

## РАЗВИТИЕ ОСОБЕЙ И СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *SCUTELLARIA SIEVERSII* (LAMIACEAE) В ЧУ-ИЛИЙСКИХ ГОРАХ (СРЕДНЯЯ АЗИЯ)

А.А. Гусева, В.А. Черемушкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: guseva.sc@list.ru

Изучена жизненная форма особей *Scutellaria sieversii* в условиях пустынных Чу-Илийских гор. Установлено, что особи развиваются как моноцентрический полукустарничек. Структура взрослых особей представлена плагиотропными, неукореняющимися составными скелетными осями, состоящими из участков систем побегов формирования. Выявлено, что в ходе развития особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (p–j) – первичный куст (im–ss). Онтогенез простой, неполный, характеризуется быстрыми темпами развития в прегенеративном периоде, наибольшей продолжительностью жизни в средневозрастном генеративном состоянии и быстрым отмиранием в постгенеративном периоде, что приводит к отсутствию особей сенильного состояния. Исследование онтогенетической структуры ценопопуляции *S. sieversii* показало, что ее самоподдержание происходит только семенным путем и что на каменистых пустынных склонах формируется центрированный тип спектра, он определяется особенностями развития вида и степенью подвижности субстрата.

**Ключевые слова:** *Scutellaria sieversii*, жизненная форма, онтоморфогенез, фаза морфогенеза, ценопопуляция.

## SPECIAL DEVELOPMENT AND CONDITION OF THE *SCUTELLARIA SIEVERSII* (LAMIACEAE) COENOPOPULATIONS IN CHU-ILYISK MOUNTAINS (MEDIUM ASIA)

A.A. Guseva, V.A. Cheryomushkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: guseva.sc@list.ru

The life form of *Scutellaria sieversii* in the conditions of the desert Chu-Ilyisk mountains was studied. Individuals develop as monocentric dwarf subshrubs. The structure of adult individuals is represented by plagiotropic, non-rooting composite bough axis, consisting of parts of system shoot formation. During development the individuals pass the following phases of morphogenesis: primal shoot (p–j) – primal bush (im–ss). Ontogenesis is simple, incomplete, characterized by rapid development in the pregenerative period, the longest life expectancy in the mature generative state, and rapid extinction in the postgenerative period, which leads to the absence of the senile state. The study of the ontogenetic structure of *S. sieversii* coenopopulation showed that self-regenerate of the population occurs only by seed. A centered type of spectrum is formed on the stony deserted slopes, which is determined by the peculiarities of the development of the species and the degree of mobility of the substrate.

**Key words:** *Scutellaria sieversii*, life form, ontomorphogenesis, morphogenesis phase, coenopopulation.

### ВВЕДЕНИЕ

Шлемник Сиверса (*Scutellaria sieversii* Bunge) распространен в основном в Казахстане, где его местобитания приурочены к сухим каменистым и щебнистым склонам гор (Фисюн, 1964). В Чу-Илийских горах вид встречается в сообществах эфемероидно-полукустарничково-дерновинно-злаковых пустынных степей пояса горных степей на обыкновенных сероземах и горных светло-каштановых почвах с петрофитными выходами (Храмцов, 1986). Господствующими видами в таких сообществах являются *Stipa caucasica* Schmalh., *S. sareptana* A.K. Becker, *Artemisia sublessingiana* Krasch. ex Poljakov, *Ar. juncea* Kar. et Kir., *Poa bulbo-*

*sa* L. с участием *Atraphaxis virgata* (Regel) Krasn., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Ceratoides ewersmanniana* (Stschegl.) Botsch. et Ikonn., на засоленных почвах с *Salsola arbusculiformis* Drobow и *Artemisia semiarida* (Krasch. et Lavrenko) Filatova. По данным В.Н. Храмцова (1983), *S. sieversii* растет на осыпях и щебнистых участках и скалах северных и южных склонов горного массива Анархай в петрофитных кустарничково-луковых (*Allium galanthum* Kar. et Kir., *Schrenkia involucrate* Rgl. et Schmalh. и *Ephedra intermedia* Schrenk et C.A. Mey.), петрофитно-разнотравно-луковых и монодоминантных луковых (*Allium galanthum*) сообществах. Также единично

встречаются на выходах эффузивных пород в разреженных группировках петрофитов (*Allium galanthum*, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Seseli sessiliflorum* Schrenk, *Ziziphora clinopodioides* Lam.).

Жизненная форма вида не изучена, во флорax указывается только то, что это многолетнее рас-

тение с ветвистым деревянистым корневищем, образующее рыхлую дерновинку (Юзепчук, 1954).

Цель работы – описать жизненную форму, онтоморфогенез особей и изучить онтогенетическую структуру ценопопуляций *S. sieversii* в условиях Чу-Илийских гор.

## МЕТОД И МАТЕРИАЛЫ

Исследование особей *S. sieversii* проводили в опустыненных северных предгорьях Чу-Илийских гор, на каменисто-щебнистом склоне крутизной 20° в шлемниково-люцерново-полынном сообществе (*Artemisia juncea*, *A. sublessingiana*, *Medicago minima* (L.) Grufb. Fl. Angl., *Scutellaria sieversii*, N 43°9'1657', E 075°52674',  $h = 850$  м над ур. м.). Всего в сообществе присутствовал 31 вид. Общее проективное покрытие составляло 30 %.

При определении жизненной формы *S. sieversii* использовали эколого-морфологическую классификацию жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962). При описании онтоморфогенеза опирались на представления о фазах морфогенеза (Смирнова и др., 1976; Серебрякова, 1980; Savinykh, Cheryomushkina, 2015). Онтогенез изучен согласно концепции дискретного его описания, предложенной Т.А. Работновым (1950) и А.А. Урановым (1975). Изучение побегов основано на подходах И.Г. Серебрякова (1959, 1962) и М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (1977). Абсолютный возраст у особей определяли по годичным кольцам на корнях. Возраст скелетных осей подсчитывали по годичным кольцам в их базальной части.

При описании морфогенеза использовали следующие термины:

1. *Первичный побег* – основа многолетней системы побегов растения, закладывающаяся еще в семени.

2. *Побеги ветвления* – боковые побеги, развивающиеся на первичном или любом другом побеге. Их функции многообразны, но в основном сводятся к увеличению вегетативной массы и семенной продуктивности. Они могут входить в состав составных скелетных осей. Развиваются из обыч-

ных зимующих почек, реже силлептических и пролептических.

3. *Побег формирования* выполняет в основном функции омоложения побеговой системы и освоения нового пространства. Морфологически это крупные побеги с усиленным ростом, особенно в первый год жизни. На их основе формируются скелетные оси. Они возникают из спящих или обычных зимующих почек.

4. *Побег дополнения* развивается из спящих почек в качестве реакции на старение или повреждение растений.

5. *Побег обогащения* – однолетние побеги, полностью отмирающие в конце вегетационного периода. Могут быть как вегетативными, так и генеративными. Развиваются из почек всех типов.

6. *Система побега формирования* – совокупность всех боковых побегов, возникших на побеге формирования.

7. *Составная скелетная ось* – многолетнее образование, состоящее из базальных частей побегов формирования все более возрастающего порядка.

Особенности прорастания эремов изучали на материале, собранном в природе. Опыт проводился в 4-кратной повторности, по 15 семян в каждой. Все семена подвергали холодовой стратификации (5–6°). Эремы выдерживали до полного прорастания, при неполном прорастании опыт прекращали после их загнивания (Майсурадзе и др., 1984). Экологическая плотность установлена исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Онтогенетическая структура ценопопуляций исследована по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений..., 1976).

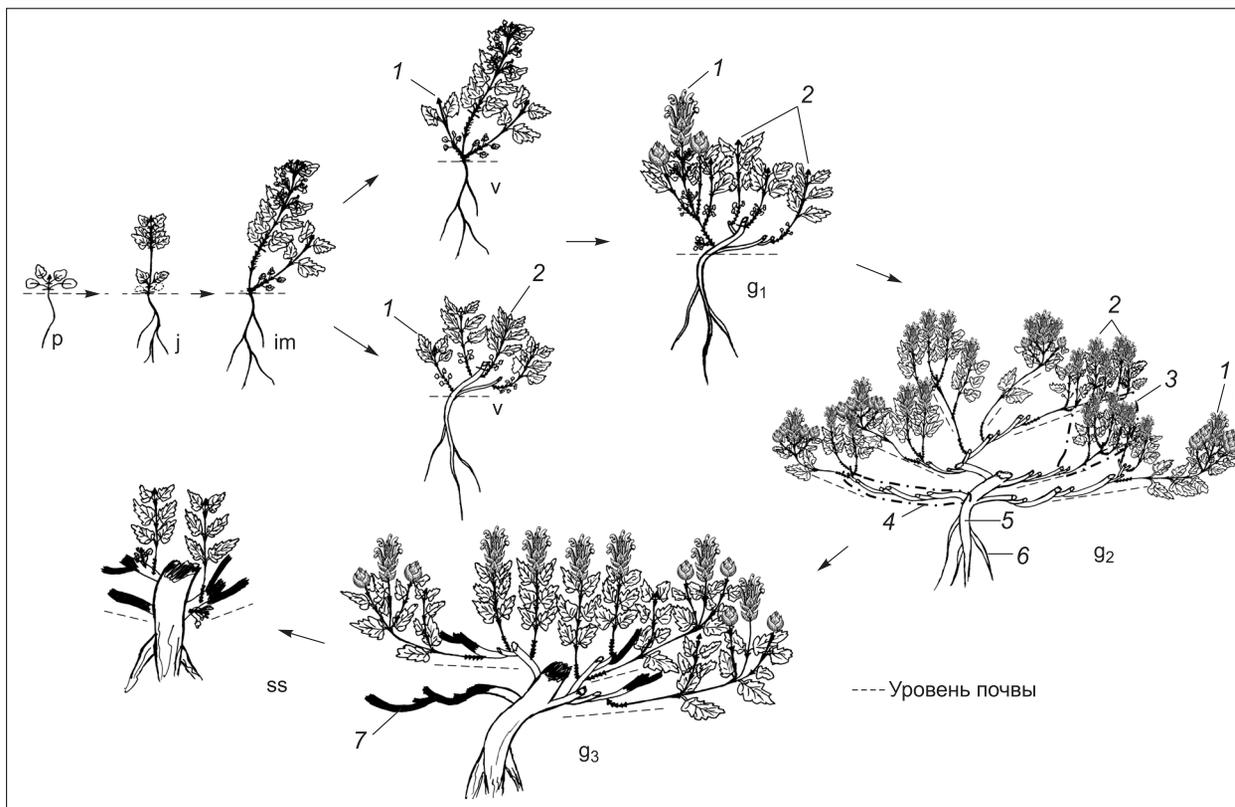
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что *S. sieversii* – моноцентрический полукустарничек с анизотропными и ортотропными побегами. Структура особей представлена системой одревесневших составных скелетных осей, состоящих из симподиально нарастающих систем побегов формирования. Они развиваются за счет ветвления анизотропного генеративного побега формирования, при этом побеги ветвления ортотропные генеративные. Скелетные оси в течение жизни постепенно отмирают, новые, более молодые, развиваются из спящих почек. Диаметр кустов варьирует от 8 до 19 см.

Особь в течение жизни проходит следующие фазы морфогенеза: первичный побег (р-ј) – первичный куст (im-ss).

Прорастание эремов надземное. *Проростки* представлены первичным побегом с парой семядольных округлых листьев и парой настоящих зеленых листьев с городчатым краем. Длина главного корня 2–3 см (рис. 1).

В *ювенильное состояние* особи переходят в первый год жизни, формируется один удлинённый метамер длиной 0.3–0.4 см и 5–6 сближенных метамеров. В конце первого года жизни длина пер-



**Рис. 1.** Онтоморфогенез *Scutellaria sieversii*:

1 – побег формирования; 2 – побег ветвления; 3 – система побега формирования; 4 – составная скелетная ось; 5 – главный корень; 6 – боковой корень; 7 – отмершая скелетная ось.

вичного побега 0.7–1 см. Верхушечная почка состоит из 3–5 зачатков зеленых листьев, открытая, прикрыта только парой переходных зеленых листьев на коротком черешке с сильно редуцированной листовой пластинкой. Главный корень удлиняется до 5 см, у некоторых особей развиваются тонкие боковые корни.

На следующий год особи переходят в *имматурное состояние*, они представлены первичным кустом. Первичный побег продолжает нарастать моноподиально, формируется второй годичный прирост, состоящий из 2–5 сближенных и 4–6 удлиненных метамеров. На втором годичном приросте из пазушных почек верхних 2–3 метамеров развиваются слабые укороченные вегетативные побеги обогащения, состоящие из 2–3 сближенных метамеров, в узлах которых образуются настоящие зеленые листья с небольшой листовой пластинкой. Они выполняют функцию фотосинтеза.

После прекращения роста первичного побега одна из почек семядольного узла трогается в рост, формируется моноциклический побег ветвления. Он удлиненный, в базальной части состоит из 5–6 укороченных метамеров с чешуевидными и переходными листьями, далее развивается 1–2 удлиненных метамера с настоящими зелеными листьями.

В конце вегетационного сезона верхушечные части побега ветвления и первичного побега с побегами обогащения отмирают. Длина сохранившегося участка первичного побега составляет около 4 см. В имматурном состоянии особи находятся 1 год.

В *виргинильном состоянии* особи нарастают симподиально, первичный куст состоит из двух типов побегов: моноциклических побегов ветвления и первого годичного прироста дициклических побегов формирования (ПФ).

Побеги формирования могут развиваться из следующих почек: 1) из второй почки в пазухах семядольных листьев и 2) из почек в пазухах метамера с переходными листьями на границе первого и второго годичных приростов первичного побега. Первый годичный прирост ПФ удлиненный (2–3 метамера) с базальной частью, состоящей из 5–6 укороченных метамеров. Открытая верхушечная почка перезимовывает. Чаще всего в кусте развивается один ПФ, реже два.

Побеги ветвления (ПВ) моноциклические, удлиненные, с укороченным основанием. Они формируются на остатках первичного побега и побега ветвления прошлого года. В кусте развивается 1–3 побега ветвления высотой 1.5–2 см. Укороченная базальная часть состоит из 5–7 метамеров, удлиненная – из 4–5. В конце вегетационного сезона

моноциклические побеги ветвления отмирают до укороченной базальной части.

В виргинильном состоянии особи находятся 1 год. Длина главного корня достигает 10 см, на нем развиваются тонкие боковые корни.

Редко в виргинильное состояние особи переходят на второй год жизни. В этом случае первый годичный прирост побега формирования развивается из почек семядольных листьев в середине лета второго года жизни особи. Такие особи в виргинильном состоянии находятся в фазе первичного разветвленного побега. Смена моноподиального нарастания на симподиальное у них происходит в молодом генеративном состоянии.

В молодом генеративном состоянии куст растений образован разветвленным дициклическим ортотропным побегом формирования и неразветвленными моноциклическими ортотропными побегами ветвления.

Побег формирования, первый годичный прирост которого образовался в виргинильном состоянии, продолжает нарастать моноподиально, второй годичный прирост состоит из одного метамера с переходными листьями, 2–4 сближенных метамеров с мелкими зелеными листьями и 2–4 удлиненных метамеров с нормально развитыми зелеными листьями, заканчивается побег соцветием (открытая брактеозная кисть). Длина побега формирования достигает 6 см. В рост также трога-

ется новый побег формирования из почки в пазухе метамеров с переходными листьями на границе первого и второго годичных приростов первичного побега.

В результате ветвления побега формирования образуется система побега формирования (СПФ). На укороченной части первого годичного прироста развиваются вегетативные побеги ветвления и вегетативные укороченные побеги обогащения. На удлиненной части первого годичного прироста ПФ развиваются генеративные удлиненные побеги ветвления, на удлиненной части второго годичного прироста – вегетативные укороченные побеги обогащения (рис. 2, а).

Также в кусте из спящих почек развертываются вегетативные удлиненные моноциклические неразветвленные побеги ветвления.

После отцветания побеги формирования отмирают до базальной части второго годичного прироста, все побеги ветвления – до базальных укороченных частей. Почки на сохранившихся участках постепенно подрастают и ветвятся, формируется запас спящих почек. Главный корень и 1–2 боковых корня утолщаются, диаметр главного корня достигает 0,3 см. В молодом генеративном состоянии особи находятся 2 года.

В средневозрастном генеративном состоянии особи переходят на 5–6 год жизни. Из спящих почек, накопившихся в предыдущих онтогенетических состояниях, развиваются новые СПФ. Побеги формирования в этом состоянии моноциклические, анизотропные, удлиненные, состоят из 4–8 укороченных метамеров и 3 или 5 удлиненных, заканчивается ортотропным главным соцветием. В пазухах двух верхних удлиненных метамеров побега формирования развиваются силлептические побеги обогащения (параклады), состоящие из 3 удлиненных метамеров и соцветия. Они отмирают в конце вегетационного сезона вместе с частью побега формирования. Зонай возобновления, в зависимости от изначального числа удлиненных метамеров в составе побега формирования, может быть первый или третий удлиненные метамеры. Ветвление в зоне возобновления приводит к образованию СПФ (см. рис. 2, б). Побеги ветвления генеративные, ортотропные, моноциклические, удлиненные, с укороченной базальной частью, которая вместе с первым удлиненным метамером становится зоной возобновления. Ежегодно из почек возобновления развиваются 1–2 побега ветвления ( $n + 1$ )-го порядка, ветвление происходит до III порядка. Система побега формирования по мере реализации почек отмирает до первого удлиненного метамера.

На третий-четвертый год жизни СПФ одна из почек в зоне возобновления побегов ветвления развертывается, формируется новая СПФ. Побеги

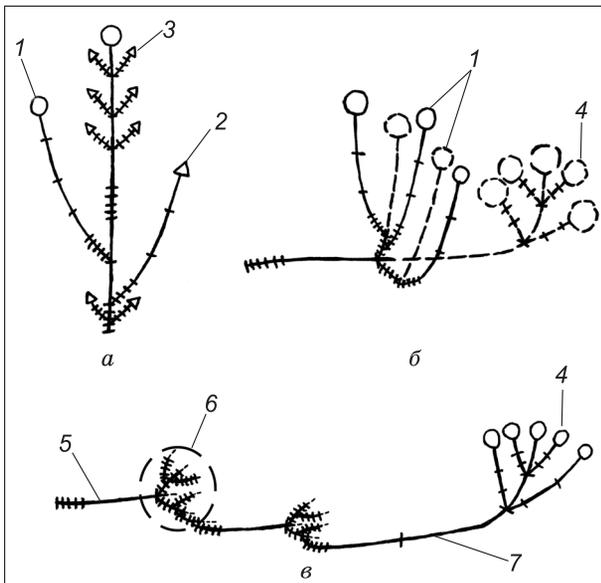


Рис. 2. Строение системы побега формирования и составной скелетной оси особей *Scutellaria sieversii*:

а – система побега формирования в молодом генеративном состоянии; б – 3-летняя СПФ в средневозрастном генеративном состоянии; в – составная скелетная ось.

Побег ветвления: 1 – генеративный, 2 – вегетативный; побег обогащения: 3 – вегетативный, 4 – генеративный (параклады); 5 – базальная часть ПФ, входящая в ССО; 6 – базальные части ПВ, входящие в ССО; 7 – новый ПФ.

ветвления на первом удлиненном метамере отмирают до базальных укороченных частей, которые утолщаются, одревесневают и входят в состав скелетной оси (ССО), состоящей из участков систем побегов формирования и базальных частей побегов ветвления (см. рис. 2, в). Максимальное число СПФ, входящих в состав оси, составляет 4. Оси утолщаются до 0,5 см в диаметре. В кусте средневозрастных генеративных особей развивается 4–6 (8) осей длиной 3–7 см, их возраст достигает 7–8 лет.

Главный корень увеличивается до 0,7 см в диаметре, он сильно ветвится, на нем развиваются до 10 боковых корней. На соприкасающихся с почвой базальных частях осей образуются тонкие придаточные корни. Особи находятся в средневозрастном генеративном состоянии 9–12 лет.

В старом генеративном состоянии по мере реализации почек ССО начинают постепенно отмирать. Возобновление происходит за счет спящих почек на остатках осей. Из них развиваются два типа побегов ветвления:

- ортотропные генеративные неветвящиеся побеги образуются в основном в центре куста в числе 3–6 (после отцветания отмирают до базальной укороченной части);
- анизотропные генеративные ветвящиеся побеги в числе 2–4 формируют периферию куста. Ветвление происходит за счет развития генеративных и вегетативных силлептических удлиненных побегов обогащения. Большая часть побега ветвления в конце года отмирает, сохраняется только его укороченная базальная часть.

К концу старого генеративного состояния оси отмирают до первого прироста составных скелетных осей, запас спящих почек уменьшается. Покровные ткани главного корня темнеют, слущиваются. Число боковых корней сокращается до 1–2, но тонкие придаточные корни сохраняются. В старом генеративном состоянии особи находятся 2–4 года.

В субсенильном состоянии в центре куста из сохранившихся спящих почек развиваются удли-

ненные побеги ветвления с укороченным основанием и укороченные побеги дополнения. Ткани главного корня разрушаются. Продолжительность субсенильного состояния 1–2 года, затем особи полностью отмирают.

Общая продолжительность онтогенеза особей *S. sieversii* 17–23 года.

При изучении структуры ценопопуляции установлено, что распределение особей *S. sieversii* случайное, экологическая плотность равна 5,5 особи/м<sup>2</sup>, при этом средняя физическая плотность ниже и составила 2,6 особи/м<sup>2</sup>. В ценопопуляции формируется центрированный спектр с максимумом на средневозрастных генеративных особях. Самоподдержание ценопопуляции происходит только семенным путем. В левой части спектра низкая доля ювенильных (0,6 %) и имматурных (1,3 %) особей связана с плохой всхожестью эремов, а также с элиминацией особей в результате засыпания каменистым субстратом на крутых склонах. Исследования по прорастиванию эремов показали следующие результаты: из четырех повторностей только в одной всхожесть составила 6,7 %, в остальных повторностях эремы не проросли. Развитие разветвленной корневой системы, которая позволяет особям виргинильного состояния закрепиться на подвижном каменистом субстрате, приводит к их постепенному накоплению в ценопопуляции ( $v = 10,4$  %). Постепенное увеличение числа особей от виргинильного до средневозрастного генеративного состояния ( $v = 10,4$  %,  $g_1 = 20,1$  %,  $g_2 = 47,2$  %) связано с повышением продолжительности жизни особей в этих состояниях. Численность старых генеративных (17,7 %) и субсенильных (2,7 %) особей снижается, корневая и побеговая системы ослабевают, и особи быстро элиминируются. Таким образом, изучение онтогенетической структуры ценопопуляции показало, что в условиях опустыненных степей формируется центрированный тип спектра, который определяется биологическими особенностями вида и такими экологическими факторами, как каменистость и крутизна склона.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании выявлено, что в условиях опустыненных Чу-Илийских гор особи *S. sieversii* развиваются как моноцентрические полукустарнички. В ходе онтогенеза они проходят следующие стадии морфогенеза: первичный побег – первичный куст. Побеги формирования формируются из спящих почек в виргинильном состоянии, до молодого генеративного состояния они ортотропные дициклические. Начиная со средневозрастного генеративного состояния, побеги формирования анизотропные моноциклические. Структура взрослых особей представлена составными ске-

летными осями, состоящими из участков систем побегов формирования и базальных частей побегов ветвления. В старом генеративном состоянии побеги формирования не разворачиваются, в связи с этим не формируются и новые оси. Онтогенез простой, неполный, характеризуется быстрыми темпами развития в прегенеративном периоде, наибольшей продолжительностью жизни в средневозрастном генеративном состоянии и быстрым отмиранием в постгенеративном периоде, что приводит к отсутствию особей сенильного состояния. Изучение онтогенетической структуры це-

нопопуляции *S. sieversii* показало, что ее самоподдержание происходит только семенным путем. На каменистых опустыненных склонах формируется центрированный тип спектра, который определяется особенностями развития вида и степенью подвижности субстрата.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, № АААА-А17-117012610053-9, и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 18-04-00621-а.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Мазуренко М.Т.** Структура и морфогенез кустарников / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков. М., 1977. 160 с.
- Майсурадзе Н.И.** Методика исследований при интродукции лекарственных растений / Н.И. Майсурадзе, В.П. Киселев, О.А. Черкасов [и др.]. М., 1984. Вып. 3. 32 с.
- Одум Ю.** Экология / Ю. Одум. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Серебряков И.Г.** Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. Вопросы биологии растений. М., 1959. Т. 100, вып. 5. С. 3–37.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И.Г. Серебряков. М., 1962. 379 с.
- Серебрякова Т.И.** Еще раз о понятии “жизненная форма” растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, № 6. С. 75–86.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–43.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фисюн В.В.** Род Шлемник – *Scutellaria* L. // Флора Казахстана / под ред. Н.В. Павлова. Алма-Ата, 1964. Т. 7. С. 314.
- Храмцов В.Н.** Сообщества Лука молочнокветного – *Allium galanthum* (Liliaceae) в Чу-Илийских горах (Средняя Азия) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 3. С. 326–335.
- Храмцов В.Н.** Закономерности растительного покрова Чу-Илийских гор // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 11. С. 1519–1526.
- Ценопопуляции** растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова [и др.]. М., 1976. 217 с.
- Юзепчук С.В.** Род Шлемник – *Scutellaria* L. // Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина, С.В. Юзепчук. М.; Л., 1954. Т. XX. С. 183–184.
- Savinykh N.P., Cheryomushkina V.A.** Biomorphology: current status and prospects // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 5. P. 541–549.

Поступила в редакцию 12.04.2019 г.,  
после доработки – 30.04.2019 г.,  
принята к публикации 25.07.2019 г.