

УДК 581.41(470.316)  
DOI: 10.26456/vtbio350

## К БИОМОРФОЛОГИИ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ *PETASITES HYBRIDUS* (ASTERACEAE)\*

Е.А. Беляков, О.А. Лебедева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок

В работе рассмотрены побегообразование, ритм сезонного развития и структурно-функциональная организация *Petasites hybridus*. Установлено что для *P. hybridus* характерно наличие двух типов дициклических монокарпических побегов – полурозеточный и среднерозеточный. В развитии первого типа побега выделены фаза почки, вегетативного розеточного ассимилирующего побега (первый год), бутонизации, цветения, плодоношения и вторичной деятельности (второй год). В развитии побега второго типа между фазой почки и фазой вегетативного розеточного побега наблюдается фаза геофильного побега. Несмотря на наличие двух типов монокарпических побегов структурно-функциональная организация у них однотипна и представлена следующими зонами: нижняя зона торможения – зона возобновления – верхняя зона торможения – зона обогащения – главное соцветие. Установлено, что к адаптивным особенностям побеговой системы *P. hybridus* относятся: 1) наличие двух типов монокарпических побегов, позволяющих растению не только удерживать занятое им пространство, но и расширять его; 2) закладка терминального соцветия к осени и последующее ранее цветение; 3) возможность дедифференциации апикальной части геофильного участка дициклического монокарпического среднерозеточного побега из НЗТ в ЗВ; 4) рассеянное ветвление в зоне возобновления; 5) увеличение размеров цветоносной оси к периоду диссеминации, что способствует ее выносу над листовой поверхностью и обеспечивает удобное распространение семян ветром.

**Ключевые слова:** белокопытник, побегообразование, монокарпический побег, структурно-функциональная организация, фазы развития побега.

**Введение.** *Petasites hybridus* (L.) G. Gaertn., V. Mey. et Scherb. [*P. officinalis* Moench] (Asteraceae) белокопытник гибридный или лекарственный – западноевропейский вид, широко распространен в Западной Европе, Средиземноморье, Крыму и на Кавказе (Гаммерман

---

\* Исследование выполнено в рамках государственного задания № 124032100076-2

и др., 1990; Конечная, 1994; Губанов и др., 2004; Rotter, 2018; Майоров и др., 2020). На территории Европейской России (также, как и в США (Rotter, 2018)) является интродуцентом, который выращивался в парках дворянских усадеб (Губанов и др., 2004; Серегин, 2012; Масленников, Масленникова, 2019; Майоров и др., 2020), откуда далее стал распространяться садоводами, преимущественно, как декоративное растение. Произрастает по влажным лугам, опушкам сырых лесов, оврагам, по берегам рек и ручьев, в придорожных кюветах (Конечная, 1994; Губанов и др., 2004; Серегин, 2012; Yordanova et al., 2017; Rotter, 2018; Майоров и др., 2020; Nazarov et al., 2022). Предпочитает почвы богатые питательными веществами, хотя может расти и на тяжелых почвах (Tys et al., 2015). Является сильным эдификатором, так как обладает затеняющим эффектом, вследствие чего в его зарослях наблюдается снижение общего видового разнообразия (Tys et al., 2015; Rotter, 2018; Nazarov et al., 2022).

Растение обладает медоносными (Губанов и др., 2004; Haratym, Weryszko-Chmielewska, 2012) и многочисленными лечебными свойствами. Его листья употребляют в свежем виде в качестве ранозаживляющего средства, а их отвар – против кашля, в качестве потогонного, мочегонного, противоастматического и противоглистного средства (Гаммерман и др., 1990; Thomet et al., 2002; Ożarowski et al., 2013; Yordanova et al., 2017). Кроме того, растение содержит пирролизидиновые алкалоиды, обладающие гепатотоксичными, канцерогенными и мутагенными свойствами (Ożarowski et al., 2013). В последнее время выявлена противоопухолевая активность препаратов на базе этого растения (Apostolova et al., 2023). Все это указывает на широкие возможности применения этого растения в фармацевтической промышленности (Yordanova et al., 2017). Поэтому, в свое время была разработана методика размножения *P. hybridus* in vitro на базе эксплантов листьев, черешков и почек соцветий (Wildi et al., 1998).

Морфология, структурно-функциональная организация побеговой системы *P. hybridus*, по-прежнему исследованы слабо. В имеющихся работах наиболее подробно рассматриваются лишь вопросы, касающиеся генеративной сферы растения, обсуждения роли семенного размножения и половой структуры популяций (Губанов и др., 2004; Алексеев, Веселова, 2010; Haratym, Weryszko-Chmielewska, 2012; Datscu, Kolozsvari, 2018). Поэтому основной целью нашего исследования является изучение морфологии, структурно-функциональной организации побеговой системы и ритма сезонного развития *P. hybridus*.

**Методика.** Натурные исследования проводили в течение вегетационных сезонов 2018–2023 гг. в сообществах, расположенных

вдоль железнодорожного полотна в окрестностях станции Шестихино (Некоузский р-н Ярославской области).

Для выявления сезонных морфологических изменений раз в месяц на протяжении вегетационных сезонов 2018 и 2023 гг. отбирали побеговые системы *P. hybridus* и их участки. Собранные образцы очищали от грунта, доставляли в лабораторию, промывали. После этого при помощи стереоскопического микроскопа БМС-10, проводили биоморфологический анализ. В вегетативной сфере отмечали длину и число междоузлий, порядок ветвления побеговых систем, ёмкости терминальных и боковых почек; определяли число листьев, их размерные характеристики, подсчитывали число корней и измеряли их максимальную длину. При исследовании генеративной сферы у растений измеряли длину цветоноса и определяли число слагающих его метамеров. Полученные результаты отражали в виде схем и рисунков.

Основными подходами, применяемыми в процессе исследования, являлись сравнительно-морфологический (в том числе проведена оценка структурно-функциональной организации монокарпических побегов (Борисова, Попова, 1990; Савиных, 2007)) и ритмологический (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971; Современные подходы..., 2008). Феноритмотип определен согласно классификации фенологических типов растений (Борисова, 1965).

В тексте работы данные представлены в виде  $x \pm SD$ .

**Результаты.** *P. hybridus* – многолетний летнезеленый вегетативно-подвижный длиннокорневищный травянистый поликарпик, геофит. Его побеговая система нарастает симподиально, постепенно погружаясь в грунт благодаря наличию большого количества придаточных корней. Она представлена двумя типами разновозрастных анизотропных побегов: дициклическими (с момента разворачивания пазушной почки) вегетативно-генеративными полурозеточными и среднерозеточными, а также однолетними вегетативными розеточными и верхнерозеточными.

В своем развитии монокарпические побеги *P. hybridus* проходят внутривертлечную и вневертлечную фазы развития.

**Фаза почки.** В пазухах листьев низовой и срединной формации материнского розеточного побега располагаются одиночные пазушные почки. Перед началом распускания они имеют длину 2,5–4 см, емкость – до 10–11 листовых зачатков, часть из которых (4–5) представлены чешуевидными листьями, а оставшиеся (5–6) – листьями срединной формации. При этом в пазухах чешуевидных листьев на этом этапе уже хорошо заметны боковые почки, способные определять характер ветвления и структуру побеговой системы растения при дальнейшем развитии материнской почки. В таком состоянии почки зимуют,

скрытые грунтом и листовым опадом. Почки, начавшие разворачивание листьев в осенний период, нередко отмирают.

В апреле, с началом разворачивания терминального цветоноса у материнского розеточного побега, первыми, преимущественно, трогаются в рост пазушные почки, расположенные ближе к цветоносу.

***Фаза вегетативного ассимилирующего розеточного побега.***

Разворачивание листовых зачатков почек происходит следующим образом. Первыми раскрываются 5 чешуевидных, хрящевато-белых, позднее бурящих листьев, после которых, во второй декаде апреля, над поверхностью грунта появляются 2–3 ассимилирующих листа (рис. 1а). Первый лист переходного типа (рис. 1б) – он образован черешком ( $6,9 \pm 0,6$  см длиной) с практически по всей длине охватывающим его влагалищем ( $6,1 \pm 1,1$  см длиной и  $3,5 \pm 0,1$  см шириной при основании листа), переходящим в беловойлочную (в нижней части) листовую пластинку – от широкосердцевидной до округло-почечной ( $1,7 \pm 0,5$  см длиной) формы со слабо-заостренной верхушкой. Затем следуют листья срединной формации. Первый такой лист в этот период достигает длины  $19,5 \pm 5,1$  см (рис. 1в). Черешок ( $9,9 \pm 3,8$  см длиной) на  $2/4$  охвачен листовым влагалищем. Сверху черешок с узкой, доходящей до основания крылатой бороздкой, ребристый по всему периметру. В верхней части черешок переходит в листовую пластинку. Листовая пластинка – от широкосердцевидной до округло-почечной, снизу серо-волосистая, позже голая и бледно-зеленая, почти равномерно зубчатая (с лишь слегка выступающими более крупными зубцами). Третий лист – свернутый по краям вдоль центральной жилки, либо частично развернутый (рис. 1г). Емкость верхушечной почки к концу апреля достигает 8–9 листовых зачатков. Листорасположение очередное.

К концу мая переходный лист отмирает и над поверхностью грунта появляются 2–3 ассимилирующих листа срединной формации, достигающих максимальной длины  $109,2 \pm 26,5$  см. Длина черешка таких листьев –  $66,0 \pm 16,8$  см, диаметром  $2,4 \pm 0,8$  см. Влагалище листа не превышает 10 см. Листовая пластинка от широкосердцевидной до округло-почечной, снизу серо-волосистая, позже голая и бледно-зеленая, почти равномерно зубчатая (с лишь слегка выступающими более крупными зубцами),  $43,2 \pm 9,8$  см длиной и  $66,0 \pm 21,0$  см шириной при основании (рис. 1).

Базальный участок розеточного побега ( $6,6 \pm 1,2$  см длиной и  $3,7 \pm 0,3$  см диаметром) в этот период представлен 8–9 метамерами. Число стеблеродных придаточных корней, отходящих от основания розеточного участка побега, достигает  $21,5 \pm 6,3$  см. В пазухах разложившихся и ассимилирующих листьев имеются пазушные почки,

с емкостью 4–6 листовых зачатка. Емкость терминальной почки розеточного участка побега не превышает 5–6 листовых зачатка.

В течение летнего сезона на развивающихся вегетативных розеточных побегах всегда присутствует по 3 ассимилирующих листа срединной формации. Причём появление нового листа сопровождается отмиранием более старого. За период вегетации на розеточном побеге формируется от 5 до 9 листьев срединной формации.



Рис. 1. Серия ассимилирующих листьев *Petasites hybridus*, развивающаяся к концу апреля: а – фрагмент побеговой системы с листьями, б – лист переходного типа, в, г – молодые листья срединной формации. Пояснения см. в тексте работы.

К началу октября ассимилирующие листья отмирают. Розеточные побеги достигают  $5,1 \pm 2,7$  см длины и  $4,4 \pm 1,0$  см диаметра. Число стеблеродных придаточных корней в основании розеточного побега –  $34,8 \pm 29,0$  (диаметр корней при основании  $0,4 \pm 0,1$  см); длина до 45 см. Пазушные почки, располагающиеся в узлах вегетативного розеточного побега в первый год, как правило, не развиваются. Однако у ряда боковых почек, располагающихся в средней и верхней (при основании верхушечной почки) части розеточного побега, нами отмечалось начало разворачивания первых чешуевидных листьев. Так у почек, находящихся на 5–9 узлах могло раскрываться до 4–5 чешуевидных листьев. Причем длина таких развивающихся побегов (включая их терминальную почку емкостью до 9–10 листовых зачатков) может достигать 4,5–5,0 см, а диаметр – до 2,0 см. Емкость пазушных почек, расположенных вблизи терминальной почки материнского розеточного побега, достигает 7–11 листовых зачатков (из них, как правило, 5 чешуевидных), а длина – 2,5–3,5 см. В закрытой терминальной почке розеточного участка побега к осени уже

полностью закладывается вся генеративная сфера растения, включая листья будущего цветоноса и соцветие.

Осенью розеточный побег, посредством мощных придаточных корней, постепенно втягивается в грунт, покрываясь сверху слоем листового опада. В таком состоянии вегетативный розеточный побег уходит в зиму, сохраняя при этом связь с предыдущим (материнским) вегетативно-генеративным розеточным побегом (рис. 2).

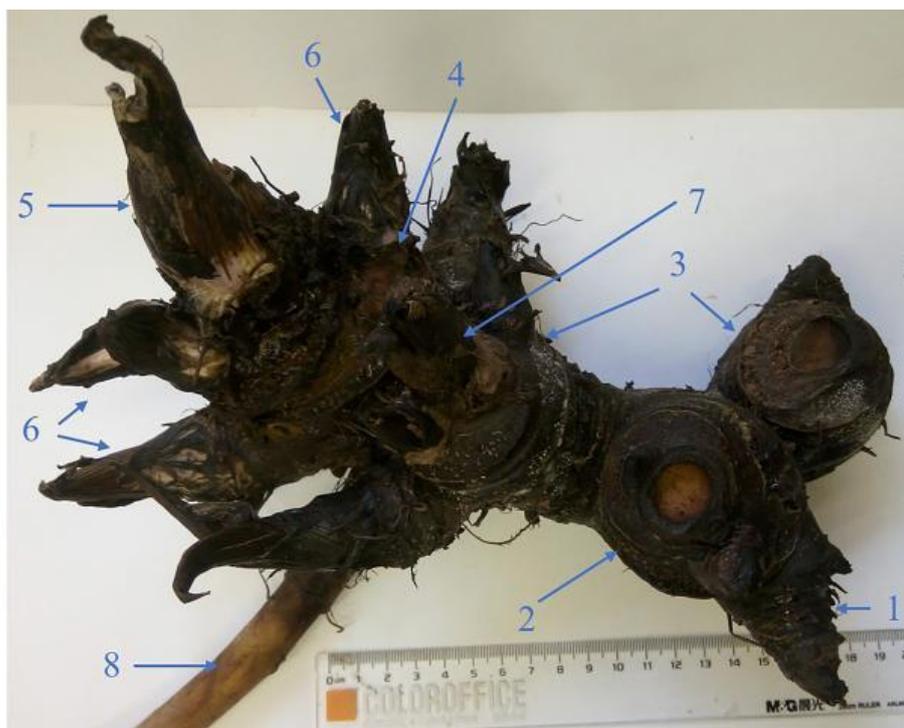


Рис. 2. Зимующий фрагмент побеговой системы *Petasites hybridus*:  
1 – побег n-го порядка ветвления, 2 – побег n+1 порядка ветвления, 3 – побег n+2 порядка ветвления, 4 – побег n+3 порядка ветвления, 5 – терминальная (генеративная) почка розеточного побега n+3 порядка ветвления, 6 – пазушные почки, 7 – остатки отмершего цветоноса, 8 – участок плагиотропного геофильного побега

В начале мая терминальная почка прошлогоднего вегетативного розеточного побега трогается в рост. К концу мая–началу июня побег проходит фазы бутонизации, цветения и плодоношения.

Сначала над уровнем грунта появляется метельчатое соцветие на цветоносе, побег становится полурозеточным. Соцветия *P. hybridus* прямостоячие, олиственные, беловойлочные (рис. 3а, б). Когда соцветие вместе с цветоносом достигает  $14,1 \pm 5,1$  см, диаметром 1,5–2,1 см, наблюдается распускание цветков в корзинках. Обертка

корзинок цилиндрическая или продолговатая, с линейными ланцетными листочками, цветки розоватые. По мере отцветания цветков в корзинках, метамеры цветоноса и самого соцветия увеличиваются в длине и в фазе плодоношения размеры генеративной сферы достигают  $63,8 \pm 24,0$  см длины (включая кистевидное соцветие –  $19,7 \pm 3,3$  см длиной) и  $1,5 \pm 0,4$  см диаметра. Цветонос представлен 6–10 метамерами. От узлов цветоноса отходят листья двух типов. Нижние листья ( $7,3 \pm 1,2$  см длиной) имеют черешок с сильно разросшимся влагалищем (до 2,5 см), переходящим в беловойлочную листовую пластинку сердцевидно-треугольной формы ( $3,0 \pm 0,8$  см длиной), иногда со слабо-заостренной верхушкой (рис. 3в). Выше по цветоносу они переходят в беловойлочные ланцетные листья ( $6,0 \pm 0,6$  см длиной и  $1,3 \pm 0,2$  см шириной) нередко окрашенные в красновато-бурый цвет. Число корзинок в соцветиях –  $137,3 \pm 34,0$  шт.

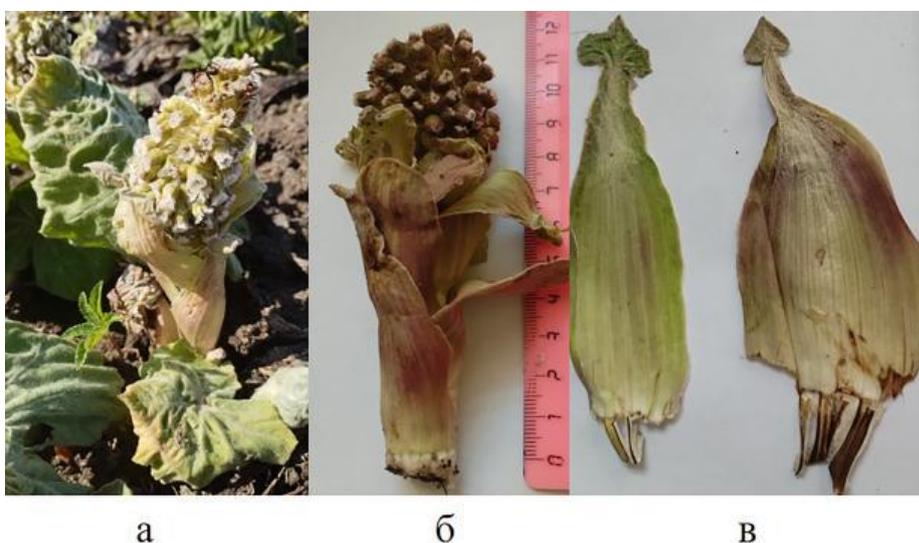


Рис. 3. Соцветие *Petasites hybridus*: а, б – общий вид, в – листья, располагающиеся в узлах цветоноса

Как правило, уже к концу мая растение плодоносит, а цветонос отмирает. В корзинках нами были обнаружены неразвитые семянки, среднее число которых достигает  $57,7 \pm 19,9$  шт. Общее число семян на монокарпический побег –  $10899,0 \pm 520,6$  шт. Собранные нами семена из трех популяций этого растения на территории Ярославской области не прорастали.

Отметим, что начало развития терминального соцветия способствует снятию апикального доминирования у материнского побега и 2–3 боковые почки, находящиеся ближе к основанию

цветоноса, начинают свое развитие. Побег замещения, развивающийся на их основе, полностью проходит описанный выше жизненный цикл дициклического полурозеточного монокарпического побега.

После отмирания репродуктивной части вегетативно-генеративного побега его розеточный участок переходит в *фазу вторичной деятельности*. Отметим, что внутренняя часть розеточного участка побега (в месте, где располагался цветонос) частично перегнивает. При этом оставшиеся периферические стенки розеточной части монокарпического побега (0,45–0,7 см толщиной) остаются жизнеспособны, сохраняя при этом функцию запаса питательных веществ. Не реализованные ранее пазушные почки некоторое время еще жизнеспособны.

Однако, нередко в средней части монокарпического полурозеточного побега просыпается еще 1–2 пазушные почки. На их основе развиваются плагиотропные корневища (в этот период потенциальный среднерозеточный монокарпический побег переходит в *фазу геофильного побега*), также оканчивающиеся розеточными побегами, цикл развития которых проходит в течение двух вегетационных сезонов (в течение первого года на базе такого побега формируется верхнерозеточный вегетативный побег, на второй год – среднерозеточный вегетативно-генеративный побег). Плагиотропные участки корневищ образованы 8–12 метамерами (от 0,4 до 12,2 см длиной) и достигают  $48,2 \pm 20,8$  см длины и  $1,4 \pm 0,3$  см диаметра. Пазушные почки, расположенные в узлах плагиотропного корневища, обычно не развиваются.

Геофильная система, формирующаяся на базе полурозеточных побегов, сохраняет свою целостность около 10 лет. При этом наличие двух типов побегов (полурозеточных и среднерозеточных монокарпических) способствует тому, что растение не только удерживает за собой ранее занятую им территорию, но и обеспечивает разрастание популяции.

Анализ ритма сезонного развития указывает на то, что *P. hybridus* стоит относить к длительновегетирующим летнезеленым растениям с периодом зимнего покоя и весенним цветением.

В строении дициклических средне- и полурозеточных монокарпических побегов нами выделены следующие структурно-функциональные зоны: нижняя и средняя зоны торможения (НЗТ и СЗТ), зона возобновления (ЗВ), обогащения (ЗО) и главного соцветия (ГС) (рис. 4).

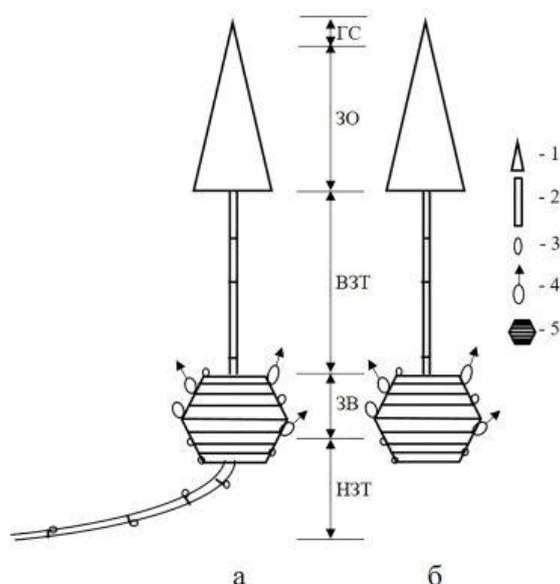


Рис. 4. Структурно-функциональные зоны дициклических средне- (а) и полурозеточных (б) монокарпических побегов: 1 – соцветие, 2 – метамер, 3 – пазушная почка, 4 – развивающийся розеточный побег, 5 – розеточная часть побега вегетативно-генеративного растения; структурно-функциональные зоны: НЗТ и ВЗТ – нижняя и верхняя зоны торможения, ЗВ – зона возобновления, ЗО – зона обогащения, ГС – главное соцветие

НЗТ у дициклического полурозеточного монокарпического побега соответствует базальной части розеточного побега. Она располагается в грунте и включает в себя 4–6 метамеров, представленных коротким междуузлем, узлом с чешуевидным листом и пазушной почкой и, при наличии, корнями. У дициклического среднерозеточного монокарпического побега НЗТ также располагается в почве и включает в себя участок плагиотропного корневища и 4–6 метамеров базальной части розеточного побега. Таким образом, в данном случае, кроме описанного выше типа элементарного модуля (ЭМ) имеется еще один тип, представленный длинным междуузлем, узлом с чешуевидным листом и пазушной почкой и межузловыми корнями. В некоторых случаях 1–2 почки, находящиеся ближе к апикальному концу геофильного корневища способны формировать побеги, поэтому этот участок может проходить дедифференциацию, т.е. участок НЗТ способен принимать на себя функции ЗВ.

ЗВ также располагается в грунте и представлена 5–8 метамерами розеточного участка полу- либо среднерозеточного побега, выше расположенными над НЗТ. В составе ЗВ располагаются ЭМ, представленные коротким междуузлем, узлом с чешуевидным

листом, листом переходного типа и листом срединной формации, а также пазушными элементами – почками (которые потенциально обеспечивают ветвление побега), формирующимися розеточными или верхнерозеточными вегетативными побегами первого года развития. Ветвление в границах этой зоны рассеянное. Формирующиеся в ЗВ побеги обеспечивают возобновление, разрастание и закрепление растения посредством формирования мощных корней.

СЗТ включает 1–2 верхних метамера розеточной части побега (в узлах которых также имеются почки, но они не развиваются) и расположенный выше олиственный цветонос, представленный длинными (6–10) метамерами с листьями переходного типа, а также ланцетными листьями. В пазухах листьев цветоноса почки неразвиты. Эта зона выполняет функции фотосинтеза и выноса соцветия над поверхностью грунта. Дальнейшее разрастание метамеров цветоноса способствует выносу генеративной сферы растения (к моменту плодоношения) над листьями для удобного распространения семян ветром.

ЗО во время цветения представляет собой участок укороченных междоузлий с чешуевидными или ланцетными листьями из пазух которых развиваются веточки с 1–3 соцветиями – корзинками (паракладиями). Главная функция ЗО – генеративная.

ГС располагается в верхней части синфлоресценции в виде терминальной корзинки.

Таким образом, в независимости от того является ли дициклический монокарпический побег полу- либо среднерозеточным, его структурно-функциональная зональность может быть обозначена формулой – НЗТ-ЗВ-ВЗТ-ЗО-ГС.

**Обсуждение.** Мезофит *P. hybridus* является многолетним растением, что также подтверждается данными ряда ученых (Губанов и др., 2004; Алексеев, Веселова, 2010). Полученный вывод подтверждается сохранением целостности побеговой системы в течение 10 лет (Алексеев, Веселова, 2010). По-видимому, это связано с особенностями местообитания данного вида, так как, например, гигрофит *Petasites spurius*, принадлежит к группе малолетников вегетативного происхождения. По-видимому, именно эта жизненная форма способна обеспечить быстрое расселение и закрепление особей в местах с переменным увлажнением и подвижным субстратом (Шаклеина и др., 2018).

Многолетность и длительное сохранение связи между розеточными участками монокарпических побегов указывают на наличие у *P. hybridus* неспециализированной морфологической дезинтеграции. Наряду с дициклическими полурозеточными вегетативно-генеративными побегами, наличие среднерозеточных

вегетативно-генеративных побегов позволяет говорить о растении как о вегетативно-подвижном. Причем при физическом повреждении целостности побеговой системы (аббревиация) отдельные ее элементы (розеточные участки побегов) способны к автономизации, что говорит о необходимости отнесения этого растения (по степени воздействия на среду) к явнополицентрической биоморфе (Ценопопуляции..., 1976; Савиных, 2014). Отметим, что относительная автономизация розеточных побегов *P. hybridus* проявляется в раннем формировании у них собственных ассимилирующих органов, корней и ранней репродукции (Савиных, 2014).

Как уже было выше обозначено, наличие двух типов монокарпических побегов и характер прохождения ими фаз развития указывает на наличие динамической поливариантности. Она обусловлена наличием фазы геофильного побега у среднерозеточных монокарпических побегов и отсутствием ее у полурозеточных. Отметим, что динамическая поливариантность в развитии побегов свойственна и *P. spurius* (Шаклеина и др., 2017).

Особенности цветения *P. hybridus* также вызывают интерес с точки зрения адаптивной стратегии. Так, например, раннее заложение генеративной сферы (еще с осени), а также малые размеры синфоресценции (ее приземистость) в момент цветения, обеспечивают ранее зацветание соцветий в момент, когда листья еще не покрывают почву. Дальнейшее растяжение метамеров цветоноса и, соответственно, увеличение его в размерах (по мере созревания семян в корзинках), способствует выносу генеративной части растения над листьями и обеспечивает анемохорное распространение семян.

Ранее было показано, что для *P. spurius* кроме динамической поливариантности монокарпических побегов характерна еще и структурная поливариантность (Шаклеина и др., 2017). Она проявляется в вариабельности побега с точки зрения его структурно-функциональной организации. Последнее не свойственно *P. hybridus*, т.к. наличие двух типов (полу- и среднерозеточного монокарпических) побегов ведет лишь к качественным и количественным изменениям той или иной структурно-функциональной зоны, но редко приводит ее к дедифференциации, т.е. к принятию одной структурно-функциональной зоной функций другой.

Морфологические особенности побеговой системы и листья значительных размеров, создающие сильное затенение почвенного покрова, позволяют *P. hybridus* проявлять свойства эдификатора, конкурента-рудерала и вида-трансформера (Сукачев, 1928; Grime et al., 1988; Richardson et al., 2000) существенно изменяющего характеристики исходного биотопа.

Ритм сезонного развития *P. hybridus* соответствует таковому *P. spurius*.

**Заключение.** *P. hybridus* – летнезеленый, вегетативно-подвижный длиннокорневищный травянистый поликарпик, геофит, мезофит.

Для *P. hybridus* характерно наличие двух типов дициклических (без учета фазы почки) монокарпических побегов – полурозеточный и среднерозеточный. Если среднерозеточный вегетативно-генеративный побег в процессе своего развития проходит фазу почки, геофильного побега, вегетативного розеточного ассимилирующего побега (первый год), бутонизации, цветения, плодоношения и вторичной деятельности (второй год), то полурозеточный вегетативно-генеративный в процессе своего развития минует фазу геофильного побега. Таким образом у *P. hybridus* четко просматривается динамическая поливариантность развития побегов. Кроме того, если полурозеточные вегетативно-генеративные побеги служат, преимущественно, для закрепления и увеличения плотности популяции на ранее занятой территории, то среднерозеточные – для увеличения площади популяции в радиальном направлении. Закладка зачаточного соцветия к осени и, соответственно, ранее цветение растений, должно обеспечивать оптимальное опыление цветков насекомыми. Многократное увеличение размеров генеративной сферы (за счет роста ее метамеров в длину) к моменту плодоношения, обеспечивает вынос семян над поверхностью развивающихся листьев, что потенциально способствует распространению семян ветром.

Анализ структурно-функциональной организации обоих типов дициклических монокарпических побегов *P. hybridus* показал ее однотипность – НЗТ-ЗВ-ВЗТ-ЗО-ГС. При этом важным моментом является то, что на апикальном конце геофильного участка корневища среднерозеточного вегетативно-генеративного побега (входящего в состав НЗТ), существует возможность развития 1–2 боковых побегов. В этом случае может наблюдаться дедифференциация участка НЗТ, в результате чего она становится способна принимать на себя функции ЗВ.

### **Список литературы**

- Алексеев Ю.Е., Веселова Т.В. 2010. Вегетативное и семенное размножение белокопытника гибридного *Petasites hybridus* в Московской области // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 115. Вып. 2. С. 34–40.
- Борисова И.В. 1965. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана / отв. ред. А.А. Юнатов // Тр. бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Серия III

- (геоботаника). Вып. 17. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 64-99.
- Борисова И.В., Попова Т.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1420-1426
- Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Яценко-Хмелевский А.А. 1990. Лекарственные растения (растения-целители): Справ. пособие. 4-е изд. М.: Высш. шк. 544 с.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2004. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.: Т-во науч. изданий КМК. 520 с.
- Конечная Г.Ю. 1994. Род Белокопытник – *Petasites* Mill. // Флора Европейской части СССР. Т. VII / под ред. Н.Н. Цвелева. СПб.: Наука. С. 75-76.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. 2020. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М.: Т-во науч. изданий КМК. 573 с.
- Масленников А.В., Масленникова Л.А. 2019. Белокопытник гибридный (*Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey et Schreb.) – новый вид для флоры ульяновской области и бассейна р. Свияги // Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов XXI межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». Вып. 20. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения». С. 68-71.
- Савиных Н.П. 2007. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас: науч. издание. Т. V. Йошкар-Ола: МарГУ. С. 15-34.
- Савиных Н.П. 2014. Дезинтеграция как модус морфологической эволюции растений // Modern Phytomorphology. V. 5. P. 101–105.
- Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука. 390 с.
- Серебрякова Т.И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука. 360 с.
- Серёгин А.П. 2012. Флора Владимирской области: конспект и атлас / А.П. Серёгин, при участии Е.А. Боровичёва, К.П. Глазуновой, Ю.С. Кокошниковой, А.Н. Сенникова. Тула: Гриф и К. 620 с
- Современные подходы к описанию структуры растения. 2008. / ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Бобров. Киров: ООО «Лобань». 355 с.
- Сукачёв В.Н. 1928. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.; Л.: Книга, 232 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) 1976 / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М.: Наука. 217 с.
- Шаклеина М.Н., Савиных Н.П., Шабалкина С.В. 2018. Варианты строения и развития монокарпического побега *Petasites spurius* (Compositae) // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. Вып. 19. С. 69-73.
- Шаклеина М.Н., Шабалкина С.В., Савиных Н.П. 2017. К биоморфологии *Petasites spurius* (Compositae) // Вестник ВгГУ. Серия «Биология и

- экология». № 3. С. 112-123.
- Apostolova S., Oreshkova T., Uzunova V., Georgieva I., Maslenkova L., Tzoneva R.* 2023. A Standardized Extract of *Petasites hybridus* L., Containing the Active Ingredients Petasins, Acts as a Pro-Oxidant and Triggers Apoptosis through Elevating of NF- $\kappa$ B in a Highly Invasive Human Breast Cancer Cell Line // *Front. Biosci. (Landmark Ed).* V. 28. № 6. P. 111. DOI: 10.31083/j.fbl2806111
- Datcu A.-D., Kolozsvari A.-G.* 2018. *Petasites hybridus* – morphology and main biological active compounds // *Biostudent.* V. 1 (2). P. 81-88.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R.* 1988. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman. 742 p.
- Haratym W., Weryszko-Chmielewska E.* 2012. The ecological features of flowers and inflorescences of two species of the genus *Petasites* Miller (Asteraceae) // *Acta Agrobotanica.* V. 65. № 2. P. 37-46.
- Nazarov M., Velev N., Mardari C., Grigorov B., Georgiev S., Genova B., Vassilev K.* 2022. Syntaxonomy and ecology of *Petasites albus*, *P. hybridus* and *P. kablikianus* phytocoenoses in Bulgaria and Romania // *Comptes rendus de l'Academie bulgare des Sciences.* V. 75. № 1. P. 43-55. DOI:10.7546/CRABS.2022.01.06
- Ożarowski M., Przystanowicz J., Przystanowicz A.* 2013. Phytochemical, pharmacological and clinical studies of *Petasites hybridus* (L.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. A review // *Herba Polonica.* V. 59. № 4. P. 108-128. DOI: 10.2478/hepo-2013-0028
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J.* 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and distribution.* V. 6. P. 93-107.
- Rotter M.C.* 2018. Noteworthy collection: *Petasites hybridus* // *The Great Lakes Botanist.* V. 57. P. 45-48.
- Thomet O.A.R., Schapowal A., Heinisch I.V.W.M., Wiesmann U.N., Simon H.-U.* 2002. Anti-inflammatory activity of an extract of *Petasites hybridus* in allergic rhinitis // *International Immunopharmacology.* V. 2. Is. 7. P. 997-1006. P. 1567-5769. DOI: 10.1016/S1567-5769(02)00046-2.
- Tys J., Szopa A., Lalak J., Chmielewska M., Serefko A., Poleszak E.* 2015. A botanical and pharmacological description of *Petasites* species // *Curr. Issues Pharm. Med. Sci.* V. 28. № 3. P. 151–154. DOI: 10.1515/cipms-2015-0062
- Wildi E., Schaffner W., Berger Büter K.* 1998. In vitro propagation of *Petasites hybridus* (Asteraceae) from leaf and petiole explants and from inflorescence buds // *Plant Cell Reports.* V. 18. № 3–4. P. 336-340. DOI: 10.1007/s002990050582
- Yordanova V., Momchilova S., Momchilova A., Ivanova A., Maslenkova L.* 2017. Influence of abiotic environmental factors on photosynthetic activity and leaf fatty acid composition of common butterbur (*Petasites hybridus*) from different habitats // *Comptes rendus de l'Academie bulgare des Sciences.* V. 70. № 10. P. 1399-1404.

## **ISSUES OF *PETASITES HYBRIDUS* (ASTERACEAE) BIOMORPHOLOGY OF THE SHOOT SYSTEM**

**E.A. Belyakov, O.A. Lebedeva**

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok

The paper considers shoot formation, the rhythm of seasonal development and the structural-functional organization of *Petasites hybridus*. It was found that *P. hybridus* is characterized by the presence of two types of dicyclic monocarpic shoots – semi-rosette and middle-rosette. In the development of the first type of shoot, the phase of budding, vegetative rosette assimilating shoot (first year), budding, flowering, fruiting and secondary activity (second year) are distinguished. In the development of the second type of shoot, a phase of geophilic shoot is observed between the kidney phase and the phase of vegetative rosette shoot. Despite the presence of two types of monocarpic shoots, their structural-functional organization is of the same type and is represented by the following zones: lower inhibition zone – resumption zone – top inhibition zone – enrichment zone – main inflorescence. It has been established that the adaptive features of the *P. hybridus* shoot system include: 1) the presence of two types of monocarpic shoots, allowing the plant not only to hold the space occupied by it, but also to expand it; 2) laying of the terminal inflorescence by autumn and subsequent earlier flowering; 3) the possibility of dedifferentiation of the apical part of the geophilic part of the dicyclic monocarpic middle-rosette shoot from the lower inhibition zone to the resumption zone; 4) scattered branching in the resumption zone; 5) an increase in the size of the flowering axis by the period of dissemination, which contributes to its removal above the leaf surface and ensures convenient dissemination of achenes by wind.

**Keywords:** *butterbur, shoot formation, monocarpic shoot, structural-functional organization, phase of the shoot development.*

*Об авторах:*

БЕЛЯКОВ Евгений Александрович – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория высшей водной растительности, ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, 109, e-mail: eugenybeliakov@yandex.ru.

ЛЕБЕДЕВА Ольга Алексеевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, лаборатория высшей водной растительности, ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, 109, e-mail: lebedeva\_oa@ibiw.ru.

Беляков Е.А. К биоморфологии побеговой системы *Petasites hybridus* (Asteraceae) / Е.А. Беляков, О.А. Алексеева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 137-152.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.09.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24