

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА, ОНТОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ZIZIPHORA SUFFRUTICOSA* В ТАДЖИКИСТАНЕ

В.А. Черемушкина¹, К.А. Бобокалонов²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, e-mail: cher.51@mail.ru

²Институт ботаники, физиологии и генетики растений АН Республики Таджикистан,
73417, Душанбе, ул. Каримова, 27, e-mail: kobil_5@bk.ru

Изучены побегообразование и онтогенез *Ziziphora suffruticosa* Pazij et Vved. в Северном Таджикистане. Установлено, что онтогенез особей простой, неполный, его продолжительность не менее 20–25 лет. Выявлена поливариантность онтогенеза, выраженная в темпах развития и пропусках онтогенетических состояний. Описание побегообразования показало, что для особи вида характерно базисимподиальное нарастание и образование жизненной формы полукустарничка. Исследована онтогенетическая структура шести ценопопуляций вида на хребтах Кураминский и Моголтау. Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно семенным путем. Плотность не превышает 3.7 особей на 1 м². При сравнении онтогенетической структуры ценопопуляций *Z. suffruticosa* в разных условиях обитания на хребтах Кураминский и Моголтау выявлено два типа спектра: центрированный с пиком на средневозрастных генеративных особях и правосторонний с пиком на старых генеративных. Последний тип спектра формируется при высокой антропогенной нагрузке. Все ценопопуляции по демографическим показателям характеризуются как зрелые, стабильные.

Ключевые слова: *Ziziphora suffruticosa*, Lamiaceae, жизненная форма, полукустарничек, онтогенез, онтогенетическая структура ценопопуляций, Таджикистан.

LIFE FORM, ONTOGENESIS AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF *ZIZIPHORA SUFFRUTICOSA* COENOPOPULATIONS IN TAJIKISTAN

V.A. Cheryomushkina¹, K.A. Bobokalonov²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya, 101, e-mail: cher.51@mail.ru

²Institute of Botany, Physiology and Plant Genetics, AS Republic Tajikistan,
734017, Dushanbe, Karimova str., 27, e-mail: kobil_5@bk.ru

In the north of Tajikistan, shoot formation and ontogenesis of a dwarf subshrub *Ziziphora suffruticosa* Pazij et Vved. (Lamiaceae) were studied. It was established that ontogenesis of individuals is simple, incomplete, its duration is at least 20–25 years. In individuals, the polytivarience of ontogenesis was revealed, expressed in different rates of development and omissions of the immature and virginal ontogenetic states. The description of shoot formation was showed that the specimen is characterized by a bazi-simpodial growth and the formation of the life form of a dwarf subshrub. The ontogenetic structure of six coenopopulations on the Kuraminsky and Mogoltau ranges was studied. Self-preservation of coenopopulations occurs exclusively by seed. Density does not exceed 3.7 individuals per 1 m². In the studied coenopopulations, two types of spectrum are formed: centered with a peak in mature generative individuals and right-sided with a peak in old generative ones. The latter type of spectrum is formed under a strong anthropogenic load. All coenopopulations by demographic indicators are characterized as mature, stable.

Key words: *Ziziphora suffruticosa*, Lamiaceae, life form, dwarf subshrub, ontogenesis, ontogenetic structure of coenopopulation, Tajikistan.

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Ziziphora* L. (сем. Lamiaceae) широко распространены на территории Средней Азии. Они встречаются во всех горных поясах (от пустынных низкорослых до криофитона), произрастая, как правило, на открытых каменисто-щебни-

стых склонах и осыпях, галечниках в долинах рек. Наиболее обильны представители рода в низкорослых и среднегорье. Р.В. Камелин (1979) относил группировки из низкорослых кустарничков сем. Lamiaceae, в том числе виды *Ziziphora*, к особому

подтипу ирано-туранских фриганоидов – тимьяникам, или томмиларам. По данным М. Тулагановой (1987), ареал *Ziziphora suffruticosa* Pazij et Vved. расположен в пределах Памиро-Алайской (хребты Туркестанский, Мальгузарский, Гиссарский) и Тянь-Шаньской (хребты Киргизский Алатау, Кураминский, Моголтау) горных систем и территориально охватывает Северный Таджикистан и северо-западную часть Узбекистана. Ее указание о распространении вида на Киргизском хребте, вероятно, ошибочно, так как в монографии G.A. Lazkov (2016) по флоре семейства Lamiaceae в Киргизии *Z. suffruticosa* отсутствует. В Таджикистане *Z. suffruticosa* встречается только на хребтах Кураминский и Моголтау, расположенных в северной части Таджикистана. Его произрастание приурочено к поясам опустыненных низкотравных полусаванн и разреженного шибляка с фрагментами полусаванн, где он произрастает на каменисто-щебнистых склонах в ассоциациях полынных, эфедрариях, на осыпях на высоте 800–900 м над ур. м. и может образовывать самостоятельные

группировки (Сидоренко, 1953; Кочкарева, 1986). Для этого района характерен жаркий сухой климат (средняя температура июля 29–31 °С) с минимальным количеством осадков в предгорьях, не превышающим 200 мм в год (Аболин, 1930).

В литературе нет однозначного мнения о жизненной форме *Z. suffruticosa*. При первоописании А.И. Введенский (1961: 396) указывает, что это многолетник, имеющий “стебли многочисленные, прямые крепкие, при основании высоко древеснеющие”. Позже Т.Ф. Кочкарева (1986) характеризует жизненную форму вида как полукустарник, а М. Тулаганова (1987) – как полукустарничек. Все виды рода *Ziziphora*, в том числе *Z. suffruticosa*, широко применяются в официальной и народной медицине из-за наличия в их надземной части эфирного масла, источника пулегона (Mamadalieva et al., 2017).

Цель данной работы – на основе изучения онтоморфогенеза охарактеризовать жизненную форму *Z. suffruticosa* и оценить современное состояние ценопопуляций на севере Таджикистана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для изучения жизненной формы и онтоморфогенеза собран на Кураминском хребте в 2018 г. Структура ценогических популяций исследована на хребтах Кураминский и Моголтау в разных сообществах поясов опустыненных низкотравных полусаванн ($h = 500\text{--}1100$ м над ур. м.) и полусаванн с фрагментами разреженного шибляка ($h = 1200\text{--}2200$ м над ур. м.).

Изучено шесть ценопопуляций:

ЦП 1 – северо-восточный макросклон хр. Моголтау, ущелье Музбек, каменисто-щебнистый склон крутизной 20–25°. Пояс опустыненных низкотравных полусаванн с фрагментами разреженного шибляка, формация *Artemisia persica* Boiss. В сообществе присутствуют *Ferula mogoltavica* Lipsky ex Korov., *Peganum hormala* L., *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Centaurea squarrosa* Willd. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) – 10 %, проективное покрытие (ПП) вида – 3 %. Координаты: 40°19'53.3" с.ш., 69°35'13.2" в.д., $h = 750$ м над ур. м.

ЦП 2 – северо-восточный макросклон хр. Моголтау, ущелье Чашмаи Арзанак (Сурфа), каменисто-щебнистый склон восточной экспозиции крутизной 25–30°. Пояс опустыненных низкотравных полусаванн с фрагментами разреженного шибляка, формация *Ferula mogoltavica*. В сообществе отмечены *Rosa maracandica* Bunge, *Celtis caucasica* Willd., *Artemisia vachanica* Krasch. ex Poljak., *A. persica*, *Peganum hormala*, *Prangos pabularia* Lindl. ОПП – 15 %, ПП вида – 2 %, Координаты: 40°20'30.4" с.ш., 69°36'28.5" в.д., $h = 800$ м над ур. м.

ЦП 3 – северо-западный макросклон Кураминского хребта, окрестности г. Сайхун, каменисто-

щебнистый склон южной экспозиции с глинистой почвой, крутизна 15–20°. Пояс опустыненных низкотравных полусаванн с фрагментами разреженного шибляка, формация полынных *Artemisia persica*. В сообществе преобладают *Prangos pabularia*, *Artemisia vachanica*, *Peganum hormala*, *Centaurea squarrosa* Willd. ОПП – 20 %, ПП вида – 3 %. Координаты: 40°30'52.2" с.ш., 69°38'25.9" в.ш., $h = 866$ м над ур. м.

ЦП 4 – северо-западный макросклон Кураминского хребта, ниже г. Истиклола, каменистый склон крутизной 35–40°. Пояс опустыненных низкотравных полусаванн с фрагментами разреженного шибляка, формация *Artemisia vachanica*. В сообществе преобладают *Artemisia persica*, *Ziziphora suffruticosa*, *Ferula mogoltavica*. ОПП – 20 %, ПП вида – 3 %. Координаты: 40°33'25.9" с.ш., 69°38'21.5" в.д., $h = 1080$ м над ур. м.

ЦП 5 – северо-западный макросклон хр. Моголтау, ущелье Барс, каменисто-щебнистый склон крутизной 20–25°. Пояс полусаванновых пустынь с фрагментами разреженного шибляка, формация *Rosa maracandica*. В сообществе присутствуют *Ammygdalus bucharica* Korsh., *Artemisia vachanica*, *Ferula mogoltavica*, *Peganum hormala*, *Ziziphora clinopodioides*. ОПП – 10 %, ПП вида – 2 %. Координаты: 40°20'30.2" с.ш., 69°28'42.5" в.д., $h = 750$ м над ур.м. Сообщество подвержено сильному выпасу.

ЦП 6 – южный склон Кураминского хребта, выше г. Табошар, на осыпном каменисто-щебнистом склоне крутизной 25°. Пояс шибляка, формация *Rosa maracandica*. В сообществе отмечены

Amygdalus bucharica, *Celtis caucaica*, *Ferula mogoltavica*, *Artemisia persica* и др. ОПП – 35 %, ПП вида – 2 %. Координаты: 40°34'36.9" с.ш., 69°38'28.8" в.д., $h = 1200$ м над ур. м. Сообщество подвержено умеренному выпасу.

При определении жизненной формы использовали эколого-морфологическую классификацию жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962) и подходы к описанию полудревесных растений (Дорохина, 1970, Гатцук, 1974). Онтогенез изучен согласно подходам, разработанным Т.А. Работновым (1950) и А.А. Урановым и его учениками (Ценопопуляции..., 1976). Побег характеризовали используя терминологию М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова (1977). Абсолютный возраст у особей определяли по годичным кольцам на корнях, а длительность жизни скелетных осей – по годичным кольцам в их базальной части. При оценке семенной продуктивности использовали общепринятую методику (Вайнагий, 1974). Потенциальная (ПСП), реальная (РСП) и коэффициент

семенной продуктивности ($K_{пр}$) определены в расчете на побег у 50 зрелых генеративных особей. Семена проращивали в чашках Петри по 100 штук в 3-кратной повторности при комнатной температуре 20–24 °С в течение 10 дней. Скорость прорастания выражена числом семян, проросших за сутки, в процентах от общего числа семян, проросших за 10 дней. Онтогенетическую структуру ценопопуляций исследовали по общепринятым методикам (Ценопопуляции..., 1976). Онтогенетический спектр выявлен при учете особей на 70–85 площадках размером 1 м², заложенных случайным и регулярным способами на трансектах шириной 1 м. Характерный спектр ЦП вида установлен согласно представлениям Л.Б. Заугольной (1994). Тип ценопопуляций определяли по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001). Экологическую плотность устанавливали исходя из численности экземпляров на единицу обитаемого пространства.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Эремы эллиптические, коричневые, длиной 1.3 ± 0.001 мм, шириной 0.6 ± 0.01 мм, массой 1000 штук – 0.29 ± 0.001 г. Как показали наши исследования, в лабораторных условиях процесс набухания эремов практически не зависит от температуры среды проращивания и полностью заканчивается за 1–2.5 сут с момента увлажнения (Bobokalonov, Cheryomushkina, 2018). Хорошая водопроницаемость покровов эремов указывает на отсутствие у них физиологического покоя. Всхожесть эремов очень высокая – 94.96 %, причем, почти 90 % проросло за 2 дня. Высокая скорость прорастания является отражением приспособления к произрастанию в засушливых условиях.

Проросток. Прорастание семян *Z. suffruticosa* происходит в середине декабря или начале февраля в сезон дождей. Прорастание надземное. Гипокотиль длиной 5–8 мм выносит на поверхность почвы две семядоли лопатчатой формы. Через несколько дней разворачивается одна пара мелких ланцетных ассимилирующих листьев в узле первого метамера, длина которого не превышает 2 мм. В пазухах всех листьев закладываются почки. Главный корень достигает 2 см. После отмирания семядолей особи в этот же год переходят в ювенильное состояние. При прорастании в декабре проростки уходят в зиму с зелеными листьями, которые отмирают к весне. В этом случае, в связи с малыми размерами растения и нахождением верхушечной почки в приземном слое, она перезимовывает без повреждения и раскрывается в конце января–начале февраля.

Начиная с ювенильного состояния, в прегенеративном периоде отмечается поливариантность

развития особей, проявляющаяся в разных темпах развития и пропуске онтогенетических состояний. При нормальном темпе развития особи последовательно проходят все онтогенетические состояния до цветения за 3 года, при ускоренном темпе наблюдаются пропуски имматурного и виргинильного онтогенетических состояний, и первое цветение наступает в год прорастания семян. При нормальном темпе развития ювенильное состояние кратковременное, не более 1–1.5 месяцев. Первичный побег верхнерозеточный и имеет 4–6 удлиненных и 1–2 укороченных метамеров с ассимилирующими листьями и пазушными почками. Высота побега от 2 до 6 см. Длина главного корня 4.6 ± 0.1 см, диаметр его не превышает 1 мм (табл. 1). В фазе первичного побега особь зимует, верхушечная почка остается живой.

В имматурное состояние особи переходят на следующий год. Одновременно с ростом первичного побега раскрываются пазушные почки на первом годичном приросте. Первым разворачивается побег из почки семядольного и(или) эпикотильного узла. Боковые побеги II порядка состоят из 3–6 коротких метамеров, несущих зеленые листья с пазушными почками, их длина не превышает 1–2 см. Функционально – это побеги замещения, по структуре они дициклические. Кроме того, постепенно могут раскрываться почки из вышерасположенных метамеров первичного побега. Длина и число метамеров у образующихся однолетних побегов обрастания постепенно уменьшаются от их основания к верхушке. В результате силлепсиса образуется разветвленный первичный побег, длина которого в среднем составляет

Биометрическая характеристика особей *Ziziphora suffruticosa*

Признак	Онтогенетическое состояние						
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>
Высота вегетативного побега, см	5.4 ± 0.2	7.0 ± 0.7	11.7 ± 0.3	–	–	–	5.2 ± 0.2
Число вегетативных побегов, шт.	1.0	2.1 ± 0.2	6.8 ± 0.5	–	–	–	4.4 ± 0.7
Высота генеративного побега, см	–	–	–	20.4 ± 0.2	33.2 ± 0.4	19.0 ± 0.1	–
Число генеративных побегов, шт.	–	–	–	4.0 ± 0.3	58.2 ± 0.8	6.2 ± 0.7	–
Ширина листа, см	0.4 ± 0	0.4 ± 0	0.4 ± 0	0.4 ± 0	0.5 ± 0	0.4 ± 0	0.4 ± 0
Длина листа, см	0.9 ± 0	0.8 ± 0	1.3 ± 0	1.5 ± 0.1	1.6 ± 0.2	1.6 ± 0.3	1.5 ± 0.1
Длина главного корня, см	4.6 ± 0.1	6.0 ± 0.4	6.9 ± 0.2	7.4 ± 0.2	15.7 ± 0.2	11.7 ± 1.4	12.7 ± 1.4
Диаметр корня, см	0.1	0.1 ± 0.4	0.3 ± 0	0.3 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.0 ± 0	0.9 ± 0
Число придаточных корней, шт.	–	0.1 ± 0	0.3 ± 0	0.5 ± 0.3	2.3 ± 0.3	1.1 ± 1.0	0.9 ± 0.6

7.0 ± 0.7 см. В июле с наступлением жаркого периода большая часть первичного побега засыхает до базального участка, состоящего из 3–4 метамеров с нереализованными почками, часть из них отмирает, а часть становится спящими. Побеги замещения уходят в зиму с зелеными листьями, которые к весне отмирают. Базальные части главного и боковых побегов II порядка, главного корня и гипокотиль начинают одревесневать и покрываться вторичной корой. Главный корень увеличивается в длину в 1.5 раза и достигает в среднем 6.0 ± 0.4 см, ветвится до II порядка, образуя немногочисленные тонкие боковые и единичные придаточные корни.

На третий год особи переходят в *виргинильное* онтогенетическое состояние, и с этого момента растения нарастают симподиально. Рост особей обусловлен раскрытием верхушечных открытых почек побегов замещения и образованием годичных побегов, которые будут функционировать до наступления жаркого периода. Одновременно с их развитием из зимующих почек первого годичного прироста дициклического побега II порядка начинают расти новые (1–4) боковые побеги III порядка, длина которых не превышает 1–2 см. Они состоят из коротких метамеров, несущих одну пару чешуевидных и 3–4 пары слабо развитых зеленых листьев. Нереализованные почки становятся спящими. В результате ветвления образуется первичный куст, состоящий в среднем из 6.8 побегов трех порядков. Таким образом, боковые побеги, образующиеся из зимующих почек, дициклические, ортотропные. При развитии побега из почки нижнего метамера первого годичного прироста функционально он является побегом замещения (возобновления), при развитии из вышележащих почек может быть побегом ветвления в кусте. Длина побегов замещения достигает в среднем 11.7 см. Главный корень в базальной части увеличивается в диаметре до 3 мм.

На четвертый год боковые дициклические побеги III порядка *Z. suffruticosa* зацветают, и растение переходит в *молодое генеративное* состояние.

Куст компактный и состоит из 3–7 дициклических ортотропных побегов. Зона возобновления находится на первом годичном приросте и представлена 2 короткими метамерами до 2–3 мм и 1–3 длинными метамерами до 1–2 см, несущими почки, расположенные выше поверхности почвы. Как правило, ежегодно в рост трогаются несколько почек, остальные становятся спящими и могут ветвиться. Второй годичный прирост дициклического побега до 15–21 см в длину состоит из 8–12 удлиненных метамеров, несущих в среднем листья 0.4 см шириной и 1.5 см длиной (см. табл. 1). Заканчивается побег головчатым соцветием – тирсом из супротивно расположенных двойных дихазиев. В пазухах всех листьев заложены почки. Из почек 1–2 нижних метамеров второго годичного побега развиваются 1–3 моноциклических вегетативных побега обогащения, из почек 1–2 верхних метамеров – слабо развитые параклади от 1 до 2 см длиной, несущие по 1 паре листьев. По окончании плодоношения побег засыхает до первого годичного прироста, но не обламывается и сохраняется до следующего года. Многолетняя часть куста представлена симподиальной системой из первых годичных приростов ортотропных дициклических побегов *n*-го порядка и системой главного корня с немногочисленными тонкими боковыми корнями. Длина главного корня увеличивается незначительно (до 7.4 см в среднем). Диаметр корня составляет 3 мм, а многолетних побеговых осей – 1–2 мм. В этом состоянии побегообразование усиливается за счет реализации спящих почек. Из них образуются ортотропные удлиненные моноциклические вегетативные и генеративные побеги, полностью отмирающие после вегетации, что приводит к увеличению плотности куста. Продолжительность состояния 3–4 года.

В *средневозрастном генеративном* состоянии из спящих почек в базальной многолетней части куста начинают разворачиваться побеги формирования, на основе которых строятся симподиально нарастающие разветвленные скелетные

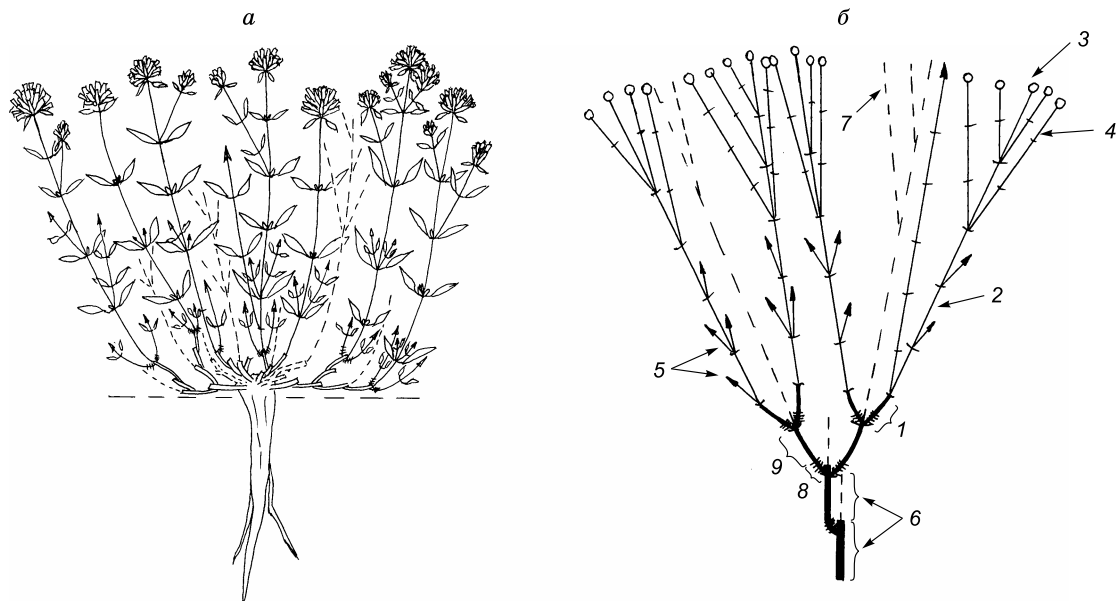


Рис. 1. Средневозрастная генеративная особь (а) и структура разветвленной скелетной оси (б) *Ziziphora suffruticosa*. Годичные приросты дициклического побега: 1 – первый, 2 – второй; 3 – главное соцветие; 4 – паракладий; 5 – вегетативный побег обогащения; 6 – многолетний одревесневший годичный прирост дициклического побега n -го порядка; 7 – сухой годичный прирост дициклического побега; 8 – короткие метамеры; 9 – длинный метамер.

оси (рис. 1). Побеги формирования I порядка анитропные, дициклические, генеративные. У дициклического побега первый годичный прирост длиной 3–5 см, состоит из 3–5 коротких метамеров и 2–3 удлинённых, в узлах которых закладываются почки. К осени побег одревесневает. В зиму он уходит с открытой верхушечной почкой и зелеными листьями в апикальной части, которые отмирают только весной. Таким образом, *Z. suffruticosa* по феноритмотипу, как и *Z. pamiroalaica* Juz. (Барабанов, 1969), – летне-зимнезеленое растение, у которого листья первого годичного побега сохраняются зелеными на протяжении всей зимы и отмирают в начале весенней генерации. На второй год развивается ортотропная удлинённая разветвлённая часть побега, состоящая из 8–12 метамеров. Из почек нижних метамеров второго годичного прироста разворачиваются вегетативные побеги обогащения длиной до 12 см. Выше по побегу образуются паракладии, заканчивающиеся, как и главный побег, соцветием. Синфлоресценция – кисть из головчатых закрытых тирсов. Длина паракладиев изменяется снизу вверх по побегу от 20 до 3 см. Годичный побег засыхает полностью до первого годичного прироста, который становится первым звеном скелетной оси. Составная скелетная ось нарастает симподиально по типу монохазия или дихазия, реже плейохазия.

Дициклические побеги формирования II порядка образуются из зимующих почек удлинённых метамеров первого годичного прироста. Часть почек разворачивается в моноциклические вегетатив-

ные побеги. Дальнейший рост скелетной оси и ее ветвление может происходить как за счет почек, расположенных в пазухах коротких, так и за счет длинных метамеров первого годичного прироста побегов формирования предыдущего порядка. Скелетная ось утолщается в базальной части до 0.5 см. Нереализованные почки становятся спящими. В построении скелетной оси принимают участие 3–5 дициклических побегов формирования, после чего она засыхает, но остается в составе куста. В зависимости от положения спящей почки на многолетней части куста скелетные оси занимают ортотропное или плагиотропное положение и имеют разную длину и возраст. Ортотропные многолетние оси располагаются в центре куста, они короткие (2–3.5 см), образованы приростами 3 дициклических побегов и увеличивают его плотность. Плагиотропные оси выносят ассимилирующие генеративные побеги на периферию куста, их длина достигает 10–13 см, а диаметр куста – до 25–30 см. Обычно в кусте средневозрастной особи развивается от 5 до 12 плагиотропных скелетных осей, каждая из которых образована 4–5 побегами формирования. Если скелетная ось соприкасается с субстратом, то на ее базальной части могут развиваться несколько придаточных корней. У особей в этом состоянии образуется максимальное число генеративных побегов (в среднем 58), их высота достигает 30–40 см, в среднем 33 см (см. табл. 1). Длина главного корня в среднем составляет 15.7 см, а диаметр – 0.8 см. Продолжительность состояния 10–12 лет.

В старом генеративном состоянии новые побеги формирования не образуются. В кусте интенсивно отмирают скелетные оси, которые в мертвом состоянии остаются в его составе. Центральная часть растений разрыхляется. Новые моно- и дициклические генеративные побеги развиваются из спящих почек живых базальных частей побегов прошлых лет. Их число уменьшается до 5–7, а длина в среднем составляет 19 ± 0.1 см. Кроме генеративных, из спящих почек разворачивается до 10 моноциклических вегетативных побегов. Состояние длится 3–4 года.

Особь в субсенильном состоянии характеризуется увеличением числа остатков сухих скелетных осей как по периферии кустов, так и в центре. По периферии кустов располагается до 2–3 скелетных осей, несущих только вегетативные побеги высотой 5.2 см. В зимний период особь отмирает полностью.

Таким образом, общая продолжительность онтогенеза *Z. suffruticosa* 20–25 лет. Наши исследования показали, что куст состоит из разновозрастных разветвленных скелетных осей, возникающих из спящих почек. Длина оси и положение почек возобновления, принимающих участие в симподиальном росте, зависят от ее ориентации в пространстве. Разворачивание спящих почек, расположенных в центре куста, приводит к образованию коротких ортотропных скелетных осей, на периферии – длинных плагиотропных. Но в обоих случаях почки возобновления дициклических побегов находятся в их базальной части на первом годичном приросте и располагаются не выше 3–5 см от поверхности почвы, т. е. для особи характерно базисимподиальное нарастание. В связи с этим мы относим *Z. suffruticosa* к полукустарничкам (см. рис. 1).

Для *Z. suffruticosa* характерен быстрый переход к цветению, относительно длительное пребывание в средневозрастном генеративном состоянии и часто отсутствие сенильных особей из-за кратковременного постгенеративного периода. Размножение только семенное. Все это дает осно-

вание принимать для вида в качестве характерного онтогенетического спектра ценопопуляций – центрированный.

Ценопопуляции изучены на хребтах Моголтау и Кураминский в двух поясах: низкотравные полусаванны (ЦП 1–5) и шибляк (ЦП 6). Средняя плотность особей низкая, от 2 до 3 особей на 1 м^2 , экологическая плотность выше, что отражает более-менее равномерное распределение особей на склонах (табл. 2). Показатели плотности в основном определяются присутствием в ценопопуляции взрослых особей, имеющих хорошо развитую корневую систему, которая позволяет особям удерживаться на крутых склонах. Потенциальная семенная продуктивность генеративных особей во всех ценопопуляциях высокая и составляет в среднем от 120.3 до 166.8 семязачатков на соцветие каждого генеративного побега (см. табл. 2). Реальная семенная продуктивность ниже в 2.5–3 раза, но учитывая большое число генеративных побегов у одной особи, можно считать, что обеспеченность изученных ценопопуляций семенным материалом хорошая.

Все изученные ценопопуляции неполночленные (рис. 2), в них отсутствуют особи сенильного онтогенетического состояния, что связано с биологическими особенностями вида: отмиранием особей в субсенильном состоянии. Онтогенетический спектр большинства ценопопуляций центрированный с максимумом на средневозрастных генеративных особях, за исключением ЦП 5, где преобладают старые генеративные особи. Характер распределения особей разных онтогенетических состояний в ЦП 1–4 в поясе полусаванн с фрагментами разреженного шибляка отличается незначительно. Коэффициент сходства по Л.А. Животовскому (1979) достаточно высокий ($R = 0.789$). Общей чертой всех популяций является низкая доля ювенильных особей. Несмотря на хорошую всхожесть семян (до 95 %) и высокую семенную продуктивность (до 3000 семян у зрелой генеративной особи), значения ювенильной фракции изменяются в от 1.8 до 3.5 %, что обусловлено гибелью

Таблица 2

Демографические показатели ценопопуляций *Ziziphora suffruticosa* и семенная продуктивность

Ценопопуляция	Δ	ω	P_{cp}	P_3	Классификация "дельта-омега"	Классификация по абсолютному максимуму	ПСП, шт.	РСП, шт.	$K_{\text{пр}}$, %
1	0.48	0.79	2.9	3.7	Зрелая	Зрелая	166.8 ± 0.5	62.6 ± 0.6	37.5
2	0.43	0.74	2.6	3.7	»	»	141.7 ± 0.6	47.8 ± 0.4	33.8
3	0.39	0.72	2.3	3	»	»	120.3 ± 0.4	44.8 ± 0.5	37.3
4	0.47	0.73	2.3	3.3	»	»	145.3 ± 0.5	52.0 ± 0.5	35.8
5	0.50	0.75	2.3	3.2	»	Стареющая	162.2 ± 0.6	60.9 ± 0.6	37.5
6	0.44	0.75	2.1	2.9	»	Зрелая	162.4 ± 0.6	67.0 ± 0.6	41.3

Примечание. P_3 – экологическая плотность; P_{cp} – средняя плотность; ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; $K_{\text{пр}}$ – коэффициент продуктивности.

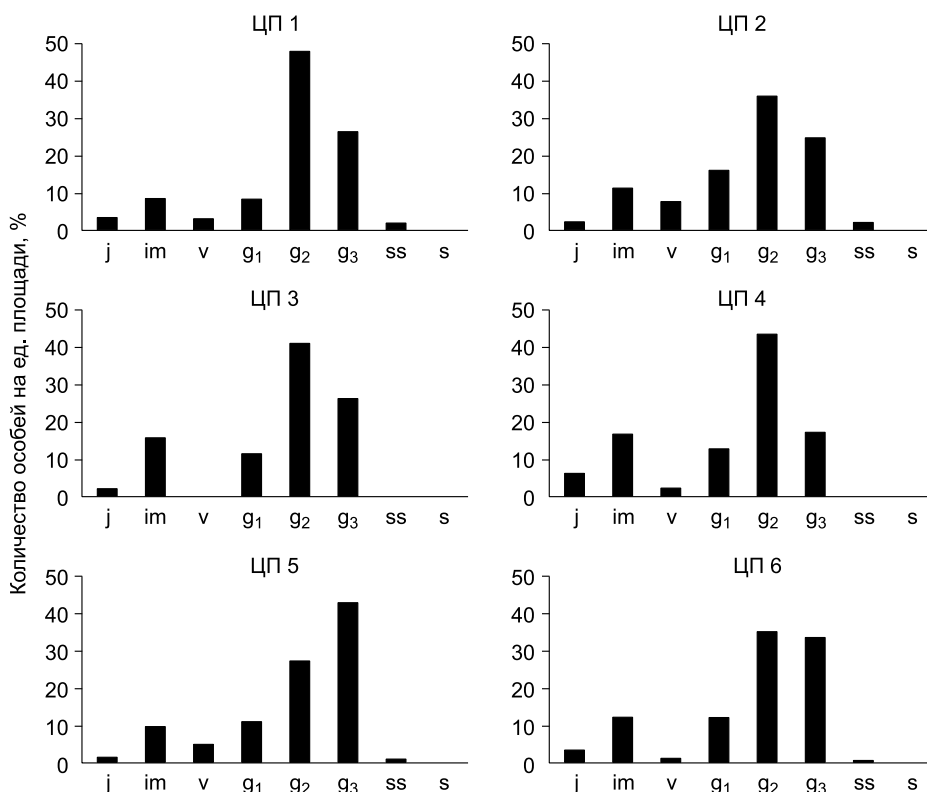


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Ziziphora suffruticosa*.

Онтогенетические группы: j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – средневозрастные генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные.

проростков в зимний период при осеннем прорастании, гибелью проростков и ювенильных особей весной из-за дождевых потоков на крутых склонах, а также короткой продолжительностью этих онтогенетических состояний.

Поскольку семена *Z. suffruticosa* прорастают не только осенью, но и весной, быстрое развитие проростков и ювенильных растений приводит к накоплению имматурных особей, доля которых в ценопопуляции может достигать 17 %. Резкий спад кривой на виргинильной фракции связан с поливариантностью начальных этапов онтогенеза особей, а именно, с пропуском виргинильного состояния, причем самая низкая доля этой фракции оказалась в ЦП 3, расположенной на глинистой почве, покрытой щебнем и камнями. Увеличение продолжительности жизни молодых генеративных особей приводит к их постепенному накоплению в ценопопуляции, что отражено в резком подъеме левой части спектра (см. рис. 2). Преобладанию средневозрастных генеративных особей способствует длительное нахождение растений в этом онтогенетическом состоянии (до 10–12 лет). Абсолютный максимум средневозрастных генеративных особей наблюдался в ЦП 1 (48 %), где отмечено самое низкое общее проективное покрытие травостоя (10 %) и крутизна склона в

20–25°. Для изученных ценопопуляций, как сказано выше, характерно полное отсутствие сенильных особей. Кроме того, фракция субсенильных растений не превышала 2 %, а в ЦП 4 она полностью отсутствовала, что связано с отмиранием старых генеративных особей на крутых склонах в 35–40°.

Правосторонний онтогенетический спектр с максимумом на старых генеративных растениях (43 %) отмечен только в ЦП 5, изученной в поясе полусаванновых пустынь с фрагментами разреженного шибляка. Это местообитание *Z. suffruticosa* подвержено сильному антропогенному воздействию (выпасу), под действием которого средневозрастные генеративные особи быстро переходят в старое генеративное состояние и вскоре отмирают. Онтогенетический спектр, приближающийся к правостороннему типу, выявлен в ЦП 6 (средневозрастные генеративные – 36 %, старые генеративные – 34 %), исследованной в поясе шибляка. Основная причина накопления старых особей – наличие антропогенной нагрузки, отрицательно влияющей на продолжительность жизни особей.

Несмотря на то, что по абсолютному максимуму (Уранов, 1969) исследованные ценопопуляции можно охарактеризовать как зрелые (ЦП 1–4, 6) и

стареющие (ЦП 5), в координатах классификации “дельта–омега” Л.А. Животовского все ЦП оказались зрелыми ($\Delta = 0.39-0.50$; $\omega = 0.72-0.79$). Таким образом, в изученных ценопопуляциях формируются два типа спектра: центрированный и правосторонний. Онтогенетические спектры многовершинные, неполночленные, что связано с элиминацией молодых особей на крутых склонах при

движении субстрата и поливариантностью развития в прегенеративном периоде.

Отклонение реальных онтогенетических спектров от характерного зависит от неодинаковых темпов развития особей в онтогенезе, нерегулярности семенного возобновления, частой гибели молодых растений и произрастания растений в различных экотопических условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование побегообразования и структуры взрослых особей показало, что *Z. suffruticosa* в условиях Северного Таджикистана образует жизненную форму полукустарничка. Онтогенез особей простой, неполный, его продолжительность не менее 20–25 лет. В прегенеративном периоде наблюдается поливариантность онтогенеза, выраженная в пропуске отдельных состояний и ускорении развития молодых особей вплоть до наступления цветения в год прорастания семян. Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно семенным путем. Плотность не превышает 3.7 особей на 1 м². При сравнении онтогенетической структуры ценопопуляций *Z. suf-*

fruticosa в разных условиях обитания на хребтах Кураминский и Моголтау выявлены два типа спектра: центрированный с пиком на средневозрастных генеративных особях и правосторонний с пиком на старых генеративных. Последний тип спектра формируется при высокой антропогенной нагрузке. Все ценопопуляции по демографическим показателям характеризуются как зрелые, стабильные.

Исследование выполнено в рамках проекта № АААА-А17-117012610053-9 государственного задания ЦСБС СО РАН (Россия) и государственного задания ГР № 01011ТД065 (Таджикистан).

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р.И.** От пустынных степей Прибалхашья до снежных вершин Хантенгри. Геоботаническое и почвенное описание южной части Алматинского округа Казахской АССР: Ч. 1 / Р.И. Аболин. Ташкент, 1930. 182 с. (Тр. Ин-та почвов. и геобот. Средне-Азиат. ун-та. Вып. 5. Казахская сер.).
- Барабанов Е.И.** Ритм сезонного развития растений формации прангоса кормового плато Руидашт (южный склон Гиссарского хребта) / Е.И. Барабанов // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 98–105.
- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений / И.В. Вайнагий // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 26–31.
- Введенский А.И.** Род *Ziziphora* L. – Зизифора. / А.И. Введенский // Флора Узбекистана. Ташкент, 1961. Т. 5. С. 396–400.
- Гатцук Л.Е.** К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате / Л.Е. Гатцук // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 3. С. 84–100.
- Дорохина Л.Н.** Морфогенез жизненной формы полукустарника у сантолистной полыни (*Artemisia santolinifolia* Turcz.) / Л.Н. Дорохина // Биол. науки. 1970. № 2. С. 53–58.
- Животовский Л.А.** Показатель сходства популяций по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Журн. общ. биологии. 1979. № 4. С. 587–602.
- Животовский Л.А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций / Л.А. Животовский // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Л.Б. Заугольнова. СПб., 1994. 70 с.
- Камелин Р.В.** Кухистанский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ // Комаровские чтения. Вып. 31 / Р.В. Камелин. Л., 1979. С. 1–117.
- Кочкарева Т.Ф.** Род *Ziziphora* L. – Зизифора / Т.Ф. Кочкарева // Флора Таджикской ССР. Душанбе, 1986. Т. 8. С. 264–273.
- Мазуренко М.Т.** Структура и морфогенез кустарников / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков. М., 1977. 158 с.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М., 1950. Т. 3, № 6. С. 7–204.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. М., 1962. 378 с.
- Сидоренко Г.Т.** Растительность и кормовые ресурсы Кураминского хребта / Г.Т. Сидоренко. Сталинабад, 1953. 101 с.
- Тулаганова М.** Род *Ziziphora* L. – Зизифора / М. Тулаганова // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 155–159.

- Уранов А.А.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1969. Т. 74, № 2. С. 119–134.
- Ценопопуляции** растений (основные понятия и структура) / под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М., 1976. 215 с.
- Bobokalonov K.** Seed productivity and dynamics of germination of *Ziziphora* L. species in the Pamir-Alay / K. Bobokalonov, V. Cheryomushkina // Prospects of Development and Challenges of Modern Botany: BIO Web of Conferences. 2018. V. 11, Article Number 00006. DOI: 10.1051/bioconf/20181100006.
- Lazkov G.A.** Labiatae (Family Labiatae Juss.) in Flora of Kyrgyzstan. Revision series / G.A. Lazkov. Republic of Korea, 2016. V. 1. 376 p.
- Mamadaliyeva N.Z.** Aromatic Medicinal Plants of the Lamiaceae Family from Uzbekistan: Ethnopharmacology, Essential Oils Composition, and Biological Activities / N.Z. Mamadaliyeva, D.Kh. Akramov, E.A. Ovidi [et al.] // Medicines. 2017. V. 4, No. 8. С. 1–12.

*Поступила в редакцию 10.01.2020 г.,
после доработки – 27.01.2020 г.,
принята к публикации 10.02.2020 г.*