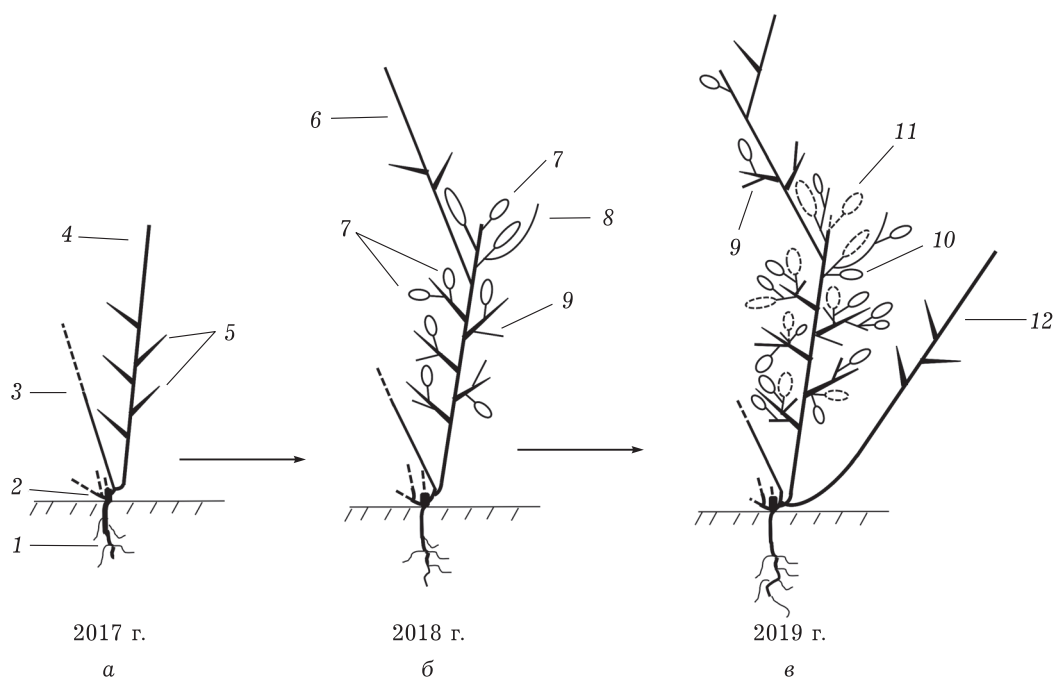


Рис. 4. Последовательные стадии (а–в) формирования реитерационного комплекса на основе вегетативного побега у *Atraphaxis pyrifolia*:

1 – корень; 2 – каудекс и основания отмерших стволиков; 3 – отмирающий стволик; 4 – мощный силлептически ветвящийся вегетативный побег, выполняющий функцию побега реитерации; 5 – силлептические вегетативные побеги, в будущем колючки; 6 – вегетативный побег, участвующий в акросимподиальном нарастании стволика; 7 – генеративные побеги типа 1; 8 – генеративный побег типа 2 с мощным силлептическим побегом; 9 – короткий вегетативный побег; 10 – генеративный побег из спящей почки; 11 – отмерший генеративный побег; 12 – вегетативный побег реитерации следующего порядка. Пунктирной линией обозначены отмирающие части растения, толстой линией показана многолетняя осевая часть побега

или коротких вегетативных побегов, и некоторое время пребывавших в состоянии покоя.

### Развитие побегов и побеговых систем *A. replicata* Lam.

Невысокий, 50–80 см высотой, обычно неколючий ксерофитный кустарник или кустарничек. Распространен в Причерноморье, Крыму, Нижней Волге и Нижнем Дону, на Северном Кавказе (Дагестан), в Восточном Закавказье (Азербайджан), в Казахстане (от р. Урал до Зайсанской котловины и в Прибалхашье), в Китайском Синдзяне и Юго-Западной Монголии. Встречается в степных и полупустынных сообществах на песчаных, глинистых, щебнистых, каменистых и меловых склонах [Павлов, 1936; Ловелиус, 1978]. Уязвимый вид.

Строение генеративных и вегетативных побегов. Генеративные побеги *A. replicata* весьма варьируют по своей длине (от 1 до 60 см), длине вегетативной зоны и числу листьев в ней, наличию терминальной синфлоресценции и флоральной зоны. Терминальная синфлоресценция состоит из ФЕ и иногда

включает паракладии. ФЕ – открытый брактеозный тирс из одноцветковых, реже двухцветковых монохазиев.

Мы различаем у *A. replicata* 5 типов генеративных побегов.

**Тип 1.** Генеративные побеги длиной 0,5–1 см завершаются ФЕ – открытым брактеозным тирсом из 2–3 одноцветковых монохазиев – и несут в вегетативной зоне всего один-два листа срединной формации, или листья отсутствуют. Такие генеративные побеги выполняют только репродуктивную функцию, после цветения и плодоношения полностью отмирают, почки регулярного возобновления и спящие почки на них не развиваются (рис. 5, а).

**Тип 2.** Генеративные побеги длиной 1–3 см включают ФЕ из 2–5 одноцветковых монохазиев и вегетативную зону с 2–4 листьями. После плодоношения отмирает только соцветие, а вегетативная зона вместе с почками регулярного возобновления нередко сохраняется (рис. 5, б).

**Тип 3.** Генеративные побеги длиной 4–5 см завершаются синфлоресценцией, которая включает ФЕ из 4–6 одноцветковых моно-

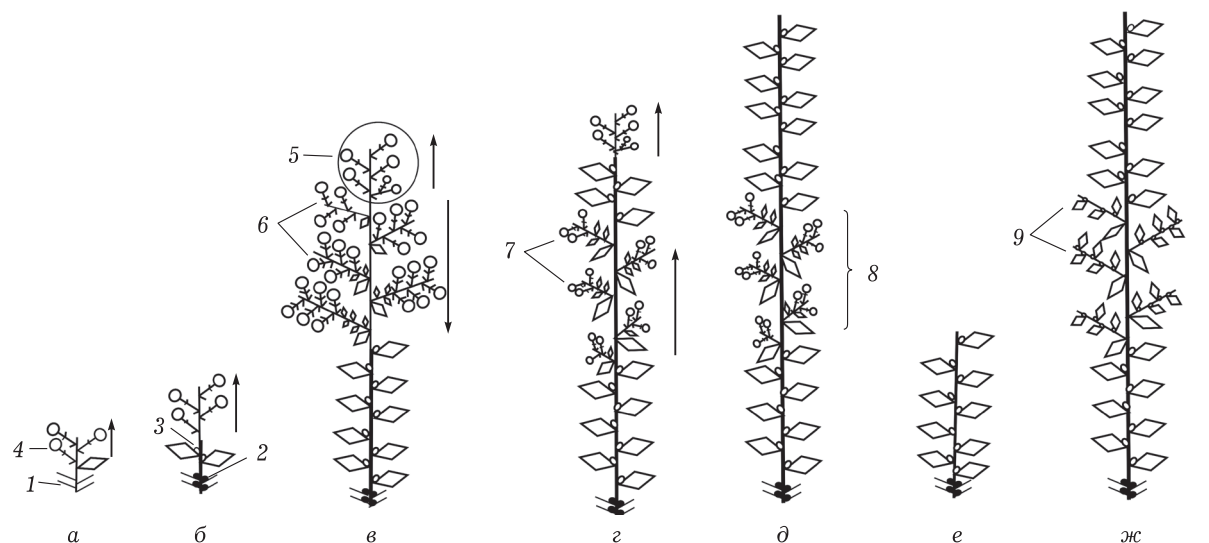


Рис. 5. Строение генеративных и вегетативных побегов *Atraphaxis replicata*:

а – генеративный побег с терминальной ФЕ, полностью отмирающий после цветения и плодоношения (тип 1); б – генеративный побег с терминальной ФЕ и короткой вегетативной зоной (тип 2); в – генеративный побег с терминальной ФЕ и паракладиями, с протяженной вегетативной зоной (тип 3); г – генеративный побег с терминальной ФЕ и флоральной зоной (тип 4); д – генеративный побег с флоральной зоной (тип 5); е – небольшой вегетативный побег; ж – мощный вегетативный побег с силпнетическими побегами.

1 – почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – почки регулярного возобновления; 4 – одноцветковый монохазий; 5 – ФЕ; 6 – паракладии; 7 – пазушные цветоносные побеги флоральной зоны; 8 – флоральная зона; 9 – силпнетические вегетативные побеги. Толстой линией обозначена многолетняя часть оси, стрелки показывают порядок зацветания паракладий и пазушных цветоносных побегов

хазиев и 5–6 паракладиев. Если паракладии сближены и длиной не более 1–2 см, то вся синфлоресценция воспринимается как единое компактное соцветие. Если паракладии расставлены на расстояние 1 см и длиннее 5 см, то виден сложный характер синфлоресценции. В вегетативной зоне формируется от 3 до 10 листьев срединной формации с пазушными почками возобновления (рис. 5, в).

**Тип 4.** Генеративные побеги длиной 35–60 см имеют протяженную вегетативную зону с 30–60 листьями срединной формации. Генеративные побеги завершаются синфлоресценцией, состоящей из ФЕ и 1–5 паракладиев. Синфлоресценция самых мощных генеративных побегов этого типа включает только ФЕ (рис. 5, г), паракладии не развиваются. Нередко остается недоразвитой и терминальная ФЕ. Чем мощнее побег, тем более выражена редукция терминальной синфлоресценции.

**Тип 5.** Генеративные побеги длиной 50–60 см имеют в вегетативной зоне более 60 листьев. Терминальная синфлоресценция не формируется. В средней части генеративного побега или ближе к его основанию развивается флоральная зона из 3–12 пазушных цветоносных побегов длиной 1–7 см, расположенных в пазухах листьев срединной формации (рис. 5, д) и возникших в результате силлептического ветвления. Пазушные цветоносные побеги завершаются открытыми брактеозными тирсами с немногочисленными монохазиями и 2–5 листьями в основании.

Вегетативные побеги *A. replicata* также варьируют по длине. Большинство вегетативных побегов длиной 2–10 см несут 3–12 листьев срединной формации с пазушными почками регулярного возобновления (рис. 5, е). Самые мощные вегетативные побеги длиной более 60 см несут 60–70 листьев срединной формации и 5–10 силлептических побегов длиной 2–5 см, которые у этого вида становятся колючими только в наиболее аридных условиях (рис. 5, ж).

*Начальные этапы формирования дочернего стволика и его кроны у A. replicata.* Развитие дочернего стволика начинается с образования побега реитерации из спящей почки, находящейся в основании материнского стволика. Функцию побега реитерации выполняют мощные генеративные побеги типа 4 или 5, а также мощные вегетативные побеги. Генеративный побег типа 4, выполняющий функцию побега реитерации, показан на рис. 6, а.

После плодоношения терминальные синфлоресценции и пазушные цветоносы обычно отмирают, и вся осевая часть генеративного побега одревесневает и становится многолетней.

На следующий год в средней части материнского побега из почек регулярного возобновления развиваются небольшие вегетативные и генеративные побеги длиной 1–10 см (рис. 6, б). Выше располагаются несколько мощных генеративных побегов, участвующих в нарастании стволика и формировании мощных скелетных осей кроны.

На третий год (рис. 6, в) из почек, заложившихся на прошлогодних генеративных и вегетативных побегах, образуются генеративные и вегетативные побеги следующего порядка, в основном 1–3 типов. Часть таких побегов формируется из спящих почек, имеющих на всех побегах. В основании материнского побега может отрастать новый мощный побег реитерации, дающий начало стволику следующего порядка (рис. 6, в).

*Порядок зацветания генеративных побегов.* Генеративные побеги переходят к цветению неодновременно. В конце апреля – начале мая зацветают генеративные побеги типов 1 и 2. Эти побеги, густо сидящие на удлинённых одревесневших прошлогодних побегах, воспринимаются как пучки цветков.

В середине мая – начале июня зацветают синфлоресценции генеративных побегов длиной 20–30 см (тип 3), на которых сначала распускаются монохазии ФЕ, а затем паракладиев. В середине – конце июня переходят к цветению более мощные генеративные побеги длиной 40–60 см, несущие терминальную синфлоресценцию и флоральную зону (тип 4), или только флоральную зону (тип 5).

В конце августа – начале сентября можно наблюдать осеннее цветение, обусловленное преждевременным пробуждением почек регулярного возобновления, заложившихся в вегетативной зоне генеративных побегов и на вегетативных побегах.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

#### *Сравнительная характеристика генеративных и вегетативных побегов Atraphaxis frutescens, A. replicata и A. pyrifolia*

Наше исследование показало, что рассмотренные виды курчавок различаются: 1) по

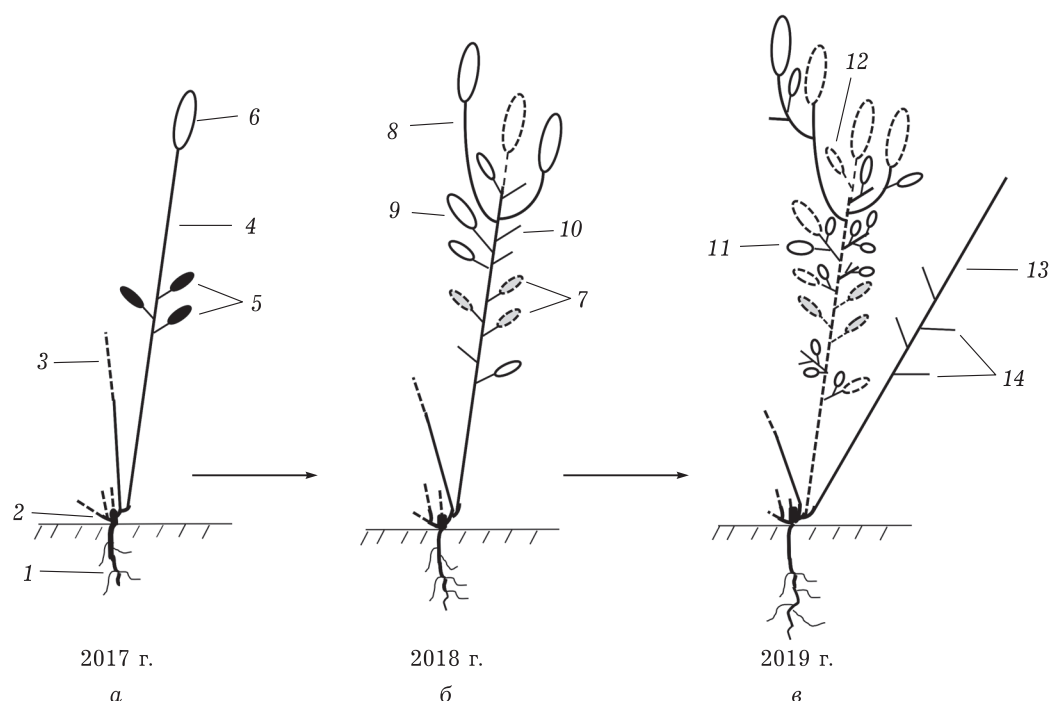


Рис. 6. Последовательные стадии (а–в) формирования реитерационного комплекса на основе генеративных и вегетативных побегов у *Atraphaxis replicata*:

1 – корень; 2 – каудекс и основания отмерших стволиков; 3 – отмирающий ствол; 4 – мощный генеративный побег (тип 4), выполняющий функцию побега реитерации; 5 – пазушные цветоносы флоральной зоны; 6 – синфлоресценция; 7 – отмершие пазушные цветоносы флоральной зоны; 8 – генеративный побег (тип 3), участвующий в нарастании стволика; 9 – генеративный побег (тип 2); 10 – вегетативный побег; 11 – генеративный побег (тип 1); 12 – полностью отмерший генеративный побег; 13 – вегетативный побег реитерации следующего порядка; 14 – силлептические вегетативные побеги

длине и строению генеративных и вегетативных побегов; 2) по расположению цветочных осей; 3) по степени участия генеративных побегов в организации многолетней

осевой системы побегов растения и другим признакам, приведенным в таблице.

Каждый из видов демонстрирует уникальное сочетание признаков вегетативных и генератив-

#### Сравнительная характеристика генеративных побегов *Atraphaxis frutescens*, *A. pyrifolia* и *A. replicata*

| Признак генеративных побегов                           | <i>A. frutescens</i> | <i>A. pyrifolia</i>                   | <i>A. replicata</i>                                          |
|--------------------------------------------------------|----------------------|---------------------------------------|--------------------------------------------------------------|
| Длина генеративных побегов, см                         | 3–40 (60)            | 3–20                                  | 1–60                                                         |
| ФЕ                                                     | Брактеозный тирс     | Брактеозный тирс                      | Брактеозный тирс, иногда редуцированный до брактеозной кисти |
| Число цветков в монохазии                              | 1(2)–3(6)            | 2–3                                   | 1, редко 2                                                   |
| Параклади: наличие и число                             | Часто, до 12         | Нет                                   | Часто, до 5                                                  |
| Максимальная длина паракладиев, см                     | 10                   | —                                     | 5                                                            |
| Длина вегетативной зоны, см                            | 1–40                 | 1–10                                  | 1–60                                                         |
| Флоральная зона                                        | Есть                 | Нет                                   | Есть                                                         |
| Силлептические вегетативные побеги: функция, длина, см | Ассимилирующие, 1–2  | Ассимилирующие, образуют колючки 1–10 | Ассимилирующие, 1–15                                         |
| Побеги реитерации                                      | Генеративные         | Вегетативные                          | Генеративные и вегетативные                                  |

ных побегов и соцветий, которое определяет специфику организации их побеговых систем.

### **Сроки и продолжительность цветения *Atraphaxis frutescens*, *A. replicata* и *A. pyrifolia***

Все три вида курчавок зацветают весной, но различаются по продолжительности цветения, которая зависит от наличия и числа паракладиев в терминальных синфлоресценциях (см. таблицу). Паракладии зацветают не одновременно, в базипетальной последовательности, и чем больше паракладиев входит в состав синфлоресценции, тем длительнее период ее цветения. Кроме того, продолжительность цветения зависит от длины генеративных побегов: чем длиннее генеративный побег, тем позже он переходит к цветению [Костина, 2005]. У *A. frutescens* и *A. replicata* на одном растении генеративные побеги варьируют по длине от 1–2 до 50 см и имеют в разной степени разветвленные синфлоресценции. Кроме того, генеративные побеги *A. frutescens* и *A. replicata* могут иметь флоральную зону.

Эти структурные особенности генеративных побегов обуславливают растянутые сроки летне-весеннего цветения этих видов – с начала апреля до конца июня. При этом пик цветения приходится на конец весны, когда зацветает большинство генеративных побегов, имеющих небольшие размеры и малоразветвленные терминальные синфлоресценции.

У *A. pyrifolia* длина генеративных побегов варьирует в меньших пределах – от 2 до 20 см, в терминальной синфлоресценции паракладии не формируются. Флоральная зона отсутствует. Для этого вида характерно дружное непродолжительное весеннее цветение.

У всех изученных видов можно наблюдать повторное, а точнее, преждевременное цветение. Ряд исследователей связывают повторное цветение с комплексом факторов внешней среды: резким наступлением засухи, а затем обильным выпадением осадков и устойчиво теплой погодой; повреждением листьев и верхушек побегов вредителями и животными, надломами побегов и т. п. [Илличевский, 1925; Витковский, 1984]. В зоне степей и полупустынь после сильной засухи у *A. replicata* нередко опадают все листья, и растения впадают в состояние полупокоя [Никитин, 1966].

Осенью, с наступлением прохладной и влажной погоды, сменившей летнюю засуху, наблюдается преждевременное пробуждение почек регулярного возобновления, из которых отрастают новые вегетативные и генеративные побеги.

### **Разнообразие и функции побегов у *Atraphaxis***

У *Atraphaxis frutescens* генеративные побеги в пределах растения сильно варьируют по длине и степени ветвления терминальных синфлоресценций. Генеративные побеги выполняют функции репродукции и ассимиляции, а самые мощные дают начало скелетным осям, в том числе и основным скелетным осям (стволикам). Короткие вегетативные побеги этого вида выполняют функцию ассимиляции и не участвуют в построении скелетных осей.

Напротив, у *A. pyrifolia* стволы и мощные ветви кроны образуются в основном за счет мощных вегетативных побегов, которые берут на себя функции формирования многолетней системы осей. Мелкие вегетативные побеги нередко в дальнейшем превращаются в колючки и совмещают функции ассимиляции и защиты. Генеративные побеги ассимилируют, но в основном специализируются на репродуктивной функции.

У *A. replicata* вегетативные побеги сильно варьируют по длине. Самые мощные генеративные и вегетативные побеги участвуют в формировании стволыков и ветвей кроны. Короткие генеративные побеги выполняют функцию репродукции, короткие вегетативные побеги ассимилируют, а в наиболее аридных условиях одревесневают и превращаются в колючки.

### **Участие вегетативных и генеративных побегов в построении скелетной основы растения**

*Atraphaxis frutescens*, *A. replicata* и *A. pyrifolia* различаются по степени участия генеративных побегов в формировании многолетней осевой системы растений (см. таблицу). У *A. frutescens* функцию реитерации выполняют генеративные побеги, у *A. pyrifolia* – вегетативные, у *A. replicata* – те и другие.



У *A. frutescens* терминальная синфлоресценция может занимать до половины длины генеративного побега. Даже в тех случаях, когда вегетативная зона генеративных побегов сохраняется после перезимовки полностью, структурная организации генеративных побегов *A. frutescens* исключает возможность акросимподиального нарастания скелетных осей. Длина генеративных побегов у *A. replicata* варьирует в широких пределах. Наиболее мощные из них, выполняющие функцию побегов реитерции, завершаются малоцветковым тирсом, занимающим менее четверти длины генеративного побега. Наряду с небольшими вегетативными побегами, у этого вида развиваются мощные вегетативные побеги, выполняющие функцию побегов реитерации. Такие вегетативные побеги могут возникнуть за счет терминальной аббревиации, т. е. выпадения терминальной синфлоресценции генеративного побега. Внешней причиной недоразвития терминальной ФЕ у *A. replicata* может быть продолжительная летняя засуха.

У *A. replicata* особенности строения генеративных и вегетативных побегов реитерации позволяют сохранить вегетативную зону побегов на большем протяжении, чем у *A. frutescens*, и формировать длинные скелетные оси, на которых появятся конструктивные элементы следующего порядка. С этим же связано массовое развитие коротких генеративных побегов с компактными соцветиями на одревесневших осях прошлых лет и их ответвлениях, что обеспечивает дружное весеннее цветение до наступления засушливого периода. Одновременно возникает возможность акросимподиального нарастания, позволяющего растению быстро расти в высоту, захватывать воздушное пространство и существовать в виде более высокорослого, по сравнению с *A. frutescens*, кустарника.

Описанные выше тенденции перестройки побеговых систем наиболее полно реализованы у *A. pyrifolia*, иногда достигающего высоты 2 м. Этот вид растет в нижнем и среднем горном поясе Памира и Тянь-Шаня, где условия более благоприятны для произрастания древесных растений по сравнению с полупустынными и степными сообществами на равнинах. У *A. pyrifolia* более выражена дифференциация побегов на мощные вегетативные и мелкие генеративные.

Различия, обнаруженные в способе построения многолетней осевой системы у *A. frutescens*, *A. replicata* и *A. pyrifolia*, можно наблюдать и у других кустарников умеренной зоны, которые демонстрируют разную степень участия вегетативных и генеративных побегов в построении основных скелетных осей. Например, в роде *Spiraea*, у *S. alba* Du Roi., *S. latifolia* (Ait.) Borkh., *S. salicifolia* L. функцию побегов реитерации выполняют генеративные побеги, а у *S. chamaedrifolia* L., *S. hypericifolia* L., *S. media* Franz Smidt – вегетативные побеги. У *S. betulifolia* Pall. основные скелетные оси формируются на основе как вегетативных, так и генеративных побегов, причем у последних терминальная синфлоресценция в конце вегетационного периода иногда остается недоразвитой [Костина, 2005].

В роде *Tamarix* у *T. ramosissima* Ledeb. в формировании стволиков участвуют генеративные побеги, а у *T. tetrandia* Pall. ex Bieb. – вегетативные [Костина и др., 2020]. Сходная ситуация наблюдается в роде *Hydrangea*: у *Hydrangea paniculata* Sieb., *H. arborescens* L. роль скелетных осей выполняют генеративные побеги, а у *H. paniculata* Siebold – вегетативные [Костина, 2005].

Следует отметить, что во всех перечисленных родах не все виды, у которых основные скелетные оси формируются на основе вегетативных побегов, превосходят по высоте виды, у которых эту функцию выполняют генеративные побеги, но все же наибольшей высоты достигает тот вид, у которого построение многолетнего тела растения осуществляется за счет вегетативных побегов.

#### **Способы морфологической адаптации *Atraphaxis* к воздействию факторов внешней среды**

*Atraphaxis frutescens* приурочен к областям с холодным климатом, теплым или жарким летом, но без сухого сезона (Dfa – snow fully humid climate with hot summer, Dfb climate – snow fully humid climate with warm summer by Köppen-Geiger, in [Kottek et al., 2006]). В области его распространения зимние температуры самого холодного месяца в среднем составляют –15–20 °С, и лишь на востоке ареала, в Туве, Хакасии и Монгольском Алтае, средние температуры января варьи-

руют от  $-25$  до  $-34^{\circ}\text{C}$  [Гвоздецкий, Михайлов, 1987].

У *Atraphaxis frutescens*, как и у большинства древесных растений, под верхушечным соцветием обычно отсутствует зона торможения, характерная для трав [Костина, 2010]. По всей длине вегетативной зоны генеративных побегов у *A. frutescens* могут формироваться почки регулярного возобновления, а в основании генеративного побега закладываются спящие почки. Степень сохранности вегетативной зоны генеративных побегов во многом определяет жизненную форму *A. frutescens*.

Анализ гербарного материала показал, что на всем протяжении ареала *Atraphaxis frutescens* – от Оренбургской области и Башкирии в Европейской части России и до Южной Сибири и Монголии – вегетативная зона с почками регулярного возобновления либо полностью входит в состав многолетней осевой системы растения, либо отмирает до одной второй длины. На открытых обдуваемых ветром меловых и каменистых склонах, а также в степных районах с маломощным снежным покровом вегетативная зона годичных побегов отмирает на две трети и более своей длины (иногда почти до основания).

Если вегетативная зона сохраняется полностью, то побеги, образовавшиеся на следующий год из почек регулярного возобновления в результате мезосимподиального нарастания, значительно превышают по длине материнский побег, и высота растения возрастает (см. рис. 2, б, в). В этом случае *A. frutescens* представляет собой аэроксильный кустарник высотой до 70 см. При обмерзании вегетативной зоны на половину и более высота растений увеличивается незначительно, и формируется жизненная форма кустарничек. Если побеги обмерзают почти до основания, то растение представляет собой полукустарничек высотой до 25–30 см. Возможно, сохранность вегетативной зоны генеративного побега зависит и от его ориентации – ортотропный побег, не прикрытый снегом, обмерзает сильнее, чем находящийся под снегом анизотропный побег.

Пожары, механические повреждения, приводящие к повреждению наземной части кустарничка, вызывают массовое пробуждение спящих почек, расположенных в основании

генеративных побегов реитерации, и одновременное образование многочисленных реитерационных побегов.

Ареал *A. replicata* отчасти совпадает с ареалом *A. frutescens*, но *A. replicata* приурочен к районам с засушливым степным и пустынным климатом (Bsk – cold steppe climate, Bwk – cold desert climate by Köppen-Geiger, in [Kottek et al., 2006]), где зимние температуры не столь экстремально низки. Это позволяет сохранить одревесневшие годичные побеги на большем их протяжении и встроить их в многолетнюю осевую систему. Максимум осадков в основных районах его произрастания приходится на зимне-весенний период [Акжигитова и др., 2003]. Рано (в мае) наступающая длительная летняя засуха ставит под угрозу возможность образования соцветий на длинных генеративных побегах и делает проблематичным вызревание этих побегов, необходимое для успешной перезимовки. Таким образом, под воздействием засушливого климата у *A. replicata* наблюдается тенденция к недоразвитию терминальных соцветий на концах длинных побегов, которые, однако, формируются в более благоприятных условиях увлажнения и в культуре. Репродуктивная же функция осуществляется короткими генеративными побегами, которые почти не имеют вегетативной зоны, что позволяет растениям завершить цветение и плодоношение до наступления летней засухи. Таким образом, адаптация к аридному климату создает предпосылки для дифференциации побегов на мощные вегетативные и короткие генеративные. В наиболее засушливых условиях концы одревесневших побегов становятся колючими, однако на северной границе ареала эта особенность отсутствует. По-видимому, *A. replicata* сформировался в условиях более жаркого и сухого климата, чем *A. frutescens*, что определило разные адаптивные стратегии этих видов.

*Atraphaxis pyrifolia* приурочен к нижнему и среднему горным поясам Памира и Тянь-Шаня с сухим и жарким летом и умеренно-холодной и снежной зимой (Bsk – cold steppe climate, Dsa – dry hot summer snow climate by Köppen-Geiger, in [Kottek et al., 2006]). Зимние минимальные температуры здесь не падают ниже  $-20^{\circ}\text{C}$  [Гвоздецкий, Михайлов, 1987]. Эти условия благоприят-

ны для невысоких ксерофитных кустарников и небольших деревьев, образующих заросли и редколесья. Закрепление за вегетативными побегами функций формирования скелетной основы растения приводит к специализации генеративных побегов и выполнению ими преимущественно репродуктивной функции. Одновременно возникает возможность акросимподиального нарастания и акротонного ветвления, позволяющих растению быстро захватывать воздушное пространство.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Анализ побеговых систем *Atraphaxis* с выделением вегетативных и генеративных побегов в качестве конструктивных элементов позволяет выявить новые диагностические признаки, различающие изученные виды: строение ФЕ, наличие или отсутствие паракладиев в терминальной синфлоресценции, наличие флоральной зоны, распределение функций между генеративными и вегетативными побегами в пределах побеговой системы растения. Каждый из этих видов демонстрирует уникальное сочетание признаков, характеризующих систему цветоносных осей и вегетативную зону генеративных побегов.

2. Продолжительность весенне-летнего цветения курчавок определяется не только степенью ветвления синфлоресценций, но и варьированием длины генеративных побегов в пределах растения. Позднее цветение в конце вегетационного периода связано с комплексом факторов внешней среды: резким наступлением засухи, а затем обильным выпадением осадков и устойчиво теплой погодой, и обусловлено преждевременным развитием побегов из почек регулярного возобновления.

3. Изученные виды различаются по степени участия генеративных побегов в формировании основных скелетных осей растения, которые у *A. frutescens* строятся на основе вегетативной зоны генеративных побегов, у *A. pyrifolia* – на основе вегетативных побегов, у *A. replicata* – тех и других.

4. Разнообразие морфологической адаптации *A. frutescens*, принимающего вид аэроксильного кустарника, кустарничка или полукустарничка, зависит от степени сохранности вегетативной зоны генеративных побегов, ко-

торая определяется главным образом условиями зимовки.

5. Терминальная аббревиация, в результате которой происходит недоразвитие терминальной синфлоресценции генеративного побега у *A. replicata*, – путь к перераспределению функций между вегетативными и генеративными побегами: скелетные оси могут формироваться на основе мощных вегетативных побегов, небольшие генеративные побеги специализируются на выполнении репродуктивной функции.

6. Формирование многолетней системы осей преимущественно на основе вегетативных побегов позволяет *A. pyrifolia* полнее реализовать преимущества акросимподиального нарастания и акротонного ветвления для захвата и удержания воздушного пространства и достигать значительного размера.

Авторы благодарят Е. А. Архипову, П. Д. Гудкову, А. Н. Куприянову, Г. А. Лазькову, Т. М. Лысенко, М. В. Олонову, В. Г. Онипченко, М. Г. Пименова, А. В. Попова, А. Л. Эбеля за собранные ими гербарные образцы. Авторы искренне признательны Н. С. Барабанщиковой, Д. А. Кривенко, А. К. Тимонину и рецензенту за полезные советы и замечания, которые помогли существенно улучшить рукопись.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 20-04-00033.

## ЛИТЕРАТУРА

- Акжигитова Н. И., Бреккле З.-В., Винклер Г., Волкова Е. А., Вухерер В., Курочкина Л. Я., Макулбекова Г. Б., Огарь Н. П., Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Храмцов В. Н. Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). СПб., 2003. 424 с. [Akzhigitova N. I., Breckle S.-W., Winkler G., Volkova E. A., Wucherer W., Kurочкина L. Ja., Makulbekova G. B., Ogar N. P., Rachkovskaya E. I., Safronova I. N., Khramtsov V. N. Botanical geography of Kazakhstan and Middle Asia (desert region). St. Petersburg: unknown publisher, 2003. 424 p.]
- Асташенков А. Ю. Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира // Сиб. экол. журн. 2015. № 5. С. 770–784. [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].
- Байкова Е. В. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 248 с. [Baikova E. V. The genus of sage: morphology, evolution, prospects of introduction. Novosibirsk: Science, 2006. 248 p.]

- Бородина А. Е. *Atraphaxis* L. // Растения Центральной Азии. (По материалам Ботанического института им. В. Л. Комарова) / А. Е. Бородина, В. И. Грубов, И. А. Грудзинская, Ю. Л. Меницкий (ред.). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. Вып. 9: Ивовые – Гречишные. 9. С. 77–129 [Borodina A. E. *Atraphaxis* L. // *Plantae Asiae Centralis*. (Secus materies Instituti botanici nomine V. L. Komarovii) / A. E. Borodina, V. I. Grubov, I. A. Grudzinskaja, J. L. Menitsky (Eds.) Fasc. 9. Salicaceae – Polygonaceae. Leningrad, Nauka, 1989. P. 77–129].
- Витковский В. Л. Морфогенез плодовых растений. Л.: Колос, 1984. 207 с. [Vitkovsky V. L. Morphogenesis of fruit plants. Leningrad: Kolos, 1984. 207 p.]
- Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Физическая география СССР: Азиатская часть: учебник для студентов вузов. 4-е изд., испр. и доп. М.: Высш. шк., 1987. 448 с. [Gvozdetzkiy N. A., Mikhailov N. I. Physical geography of the USSR: Asian part: a textbook for university students. 4th ed., Rev. and add. Moscow: Higher school, 1987. 448 p.]
- Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978. [Grudzinskaya I. A., Summer shoot formation in trees and its classification // *Botanicheskii zhurnal*. 1960. Vol. 45, N 7. P. 968–978].
- Дорохина Л. Д. О жизненных формах полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. и переходе от трав к полукустарникам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 4. С. 97–108 [Dorokhina L. D. On the life forms of sagebrush of the subgenus *Dracunculus* (Bess.) Rydb. and the transition from grasses to shrubs // *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii*. 1978. Vol. 83, N 4. P. 97–108].
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпукхина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. 265 с. [Zhmylev P. Yu., Alekseev Yu. E., Karpukhina E. A., Balandin S. A. *Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'* (Biomorphology of the Plants: Illustrated Dictionary). Moscow: MSU Publishing House, 2005. 265 p.]
- Илличевский С. О. Вторичное цветение, его механизмы и его причины в связи с причинами цветения вообще // Рус. Ботан. о-во. 1925. Т. 10. С. 168–172. [Illichevsky S. O. Secondary flowering, its mechanisms and its causes in connection with the causes of flowering in general // *Rus. Botan. Soc.* 1925. Vol. 10. P. 168–172].
- Ильина В. Н. Онтогенетическая структура популяций *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch. (Polygonaceae) вблизи северной границы ареала (Самарская область) // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2017. Т. 27, № 3. С. 271–277. [Ilyina V. N. Ontogenetic structure of *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch. (Polygonaceae) populations near the north border of the area (Samara region) // *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Ser. Biologiya. Nauki o Zemle*. 2017. Vol. 27, N 3. P. 271–277].
- Кашина Л. И. Род Курчавка – *Atraphaxis* L. // Флора Сибири. Т. 5. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1992. С. 108–109. [Kashina L. I. *Atraphaxis* L. // *Flora Sibiriae*. Vol. 5 / M. N. Lomonosova, N. M. Bolshakov, I. M. Krasnoborov (Eds.). Novosibirsk: Nauka, Sibir. Otdel. 1992. P. 108–109].
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “Гео”, 2002. 707 с. [Koropachinsky I. Yu., Vstovskaya T. N. Woody plants of Asian Russia. Novosibirsk: Publishing house of the SB RAS, “Geo”, 2002. 707 p.]
- Костиков Д. К., Банаев Е. В. Изменчивость морфологических признаков *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch. // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2016. Т. 18, № 2. С. 109–113. [Kostikov D. K., Banaev E. Y. Variability of the morphological sings of *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch. 2016 // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk*. 2016. Vol. 18, N 2. P. 109–113].
- Костина М. В. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 188–208. [Kostina M. V. Structure and rhythm of generative shoot development in woody plants in accordance with duration of blossoming // *Byullyuten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2005. Issue 189. C. 188–208].
- Костина М. В. Сравнительный анализ генеративных побегов древесных и травянистых растений умеренной зоны // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Серия: Биология и экология. 2010. № 27. С. 46–68. [Kostina M. V. Comparative analysis of generative shoots in temperate trees and herbs // *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i Ekologiya*. 2010. N 27. P. 46–68].
- Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Павлова И. В. Структурно-ритмологические особенности побеговых систем видов рода *Tamarix* L. (Tamaricaceae), обуславливающие адаптацию этих видов в Московском регионе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2020. Т. 125, вып. 6, С. 21–32. [Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Pavlova I. V. Structural and rhythmological features of shoot systems of species of the genus *Tamarix* L. (Tamaricaceae), conditioning the adaptation of these species in the Moscow region // *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii*. 2020. Vol. 125, N 6. P. 21–32].
- Кузнецова Т. В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7–24. [Kusnetzova T. V. On the complementary approaches in inflorescence morphology // *Botanicheskii zhurnal*. 1992. Vol. 77, N 12. P. 7–24].
- Кузнецова Т. В., Тимонин А. К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарного подхода). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. 183 с. [Kusnetzova T. A., Timonin A. K. *Inflorescence: morphology, evolution, bearing on taxonomy (considered in the light of Bohr's principle of complementarity)*. Moscow: KMK Scientific Press, 2017. 183 p.]
- Ловелиус О. Л. Видовой состав, географическое распространение и экологическая приуроченность видов рода *Atraphaxis* L. (Polygonaceae) // Новости систематики высших и низших растений, 1977. Киев: Наук. думка, 1978. С. 85–146. [Lovelius O. L. *Compositio specierum, Distributio geographica et cohaerentia oecologica generis Atraphaxis* L. (Polygonaceae) {Species composition, geographical distribution and ecological confinement of species of the genus *Atraphaxis* L.} (Polygonaceae) // *Novitates systematicae plantarum vascularium et non vascularium* 1977. Kiev: Naukova Dumka, 1978. P. 85–108].



- Ловелиус О. Л. Систематический обзор рода *Atraphaxis* L. (Polygonaceae) // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. Т. 15. С. 114–128. [Lovelius O. L. Synopsis generis *Atraphaxis* L. (Polygonaceae) {A systematic review of the genus *Atraphaxis* L.} Novitates systematicae plantarum vascularium 1978. Leningrad: Nauka, 1979. Vol. 15. P. 114–128].
- Магомедова Б. М., Мингазова М. М. Изменчивость некоторых морфологических признаков редкого и эндемичного вида Восточного Кавказа *Atraphaxis daghestanica* (Polygonaceae) // Ботан. вестн. Северного Кавказа. 2016. № 2. С. 25–32. [Magomedova B. M., Mingazhova M. M. Variability of some morphological features of rare endemic species of the eastern Caucasus *Atraphaxis daghestanica* (Polygonaceae) // Botanicheskiy vestnik Severnogo Kavkaza. 2016. N 2. P. 25–32].
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с. [Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. Struktura i morfogenez kustarnikov (Structure and Morphogenesis of Scrubs), Moscow: Nauka, 1977. 160 p.].
- Михалевская О. Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1995. С. 70–76. [Mikhalevskaya O. B. The structure and development of lateral sylleptic shoots in woody plants and the concept of an elementary shoot // Aktual'ny'e voprosy' e'kologicheskoy morfologii rasteniy. Moscow: Prometej, 1995. P. 70–76].
- Никитин А. С. Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. М.: Наука, 1966. 185 с. [Nikitin A. S. Arboreal and shrub vegetation of the USSR deserts. (Drevesnaya i kustarnikovaya rastitel'nost' pusty'n' SSSR). M.: Nauka, 1966. 185 s.].
- Нухимовский Е. Л. Осевая и побеговая система семенных растений // Изв. ТСХА. 1971. Вып. 1. С. 54–66. [Nukhimovsky E. L. Axial and shoot system of seed plants // Izvestiya Timiryazev Agricultural Academy. 1971. Issue 1. P. 54–66].
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 630 с. [Nukhimovsky E. L. Fundamentals of biomorphology of seed plants: Vol. 1. Theory of biomorph organization. Moscow: Nedra, 1997. 630 p.].
- Павлов Н. В. Род курчавка – *Atraphaxis* L. // Флора СССР. Л., 1936. Т. 5. С. 501–527. [Pavlov N. V. *Atraphaxis* L. // Flora URSS. Vol. 5 / V. L. Komarov (Ed.). Moscow & Leningrad: Academy of Sciences of the USSR, 1936. P. 501–527].
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. [Serebryakov I. G. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy (Morphology of vegetative organs of higher plants). Moskva: Sovetskaya nauka, 1952. 391 p.].
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. 378 с. [Serebryakov I. G. Ekologicheskaya morfologiya rastenii (Ecological Morphology of the Plants). Moscow: Vysshaya Shkola, 1962. 378 p.].
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с. [Smirnova O. V., Zaugolnova L. B., Ermakova I. M. Tsenopopulyatsii rasteniy: osnovnyye ponyatiya i struktura. (Cenopopulations of plants: basic concepts and structure). Moskva: Nauka, 1976. 217 p.].
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А., Денисова Г. Р. Морфологическая адаптация видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Якутии // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 6. С. 736–749. [Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A., Denisova G. R. Morphological adaptation of species of the genus *Thymus* (Lamiaceae) in Yakutia // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 6. P. 624–634].
- Черемушкина В. А., Астащенко А. Ю., Саидов Д. С. Параллелизм в развитии жизненных форм видов рода *Kudrjaschevia* (Lamiaceae): онтогенез, архитектурный анализ // Сиб. экол. журн. 2020. № 3. С. 322–333. [Cheryomushkina V. A., Astashenkov A. Y., Saidov D. S. Parallelism in the development of life forms of species of the genus *Kudrjaschevia* (Lamiaceae): ontogenesis and architectural analysis // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, N 3. P. 257–265].
- Шубин А. О. Структура и морфогенез жизненной формы кустарников из рода *Polygonum* L. Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 83–88. [Schubin A. O. The structure and morphogenesis of growth form of bushes from the genus *Polygonum* L. // Biomorphology of plants of the from Far East, Vladivostok, Far East Sci. Center Acad. of Sci. USSR, 1983. P. 83–88].
- Юрцева О. В. Структура соцветий в семействе Polygonaceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 2. С. 48–61. [Yurtseva O. V. Inflorescence structure of *Polygonaceae* // Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel. Biologicheskii. 2006. Vol. 111, N 2. P. 48–61].
- Bao B., Grabovskaya-Borodina A. E. *Atraphaxis* L. // Flora of China / Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong (Eds.). Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003. Vol. 5. P. 328–332.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
- Bell A. D. Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford; New York; Tokyo: Oxford University Press, 1991. 341 p.
- Brandbyge J. Polygonaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. II. Flowering Plants (Dicotyledons): Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families / K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (Eds.). Berlin: Springer-Verlag, 1993. S. 531–544.
- Bruy D., Hattermann T., Barrabe L., Mouly A., Barthélémy D., Isnard S. Evolution of plant architecture, functional diversification and divergent evolution in the genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia // Frontiers in Plant Sci. 2018. Vol. 9. P. 1–17.
- Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, an active but invasive shrub of southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // Annals of Botany. 2010. Vol. 105. P. 205–2020.
- Cullen J. *Atraphaxis* L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands, Vol. 2 / P. H. Davis (Ed.). Edinburgh: Edinburgh University Press, 1967. P. 266–267.
- Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin; Heidelberg; New York: Springer Verlag, 1978. 441 p.



- Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated // *Meteorologische Zeitschrift*. 2006. Vol. 15, N 3. P. 259–263. doi: 10.1127/0941-2948/2006/0130
- Kusnetzova T. A. Angiosperm inflorescences and different types of their structural organization // *Flora*. 1988. Bd. 181. Hf. 1. S. 1–17.
- Maresquelle H. J. Le thème évolutif des complexes d'inflorescences. Son aptitude à susciter des problèmes nouveaux // *Bulletin de la Société botanique de France*. 1970. Vol. 117, N 1-2. P. 1–4.
- Notov A. A., Kusnetzova T. V. Architectural units, axuality and their taxonomic implications in Alchemillinae // *Wulfenia*. 2004. N 11. P. 85–130.
- Oldeman R. A. A. L'architecture de la forêt guyanaise, Mem. // O.R.S.T.O.M. Paris. 1974. N 73. P. 1–204.
- Rechinger K. H., Schiman-Czeika M. Polygonaceae // *Flora Iranica*. Vol. 56. Graz: Academic Druck-u.-Verlag-sanstalt, 1968. P. 1–88.
- Sell Y. Les complexes inflorescentiels des quelques acanthacées: étude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncation // *Ann. Sci. Nat. Sér.* 1969. 12. Bot. T. 10. P. 225–300.
- Späth H. L. *Der Johannistrieb*. Berlin, 1912. 91 S.
- Troll W. *Die Infloreszenzen*. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 S.
- Troll W. *Die Infloreszenzen*. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. Bd. 2. 630 S.
- Webb D. A. *Atraphaxis* L. // *Flora Europaea*. Vol. 1 / T. G. Tutin (Ed.) Cambridge: Cambridge University Press, 1964. P. 89.
- Yurtseva O. V., Kuznetsova O. I., Mavrodieva M. E., Mavrodiev E. V. What is *Atraphaxis* L. (Polygonaceae, Polygoneae): cryptic taxa and resolved taxonomic complexity instead of the formal lumping and the lack of morphological synapomorphies // *PeerJ*. 2016. Vol. 4. (e1977). P. 1–50. <https://doi.org/10.7717/peerj.1977>

## The structure and developmental rhythm of shoot systems of three species of the genus *Atraphaxis* L. (Polygonaceae): *A. frutescens* (L.) K. Koch., *A. replicata* Lam., *A. pyrifolia* Bunge

M. V. KOSTINA<sup>1</sup>, O. V. YURTSEVA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Moscow Pedagogical State University  
129164, Moscow, Kibalchich str., 6/3  
E-mail: mkostina@list.ru*

<sup>2</sup>*Lomonosov Moscow State University,  
Faculty of Biology  
119991, Moscow, Leninskiye Gory, 1/12*

A structural and rhythmological analysis of shoot systems of three *Atraphaxis* species was carried out. The species demonstrate differences in the structure of terminal synflorescences, floral units, and generative shoots. The duration of spring–summer blossoming of *Atraphaxis* is determined by the number and branching order of paracladia in synflorescence and the length of generative shoots. The species differ in the morphological differentiation of the axes and in the distribution of functions between generative and vegetative shoots. In *A. frutescens*, the main skeletal axes are built on the basis of generative shoots, which perform both the assimilative and reproductive functions. This species takes the life form of aerohylic shrub, dwarf shrub or semi-shrub, depending on the preserved part of vegetative zone of generative shoots, which is determined by wintering conditions. In *A. replicata*, the main skeletal axes are formed on the basis of both generative and vegetative shoots. Terminal abbreviation, that is, underdevelopment of terminal synflorescence in powerful generative shoots, creates conditions for the transfer of reproductive function to small early blooming generative shoots, which allows the species to adapt to semiarid climate. In *A. pyrifolia*, the formation of a perennial axial system on the basis of powerful branched vegetative shoots makes it possible to more fully realize the advantages of acrotonic branching and to achieve a significant size. The specialization of generative shoots in the performance of the reproductive function is realized most fully in this species.

**Key words:** synflorescence, generative shoot, timing and duration of flowering, reiteration, life form, adaptation.