

**ОНТОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
DRACOCERPHALUM HETEROPHYLLUM SUBSP. *OVALIFOLIUM* (LAMIACEAE)
НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ**

Г.Р. Денисова

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

Изучены онтогенез и онтогенетическая структура двух ценопопуляций *Dracocephalum heterophyllum* subsp. *ovalifolium* на северной границе ареала в Восточном Забайкалье. Особи *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* проходят полный онтогенез, длительность которого 25–37 лет. Показаны механизмы устойчивости ценопопуляций *D. heterophyllum* subsp. *ovalifolium*.

Ключевые слова: *Dracocephalum heterophyllum* subsp. *ovalifolium*, онтогенез, онтогенетическая структура, ценопопуляция.

**ONTOGENESIS AND ONTOGENETIC STRUCTURE
OF *DRACOCERPHALUM HETEROPHYLLUM* SUBSP. *OVALIFOLIUM* (LAMIACEAE)
AT THE NORTHERN LIMITS OF THE AREA IN EASTERN ZABAİKALYE**

G.R. Denisova

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

Ontogenesis and ontogenetic structure of two coenopopulations of *Dracocephalum heterophyllum* subsp. *ovalifolium* were studied at the northern limits of the area in Eastern Zabaikalye. *D. heterophyllum* subsp. *ovalifolium* individuals pass complete ontogenesis, duration of which is 25–37 years. Resistance mechanisms of *D. heterophyllum* subsp. *ovalifolium* coenopopulations are shown.

Key words: *Dracocephalum heterophyllum* subsp. *ovalifolium*, ontogenesis, ontogenetic structure, coenopopulation.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в связи с усиливающимся антропогенным воздействием на экосистемы возникает необходимость проведения исследований по выявлению и сохранению биологического разнообразия. Особое внимание уделяется редким сообществам и видам, входящим в их состав, а также исследованию видов, произрастающих на краю ареала. Зная биологию вида и структуру ценопопуляций, можно прогнозировать ход их развития и реакцию на неблагоприятные воздействия среды (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994; Жукова, 1995; Черёмушкина, 2004).

Dracocephalum heterophyllum Benth. subsp. *ovalifolium* A. Budantz. – змееголовник овальнолистный – безрозеточный, симподиально нарастающий, каудексовый, травянистый многолетник сем. *Lamiaceae*, высотой 10–32 см, по структуре взрослых особей сходен с *Dracocephalum peregrinum* L. (Денисова, 2008). Побеги возобновления *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* моноциклические. После отмирания надземной части

первичного побега моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Почки возобновления формируются в пазухах семядольных и чешуевидных листьев. Синфлоресценция – колосовидный тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев. Плод – ценобий, четырехкамерный, содержащий четыре эрема. Коэффициент семенной продуктивности составляет 14.6 %.

D. heterophyllum ssp. *ovalifolium* распространен в Средней Азии, Монголии, Северном и Центральном Китае на высоте от 2000 до 5000 м над уровнем моря. На территории России известно единственное местонахождение в Забайкалье в Борзинском районе в окрестностях оз. Зун-Аралтуй (Пешкова, 1997). На территории Восточного Забайкалья проходит северная граница распространения. *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* – ксеропетрофит, произрастает на каменисто-щебнистых склонах гор в степном поясе, на скалах, по каменистым берегам рек и озер, на галечнике (Флора СССР, 1954).

По данным V. Singh et al. (1996), надземную сферу *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* используют при болезнях глаз. Масла этого вида рекомендованы для использования в парфюмерной промышленности (Базилиевская, 1936).

Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) этого вида в природе ранее не изучались.

Цель настоящей работы – изучить онтогенез и онтогенетическую структуру ценопопуляций *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* на краю ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2008 г. в Восточном Забайкалье в Борзинском районе в окрестностях оз. Зун-Аралтуй.

При описании онтогенеза использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Структуру ценопопуляций изучали методом трансект. Трансекты длиной по 10–15 м закладывали вдоль склона, делили их на площадки по 1 м². В каждой ценопопуляции заложено по 20–30 таких площадок. При описании популяционной структуры опирались на представления о характерном спектре (Заугольнова, 1994). Онтогенетическую структуру ценопопуляций определяли как соотношение в ценопопуляции особей разных онтогенетических состояний. За счетную единицу до старого генеративного состояния принималась особь, в старом генеративном состоянии – клон, в постгенеративном периоде – партикула. Онтогенетический состав ценопопуляции выражен в процентах и представлен в виде таблицы.

Для детальной характеристики ценопопуляций использовали следующие демографические показате-

ли: экологическую плотность (Одум, 1986), эффективную экологическую плотность (Животовский, 2001), индекс восстановления (Жукова, 1987) и индекс старения (Глотов, 1998). Состояние ценопопуляций оценивалось согласно классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001).

В Борзинском районе Забайкалья на каменистых склонах в окрестностях оз. Зун-Аралтуй изучены две ценопопуляции. Ценопопуляция № 1 (ЦП 1) исследована в чиево-ковыльном сообществе с общим проективным покрытием (ОПП) 60 % и крутизной склона 5°, доминировали *Stipa krylovii* Roshev., *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Agropyron cristatum* L., *Festuca sibirica* Hack. ex Boiss., *Carex duriuscula* С.А. Mey.; ЦП 2 описана в вострещово-ковыльно-разнотравном сообществе, ОПП составляло 85 %, крутизна склона – 10°, доминантами выступали *Stipa krylovii*, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *Dracocephalum heterophyllum* ssp. *ovalifolium*, *Stellera chamaejasme* L., *Euphorbia maackii* Meinsh.

Демографическая характеристика ценопопуляций *Dracocephalum heterophyllum* subsp. *ovalifolium* A. Budantz.

№ п/п	Онтогенетическое состояние, %								Демографические показатели					
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s	Δ	ω	P _{экол}	P _{эф}	I _в	I _{ст}
1	0.9	3.1	16.1	22.8	27.2	17	11.2	1.7	0.46	0.71	7.46	5.3	0.23	0.13
2	2.1	7.5	15	26.2	28.3	13.4	5.9	1.6	0.40	0.70	9.35	6.54	0.27	0.07

Примечание. ЦП – ценопопуляция; состояния: j – ювенильное; im – иматурное; v – виргинильное; g₁ – молодое генеративное; g₂ – зрелое генеративное; g₃ – старое генеративное; ss – субсенильное; s – сенильное; Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; I_в – индекс восстановления; I_{ст} – индекс старения; P_{экол} – экологическая плотность; P_{эф} – эффективная плотность.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

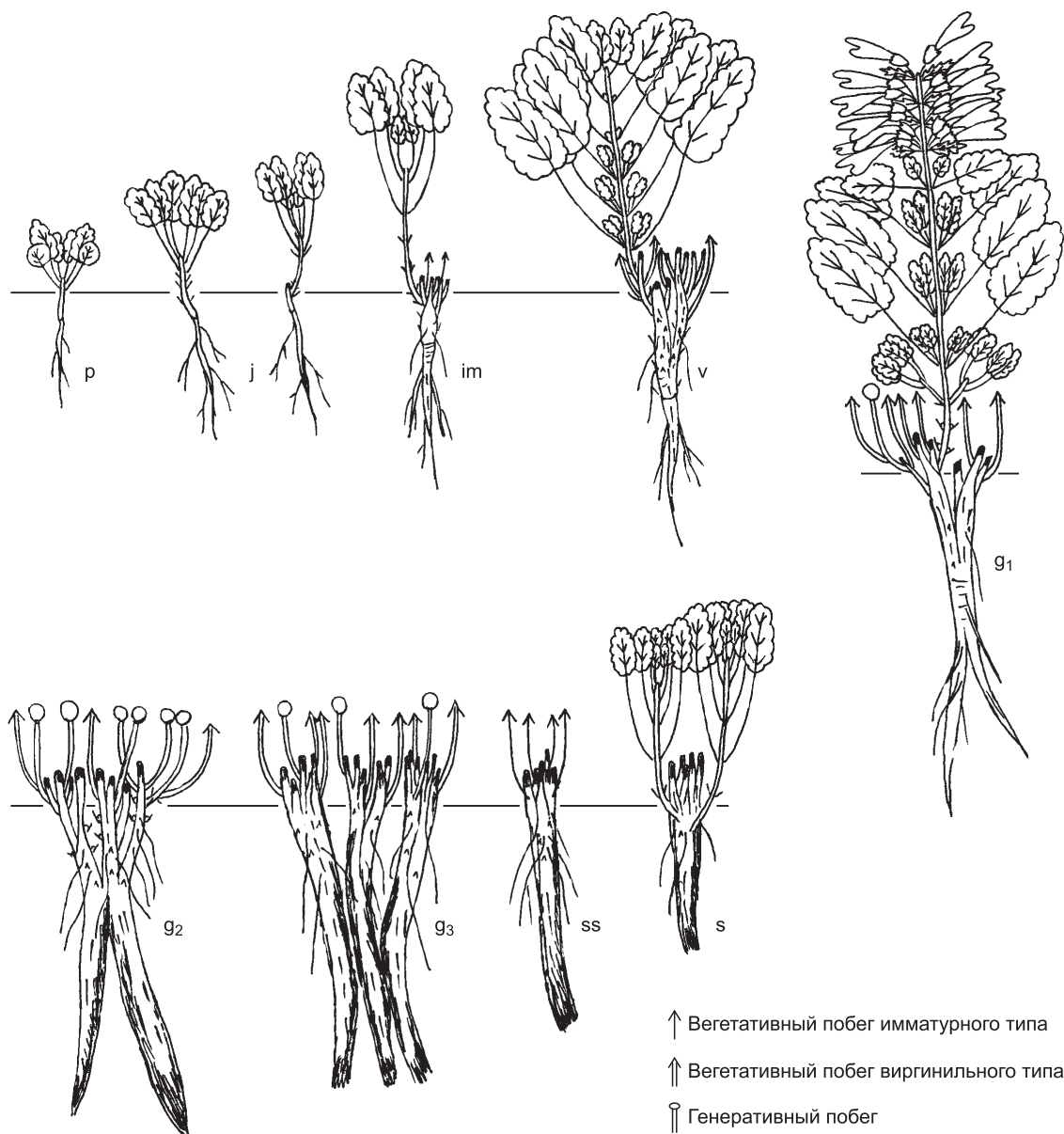
Развитие особей *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* в природных ЦП длится 25–37 лет. Начальные этапы онтогенеза этой особи проходят в фазах первичного розеточного и верхнерозеточного побегов.

Онтогенез *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* представлен на рисунке.

Прорастание семян надземное. Гипокотиль удлиняется и выносит округлые семядоли над поверхностью почвы. Через некоторое время за счет контрактной деятельности корней происходит втягивание гипокотиль в почву, и почка оказывается на ее поверхности. Формируется розеточный побег, имеющий 2 семядоли, 1–2 пары настоящих овальных листьев и

главный корень с боковыми корнями I порядка ветвления. Высота растения 1.3–1.5 см. В ювенильное онтогенетическое состояние проросток переходит в этот же год после отмирания семядолей. Оно продолжается 2–3 года.

У ювенильных особей второго года жизни происходит смена моноподиального нарастания на симподиальное. Побег возобновления развивается из почки, заложенной в пазухе семядольных листьев. Трогается в рост одна почка. За счет удлинения второго междоузлия формируется верхнерозеточный побег. На побеге развивается 1 пара чешуевидных листьев и 4–7 пар настоящих овальных листьев с городчатым



Онтогенез *Dracocephalum heterophyllum* Benth. subsp. *ovalifolium* A. Budantz.

Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное.

краем. Такой край листовой пластинки сохраняется в течение всей жизни растения. В пазухах чешуевидных листьев закладываются почки. За счет базальной части побега, состоящей из междуузлий, в узлах которых расположены чешуевидные листья, начинает формироваться каудекс. Ветвление боковых корней достигает II порядка.

Побеговая часть имматурных растений представлена первичным кустом, состоящим из 2–3 удлиненных побегов возобновления. Побеги развиваются из почек, расположенных на базальных частях побегов предыдущих лет, которые входят в состав каудекса. Удлиненные побеги сформированы 6–9 междуузлиями: в 2–3 нижних узлах укороченных междуузлий

расположены чешуевидные листья, в 4–6 узлах удлиненных междуузлий – эллиптические листья. Высота растения 5.1–5.9 см. На неразветвленном каудексе развиваются от 2 до 4 придаточных корней. Это состояние продолжается 3–4 года.

Рыхлый куст виргинильных особей состоит из 3–6 удлиненных побегов возобновления с 2–3 парами чешуевидных и 3–7 парами настоящих листьев. В пазухе 2–3 срединных настоящих пар листьев разворачиваются розеточные побеги дополнения. Высота растения увеличивается до 12.4 см. В виргинильном состоянии, продолжающемся 4–5 лет, формируется одно- или двуглавый каудекс. Длина каудекса увеличивается до 4.6 см, а ширина – до 1 см. Придаточные корни разви-

ваются как на каудексе, так и на базальных частях побегов этого года.

На 9–12-й год жизни, когда на растениях трогаются в рост 1–2 генеративные почки, которые расположены во втором узле укороченного междоузлия побегов предыдущих лет, растения переходят в молодое генеративное состояние. Растения представлены 1–2 генеративными побегами до 19.1 см в длину и 3–6 вегетативными побегами. Соцветия – колосовидный тирс, состоящий из 4–6 супротивно расположенных дихазиев, верхние из них редуцированы до одного цветка. Каудекс одно- или двуглавый. На каудексе образуются дупла и щели.

В средневозрастном генеративном состоянии за счет ветвления и частичной партикуляции у небольшого числа растений число глав каудекса увеличивается до 3. Главный корень и каудекс очень сильно разрушены. Партикуляция проходит по сердцевидным лучам. Куст состоит из 4–7 генеративных побегов до 32 см длиной и 1–3 вегетативных побегов, которые развиваются из почек, расположенных как на каудексе, так и в базальной части побегов предыдущего года. Длина соцветия в среднем 6.2 см. Число дихазиев увеличивается до 10. Это состояние наступает на 14–16-й год и длится 5–9 лет.

В результате старческой партикуляции каудекса старые генеративные особи состоят из 2–3 кустящихся партикул, образующих плотный клон. Каждая партикула живет 3–5 лет и представлена 1–7 вегетативными и 1–2 генеративными побегами. Генеративные побеги высотой 15.2–27.2 см. Уменьшаются длина соцветия (3.1–7 см) и число дихазиев (2–7 шт.). Подземная сфера растений сформирована отдельными главами каудекса с немногочисленными придаточными корнями и остатками главного корня.

Субсенильные растения – это отдельные, не цветущие кустящиеся партикулы. Партикула имеет 2–5 вегетативных побега с 4–7 парами эллиптических листьев. Листовая пластинка длиной до 2.8 см и шириной до 1.5 см. В пазухах листьев розеточные побеги не развиваются. Высота растения 8–14.1 см.

Кустящиеся и некустящиеся партикулы сенильного состояния состоят из одного-двух побегов, которые развиваются только из спящих почек, расположенных на живых участках каудекса. Побег несет 3–4 пары листьев ювенильного типа. Высота растения 7.1–8.2 см. Подземная часть представлена разрушенным участком каудекса, от главного корня практически ничего не остается.

Таким образом, онтогенез особей *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* полный, длится 25–37 лет, наиболее продолжительный период – генеративный (13–18 лет). Партикуляция в старом генеративном состоянии не приводит к омоложению особей. Дочерние особи стареют одновременно с материнской. Большая часть партикул отмирает в том же онтогенетическом состоянии. Ход онтогенеза *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium*

подобен индивидуальному развитию особей *D. peregrinum* (Денисова, Черёмушкина, 2008).

Анализ онтогенетической структуры ЦП *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* показал, что изученные ЦП нормальные, полночленные (по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969)).

Характерный онтогенетический спектр *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* центрированный, он определяется биологией вида: коротким периодом старения при низком семенном возобновлении (коэффициент семенной продуктивности 14.6 %) и длительным генеративным периодом.

Онтогенетические спектры конкретных ЦП 1, 2 также центрированные, в них преобладают средневозрастные генеративные особи (ЦП 1 – 27.2 %; ЦП 2 – 28.3 %) (см. таблицу). Исследованные ЦП имеют сходную онтогенетическую структуру. Происходит постепенное накопление особей в каждом последующем состоянии – от ювенильного до зрелого генеративного. Резкое уменьшение численности особей постгенеративного периода связано с отмиранием большей части особей в старом генеративном состоянии.

Однако в ЦП 2 отмечена более высокая доля ювенильных и имматурных особей (2.1 и 7.5 % соответственно), чем в ЦП 1 (0.9 и 3.1 % соответственно). Это связано с тем, что в ЦП 2 при более высоком проективном покрытии задернованность почвы намного меньше из-за небольшого обилия дерновинных злаков, что обуславливает лучшее прорастание семян, чем в ЦП 1, где дерновинные злаки преобладают. Резкий спад на особях субсенильного онтогенетического состояния в ЦП 2, скорее всего, связан с произрастанием особей этой ценопопуляции на склонах большей крутизны, что способствует более быстрой элиминации при сильных ветрах.

Оценка возрастности (Δ – дельта) и эффективности (ω – омега) ценопопуляций выявила, что обе ЦП находятся в зрелом состоянии (см. таблицу). Показатели экологической ($P_{экол}$) и эффективной ($P_{эфф}$) плотности ЦП существенно не отличаются в связи со сходной онтогенетической структурой (см. таблицу). При сравнении индексов восстановления (I_B) и старения ($I_{ст}$) видно, что данные ценопопуляции не зависят от зачатков извне, но старение ЦП 1 происходит быстрее (индекс старения в ЦП 1 в 2 раза выше, чем в ЦП 2). Это подтверждается и большей долей старых особей в ЦП 1.

Таким образом, данные ценопопуляции *D. heterophyllum* ssp. *ovalifolium* находятся в относительно стабильном состоянии, которое обеспечивается семенным способом размножения и высокой долей особей генеративного периода. Не наблюдается существенных отклонений онтогенетического спектра конкретных ценопопуляций от характерного спектра, что также говорит о стабильном состоянии ценопопуляций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории России в Восточном Забайкалье проходит северная граница ареала *Dracoscephalum heterophyllum* Benth. subsp. *ovalifolium* A. Budantz. Этот вид относится к моноцентрической каудексовой биоморфе. Его онтогенез полный. Размножение осуществляется в основном семенным путем. Вегетативное размножение наступает в конце онтогенеза, не приводит к разрастанию особи и не играет существенной роли в самоподдержании ценопопуляций.

Ценопопуляции, исследованные в этом районе, несмотря на низкую семенную продуктивность особей, достаточно стабильны. Анализ ценопопуляций выявил наличие мономодальных онтогенетических спектров с максимумом на средневозрастных генеративных особях. Оценка состояния ценопопуляций показала, что все исследованные ценопопуляции нормальные, полночленные, зрелые.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность д-ру биол. наук А.Ю. Королюку, аспирантке ЦСБС СО РАН Н.А. Дулеповой за помощь в описании сообществ и д-ру биол. наук, профессору В.А. Черёмушкиной за ценные советы.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 08-04-00329а, № 12-04-00104а.

ЛИТЕРАТУРА

- Базилевская Н.А.** Дикорастущие технические растения Киргизии // Проблемы Киргизской ССР. М.; Л., 1936. Т. 2. С. 263–272.
- Глотов Н.В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
- Денисова Г.Р.** Жизненные формы рода *Dracoscephalum* L. горных систем Северной Азии // Изв. АН Респ. Тадж. Отд. биол. и мед. наук. 2008. № 3(164). С. 22–29.
- Денисова Г.Р., Черёмушкина В.А.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Dracoscephalum peregrinum* L. (*Lamiaceae*) в Сибири // Раст. мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 54–60.
- Животовский Л.А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А.** Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 32 с.
- Одум Ю.** Экология. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Пешкова Г.А.** Род *Dracoscephalum* L. – Змееголовник // Флора Сибири: *Pyrolaceae–Lamiaceae*. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 170–185.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Смирнова О.В.** Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 206 с.
- 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, С.В. Юзепчук. М.; Л., 1954. Т. XX. 555 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)** / Под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии)** / Под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М., 1988. 182 с.
- Черёмушкина В.А.** Биология луков Евразии. Новосибирск, 2004. 277 с.
- Singh V., Karahi B.K., Srivastava T.N.** Medicinal herbs of Ladakh especially used in home remedies // Fitoterapia. 1996. V. 67, No. 1. P. 38–48.