

**ОНТОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
LAGOCHILUS GYPSACEUS (LAMIACEAE) В КЫЗЫЛКУМЕ (УЗБЕКИСТАН)**

А.К. Ахмедов¹, В.А. Черёмушкина², Х.Ф. Шомуродов³

¹Самаркандский государственный университет, кафедра ботаники и физиологии растений, Республика Узбекистан, 140104, Самарканд, Университетский бульвар 15, e-mail: rakbar@rambler.ru

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: cher.51@mail.ru

³Институт генофонда растительного и животного мира АН РУз, Узбекистан, 100053, Ташкент, ул. Багишамол, 232, e-mail: h.shomurodov@mail.ru

Изучены онтогенез и структуры взрослой особи эндемика Кызылкум *Lagochilus gypsaceus* Vved. Установлено, что вид относится к каудексовым полукустарничкам, многолетние оси которого формируют короткий многоглавый каудекс. Почки возобновления находятся на высоте 1–2 см выше субстрата. Исследованные ценопопуляции *L. gypsaceus* находятся в сукцессивном состоянии. В эфемероидно-полынном петрофитном сообществе ценопопуляция молодая, в разнотравно-полынной опустыненной степи – зрелая, но приближающаяся к стареющей.

Ключевые слова: онтогенез, ценопопуляция, онтогенетическая структура, *Lamiaceae*, *Lagochilus gypsaceus*, Кызылкум, Республика Узбекистан.

ONTOGENETIC AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF *LAGOCHILUS GYPSACEUS (LAMIACEAE)* COENOPULATIONS IN KYZYLKUM (UZBEKISTAN)

A.K. Akhmedov¹, V.A. Cheryomushkina², H.F. Shomurodov³

¹Department of Botany and Plant Physiology, Samarkand State University, Republic of Uzbekistan, 140104, Samarkand, 15, University bul., e-mail: rakbar@rambler.ru

²Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: cher.51@mail.ru

³Academy of Sciences Republic of Uzbekistan, Institute of the Gena Pool of Plants and Animals, Republic of Uzbekistan, 100053, Tashkent, Bagishamol str., 232, e-mail: h.shomurodov@mail.ru

The ontogenesis and structure of an adult individual Kyzylkum endemic *Lagochilus gypsaceus* Vved. were studied. It was established that the species belonged to caudex dwarf shrubs, whose perennial axes formed a short multiaxial caudex. Renewal buds were at a height of 1–2 cm above the substrate. Studied coenopopulations of *L. gypsaceus* were at the successive stage. In ephemeroïd-sagebrush petrophytic community coenopopulation was young, in forb-vermouth steppe it one was mature, but approaching to senescent stage.

Key words: ontogenesis, coenopopulation, ontogenetic structure, *Lamiaceae*, *Lagochilus gypsaceus*, Kyzylkum, Republic of Uzbekistan.

ВВЕДЕНИЕ

Lagochilus gypsaceus Vved. (зайцегуб гипсовый) – полукустарничек, эндем Средней Азии. Вид распространен в юго-западной части Памиро-Алая (Кашкадарьинская и Сурхандарьинская области Узбекистана, Южный Таджикистан). Растет на каменисто-щебнистых склонах останцовых гор на равнине, в предгорьях – на выходах пестроцветных пород на высоте 500–1200 м над уровнем моря (Определитель..., 1987). В Таджикистане *L. gypsaceus* встречается в поясе низкотравных полусаванн и шибляка, в группировках из видов рода *Zygophyllum*, в Узбекистане – в полынно-эфемеровой формации *Artemisia terrae-albae*, распростра-

ненной на подгорных глинисто-щебнистых равнинах (Икрамов, 1976; Флора..., 1986). М.И. Икрамов (1976), опираясь на классификацию растительности Средней Азии Е.З. и П.К. Закировых (1969), считает, что *L. gypsaceus* соответствует климату термозуксерофитов, эдафотипу гипсотермозуксерофитов и входит в состав эуксерофильной полукустарничковой растительности гипсовых пустынь.

L. gypsaceus, как и многие виды этого рода, является лекарственным растением. В нем содержатся лагохилин (в листьях) и различные микроэлементы. По данным М.И. Икрамова (1976), наибольшее содержание действующего вещества

обнаружено у двух-трехлетних растений в фазу созревания плодов. В связи с тем, что запасы растительного сырья видов рода *Lagochilus*, в том числе *L. gypsaceus*, в Узбекистане истощены, проведены работы по их интродукции, изучению роста и развития в условиях культуры и созданию устойчивых агропопуляций (Икрамов, Жанибеков, 1967;

Икрамов, 1976). Однако особенности развития особей *L. gypsaceus* в природных местообитаниях и устойчивость его ценологических популяций не исследованы.

Цель работы – изучение онтогенеза и онтогенетической структуры ценопопуляций *L. gypsaceus* в условиях Кызылкума (Узбекистан).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования *L. gypsaceus* проводились в течение 2011–2013 гг. на территории останцовых гор Кызылкума в пустынных сообществах, которые представляют собой изолированные возвышенности на равнинной территории, вытянутые в широтном направлении. Они считаются западным продолжением горной системы Средней Азии. Для климата этой части Узбекистана характерны резкие колебания суточных и годовых температур, сильная инсоляция и незначительная облачность, небольшое количество атмосферных осадков с неравномерным их выпадением (преимущественно зимой и весной – черта средиземноморского климата). В Кызылкуме почти постоянно дуют ветры (преимущественно северо-восточного направления). Этот фактор увеличивает испарение с поверхности почвы и транспирацию у растений и еще больше усиливает дефицит влаги. На останцах Кызылкума распространены в основном серо-бурые почвы. Небольшие островные горки Кокчатау расположены к западу от хр. Нуратау, на его северо-западной подгорной равнине. Склоны гряды Кокчатау главным образом скалистые и каменистые (Закиров, 1971).

Онтогенез описан в эфемероидно-полынном и разнотравно-полынном петрофитных сообществах в окр. с. Кокчатау в Восточном Кызылкуме (рис. 1). Изучение онтогенеза проводили с использованием общепринятых методов и подходов (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). При описании строения взрослых особей вида опирались на представления о структуре полкустарничков Е.И. Рачковской (1957), И.Г. Серебрякова (1964), З.Г. Беспаловой (1965).

Структуру ценопопуляции изучали по общепринятым методам (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). В каждой ценопопуляции заложено от 10 до 15 площадок по 1 м². Онтогенетическую структуру ценопопуляции определяли как соотношение в ценопопуляции особей разных онтогенетических состояний. За счетную единицу принимали особь. При исследовании популяционной структуры основывались на представлениях о характерном онтогенетическом спектре (Заугольнова, 1994). Ценопопуляции описывали согласно классификациям А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001). Плотность определяли как численность на 1 м² обитаемого пространства (Одум, 1986).



Рис. 1. Карта-схема района исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выше указывалось, что *L. gypsaceus* – полукустарничек до 30–40 см высотой. Во взрослом состоянии побеговая сфера особи *L. gypsaceus* представлена системой разветвленных вегетативно-генеративных дициклических полурозеточных и озимых моноциклических удлинённых монокарпических побегов. Базальные части побегов образуют одревесневший компактный многоглавый короткий каудекс, на котором сохраняются спящие почки. Многолетние части каудекса вместе с почками располагаются над субстратом или на нем. Корневая система состоит из одревесневшего, партикулирующего главного корня и немногочисленных боковых корней, сосредоточенных в основном в апикальной части главного.

В естественных условиях обитания *L. gypsaceus* размножается только семенами, прорастающими в середине февраля–начале марта. По данным М.И. Икрамова и Т. Жанибекова (1967), всхожесть не превышает 12–22 %. Прорастание семян надземное. **Проростки (р)** – однопобеговые розеточные растения с двумя семядолями и двумя настоящими простыми ассимилирующими листьями (рис. 2). Семядольные листья эллиптической формы длиной 0.6–0.8 см и шириной 0.2–0.3 см. Супротивно расположенные ассимилирующие листья на черешке. Листовая пластинка с извилистым краем и имеет обратнойцевидную форму, ее длина 0.3–0.5 см и ширина 0.2–0.4 см. Гипокотиль слабо выражен, длина его 0.1–0.2 см. Эпикотиль длиной до 0.2 см. В пазухах семядольных и настоящих листьев закладываются почки. Главный корень достигает 2.0–3.0 см в длину. Длительность состояния несколько недель.

В **ювенильное (j)** состояние растения переходят в год прорастания семян после засыхания семядольных листьев. Ювенильные особи – также розеточные однопобеговые моноподиально нарастающие растения. Розеточные листья (2–3 пары) на длинных черешках. Листовая пластинка опушена волосками, достигает 0.5–1.0 см в длину и 0.2–0.4 см в ширину. В пазухах всех листьев закладываются боковые почки открытого типа. Гипокотиль длиной 0.2–0.3 см, эпикотиль – 0.2–0.4 см. Главный корень длиной 3.0–4.0 см. Осенью за счет контрактильной деятельности главного корня терминальная почка оказывается на поверхности почвы. Длительность состояния 1, реже 2 года.

В **имматурное (im)** состояние особи переходят, как правило, на следующий год. Верхушечная почка трогается в рост. Нарастая моноподиально, междоузлия побега вытягиваются, образуется удлинённый годичный побег. Его высота не превышает 2.0–3.0 см. В узлах побега расположены трой-

чатолопастные листья с хорошо выраженным извилистым краем пластинки. Нижняя сторона пластинки листа, черешок и стебель опушены волосками, жилкование листа пальчатокраевое. Длина листовой пластинки вместе с черешком составляет 0.5–1.5 см, ширина – 0.3–0.8 см.

В конце вегетации большая часть первичного побега отмирает. Базальная часть становится многолетней и представлена годичным приростом первого года. Таким образом, первичный побег ди-, трициклический (в случае образования 2-годичных укороченных приростов) полурозеточный. За счет базальной части первичного побега начинает формироваться каудекс, который в этом состоянии достигает 0.3–0.6 см в длину и 0.2–0.4 см в ширину. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Длина главного корня 4.0–6.0 см, ветвление до II порядка. Иматурные особи ветвятся. Одновременно с ростом первичного побега потенциально могут тронуться в рост все пазушные почки, но наиболее развитые побеги развертываются из верхних по положению боковых почек, расположенных на укороченном годичном приросте предыдущего года. Образуются розеточные побеги, состоящие из 2–4 метамеров. Часть из них, выполнив фотосинтетическую функцию, полностью отмирает, а два самых верхних представляют собой годичные приросты дициклических побегов возобновления. Их верхушечная почка располагается близко от поверхности почвы и зимует. Длительность состояния не более 1 года.

На 3–4-й год растения переходят в **виргинильное (v)** онтогенетическое состояние. Куст состоит из 2 вегетативных удлинённых годичных побегов и 2–5 розеточных, возникших из почек, расположенных на метамерах розеточной части прошлогоднего годичного прироста побега, только два из них являются побегами возобновления. Остальные почки становятся спящими. На удлинённом годичном побеге высотой до 4.0–5.0 см развертываются 4–6 пар листьев. Листовые пластинки на побегах с хорошо выраженными дольками по 3–5 на каждой лопасти, форма листа тройчатолопастная с притупленной верхушкой и округло-клиновидным основанием. Жилкование в ходе онтогенеза не изменяется, оно пальчатокраевое. Длина листа 0.5–2.0 см и ширина 0.5–1.0 см. После отмирания удлинённой части побегов их базальные части входят в состав каудекса. Каудекс становится двуглавым, располагается на 0.5–1.0 см выше субстрата, его диаметр 0.2–0.5 см. Главный корень утолщается, особенно в базальной части, ветвится до III порядка. Длительность состояния не превышает двух лет.



Рис. 2. Онтогенез особей *Lagochilus gypsaceus*.

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное. Побеги: 1 – розеточный, 2 – вегетативный полурозеточный, 3 – генеративный полурозеточный, 4 – обогащения; 5 – паракладий; 6 – почка; 7 – каудикла с почками; 8 – отмершая каудикла.

У **молодых генеративных (g₁)** особей в кусте увеличивается число побегов. Куст состоит из 1–3 генеративных и 1–2 вегетативных побегов. Генеративные побеги дициклические полурозеточные, высотой до 12.0 см. Они формируются из 1–2 почек, расположенных в базальной части материнского побега. Их развитие начинается с разворачивания сначала розеточной части вместе с ростом материнского побега, а после отмирания удлиненной части материнского побега, на второй год

формируется удлиненная часть. На ортотропной части генеративных побегов развиваются 6–8 пар тройчатолопастных листьев до 3.0 см длиной и 2.5 см шириной. Почки, заложенные в пазухах листьев на удлиненной генеративной части монокарпического побега, разворачиваются в вегетативные розеточные или удлиненные побеги. Боковой розеточной побег 1.0–3.0 см в длину, несет 2–3 пары листьев. Боковой удлиненный побег 2.0–4.0 см в длину, несет 3–4 пары листьев. Монокарпичес-

кий побег заканчивается фрондозным цимозным соцветием – тирсом, состоящим из двух супротивно расположенных редуцированных до 1 цветка дихазиев. Монокарпические побеги отмирают до базальной части, на которой сохраняются почки и розеточные побеги будущего года. Растения в молодом генеративном состоянии имеют, как правило, каудекс толщиной 0.2–0.5 см, состоящий из 2–3 каудикул. Главный корень слабо разветвленный, темно-желтого цвета с хорошо выраженными продольной ребристостью и морщинистостью, его длина увеличивается до 20 см. Боковые корни утолщаются и ветвятся до III порядка. В этом онтогенетическом состоянии растения находятся 3–4 года.

На 6–8-й год растения переходят в **средневозрастное генеративное (g_2)** состояние. Куст образован 6–8 (10) годичными удлинёнными генеративными и 2–4 годичными удлинёнными с неполным циклом развития вегетативными побегами и 8–10 розеточными побегами (см. рис. 2). Образование монокарпических побегов ($n + 1$) происходит из почек побега n -го порядка, это приводит к формированию сильнокустистых особей. В этом состоянии структура куста состоит не только из дициклических монокарпических побегов с полным и неполным циклом развития, но и озимых моноциклических, разветвляющихся осенью. Длина генеративных побегов достигает 20–22 см. На ортотропной части генеративных побегов разветвляются 8–10 (12) пар листьев длиной 2.0–3.0 см и шириной 1.5–2.5 см. Генеративный побег ветвится в надземной ортотропной части, образуя паракладии и удлинённые вегетативные побеги. Обычно на побеге развиваются 2–3 паракладия и 1–3 вегетативных побега. Длина главного соцветия 6.0–12.0 см, число супротивных дихазиев, несущих 2–3 цветка, увеличивается до 5–8, на паракладиях формируются до 3 редуцированных дихазиев.

За счет ежегодного отмирания монокарпических побегов и сохранения их укороченных частей формируется разветвленный симподиальный рыхлый каудекс, ветвящийся до IV–V порядков. Ветвление его осуществляется несколькими путями: за счет деятельности почек возобновления, расположенных на базальной части монокарпических побегов, и за счет спящих почек, находящихся на более старых участках каудекса. Толщина отдельных каудикул достигает 0.5–1.0 см. В этом состоянии происходит неполная партикуляция, охватывающая не только каудекс, но и базальную часть главного корня и приводящая к частичному расщеплению корня. Главный корень достигает 20–40 см, ветвление IV порядка. Длительность зрелого генеративного состояния 8–10 лет.

Растения **старого генеративного (g_3)** состояния имеют 3–6 генеративных удлинённых побега высотой 15.0–25.0 см и 2–4 удлинённых вегетативных побега. Листья у генеративных побегов увеличиваются в размерах и достигают 3.0–4.0 см в длину и 2.5–2.7 см в ширину. Длина главного соцветия до 4.0–8.0 см. Число паракладиев на главной оси 1–2, или они полностью отсутствуют.

Многолетние части каудекса разрушаются. В кусте появляются отмершие главы, живыми остаются 2–3 каудикеры. Растения находятся в таком онтогенетическом состоянии не более 3 лет.

Растения в **субсенильном (ss)** состоянии представлены невысоким симподиально нарастающим кустом, образованным одной живой каудикерой и несколькими отмершими, но связанными с главным корнем. Куст имеет 2–4 вегетативных удлинённых побега с 4–6 листьями на длинных черешках до 3.0–5.0 см в длину. Форма листа тройчатолопастная. Возобновление побегов происходит из спящих почек, расположенных на многолетних частях каудекса.

Особь **сенильного состояния (s)** образована 1–3 удлинёнными побегами, развернувшимися из спящих почек, сохранившихся на живых участках каудикеры каудекса. На побегах располагаются 2–3 пары листьев имматурного типа. Главный корень сохраняется, но сильно разрушен, часть покровных тканей отслаивается. Постгенеративный период составляет 1–2 года.

Таким образом, в условиях Кызылкума онтогенез особей *L. gypsaceus* длится не менее 25 лет. Полное отмирание годичного удлинённого побега, сохранение укороченных базальных частей монокарпических побегов с пазушными почками над поверхностью субстрата не выше 1–2 см, их разрастание и сходство онтогенеза особей с онтогенезом многоглавых каудексовых стержнекорневых поликарпических растений позволяют отнести *L. gypsaceus* к каудексовым полукустарничкам, выделенным Е.И. Рачковской (1957).

Подробно онтогенетическая структура ценопопуляций представителей рода *Lagochilus* и, в частности *L. gypsaceus*, ранее никем не изучалась. Нами исследована онтогенетическая структура двух ценопопуляций. ЦП 1 располагалась в эфемероидно-полынном петрофитном сообществе (*Artemisia diffusa*, *A. turanica*, *Allium borszczowii*, *Alhagi pseudalhagi*, *Convolvulus hamadae*, *Carex physodes*, *Cousinia hammadae*, *Poa bulbosa*, *Pseudosiphora alopecuroides*, *Lagochilus gypsaceus*), общее проективное покрытие (ОПП) – 30–40 %, проективное покрытие (ПП) *Lagochilus gypsaceus* составляло 2–3 %. ЦП 2 изучалась в разнотравно-полынной опустыненной степи (*Artemisia diffusa*, *A. turanica*,

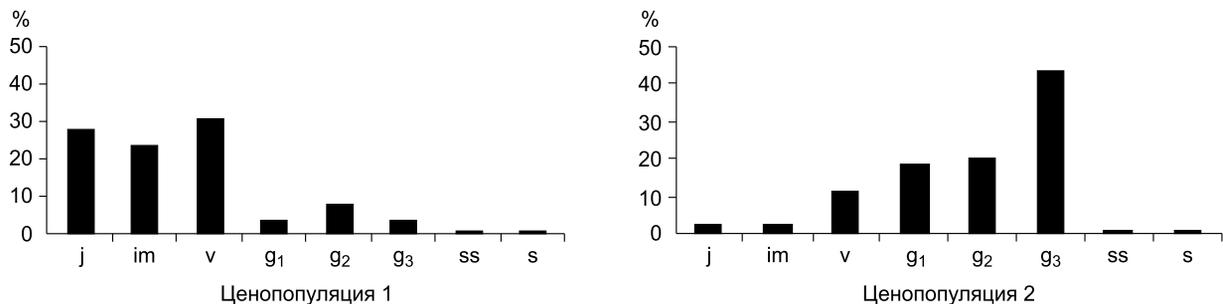


Рис. 3. Онтогенетические спектры двух ценопопуляций *Lagochilus gypsaceus*.

Convolvulus hamadae, *Cousinia hammadae*, *Lagochilus gypsaceus*, *Heliotropium dasycarpum*, *Peganum harmala*, *Ceratocephala testiculata*, *C. utriculosus*, *Lachnoloma lehmannii*, *Papaver pavoninum*, *Polygonum polycnemoides*), ОПП – 30 %, ПП *Lagochilus gypsaceus* – 5–7 %.

Исследованные ценопопуляции нормальные, полночленные (рис. 3). Средняя плотность невысокая: в ЦП 1 она составляла 3.5 экз./м², в ЦП 2 – 2.5 экз./м². Исходя из особенностей биологии вида (низкая всхожесть семян, быстрый переход к цветению и замедленные темпы развития особей в средневозрастном генеративном состоянии), характерным спектром ценопопуляций этого вида будет центрированный тип с пиком на средневозрастных генеративных особях. Однако онтогенетические спектры изученных ценопопуляций отличаются от характерного: в ЦП 2 он правосторонний с абсолютным максимумом на особях старого генеративного состояния (44 %), а в

ЦП 1 – левосторонний со значительным преобладанием молодых особей (82 %). ЦП 1 молодая ($\omega = 0.35$; $\Delta = 0.16$), в ней подрост распределен относительно равномерно (j – 28 %, im – 24 %, v – 30 %). Генеративных особей мало (16 %), старые особи единичны (2 %). Можно предположить, что *L. gypsaceus* относительно недавно внедрился в сообщество, эта ценопопуляция находится на стадии сукцессии, но положительная динамика возобновления будет способствовать быстрому достижению дефинитивного состояния. ЦП 2 по классификации “дельта-омега” зрелая ($\omega = 0.75$; $\Delta = 0.52$), большая доля старых генеративных особей, плохое семенное возобновление (j – 2 %, im – 2 %) указывают на ее сукцессивное состояние и старение. Этому способствует значительная антропогенная нагрузка, в результате чего сокращается продолжительность средневозрастного генеративного состояния, переход особей в старое генеративное и их быстрое отмирание.

ВЫВОДЫ

1. Изучение онтогенеза особей *Lagochilus gypsaceus* в условиях Кызылкума позволило охарактеризовать структуру полукустарничка вида. Это симподиально нарастающий каудексовый полукустарничек, у которого многолетние одревесневшие осевые части побегов, несущие почки возобновления, находятся на высоте 1–2 см от поверхности субстрата и образуют короткий многоглавый каудекс. Нарастание особей симподиальное. Структура куста взрослой особи сложена базальными частями дициклических и озимых моноциклических полурозеточных монокарпических побе-

гов. Главный корень сохраняется в течение всей жизни особи. Возможна частичная партикуляция каудекса и базальной части главного корня.

2. Исследованные две ценопопуляции полночленные, в них присутствуют особи всех онтогенетических состояний. Они находятся в сукцессивном состоянии. В эфемероидно-пыльном петрофитном сообществе ценопопуляция молодая с преобладанием особей прегенеративной группы, в разнотравно-пыльной опустыненной степи – зрелая, но приближающая к стареющей с большой долей старых генеративных особей.

ЛИТЕРАТУРА

- Беспалова З.Г. О жизненной форме “полукустарничек” // Проблемы современной ботаники. М., Л., 1965. Т. 2. С. 65–69.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяции // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Закиров П.К. Ботаническая география низкогорий Кызылкума и хребта Нуратау. Ташкент, 1971. 155 с.
- Закиров Е.З., Закиров П.К. Принципы и номенклатура типологии растительности // Узб. биол. журн. 1969. № 5. С. 15–20.
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и их мониторинг: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Икрамов М.И. Род лагохилус Средней Азии. Ташкент, 1976. С. 73–77.

- Икрамов М.И., Жанибеков Т.** К биологии *Lagochilus gypsaceus* Vved. // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1967. Вып. 64. С. 94–98.
- Одум Ю.** Экология. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Определитель растений Средней Азии:** Критический конспект флоры. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 119–131.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Рачковская Е.И.** К биологии пустынных полукустарничков // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1957. Вып. 11. С. 5–87.
- Серебряков И.Г.** Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. III. С. 146–205.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1969. Вып. 2. С. 119–134.
- Флора Таджикистана.** Л., 1986. Т. VIII. 226 с.
- Ценопопуляции растений** (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.