

Ахмедов А.К.¹, Черёмушкина В.А.², Шомуродов Х.Ф.³¹Самаркандский государственный университет, г. Самарканд, Узбекистан
E-mail: rakbar@rambler.ru²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия
E-mail: cher.51@mail.ru³Институт генофонда растительного и животного мира АН РУз, г. Ташкент, Узбекистан
E-mail: h.shomurodov@mail.ru

ОНТОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LAGOCHILUS INEBRIANS* В УЗБЕКИСТАНЕ

Исследование онтогенеза *L. inebrians* полукустарничковой жизненной формы показало, что в условиях Узбекистана продолжительность жизни особей *L. inebrians* не менее 25 лет. Как правило, онтогенез особей неполный, они часто не доживают до постгенеративного периода. В старом генеративном состоянии наступает полная партикуляция особей, и образуется компактный клон. Самоподдержание ценопопуляций происходит только семенным путем. Сравнение онтогенетической структуры ценопопуляций *L. inebrians* в разных эколого-фитоценологических условиях обитания показало, что спектр всех ценопопуляций центрированный с пиком на средневозрастных генеративных особях. Плотность колебалась от 0,7 до 2,6 особей на квадратный метр. Оценка возрастной (Δ) и эффективности (ω) ценопопуляций показала, что большинство ценопопуляций зрелые. Ценопопуляция, расположенная по бортам реки, берег которой ежегодно смывается весенними селевыми потоками приближается к стареющей, зреющая выявлена в эремурсово-полынном сообществе, где создаются благоприятные условия для семенного возобновления и выживания подростка. Оценка ценопопуляций по комплексу организменных (и популяционных) признаков показала, что организменный и популяционный оптимумы не совпадают: наиболее развиты особи в антропогенно нарушенных местообитаниях, однако популяционные показатели в таких ценопопуляциях низкие. Наиболее стабильное существование ценопопуляций отмечено при средних значениях популяционных и организменных признаков.

Ключевые слова: ценопопуляция, онтогенез, онтогенетическая структура, *Lamiaceae*, полукустарничек *Lagochilus inebrians*, Республика Узбекистан.

Зайцегуб опьяняющий – *Lagochilus inebrians* Bunge (семейство *Lamiaceae* Lindl) – полукустарничек высотой от 20 до 60 см. Среднеазиатский эндем. На территории Узбекистана обитает в предгорных равнинах и низких предгорьях, останцах, на каменистых обнажениях, галечниках и выносах рек, по лессовым холмам, щебнистым склонам, в эфемероидно-разнотравном, эремурсово-полынном, гармалово-разнотравном, разнотравно-полынном, янтаково-разнотравном (верблюжья колочка) и других растительных сообществах. Вне Узбекистана встречается в Таджикистане и Туркмении [1], [2]. Наиболее плотные заросли *L. inebrians* в пределах Узбекистана наблюдаются в предгорьях и горах в пределах Самаркандской, Джизакской, Навоинской и Сурхандарьинской областей [3].

Наряду с другими лекарственными растениями *L. inebrians* заготавливается местным населением. Используется надземная часть, в основном листья и цветы. Листья содержат четырехатомный спирт лагохилин (0,6–2%), эфирное масло (0,03%) и соли кальция, витамин К. Обладает выраженным кровоостанавливающим действием [4]–[7].

Цель исследования – изучение онтогенеза и онтогенетической структуры природных ценопопуляций *L. inebrians* в условиях Узбекистана.

Объекты и методы исследования

Исследования проводили в вегетационный период 2009–2014 гг. в 9 ценопопуляциях (ЦП) *Lagochilus inebrians*. Описания растительных сообществ, где проводилось изучение структуры ценопопуляций, сделаны согласно общепринятым геоботаническим методам [8].

подавляющее большинство изученных ценопопуляций расположено на

Нуратинском хребте (7 ЦП), одна ценопопуляция была обнаружена в предгорьях Келиф-Шерабадских гряд на юге Узбекистана и ещё одна в Кызылкумах (хребет Тамдытау), где количество среднеголетних осадков составляет 100–345 мм. Из всех изученных ценопопуляций 7 отмечено в сообществах, где доминировали виды рода *Artemisia* L., остальные были зарегистрированы в составе разнотравно-янтаковом сообществе и в растительной группировке с участием *Krascheninnikovia ewersmanniana* (Stschegl.

ex Losinsk.) Grub. Общее проективное покрытие травостоя составило 40–50%, а доля *L. inebrians* в нем не превышает 12%

ЦП 1. Джизакская обл., Фаришский р-н, Нурагинский хребет, перевал Ухум; N 40°55'109, E 66°80'289, h=785 м над ур. м. Разнотравно-янтаковое (*Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Fisch., *Poa bulbosa* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Carex pachystylis* J. Gay, *Cousinia resinosa* Juz., *Bromus danthoniae* Trin.) сообщество. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) – 30–40%, проективное покрытие вида (ПП) – 6–8 %.

ЦП 2. Навоийская обл., Нурагинский р-н, Нурагинский хребет, окрестности населенного пункта Сентаб; N 40°63'246, E 66°65'231, h=560 м над ур. м. Разнотравно-полынное (*Artemisia tenuisecta* Nevski, *Peganim harmala* L., *Alhagi pseudalhagi*, *Capparis herbacea* Willd., *Cousinia resinosa*) сообщество. ОПП – 35–40%, ПП вида – 4–6%.

ЦП 3. Джизакская обл., Фаришский р-н, окрестности населенного пункта Хаят; N 40°56'293, E 66°82'273, h=759 м над ур. м. Эремурусово-полынное (*Artemisia sogdiana* Schrenk, *Eremurus olgae* Regel) сообщество. ОПП – 40–50%, ПП вида – 10–12%.

ЦП 4. Навоийская обл., Тамдынский р-н, хребет Тамдытау; N 41°41'008, E 64°33'160, h=417 м над ур. м. Ферулово-полынное (*Artemisia juncea* Kar. & Kir., *Artemisia turanica* Krasch., *Ferula kuzylkumica* Korov.) сообщество. ОПП – 30–40%, ПП вида – 1–2%.

ЦП 5. Самаркандская обл., Кушрабатский р-н, Нурагинский хребет, окрестности населенного пункта Шавона; N 40°51'192, E 66°18'112, h=705 м над ур. м. Эфемероидово-полынное (*Artemisia diffusa* Krasch. ex Poljak., *Carex pachystylis*, *Iris songarica* Schrenk, *Poa bulbosa*) сообщество. ОПП – 40–50%, ПП вида – 2–3%.

ЦП 6. Самаркандская обл., Кушрабатский р-н, Нурагинский хребет, окрестности населенного пункта Шавона; N 40°10'374, E 66°37'224, h=730 м над ур. м. Эфемерово-полынное (*Artemisia diffusa*, *Alyssum turkestanicum* var. *desertorum* (Stapf.) Botsch., *Bromus danthoniae*, *Roemeria refracta* DC) с участием адраспана (*Peganim harmala*) сообщество. ОПП – 30–40%, ПП вида – 1–2%.

ЦП 7. Сурхандарьинская обл. Байсунский р-н, Келиф-Шерабадские гряды, окрестности населенного пункта Узункудуксай; N 40°47'234, E 64°01'070, h=626 м над ур. м. Растительная

группировка вдоль сухого ручья (*Krascheninnikovia ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Grub., *Lagochilus inebrians*, *Hordeum leporinum* Link, *Poa bulbosa*). ОПП – 5–8%, ПП вида – 1–2%.

ЦП 8. Джизакская обл., Фаришский р-н, окрестности населенного пункта Учкулач; N 40°44'395, E 67°29'228, h=493 м над ур. м. Осоково-каперсово-полынное (*A. diffusa*, *Capparis spinosa*, *Carex pachystylis*) сообщество. ОПП – 30–40%, ПП вида – 4–6%.

ЦП 9. Джизакская обл., Фаришский р-н, Нурагинский хребет, предгорья Балыкклитау; N 40°24'579, E 67°17'442, h=439 м над ур. м. Зайцегубово-осоково-полынное (*Artemisia diffusa*, *Carex pachystylis*, *Lagochilus inebrians*) сообщество. ОПП – 35–45%, ПП вида – 2–4%.

Подробно онтогенез *L. inebrians* в природных условиях ранее никем не исследован. Изучение онтогенеза проводили с использованием общепринятых методов и подходов [9]–[12]. При описании строения взрослых особей вида опирались на представления о структуре полукустарничков И.Г. Серебрякова [13], Е.И. Рачковской [14]. Структуру ценопопуляций изучали методом трансект. В каждой ценопопуляции заложено от 10 до 150 площадок по 1 м². Онтогенетическую структуру ценопопуляции определяли как соотношение в ценопопуляции особей разных онтогенетических состояний. За счетную единицу принималась особь. Онтогенетические спектры построены по методике, предложенной А.А. Урановым [10]. При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном онтогенетическом спектре [15]. Ценопопуляции характеризовали по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [16] с использованием следующих демографических показателей: индексы возрастности (Δ) и эффективность (ω) и средняя плотность.

Оценка состояния ценопопуляций проведена по методике Л.Б. Заугольной [15], основанной на оценке комплекса признаков. Каждый признак разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале, затем каждому классу присваивался балл: наименьший балл соответствовал наименьшим показателям признака. Положение каждой исследованной ЦП оценивалось по сумме баллов соответственно величине каждого признака. Для оценки состояния ценопопуляций выбраны *организменные* признаки:

1) число генеративных побегов на особь; 2) длина побега; 3) биомасса особи; 4) репродуктивное усилие особи (P/U), и популяционные – 5) доля молодой фракции растений ($j-v$); 6) доля генеративной фракции ($gl-g2$); 7) индекс возрастности ценопопуляций; 8) плотность особей *L. inebrians* на 1 м^2 .

Результаты и их обсуждение

В естественных условия обитания *L. inebrians* размножается только семенами. Семена прорастают в середине февраля – начале марта. Всхожесть не превышает 26% [17].

Проросток (p) *L. inebrians* представляет собой однопобеговое растение с семядольными и зелеными листьями, хорошо выраженным гипокотилем и главным корнем. При прорастании семян гипокотиль выносит 2 семядоли эллиптической формы над поверхностью почвы. В пазухах семядольных листьев закладываются открытые почки. На оси разворачиваются два ассимилирующих листа обратнойцевидной формы. Длина зеленых листьев 0,6–0,8 см (с черешком), ширина 0,2–0,3 см. Главный корень длиной 2,0–3,0 см. Длительность несколько недель.

После отмирания семядолей особи переходят в ювенильное (j) онтогенетическое состояние. Нарастая моноподиально, у растений формируется 6–8 метамерный удлинённый побег высотой 1,5–2,5 см. Зеленые листья имеют пластинку обратнойцевидной формы. Длина листа 0,5–1,0 см, ширина 0,3–0,5 см. Боковые открытые почки закладываются в пазухах всех листьев и состоят из 2 зачаточных метамеров и конуса нарастания. Главный корень достигает 4,0–6,0 см в длину.

Во второй половине лета, после прекращения роста главного побега, раскрываются пазушные почки в его нижней части, разворачиваются пролептические удлинённые побеги, состоящие из 1–2 метамеров, несущие ассимилирующие листья. Образуется разветвлённый первичный побег. Спящими остаются почки в пазухах семядольных и 1–3 пар нижних ассимилирующих листьев, реже 1–2. Особи переходят в имматурное состояние (im). Часть листьев постепенно желтеет и отмирает. Длина листовой пластинки (вместе с черешком) 2,0–3,0 см, ширина листа 0,5–0,8 см (6–8 пар). Главный корень 6,0–8,0 см длины, в его апикальной части развиваются 1–2 боковых корня. К концу вегетационного сезона за счет контрак-

тильной деятельности главного корня гипокотиль вытягивается в субстрат. Большая часть разветвлённого побега отмирает. Сохраняется от 2 до 4 метамеров с открытыми почками. Семядольный узел оказывается на поверхности субстрата.

На второй год особи переходят в виргинильное (v) состояние. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Замещающие побеги возобновления развиваются из почек семядольного узла или первого метамера. Развертывание обычно двух, реже четырех почек приводит к формированию куста. Побеги замещения от 1,5 до 2,8 см длиной, представлены сближенноузловым участком из 3–4 метамеров с длиной междоузлия не более 1 мм и расставленноузловым из 6–7 метамеров с длиной междоузлия до 2 мм, несущих ассимилирующие листья с пазушными почками. Листья первого метамера лопатчатые, остальные трехлопастные. Листья (с черешком) достигают 1,0–2,0 см длины, и 0,5–0,8 см ширины. Жилкование в ходе онтогенеза не изменяется, оно пальчато-краевое. Из почек расставленноузлового участка годичного побега развиваются силлептические побеги до 1,3 см. К концу вегетационного сезона большая часть побега замещения отмирает. Сохраняется сближенноузловой участок с открытыми почками, расположенными выше субстрата. Он покрывается перидермой, древеснеет, разрастается и становится первым звеном будущей симподиальной скелетной оси. К осени гипокотиль и базальная часть главного корня утолщаются до 3–4 мм. Длина главного корня увеличивается до 30–40 см, в апикальной части он ветвится до III порядка. Таким образом, к концу виргинильного состояния образуется 2 скелетные оси: одна из почки семядольного узла, вторая из почки первого метамера, реже ветвление осуществляется по типу дихазия. В дальнейшем особи вида развиваются как полукустарнички. Длительность состояния 1 год.

На третий год особи зацветают. Куст образован 1–3 генеративными (g_j) и 3–5 моноциклическими удлинёнными вегетативными побегами. Генеративный побег состоит из 4 укороченных и 6–8 удлинённых метамеров. Побег заканчивается открытым фрондозным тирсом, состоящим, из супротивно расположенных, редуцированных до 1 цветка, дихазиев. Как и в виргинильном состоянии, вегетативные и генеративные побеги ветвятся, образуя силлептические боковые побеги,

отмирающие к осени вместе с большей частью материнского побега. Во второй половине лета в базальной части генеративных побегов раскрываются почки, формируя пролептические побеги, состоящие из 2, реже 3 коротких метамеров (но не розеточных) и несущие открытую верхушечную почку. Их верхушечная почка сохраняется до следующего года. Весной из неё развернется удлинённый годичный генеративный или вегетативный побег. Остальные побеги погибают. Таким образом, начиная с 4 года жизни, у молодых генеративных особей из расположенных в базальной части материнского побега почек развиваются озимые моноциклические генеративные побеги возобновления, ежегодно отмирающие до зоны возобновления, расположенной над поверхностью почвы. Л.Н. Дорохина [18] назвала такие побеги монокарпическими побегами полукустарничкового типа. Их базальные части становятся многолетними и образуют в дальнейшем скелетную ось. Растения в молодом генеративном состоянии имеют, как правило, 2–3 короткие косоортотропные симподиально нарастающие скелетные оси толщиной 0,4–0,6 см. Длина генеративного побега постепенно увеличивается до 10 см. Главный корень темно-желтого цвета, его длина 35–45 см. Боковые корни утолщаются и ветвятся до IV порядка. В этом онтогенетическом состоянии растения находятся 5–6 лет.

В зрелом генеративном состоянии (g_2) особи достигают максимальных размеров. Куст состоит из 4–6(8) озимых моноциклических удлинённых разветвленных генеративных побегов высотой от 10 до 60 см с зелеными листьями тройчато-лопастные формы (табл.1). В структуре генеративного побега выделяются зона возобновления

(3–4 короткометамерный участок с почками) и зона обогащения, несущая в нижних метameraх вегетативные, а в вышележащих - генеративные побеги (паракладыи). Главное соцветие – тирс из супротивно расположенных дихазиев, редуцированных до 2 цветков, длиной 8,0–10 см. Число паракладий варьирует от 2 до 6, их длина 4,0–6,0 см. После отмирания длиннометамерной части побегов базальные части могут срастаться и утолщаться. Число симподиальных осей достигает 4–8, их длина не более 2,0–4,0 см, толщина 2,0–3,0 см. Нереализованные почки на многолетних годичных приростах становятся спящими. В этом состоянии происходит неполная партикуляция. Отмирание начинается с тканей первичного побега и частично охватывает базальную часть главного корня. Главный корень достигает 25–35 см, ветвится до IV порядка. Длительность зрелого генеративного состояния 10–12 лет.

В старом генеративном состоянии (g_3) наступает полная партикуляция особей, и образуется компактный клон, состоящий из 2 и более партикул. В каждой партикуле развивается 3–4 разветвленных генеративных побега высотой 12,0–15,0 см. Листья у генеративных побегов увеличиваются в размерах и достигают 1,5–2,5 см длины и 0,6–1,2 см. ширины. Число паракладий в зоне обогащения сокращается до 1–2, напротив, увеличивается число силлептических вегетативных побегов. Число цветков в дихазии редуцируется до 1. Помимо озимых генеративных побегов из пролептических почек возобновления развиваются удлинённые годичные побеги до 4,0–6,0 см, не принимающие участие в построении многолетней основы растений и отмирающие полностью в год образования. Постепенно часть скелетных

Таблица 1 – Характеристика зрелых генеративных особей *Lagochilus inebrians* в разных ценопопуляциях

№ ЦП	Генеративный побег		Каудекс		Число каудикул, шт,	Биомасса особи, г	Репродуктивное усилие
	Число, шт.	Длина, см	Диаметр, см	Длина, см			
2	9,5±1,8	29,5±1,4	2,6±0,3	2,9±0,3	4,3±0,7	42,6±5,8	37,1±5,6
3	6,7±0,5	28,0±1,4	2,5±0,2	2,7±0,3	4,0±0,5	34,6±4,4	28,5±3,8
4	6,7±0,8	26,9±1,3	1,2±0,1	1,5±0,2	2,7±0,2	14,9±1,2	10,8±1,2
5	6,0±0,7	20,3±0,8	1,3±0,1	1,6±0,1	3,5±0,3	13,9±1,8	10,9±1,9
6	8,4±0,7	23,8±1,5	1,5±0,1	1,9±0,2	4,1±0,4	20,5±3,7	16,6±3,4
7	7,9±0,7	26,8±1,8	1,5±0,1	2,4±0,2	3,4±0,4	25,2±2,3	21,0±2,3
8	7,8±1,3	23,3±1,7	1,2±0,1	1,9±0,2	5,8±0,5	29,4±6,3	25,2±5,9
9	9,6±1,9	25,1±2,0	1,5±0,1	1,9±0,2	6,0±0,6	41,5±6,2	32,5±5,9

осей в партикуле разрушается, число партикул в клоне сокращается из-за их отмирания. Главный корень также разрушается, но каждая партикула связана с его живой частью.

Особи субсенильного (*ss*) состояния – кустящиеся партикулы, состоящие из 2–3 удлинённых вегетативных побегов высотой не более 2,0–4,0 см. Вегетативные побеги несут от 6 до 8 пар зелёных листьев ювенильного типа на длинных черешках до 1,0–1,5 см длины. Возобновление побегов происходит из спящих почек, расположенных на многолетних частях осей. Особи сенильного состояния (*s*) образованы 1–3 удлинёнными побегами, развернувшимися из спящих почек, сохранившихся на живых участках осей. Побег несет 4–6 пар листьев ювенильного типа. Часть главного корня сохраняется. Постгенеративный период длится 2–3 года.

Таким образом, в условиях Узбекистана продолжительность онтогенеза особей *L. inebrians* не менее 25 лет. Часто онтогенез заканчивается в старом генеративном состоянии.

Подробно онтогенетическая структура ценопопуляций *L. inebrians* ранее никем не изучалась. Наши исследования выявили, что изученные ценопопуляции нормальные, но неполноценные (табл. 2). Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно семенным путем. Исходя из особенностей биологии вида: низкая всхожесть семян, быстрый переход к цветению и замедленные темпы развития особей в зрелом генеративном состоянии, характерным спектром ценопопуляций этого вида будет центрированный тип с пиком на средневозрастных генеративных особях.

Все исследованные ценопопуляции с центрированным онтогенетическим спектром, что в целом совпадает с характерным видовым спектром. Доля средневозрастных генеративных особей в ценопопуляциях варьируют от 38,8% (ЦП 6) до 84,2% (ЦП 3). В большинстве ЦП (ЦП 1, 2, 4, 6, 7) в момент исследования отсутствовал подрост (*j*, *im*, *v*). Это связано с нерегулярным семенным возобновлением, затрудненным прорастанием семян и гибелью подростка в результате смыва верхней части почвы во время весенних селевых потоков. Последнее особенно ярко выражено в ЦП 7. Общая площадь этой ценопопуляции не превышает 4–5 гектаров. В ней численность особей исследуемого вида составляет около 400–500 экземпляров, все они находились в генеративном и постгенеративном онтогенетическом состоянии и росли по бортам сухого ручья. Средневозрастные и старые генеративные особи сохраняются благодаря мощной корневой системе, глубоко проникающей в почву. Аналогичные факторы приводят к отсутствию ювенильных и иматурных особей в ЦП 6, в которой отмечена только небольшая доля виргинильных особей (4,5%). Кроме того, на численность и приживаемость подростка отрицательное влияние оказывают сухость климата, высокая температура и постоянные ветра, уносящие семена растений на удаленные расстояния, как это наблюдается в ЦП 4, изученной в центральной части пустыни Кызылкум. Минимальная доля прегенеративной фракции в ЦП 1 и её отсутствие в ЦП 2 – результат не только нерегулярного семенного возобновления, но и бессистемного выпаса скот. Гибель неокрепших особей происходит в результате стравливания и вытаптывания скотом

Таблица 2 – Демографические показатели ценопопуляций (ЦП)
Lagochilus inebrians

№ ЦП	Онтогенетические группы, %								Δ	ω	Р на м ²	Тип ЦП
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>				
1	0	0	0	2,7	44,6	52,7	0	0	0,39	0,89	0,7	Зрелая
2	0	0	0	6,2	68,8	250	0	0	0,54	0,93	0,8	«»
3	0	10,5	2,6	2,7	84,2	0	0	0	0,44	0,89	1,9	«»
4	0	0	4,5	18,2	70,5	6,8	0	0	0,46	0,92	1,1	«»
5	20	5,7	5,7	20	42,9	5,7	0	0	0,32	0,68	1,8	Зреющая
6	0	0	4,5	29,9	38,8	16,4	10,4	0	0,49	0,82	2,2	Зрелая
7	0	0	0	18,2	54,6	13,6	9,1	4,5	0,54	0,84	1,1	«»
8	3,1	5,2	7,3	29,2	38,6	16,6	0	0	0,42	0,81	1,6	«»
9	2,3	3,5	7,7	26,5	44,8	15,2	0	0	0,42	0,83	2,6	«»

Примечание: Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; Р – плотность.

растительности, так как обе ценопопуляции произрастают в окрестностях населенных пунктов, где основным источником дохода является скотоводство. В ЦП 3 и 5, как и в остальных ценопопуляциях, абсолютный максимум в спектре приходится на средневозрастные генеративные особи (84,2% и 42,3% соответственно). Но, в отличие от описанных выше ценопопуляций, в их присутствии особи прегенеративной фракции (14% в ЦП 3 и 32% в ЦП 5), чему, вероятно, способствует наличие в составе сообществ таких мощных видов, как *Egremigus olgae*, *Iris songarica*, в тени которых прорастание семян более успешное. ЦП 8 и 9 изучены на предгорной равнине принуратинских останцовых гор на участках, где в недалёком прошлом стояли отары, что благоприятно сказалось на семенном возобновлении вида и наличии особей всех прегенеративных групп.

Высокий процент средневозрастных генеративных растений во всех обследованных ценопопуляциях, с одной стороны, определяется элиминацией молодых фракций в результате различных факторов, а с другой, с постепенным увеличением продолжительности жизни особей в генеративном периоде. Отсутствие или минимальная доля особей в правой части спектра в большинство случаев связано с частым отмиранием особей в постгенеративном периоде и со сбором крупных особей *L. inebrians* местным населением в качестве лекарственного сырья. Плотность особей в обследованных ценопопуляциях колебалась от 0,7 до 2,6 особей на 1 м² (табл. 1). Оценка возрастности (Δ -дельта) и эффективности (ω -омега) ценопопуляций показала, что большинство ценопопуляции – зрелые. Из них две зрелые ценопопуляции приближаются к стареющим ($\Delta = 0,54$, $\omega = 0,84-0,93$): ЦП 7 располагалась по бортам ручья, берега которого ежегодно смываются во время весенних селевых потоков, ЦП 2 подвержена интенсивной антропогенной нагрузке. И только ЦП 5 – зреющая ($\Delta = 0,32$, $\omega = 0,68$), изученная на северных отрогах Нуратинского хребта. В ней отмечено максимальное значение молодых особей, что приводит к формированию двухвершинного онтогенетического спектра, отражающего волнообразное развитие этой ценопопуляции из-за нерегулярного семенного возобновления.

Оценка состояния ценопопуляций выявила их отличие по комплексу организменных и популяционных признаков. Максимальные значения ор-

ганизменных признаков (20 и 19 баллов, рисунок) имеют особи, растущие в разнотравно-полынном и зайцегубово-осоково-полынном сообществах (ЦП 2 и 9), что связано с расположением ЦП около населенных пунктов или в местах бывших стоянок (отар), где в субстрате содержался высокий уровень органических веществ. В этих ЦП высота побега и их число, биомасса особи *L. inebrians* достигают наибольших значений, также установлены высокие показатели репродуктивного усилия. Минимальные значения (5 и 9 баллов) всех организменных признаков отмечены у особей, произрастающих в эфемероидово-полынном (ЦП 5) и ферулово-полынном (ЦП 4) сообществах. Резкое снижение значений параметров связано, во-первых, с наличием в этих сообществах крупных растений *Ferula kuzylkumica* и *Iris songarica*, подавляющих рост генеративных побегов *L. inebrians* в начале вегетационного сезона, во-вторых, с недостатком влаги в этих местообитаниях. В остальных ценопопуляциях организменные признаки имеют средние значения (от 11 до 15 баллов).

По совокупности популяционных признаков наибольшая сумма баллов отмечена в ЦП 3 (17 баллов), она образована за счет большой доли генеративных особей (g1 и g2), высокой плотности популяции и среднего значения молодой фракции растений (рисунок). Наиболее низкие популяционные показатели (9 баллов) оказались в ЦП 7, в которой наблюдаются низкая плотность, полное отсутствие молодой фракции и преобладание в ЦП старых генеративных, субсенильных и сенильных особей. Ценопопуляция находится в сукцессивном состоянии и, несмотря на центрированный онтогенетический спектр, приближается к стареющей. Для большинства ЦП сумма балловой оценки не намного выше. Чаще всего это связано с низкой долей молодых и генеративных особей. Нерегулярное возобновление, плохое прорастание семян, накопление старых особей отражается в небольших колебаниях суммы баллов от 10 до 12.

Анализ балловых значений организменных и популяционных признаков показал, что наибольшая сумма баллов характерна для ЦП 2, 3 и 9, но в ЦП 2 и 9 она достигается за счет высокой жизнестойкости особей. Таким образом, экологического оптимума вид достигает в разнотравно-полынном и зайцегубово-осоково-полынном сообществах, где в результате выпаса скота накапливаются органические соединения, благоприятно влияющие

на рост растений, что выражается в максимальных значениях числа генеративных побегов, биомассы особей и репродуктивного усилия (табл. 1). Но из-за стравливания в ЦП 2 отсутствует подрост, а в ЦП 9 низка доля генеративных особей (табл. 2). В ЦП 3 особи характеризуются средней жизненностью, в то время как популяционные показатели (доля генеративных особей, репродуктивное усилие и возрастность ценопопуляции) имеют максимальные значения или приближаются к ним (рисунок), что позволяет говорить о популяционном оптимуме вида в эремурово-полынном

сообществе. В остальных ценопопуляциях сумма баллов колебалась от 18 до 26.

Заключение

Исследование онтогенеза *L. inebrians* полукустарничковой жизненной формы показало, что в условиях Узбекистана продолжительность жизни особей *L. inebrians* не менее 25 лет. Как правило, онтогенез особей неполный, они часто не доживают до постгенеративного периода. В старом генеративном состоянии наступает полная партикуляция особей, и образуется компактный клон.

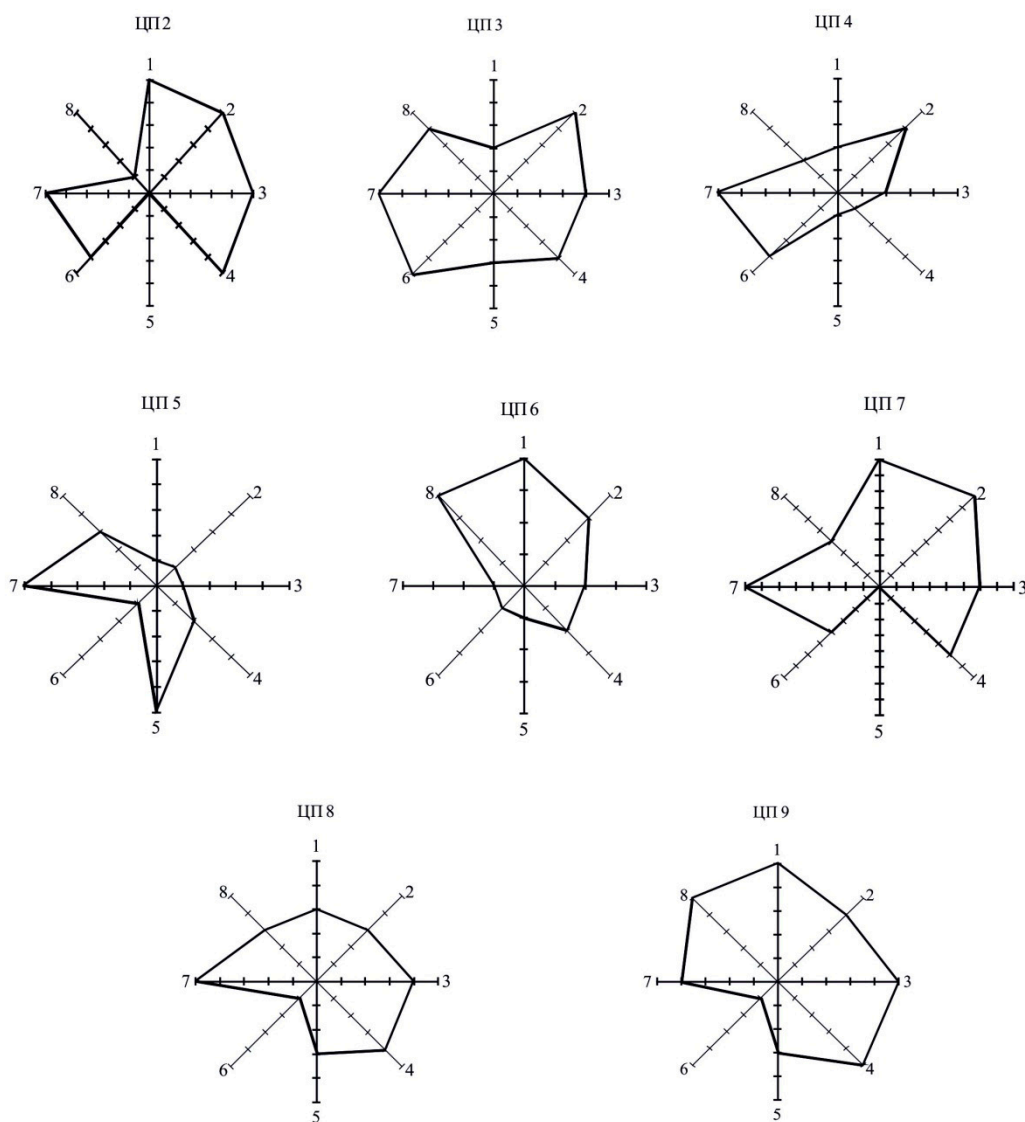


Рисунок 1 – Балловая оценка состояния ценоотических популяций

Признаки *организменные*: 1) число генеративных побегов на особь; 2) длина побега; 3) биомасса особи; 4) репродуктивное усилие особи (Р/У); *популяционные* – 5) доля молодой фракции растений ($j-v$); 6) доля генеративной фракции ($g1-g2$); 7) индекс возрастности ценопопуляций; 8) плотность особей *L. inebrians* на 1 м^2 .

Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно семенным путем. Сравнение онтогенетической структуры ценопопуляций *L. inebrians* в разных эколого-фитоценологических условиях обитания показало, что спектр всех ценопопуляций центрированный с пиком на средневозрастных генеративных особях. Плотность колебалась от 0,7 до 2,6 особей на м². Оценка возрастности (Δ) и эффективности (ω) ценопопуляций показала, что большинство ценопопуляций зрелые. Ценопопуляция, расположенная по бортам реки, берег которой ежегодно смывается весенними селевыми потоками приближается к стареющей,

зреющая выявлена в эремурсово-пыльном сообществе, где создаются благоприятные условия для семенного возобновления и выживания подраста. Оценка ценопопуляций по комплексу организменных и популяционных признаков показала, что организменный и популяционный оптимумы не совпадают: наиболее развиты особи в антропогенно нарушенных местообитаниях, однако популяционные показатели в таких ценопопуляциях низкие. Наиболее стабильное существование ценопопуляций отмечено при средних значениях популяционных и организменных признаков.

11.05.2017

Список литературы:

1. Введенский, А.И. Род *Lagochilus* Bunge – Заячья губа / А.И. Введенский // Флора Узбекистана. – Ташкент, 1961. – Т. 5. – С. 364–373.
2. Цукерваник, Т.И. Род *Lagochilus* Bunge / Т.И. Цукерваник // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. – Ташкент, 1987. – Т. 9. – С. 119–133.
3. Икрамов, М.И. Род лагохилус Средней Азии / М.И. Икрамов. – Ташкент, 1976. – 184 с.
4. Халматов, Х.Х. Основные лекарственные растения Средней Азии / Х.Х. Халматов, И.А. Харламов. – Ташкент, 1984. – 156 с.
5. Сравнительное изучение дикорастущей и культурной форм *Lagochilus inebrians* / Зайнутдинов У.Н. и др. // Химия растит. сырья. – 2011. – №2. – С. 189–190.
6. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. – М.: 2001. – 264 с.
7. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л.: 1950. – Вып. 6. – С. 3. – 204 с.
8. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – №2. – С. 7–34.
9. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976. – 217 с.
10. Серебряков, И.Г. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР / И.Г. Серебряков // Проблемы современной ботаники. – М.; Л., 1965. – Т. 2. – С. 17–22.
11. Рачковская, Е.И. К биологии пустынных полукустарничков / Е.И. Рачковская // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л., 1957. – Вып. 11. – С. 5–87.
12. Заугольнова, Л.Б. Структура популяций семенных растений и их мониторинг: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Л.Б. Заугольнова. – СПб., 1994. – 70 с.
13. Животовский, Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяции / Л.А. Животовский // Экология. – 2001. – №1. – С. 3–7.
14. Икрамов, М.И. К биологии и экологии *Lagochilus inebrians* Bunge. В кн.: Использование растительных ресурсов и повышение продуктивности культурных растений / М.И. Икрамов. – Ташкент, 1967. – С. 60–63.
15. Дорохина, Л.Н. Морфогенез жизненной формы полукустарника у сантолистной полыни (*Artemisia santolinifolia* Turcz.) / Л.Н. Дорохина // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1970. – №2. – С. 53–58.

Сведения об авторах:

Ахмедов Акбар Киличаевич, ассистент кафедры ботаники и физиологии растений Самаркандского государственного университета
140104, Узбекистан, г. Самарканд, Университетский бульвар, 15, e-mail: rakbar@rambler.ru

Черемушкина Вера Алексеевна, заведующая лабораторией интродукции лекарственных и пряно-ароматических растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, доктор биологических наук, профессор
630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, т. (383) 3399762, e-mail: cher.51@mail.ru

Шомуродов Хабибулло Файзуллаевич, заведующий лабораторией геоботаники и экологии растений Института генофонда растительного и животного мира АН РУз, кандидат биологических наук
100053, Узбекистан, г. Ташкент, ул. Боги шамол, 232, т. (99871) 2890465, e-mail: h.shomurodov@mail.ru