

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRACOCERPHALUM GRANDIFLORUM* L. (*LAMIACEAE*) В СИБИРИ

Г.Р. ДЕНИСОВА, В.А. ЧЕРЁМУШКИНА

## ONTOGENETIC STRUCTURE OF *DRACOCERPHALUM GRANDIFLORUM* L. (*LAMIACEAE*) COENOPOPULATIONS IN SIBERIA

G.R. DENISOVA, V.A. CHERYOMUSHKINA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: gulnorina@mail.ru, cher.51@mail.ru

Изучены особенности онтоморфогенеза и онтогенетической структуры 6 ценопопуляций *Dracocephalum grandiflorum* L. в разных эколого-фитоценологических условиях Сибири. Выявлены тип онтогенетического спектра и его связь с особенностями развития особей в онтогенезе.

**Ключевые слова:** *Dracocephalum*, ценопопуляция, онтогенез, онтогенетическая структура.

Peculiarities of ontomorphogenesis and ontogenetic structure of 6 *Dracocephalum grandiflorum* L. coenopopulations were studied in different ecological-phytocoenotic conditions of Siberia. A type of ontogenetic spectrum and its association with a pattern of development of individuals in ontogeny were determined.

Key words: *Dracocephalum*, coenopopulation, ontogeny, ontogenetic structure.

Змееголовник крупноцветковый (*Dracocephalum grandiflorum* L.) — моноподиально нарастающий короткочерешковый, вегетативно размножающийся травянистый многолетник из семейства *Lamiaceae*. В природе образует неявнополицентрическую биоморфу. Вегетативные побеги — розеточные; генеративные — безрозеточные. Черешки короткие, эпигеогенные, образованы в результате втягивания базальных частей побегов в почву и расположены близко к поверхности почвы. Придаточные корни располагаются как в узлах, так и на междоузлиях черешка. Розеточные листья длинночерешковые продолговато-яйцевидные или длинноэллиптические. Стеблевые листья более мелкие, сидячие, яйцевидной или округло-яйцевидной формы. Соцветие — фрондозный, закрытый головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев. Плод — ценобий, 4-камерный.

*D. grandiflorum* — мезопсихрофит, ареал которого относится к североазиатской группе ареалов (Куминова, 1961). Вид встречается от Памиро-Алая до Забайкалья, проходя через Восточную и Западную Сибирь, а также в Китае и Монголии (Флора СССР, 1954).

Эколого-ценологические условия обитания *D. grandiflorum* тесно связаны с альпийским и субальпийс-

ким поясами. Иногда этот вид встречается на верхней границе лесного пояса. Высотный диапазон варьируется: на Алтае — от 1600 до 2700, в Западном Саяне — от 1400 до 2400, в Монгун-тайге — от 1900 до 2800 м над ур. м. Сообщества с *D. grandiflorum* располагаются на склонах гор средней крутизны (20–30°) и различной ориентации, но чаще всего на южных склонах, а также на плакорках.

Наиболее характерными для *D. grandiflorum* являются ассоциации субальпийских и альпийских лугов, где частота встречаемости составляет около 75 %. В них *D. grandiflorum* является доминантом или содоминантом. Следующие по частоте встречаемости — это высокогорные тундры. Очень часто в данных ассоциациях *D. grandiflorum* также является содоминантом. Кроме того, *D. grandiflorum* растет на разнотравных и остепненных лугах и очень редко встречается на скалах, каменистых склонах, по берегам ручьев, рек и озер. В данных ассоциациях *D. grandiflorum* является ассектатором.

Структура ценопопуляций (ЦП) этого вида в природе ранее не изучалась.

Цель данной работы — изучить онтоморфогенез и онтогенетическую структуру ценопопуляций этого вида в разных эколого-ценологических условиях обитания в Сибири.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в высокогорных районах Тувы и Горного Алтая с 2002 по 2005 г.

Онтогенез вида описан в Усть-Канском районе Горного Алтая на альпийском лугу (Нозирова, 2004).

Отоморфогенез и онтогенетическая структура ЦП *D. grandiflorum* изучалась с применением принятых в современной популяционной биологии растений методов и принципов, разработанных Т.А. Работновым (1950), А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Онтогенетическую структуру ценопопуляций определяли как соотношение разных онтогенетических групп в ценопопуляции. За счетную единицу в начале онтогенеза принималась особь, а с момента вегетативного размножения — разветвленные и неразветвленные партикулы. Онтогенетический спектр описывался на основе учета 10-30 площадок размером 1 м<sup>2</sup>, заложенных случайным или регулярным способом на трансектах шириной 1 м. При

характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном спектре (Заугольнова, 1994). Для детальной характеристики ценопопуляций использовались следующие демографические показатели: экологическая плотность (Одум, 1986); эффективная экологическая плотность (Животовский, 2001); индекс восстановления (Жукова, 1995); индекс старения (Глотов, 1998).

Для оценки состояния ценопопуляций использовали классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и Л.А. Животовского (2001).

Онтогенетическая структура ценопопуляций *D. grandiflorum* изучалась в альпийских, субальпийских и тундровых сообществах. Всего в разных эколого-фитоценологических условиях Сибири исследовано 6 ЦП *D. grandiflorum*. Общее проективное покрытие травостоя колебалось от 80 до 100 %. Краткая характеристика фитоценозов, в составе которых находятся исследованные ценопопуляции, дана в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика сообществ

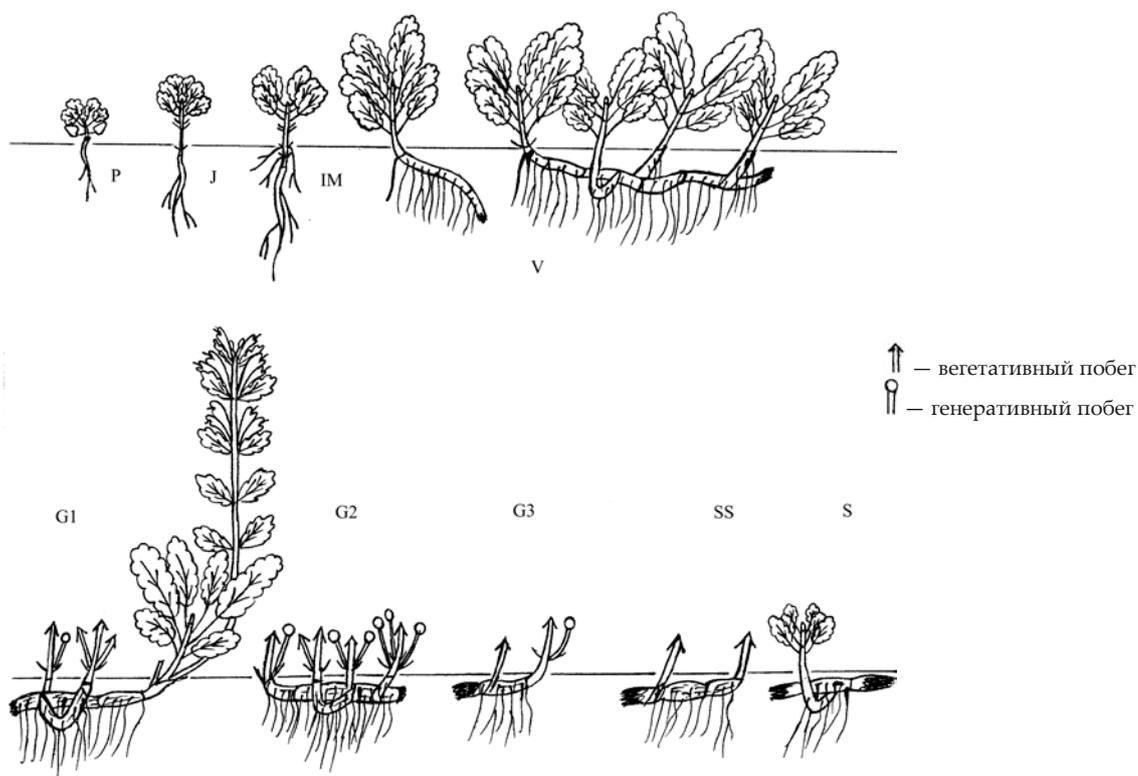
№ ЦП	Название сообществ	Доминирующие виды	ОПП, %
<i>Деградированные сообщества</i>			
1	Лапчатко-ирисовый субальпийский луг	<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl., <i>Potentilla chrysantha</i> Trevir., <i>Dracocephalum grandiflorum</i> , <i>Alchemilla xanthochlor</i> Rothm., <i>Carex macroura</i> Meinh., <i>Phlomoidea alpina</i> (Pall.) Adylov, Kamelin & Makhm.	80
2	Альпийский кобрезиевый луг с <i>Ptilagrostis mongholica</i>	<i>Kobresia smirnovii</i> , <i>Kobresia myosuroides</i> , <i>Ptilagrostis mongholica</i> (Turcz. ex Trin.) Griseb., <i>Carex stenocarpa</i> Turcz. ex V. Krecz., <i>Dracocephalum grandiflorum</i>	100
3	Овсяницево-осоковый альпийский луг	<i>Carex ledebouriana</i> C.A. Mey. ex Trevir., <i>Festuca sphagnicola</i> B. Keller, <i>Dracocephalum grandiflorum</i> L., <i>Oxytropis strobilacea</i> Bunge, <i>Gentiana algida</i> Pall., <i>Helictotrichon hookeri</i> (Scribn.) Henrard.	85
4	Дриадово-лишайниковая тундра	<i>Dryas oxyodonta</i> Juz., <i>Kobresia smirnovii</i> , <i>Poa alpina</i> L., <i>Dracocephalum grandiflorum</i>	80
<i>Ненарушенные сообщества</i>			
5	Альпийский луг с <i>Kobresia smirnovii</i>	<i>Kobresia smirnovii</i> N.A. Ivanova, <i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori, <i>Dracocephalum grandiflorum</i> , <i>Bistorta major</i> Gray.	100
6	Кобрезиево-дриадовой тундра с <i>Betula rotundifolia</i>	<i>Dryas oxyodonta</i> , <i>Kobresia smirnovii</i> , <i>Betula rotundifolia</i> Spach, <i>Poa alpina</i> , <i>Carex perfusca</i> Hoppe, <i>Dracocephalum grandiflorum</i>	85

Примечание. ЦП — ценопопуляция; ОПП — общее проективное покрытие.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Начальные этапы онтогенеза (ювенильные и имматурные) особи *D. grandiflorum* проходят в фазе первичного розеточного побега (рисунок). В ювенильном состоянии базальная часть побега втягивается в почву за счет контрактильной деятельнос-

ти главного корня. Корневая система смешанная. В виргинильном онтогенетическом состоянии растения ветвятся и формируют куст из розеточных побегов, соединенных эпигеогенным горизонтальным корневищем с системой придаточных кор-



Онтогенез *Dracocephalum grandiflorum* L.

j — ювенильное онтогенетическое состояние; im — имматурное онтогенетическое состояние; v — виргинильное онтогенетическое состояние; g1 — молодое генеративное состояние; g2 — зрелое генеративное состояние; g3 — старое генеративное состояние; ss — субсенильное онтогенетическое состояние; s — сенильное онтогенетическое состояние

ней. Главный корень отмирает. В молодом генеративном состоянии происходит партикуляция, образуется клон, состоящий из партикул, находящихся в виргинильном и молодом генеративном состоянии. Особи вегетативного происхождения представлены разветвленными и неразветвленными партикулами с коротким корневищем. В средневозрастном генеративном состоянии границы клона размыты в результате увеличения годичного прироста корневища, его разрастания и увеличения числа партикул. Образуется рыхлый клон, состоящий из 4–5 партикул. Каждая средневозрастная генеративная партикула состоит из 2–4 генеративных и 1 вегетативного побегов. Старые генеративные особи представлены одиночными партикулами с 1 генеративным и 1–3 вегетативными побегами. У субсенильных особей из спящих почек разворачивается 1–2 розеточных побега с 3–4 парами листьев имматурного типа. Корневище старое, темное, разрушенное. У сенильных особей верхушечная почка отмирает, они несут 1–2 розеточных побега, развернувшихся из спящих почек на живых участках корневища.

Сравнение онтоморфогенеза особей *D. grandiflorum* в разных условиях произрастания Горного Алтая и Тувы показало, что он однотипен. Онтогенез *D. grandiflorum* представлен всеми онтогенетическими состояниями. Размножение происходит семенным и вегетативным путями.

На основе изучения биологии вида: типа онтогенеза, особенностей размножения, темпов развития особей, а также способности создавать почвенный запас зачатков, характерный онтогенетический спектр *D. grandiflorum* — левосторонний. Он определяется вегетативным размножением с омоложением дочерних особей до виргинильного состояния.

Анализ онтогенетических спектров изученных ЦПД *D. grandiflorum* в разных сообществах показал, что они сходны с характерным спектром. Они левосторонние, с абсолютным максимумом на виргинильных особях (56.7–88.1 %) (табл. 2). Преобладание виргинильных особей в ценопопуляциях обусловлено партикуляцией в молодом генеративном состоянии, приводящей к вегетативному размножению и образованию омоложенных до виргинильного состояния дочерних особей. Семенное возоб-

Онтогенетическая структура и демографическая характеристика ценопопуляций *D. grandiflorum* L.

№ ЦП	Онтогенетическое состояние особей, % от общего числа								Демографические показатели					
	j	im	v	g1	g2	g3	ss	s	Плотность особей, шт./м <sup>2</sup>	Эффективная плотность	Δ	ω	Iв	Iст
1	1.1	1.1	81.1	4.1	2.0	3.1	6.0	1.5	24.50	11.02	0.21	0.45	0.86	0.07
2	0.6	1.3	88.1	2.2	1.1	0.9	4.1	1.7	91.00	38.22	0.18	0.43	0.93	0.06
3	5.8	2.9	64.4	4.5	5.1	3.8	6.8	6.7	32.07	14.11	0.27	0.44	0.86	0.14
4	1.7	2.9	65.4	7.9	3.3	5	8.3	5.5	21.80	10.02	0.28	0.46	0.77	0.14
5	0.5	1.5	75.8	9.3	5.6	2.2	1.5	3.6	136.60	65.56	0.21	0.48	0.82	0.05
6	9.3	14.5	56.7	9.3	3.2	2.7	2.7	1.6	51.80	21.24	0.17	0.41	1.08	0.05

Примечание. ЦП — ценопопуляция; Δ — индекс возрастности; ω — индекс эффективности; Iв — индекс восстановления; Iст — индекс старения.

новление существует, но процент приживаемости подроста мал. В данных ЦП, отмечено небольшое число особей ювенильного (0.5–9.3 %) и имматурного (1.1–14.5 %) состояний. Задернованность сообществ, высокая плотность *D. grandiflorum* (21.8–136.6 шт./м<sup>2</sup>) в ценопопуляциях обуславливают высокий процент элиминации подроста. Исключение составляет ЦП 6, описанная в кобрезиево-дриадовой тундре с *Betula rotundifolia*, в которой доля ювенильных и имматурных особей достаточно высокая (9.27 и 14.67 % соответственно). В ЦП 6 ювенильные и имматурные растения располагались только под пологом *Betula rotundifolia*, где отсутствовало задернение почвы.

На характер правой части спектра, вероятно, влияет антропогенная нагрузка. В ЦП 1–4, подверженных пастбищной дигрессии, увеличивается доля особей постгенеративного периода (5.8–13.8 %), что связано с быстрыми темпами старения в генеративном периоде. В ЦП 5 и 6, изученных в ненарушенных сообществах, из-за высокой плотности и взаимного угнетения особей доля растений пост-

генеративной фракции небольшая (5.1, 4.2 % соответственно). Несмотря на различия левой и правой частей онтогенетического спектра ценопопуляций в разных сообществах, тип спектра остается неизменным.

Все изученные ценопопуляции (ЦП) *D. grandiflorum* нормальные, полночленные (по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969)). По классификации «Δ-ω» (Животовский, 2001) являются молодыми (Δ = 0.17–0.28; ω = 0.41–0.48) (табл. 2). Данные ценопопуляции характеризуются высокой плотностью особей (21.8–136.6 шт./м<sup>2</sup>). Сравнение экологической и эффективной плотности показывает, что эффективная плотность в изученных ценопопуляциях намного меньше экологической, это связано с высоким процентом молодой фракции.

Сравнение индексов восстановления (Iв) и старения (Iст) (Жукова, 1995; Глотов, 1998), позволяет говорить о хорошем пополнении ценопопуляций *D. grandiflorum* вегетативно возникшими особями, что способствует ее устойчивости.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях Горного Алтая и Тувы изучены онтоморфогенез *D. grandiflorum* и онтогенетическая структура 6 его ценопопуляций.

В онтогенезе особи последовательно проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег — первичный куст — система парциальных кустов и побегов — парциальный куст — парциальный побег. Вегетативное размножение происходит в генеративном периоде с образованием неглубоко омоложенных партикул. В разных место-

обитаниях не выявлено различий в ходе онтоморфогенеза особей этого вида.

Способность особей *D. grandiflorum* к вегетативному размножению и образованию омоложенных партикул определяет структуру ценопопуляций. Для всех изученных ценопопуляций выявлен левосторонний тип онтогенетического спектра с преобладанием виргинильных особей вегетативного происхождения. Соотношение онтогенетических групп в его левой части зависит от задер-

нованности фитоценоза: при ее усилении плотность ювенильных и имматурных особей падает. Антропогенная нагрузка приводит к изменению его правой части, что выражается в увеличении плотности старых особей в ценопопуляции. В целом же, эколого-ценотические условия и антропо-

генная нагрузка не оказывают влияния на тип спектра.

Авторы выражают благодарность д.б.н А.Ю. Королюку за помощь в описании сообществ.  
Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 08-04-00329-а.

## ЛИТЕРАТУРА

- Готов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Ч. 1). Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 449 с.
- Нозирова Г.Р. Онтогенез змееголовника крупноцветкового (*Dracocephalum grandiflorum* L.) // Атлас онтогенезов лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. Т. VI. С. 111–114.
- Одум Ю. Экология. Т. 2. М., 1986. 376 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР; Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. М.; Л., 1950. С. 179–196.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 119–134.
- Флора СССР // Под ред. Б.К. Шишкина и С.В. Юзепчук. М.-Л., 1954. Т. XX. 555 с.
- Ценопопуляция растений: (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.