

*На правах рукописи*



БОБОКАЛОНОВ Кобилджон Азаматович

**БИОМОРФОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *ZIZIPHORA* L.  
И СТРУКТУРА ИХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ  
В ТАДЖИКИСТАНЕ**

03.02.01 – «Ботаника»

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2020

Работа выполнена в Институте ботаники, физиологии и генетики растений АН Республики Таджикистан.

Научный руководитель — доктор биологических наук, профессор  
Черёмушкина Вера Алексеевна.

Официальные оппоненты: Гуреева Ирина Ивановна,  
доктор биологических наук, профессор,  
ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский  
Томский государственный университет»,  
профессор;

Абрамова Лариса Михайловна,  
доктор биологических наук, профессор,  
заслуженный деятель науки РФ и РБ,  
Южно-Уральский ботанический сад-институт —  
обособленное структурное подразделение  
ФГБНУ Уфимского ФИЦ РАН,  
главный научный сотрудник.

Ведущая организация — Федеральное государственное бюджетное образова-  
тельное учреждение высшего образования «Марийский государственный универси-  
тет» (г. Йошкар-Ола).

Защита состоится 1 декабря 2020 г. в 13<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного  
совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН  
по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383) 330–19–86.

E-mail: botgard@ngs.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального  
сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <http://csbg-nsk.ru>.

Автореферат разослан 6 октября 2020 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Храмова Елена Петровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Усиливающееся глобальное изменение климата и антропогенное воздействие на экосистемы Центральной Азии делают актуальными работы по выявлению и сохранению биологического разнообразия горных территорий Азии. Изучение биоразнообразия, как правило, проводится на разных уровнях организации: видовом, популяционном и ценоотическом. Интерес к популяционным исследованиям, как к методу мониторинга растений, в том числе ресурсных, возрастает и, тем самым, расширяет сферу применения результатов таких исследований. Сведения о биологии вида и структуре его ценопопуляций дают возможность определить дальнейшее развитие популяций и ответную реакцию на неблагоприятные воздействия внешних факторов (Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Harper, 1977; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994; Жукова, 1995).

За последнее десятилетие сильно возрос интерес к лекарственным растениям, однако их широкое применение, интенсивная и хаотичная заготовка в Таджикистане приводят к истощению их природных популяций. К видам, испытывающим большую антропогенную нагрузку, относятся представители рода *Ziziphora* L., биология которых ранее не была изучена в Таджикистане.

По литературным данным, в мировом масштабе род *Ziziphora* включает около 30 видов и подвидов, которые распространены в Средиземноморье, Передней и Центральной Азии (Юзепчук, 1954; Mabblerley, 1997). Для территории Таджикистана в настоящее время приведено пять таксонов (Кочкарева, 1986), четыре из которых – многолетние полудревесные растения, один – однолетник. Почти все виды рода *Ziziphora* являются лекарственными растениями и широко используются как в народной медицине, так и в фармакологии (Ходжиматов, 1989; Кароматов, 2015; Nadaf et al., 2013; Gholivand et al., 2014; Farukh et al., 2015). В связи с этим, всестороннее изучение видов рода *Ziziphora* и разработка мероприятий по их устойчивому использованию являются актуальными.

В настоящее время существуют отрывочные данные по онтогенезу *Z. clinopodioides* Lam., изученному на территории Горного Алтая и Казахстана (Кононенко, 1972; Черемушкина и др., 2002). Таким образом, всестороннее изучение видов, объединенных родством, становится особенно актуальным и перспективным.

**Цель** нашей работы – изучение биоморфологических особенностей видов рода *Ziziphora*, произрастающих на территории Таджикистана, и выявление закономерностей устойчивого существования их ценопопуляций в разных эколого-географических условиях.

### **Задачи:**

1. Выявить эколого-фитоценоотическую приуроченность видов рода *Ziziphora*, произрастающих на территории Таджикистана.
2. Провести анализ биоморфологического разнообразия видов рода.
3. Изучить онтогенез видов рода *Ziziphora*, формирующих разные биоморфы, и выявить его поливариантность.
4. Исследовать онтогенетическую структуру ценопопуляций видов рода *Ziziphora* в разных эколого-ценоотических и географических условиях Таджикистана.
5. Дать оценку состояния ценопопуляций по комплексу признаков (популяционным и организменным).
6. Изучить семенную и биологическую продуктивность видов.

**Научная новизна.** Впервые изучены жизненные формы *Z. interrupta* Juz., *Z. suffruticosa* Pazij et Vved., *Z. clinopodioides*, *Z. pamiroalaica* Juz., произрастающих на территории

Таджикистана, и уточнены особенности морфологической структуры взрослых особей полудревесных растений. У *Z. pamiroalaica* впервые описано формирование 3 жизненных форм: полукустарник, полукустарничек и подушка как результат адаптации к разнообразным условиям Памиро-Алая. Впервые изучен онтогенез 4 видов и установлен их характерный (центрированный) онтогенетический спектр. Выявлена поливариантность онтогенеза: размерная, морфологическая и по темпам развития. Описаны особенности онтогенетической структуры ценопопуляций видов рода, установлено многообразие спектров и их зависимость от эколого-фитоценологических условий произрастания и степени антропогенной нагрузки. Дана оценка состояния ценопопуляций с использованием организменных и популяционных признаков и выявлен эколого-фитоценологический оптимум. Для видов впервые изучены прорастание семян, семенная и биологическая продуктивность.

**Теоретическая и практическая значимость.** Результаты работы являются вкладом в фундаментальную биоморфологию и популяционную биологию растений. Полученные данные по морфологии и популяционной биологии позволяют прогнозировать поведение видов в различных типах и поясах растительности Памиро-Алая. Материал по онтогенетической структуре и состоянию ценопопуляций видов следует учитывать при разработке мер природопользования и мониторинга природных популяций. Данные по биологической продуктивности можно рекомендовать для сбора сырья. Результаты работы могут быть использованы в преподавании курсов морфологии растений, спецкурсов биоморфологии и популяционной биологии растений в таджикских вузах.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Широкое распространение видов рода *Ziziphora* в Таджикистане обусловлено формированием в разнообразных условиях обитания трех разных полудревесных жизненных форм (полукустарник, полукустарничек, подушка), образующихся в результате изменения положения зоны возобновления и пространственного расположения скелетных осей, и наличием двух типов онтогенеза.

2. Устойчивое существование видов в растительных сообществах Таджикистана связано с формированием зрелых ценопопуляций с центрированным типом спектра. Оптимум произрастания для представителей рода *Ziziphora* складывается в эколого-ценологических условиях, в которых организменные и популяционные признаки имеют максимальные равнозначные показатели.

**Апробация результатов.** Республиканская научная конференция «Состояние биологических ресурсов горных регионов в связи с изменениями климата» (Хорог, 2016); VII Международная конференция «Экологические особенности биологического разнообразия» (Душанбе, 2017); Первая всероссийская (с международным участием) научная конференция «Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость регионов: современное состояние и перспективы» (Кологрив, 2018); Всероссийская молодежная научно-практическая конференция с международным участием «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2018); Седьмая научная конференция с международным участием «Современные тенденции развития технологий здоровьесбережения» (Москва, 2019); VIII Международная конференция «Экологические особенности биологического разнообразия» (Худжанд, 2019).

**Публикации.** По теме диссертация опубликовано 9 работ, в том числе 2 работы в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК, и 1 статья – в издании из базы данных Web of Science.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложений. Библиографический список включает 238 источников, в том числе 21 – на иностранных языках. Работа изложена на 213 страницах, содержит 22 рисунка, 23 таблицы и 4 приложения. Все таблицы и рисунки выполнены автором.

## **Глава 1 Общая характеристика объектов исследования**

Кратко рассмотрена история изучения рода *Ziziphora*. Показано, что по современным данным (The Plant list) род включает 27 таксонов, в том числе 10 подвидов. Для территории Средней Азии приводится 10 видов (Туляганова, 1987). На территории Таджикистана встречается 5 вида рода *Ziziphora*: *Z. clinopodioides* Lam., *Z. interrupta* Juz., *Z. suffruticosa*, *Z. pamiroalaica* Juz., *Z. tenuior* L. (Юзепчук, 1954; Кочкарева, 1986). На основании анализа литературных данных (Иконников, 1963; Кочкарева, 1986; Сафаров, 2015) и собственных наблюдений (Хисориев и др., 2016; Бобокалонов, 2017; Бобоев и др., 2019), установлена приуроченность видов рода на высотах от 350 до 4600 м над ур. м. к следующим поясным группам формаций, описанных П.Н. Овчинниковым (1954): *низкотравным полусаваннам, шибляку, чернолесью, арчовникам, крупнотравным полусаваннам, субальпийским лугам и степям, опустыненно-трагакантовым степям и криофильным пустошам.*

Показано, что растительное сырьё видов обладает лекарственным потенциалом из-за содержания биологически активных веществ: эфирные масла с высоким содержанием монотерпеновых соединений, в частности, пулегона, изоментола и тимола, а также флавоноиды, танины, фитонциды и другие компоненты. Присутствие данных компонентов обуславливает противовоспалительный, антигистаминный, антибактериальный и фунгицидный эффекты (Ходжиматов, 1989; Акобиршоева, 2017). С лечебной целью у особей видов рода *Ziziphora* заготавливают надземную часть растения и сушат в тени.

## **Глава 2 Краткое представление о биоморфологии и популяционной биологии растений**

В главе обсуждаются разные подходы авторов к трактовке «жизненная форма» (Серебряков, 1962; Тихомиров, 1963; Голубев, 1968, 1972; Зозулин, 1968; Нухимовский, 1973, 1997; Алеев, 1980; Серебрякова, 1980; Девиз-Соколова, 1981; Шафрановой и др., 2009; и др.). Описаны направления изучения жизненных форм и принципы их классификации (Серебряков, 1962; Зозулин, 1968; Серебрякова, 1971; Голубев, 1972; Чистякова, 1988; Нухимовский, 2002; Савиных, 2000; 2003; Савиных, Черемушкина, 2015), приведены представления о жизненных формах полудревесных растений (Стешенко, 1953; Рачковская, 1957; Беспалова, 1965; Серебряков, 1965; Голубев, 1973; Дорохина, 1970; 1978; Гатцук, 1974; Бутник, 2001). Рассмотрены подходы к понятию «онтогенез» у растений и его периодизации (Работнов, 1950а; Смелов 1951; Уранов, 1975; Жукова, 1983; Ценопопуляции растений, 1988). Приведены типы поливариантности онтогенеза у высших растений (Злобин, 1989; Жукова, 1995; 2001; Савиных, 2006; Османова, 2007; Курченко, 2012). Даны представления об онтогенетической структуре ценопопуляций растений разных жизненных форм и различные подходы к их оценке (Работнов, 1950б, 1969; Уранов, 1975; Заугольнова и др., 1988, 1993; Злобин, 1989; Заугольнова, 1994; Черемушкина, 2004; Марков, 2012). Проанализированы литературные данные по репродукции цветковых растений, а именно биологии семенного размножения (Работнов, 1960; Старикова, 1963; Ходачек, 1970; Вайнагий, 1973, 1974, 1990; Левина, 1981; Тюрина, 1984; Боронникова, 1999; Злобин, 2000; и др.).

### Глава 3 Объекты и методы исследования

Объекты исследования – 4 многолетних вида рода *Ziziphora*: *Z. clinopodioides*, *Z. interrupta*, *Z. suffruticosa*, *Z. pamiroalaica*. Материал собран в течение 2015–2019 гг. на территории Таджикистана в различных поясах и типах растительных сообществ.

Жизненную форму растений характеризовали по взрослым особям, находящимся в средневозрастном генеративном состоянии, согласно эколого-морфологической концепции Варминга-Серебрякова (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1980). Для этого был проанализирован весь собранный нами гербарный материал (более 500 листов), а также гербарные коллекции, представленные в гербарном фонде Института ботаники физиологии и генетики растений АН РТ. При разделении жизненных форм полудревесных растений придерживались представлений Л.Н. Дорохиной (1970) и Л.Е. Гатцук (1974).

При изучении онтогенеза была принята концепция его дискретного описания (Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975; Заугольнова и др., 1988). При выделении фаз морфогенеза использовали подходы, применяемые разными авторами в работах по жизненным формам (Серебряков, 1962; Шафранова, 1967; Гатцук, 1968; Ценопопуляции растений, 1976; Савиных, Черемушкина, 2015). Морфологическое описание особей выполнено с применением сравнительно-морфологического метода. Для характеристики онтогенетических состояний, помимо качественных признаков, использовали количественные признаки, полученные на 25–30 растениях. Длительность жизни особей и скелетных осей определяли по числу годичных колец на поперечном срезе базальной части корня и основания скелетной оси.

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Заугольнова, 1994). Всего изучена 41 ценопопуляция 4 видов в разных эколого-ценотических условиях произрастания, проанализировано около 7780 особей разного онтогенетического состояния. Тип ценопопуляции определяли по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). Сравнение спектров одного вида осуществлялось по критерию сходства Л.А. Животовского (1979). В качестве интегральных характеристик структуры ценопопуляций использованы следующие демографические показатели:  $\Delta$  – индекс возрастности (Уранов, 1975),  $\omega$  – индекс эффективности (Животовский, 2001), средняя и экологическая плотность (Одум, 1986). Геоботанические описания фитоценозов с участием видов *Ziziphora* выполнены по общепринятой методике (Корчагин, 1964). Выявлен видовой состав, общее проективное покрытие травостоя (ОПП), проективное покрытие вида (ПП). Названия видов высших растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995) и уточнены по The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>).

Оценку состояния ценопопуляций проводили с использованием организменных и популяционных признаков (Заугольнова, 1994). Для этого диапазон каждого признака разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Результаты оценок представлены в виде многоосевых диаграмм.

При оценке семенной продуктивности была использована общепринятая методика (Вайнагий, 1974; Левина, 1981) с определением потенциальной и реальной семенной продуктивности и коэффициента семенной продуктивности. Подсчеты проводили на 30 побегах в каждой ценопопуляции. Особенности прорастания семян изучали на семенах, собранных из природных популяций. Проращивали семена в чашках Петри в 3-ратной повторности при комнатной температуре от 22 до 24 °С.

Полученные материалы обработаны статистически: определялись среднее арифметическое, его ошибка, стандартное отклонение, минимальные и максимальные значения признака. Оценка достоверности средних значений устанавливалась по критерию Стьюдента (Зайцев, 1984) при 95 %-ном уровне значимости. Статистические характеристики получены при помощи программ Excel и Statistica.

#### Глава 4 Онтогенез видов рода *Ziziphora*

У исследованных видов рода *Ziziphora* описано 3 моноцентрические жизненные формы: полукустарник, полукустарничек, подушка. Наиболее часто встречаемая жизненная форма – полукустарничек. Она присуща всем видам. Полукустарник и подушка формируются только у особей *Z. pamiroalaica*.

**ПОЛУКУСТАРНИЧЕК.** Жизненная форма полукустарничка формируется у особей *Z. interrupta*, *Z. suffruticosa*, *Z. clinopodioides* и у *Z. pamiroalaica* в поясе криофильной растительности и высокогорных степей на высоте 3100–4000 м над ур. м. (Черемушкина, Бобкалонов, 2000а, б).

Куст взрослой особи полукустарничковой жизненной формы в генеративном периоде состоит из разветвленных скелетных осей, образованных ортотропными и анизотропными дициклическими побегами формирования возрастающих порядков ( $n + 1$ ) и их системами, а также разветвленного главного корня (рисунок 1).

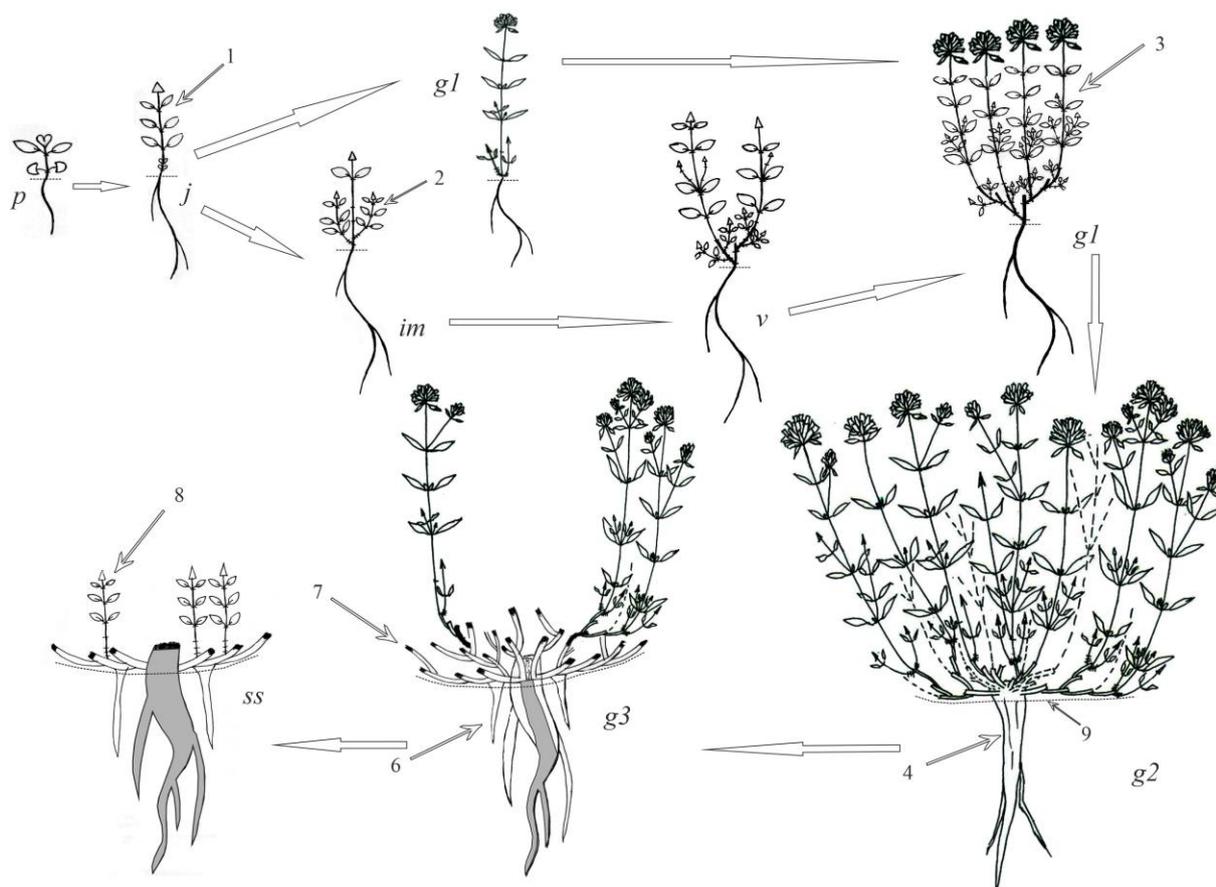


Рисунок 1 – Онтогенез *Ziziphora suffruticosa*.

1 – ортотропный вегетативный побег, 2 – первый годичный прирост вегетативного дициклического побега, 3 – дициклический генеративный побег, 4 – главный корень, 5 – побеги обогащения, 6 – вторичный стержневой придаточный корень, 7 – отмершая скелетная ось, 8 – моноциклический вегетативный побег, 9 – уровень почвы. Онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – средневозрастное генеративное, g<sub>3</sub> – старое генеративное, ss – субсенильное.

Скелетная ось нарастает симподиально по типу дихазия, реже монохазия или плейохазия из почек укороченных, реже нижних удлинённых метамеров первого годичного прироста (базисимподиальное нарастание). Новые скелетные оси образуются в многолетней базальной части куста из спящих почек. Ортотропные оси располагаются в центре куста, они увеличивают его плотность. Плагитропные оси выносят генеративные побеги на периферию куста и способствуют разрастанию особи.

Онтогенез особей простой, неполный, отсутствует сенильное состояние. Онтогенез особей изученных видов в основных чертах сходен. Однако наблюдаются и отличия (таблица 1).

Таблица 1 – Некоторые особенности онтоморфогенеза особей видов *Ziziphora*

Показатели онтогенеза	Онтогенетическое состояние			
	<i>Z. suffruticosa</i>	<i>Z. interrupta</i>	<i>Z. clinopodioides</i>	<i>Z. pamiroalaica</i>
Первичный разветвленный побег	im	v	im	j
Первичный куст	v	g <sub>1</sub>	im	v
Смена нарастания	v	g <sub>1</sub>	im	v

Общая продолжительность онтогенеза *Z. suffruticosa* – 20–25 лет, *Z. clinopodioides* – 18–20, *Z. interrupta* – 14–16, *Z. pamiroalaica* – 15–18 лет. У *Z. suffruticosa*, *Z. clinopodioides* и *Z. pamiroalaica* продолжительность прегенеративного периода, как правило, 3–4 года, у *Z. interrupta* – 6–6,5 месяцев. Для особей *Z. suffruticosa* и *Z. interrupta* характерна динамическая поливариантность онтогенеза, выраженная в пропуске имматурного состояния, у *Z. suffruticosa* – в сокращении прегенеративного периода до 1 года. Отличаются виды временем формирования разветвленного первичного побега, первичного куста особи и временем смены нарастания побеговой системы.

**ПОЛУКУСТАРНИК.** Полукустарник формируется у особей *Z. pamiroalaica* в низкогорье и в среднегорье на высотах 1200–3000 м над ур. м., произрастающих в поясах арчевников, чернолесья и крупнотравных полусаванн (рисунок 2).

Многолетняя структура взрослой особи представляет собой куст 35–40 см в диаметре и высотой 35–60 см, несущий 16–20 плагитропных и ортотропных симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, состоящих из систем побегов формирования разных порядков и разветвленного главного корня. Скелетные оси образуются из спящих почек базальной части куста и надстраиваются удлинёнными дициклическими побегами формирования, развертывающимися из почки верхнего длинного метамера первого годичного прироста (мезосимподиальное нарастание). Первый годичный прирост с нереализованными почками древеснеет и становится многолетним, второй ежегодно отмирает.

Онтогенез особей этой жизненной формы простой, неполный (отсутствует сенильное состояние), длится 22–24 года. Прегенеративный период продолжительностью 4–5 лет. Смена нарастания растения происходит в имматурном состоянии на 3-й год, в результате отмирания большей части первичного анизотропного удлинённого дициклического побега. Побег замещения II порядка образуется из одной из нереализованных почек, сохранившейся на плагитропной части первого годичного прироста. Формирование первичного куста начинается на 4-й год в виргинильном состоянии. Одновременно с ростом нового побега замещения развертываются боковые почки, что приводит к формированию разветвленной главной скелетной оси. Цветение наступает на 5–6-й год. Первыми цветут 1–3 побега, развернувшиеся в предыдущий год из почек 2–3 нижних длинных метамеров последнего годичного прироста главной скелетной оси. В молодом генеративном состоянии из спящих почек начинают формироваться боковые скелетные оси. Средневозрастное генеративное состояние длится 16–18 лет.

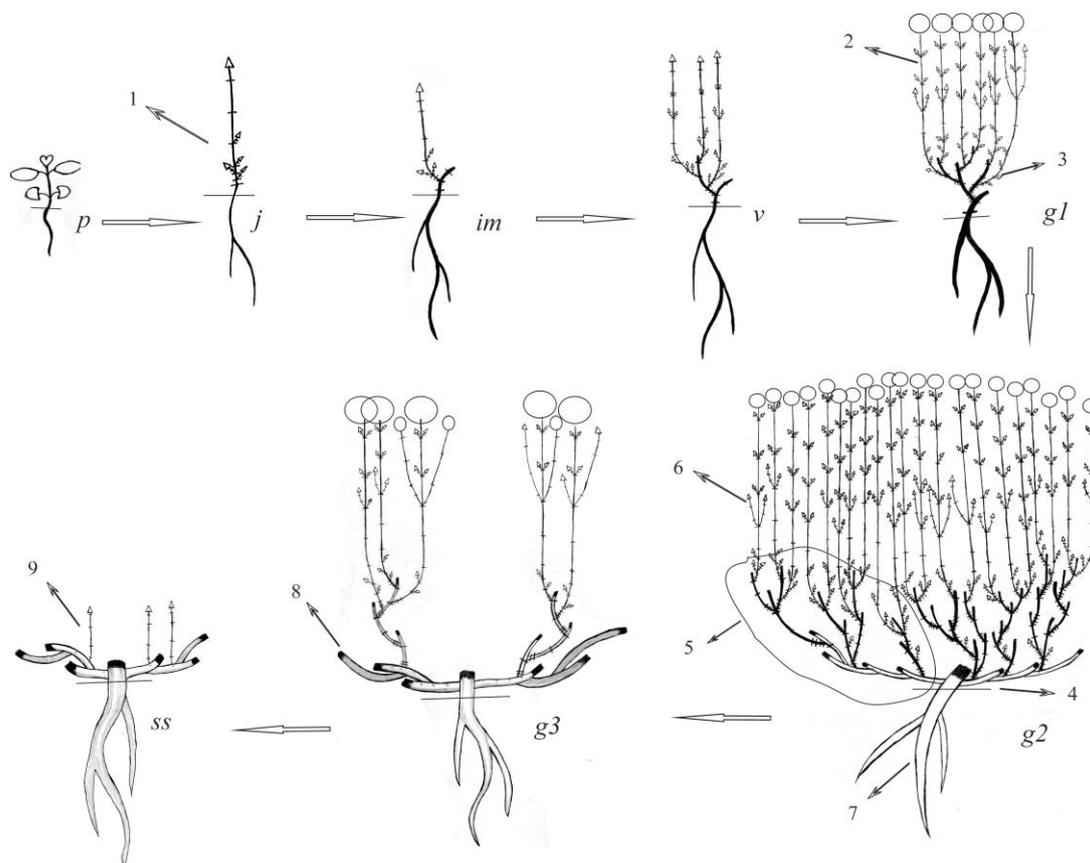


Рисунок 2 – Онтогенез *Ziziphora pamiroalaica* полукустарниковой жизненной формы.

1 – ортотропный вегетативный побег, 2 – дициклический генеративный побег, 3 – моноциклический генеративный побег, 4 – уровень почвы, 5 – разветвленная составная скелетная ось, 6 – побеги обогащения, 7 – главный корень, 8 – отмершая скелетная ось, 9 – моноциклический вегетативный побег.

В кусте плагиотропные скелетные оси образованы 7–9, а ортотропные 3–4 системами побегов формирования. Плагиотропные оси могут укореняться за счет придаточных корней и частично погружаться в субстрат. Засыхание плагиотропных скелетных осей происходит на 10-й год, а ортотропных – на 4-й год их жизни, но они сохраняются в составе куста. В старом генеративном состоянии накапливаются отмершие скелетные оси, новые не образуются. Продолжительность состояния 3–4 года. В субсенильном состоянии разветвляется до 2–3 вегетативных побегов. Длительность состояния – 1 год.

**ПОДУШКА.** Подушковидная жизненная форма формируется у особей *Z. pamiroalaica* в криофильных условиях высокогорий Памира на высоте 4000–4500 м над ур. м. (рисунок 3).

Многолетняя основа подушки строится за счет первого годичного прироста ортотропных и анизотропных удлиненных дициклических побегов разного порядка. Почки, приводящие к возобновлению и ветвлению особи, всегда располагаются выше субстрата. Ежегодный годичный прирост побегов незначительный и одинаков. В центре подушки постепенно накапливаются опад и субстрат. Подушка состоит из плагиотропных и ортотропных скелетных осей. Плагиотропные оси сильно утолщены, несут придаточные корни до 0,2–0,3 см в диаметре и способствуют разрастанию подушки. Они образованы первыми годичными приростами дициклических побегов. Первый годичный прирост этих побегов анизотропный, второй – ортотропный, заканчивающийся соцветием и полностью отмирающий после плодоношения. Длина метамеров анизотропной части составляет 0,3–0,4 см. Многолетняя часть ортотропной скелетной оси образована первыми годичными приростами ортотропных и косоортотропных дициклических побегов 3–4 порядков ветвления и имеет высоту от 2 до 3 см.

Длина первого годичного прироста побегов составляет 1–2 см, в них сохраняются нереализованные почки, которые становятся спящими. Длина второго прироста в среднем  $11,7 \pm 2,4$  см. В результате одинакового прироста и базитонного ветвления ортотропные скелетные оси оказываются выровненными по высоте. В кусте развиваются многочисленные придаточные корни, которые прижимают базальные части побегов к субстрату. Ветвление осей осуществляется за счет перезимовавших почек, расположенных на апогеотропной дуге первого годичного прироста. Нижележащая почка дает начало новому анизотропному побегу, который надстраивает плагитропную скелетную ось, а вышерасположенные почки – ортотропным боковым побегам, принимающим участие в образовании ортотропной скелетной оси. Основные черты развития *Z. pamiroalaica* в целом соответствуют развитию растений-подушек.

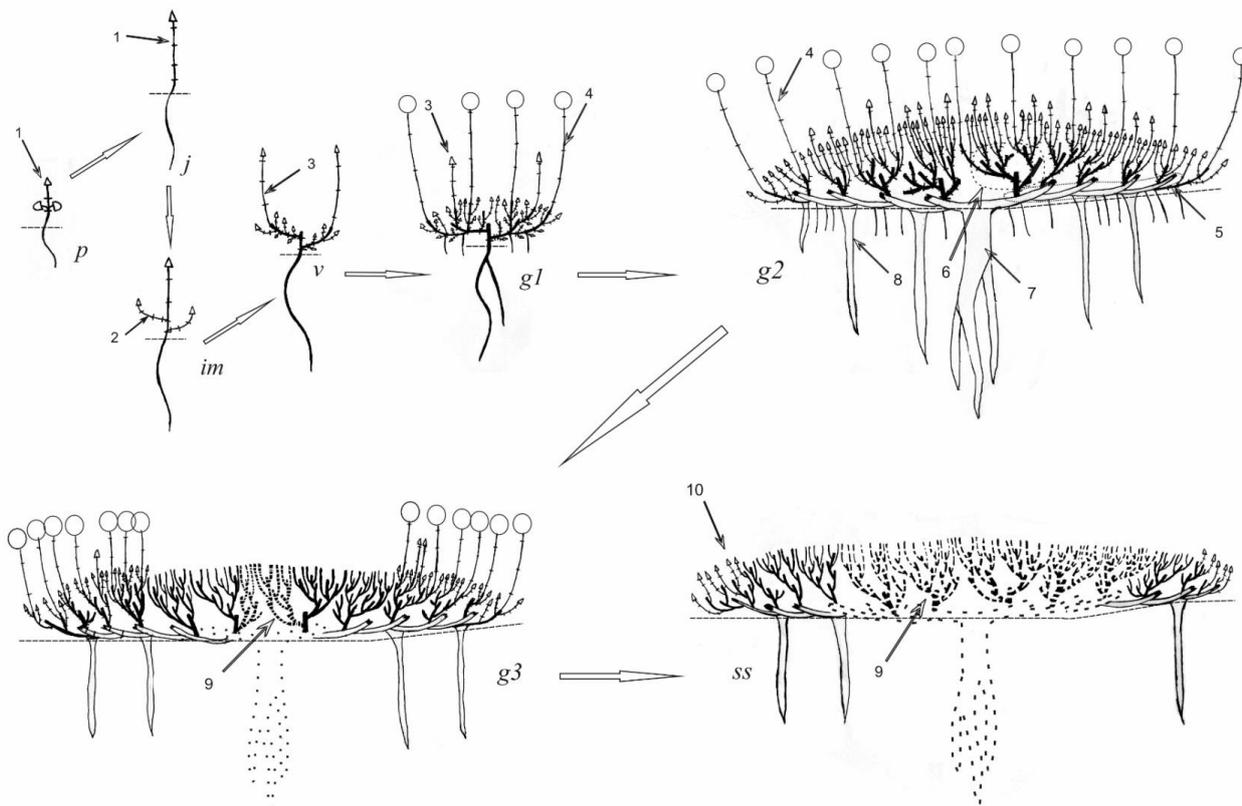


Рисунок 3 – Онтогенез *Ziziphora pamiroalaica* подушковидной жизненной формы.

1 – ортотропный вегетативный побег, 2 – дициклический вегетативный побег, 3 – первый годичный прирост вегетативного дициклического побега, 4 – дициклический генеративный побег, 5 – плагитропная составная скелетная ось, 6 – главный корень, 7 – вторичный стержневой придаточный корень, 8 – отмершие скелетные оси, 9 – моноциклический вегетативный побег.

Онтогенез особей подушковидной жизненной формы сложный и состоит из онтогенеза семенной особи и партикул. В отличие от онтогенеза вышеописанных видов у *Z. pamiroalaica* в экстремальных условиях прегенеративный период сокращается и не превышает 2 лет, а продолжительность всего онтогенеза увеличивается и достигает 28 лет. Формирование подушковидной формы у *Z. pamiroalaica* начинается в онтогенезе поздно, в средневозрастном генеративном состоянии, в то время как у многих растений подушковидная форма роста проявляется уже на начальных этапах развития (Стешенко, 1953; Серебряков, 1962). Также особи исследованного вида отличаются меньшей продолжительностью жизни, по сравнению с другими подушковидными растениями Памира. Недолговечность ортотропных разветвленных скелетных осей приводит к полной партикуляции подушки, наступающей в старом

генеративном состоянии в результате разрушения главного корня и первичного куста. Партикулы не омолаживаются, но способны к дальнейшей партикуляции. Субсенильная подушка состоит из партикул с однолетними вегетативными побегами и большим числом отмерших побегов и скелетных осей. Основу партикул составляют многолетние скелетные оси с несколькими сохранившимися междоузлиями. Из спящих почек развиваются однолетние ортотропные вегетативные побеги, которые быстро отмирают. Корневая система состоит из одного утолщенного и нескольких нитевидных придаточных корней.

## Глава 5 Онтогенетическая структура ценологических популяций видов рода *Ziziphora*

Онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) на территории Таджикистана исследована в разных эколого-географических условиях (таблица 2).

Таблица 2 – Местообитания изученных ЦП видов рода *Ziziphora*

Тип поясности	Вид	№ ЦП	Хребты
Опустыненные низкотравные полусаванны	<i>Z. suffruticosa</i>	1–5	Моголтау, Кураминский
	<i>Z. clinopodioides</i>	7	Моголтау
Шибляк	<i>Z. suffruticosa</i>	6	Кураминский
	<i>Z. clinopodioides</i>	10	Хозрати Шох
	<i>Z. interrupta</i>	17,18	Гиссарский
Арчевники	<i>Z. clinopodioides</i>	8, 11, 13 15, 16	Зеравшанский, Хозрати Шох, Гиссарский, Сарсаракский
	<i>Z. interrupta</i>	19, 20	Хозрати Шох, Петра Первого
	<i>Z. pamiroalaica</i>	22–26	Туркестанский, Зеравшанский, Гиссарский
Чернолесье	<i>Z. clinopodioides</i>	9	Каратегинский
	<i>Z. pamiroalaica</i>	27, 32	Гиссарский, Эмоммаскарат
Крупнотравные полусаванны, субальпийские луга и разнотравные степи	<i>Z. clinopodioides</i>	12, 14	Хозрати Шох, Бабатагский
	<i>Z. interrupta</i>	21	Каратегинский
	<i>Z. pamiroalaica</i>	28–31, 33–35	Гиссарский, Каратегинский Хозрати Шох, Дарвазский,
Криофильная растительность	<i>Z. pamiroalaica</i>	36–41	Северо-Аличурский, Аличурский

Как показывают наши исследования, все виды имеют семенной способ самоподдержания популяций, неполный онтогенез, короткий прегенеративный и длительный генеративный период развития, быстрое старение. Таким образом, по особенностям биологии видов характерный онтогенетический спектр ценопопуляций – **центрированный**.

Все изученные ценопопуляции неполночленные, отсутствуют сенильные особи (исходя из особенностей онтогенеза), в некоторых – постгенеративная фракция (ЦП 4, 9, 10, 21, 22, 26, 37, 38), в редких случаях нет растений прегенеративной группы (ЦП 29, 40, 41) (таблица 3). Выпадение ювенильных особей в спектрах можно объяснить следующими причинами: 1) нерегулярностью семенного возобновления; 2) элиминацией молодых неокрепших особей, растущих на крутых склонах; 3) ускоренными темпами развития и быстрым переходом в имматурное состояние.

По онтогенетическому составу наиболее примечательными оказались ЦП *Z. pamiroalaica*, в которых отсутствует наибольшее число онтогенетических групп (таблица 3). Это связано с широкой экологической амплитудой произрастания вида (от арчевников до криофитона), ярко выраженной морфологической поливариантностью онтогенеза (формирование разных жизненных форм), асинхронностью в темпах развития молодых особей ( $j - v$ ), погодичной изменчивостью прорастания семян и разной степенью антропогенной нагрузки (выпас).

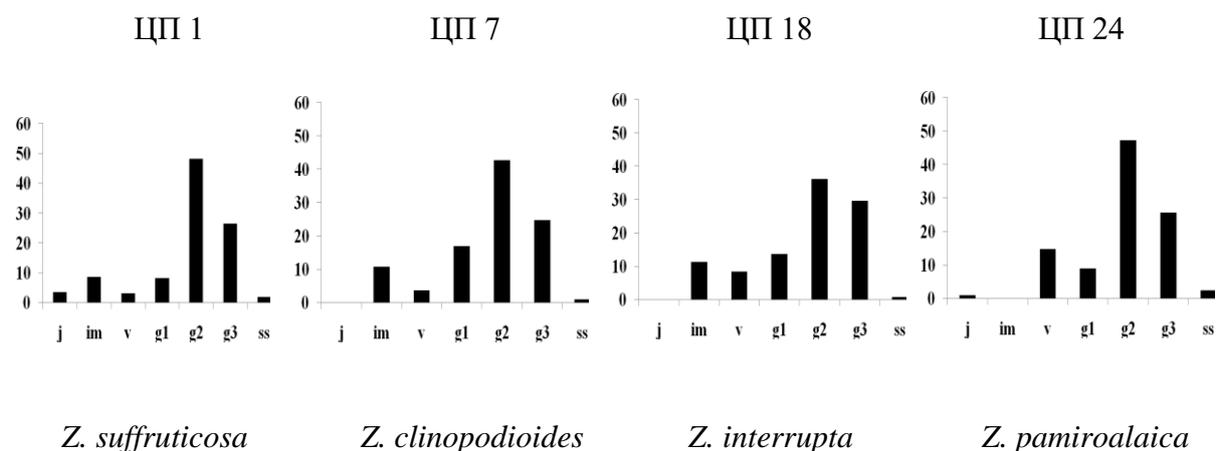
Таблица 3 – Признаки ценопопуляций видов рода *Ziziphora*

Вид	Онтогенетическая структура			$\Delta$	$\acute{o}$	Классификация $\Delta$ – $\acute{o}$	Классификация по абс. тах
	Абсолютный тах	Локальный тах	Отсутствующие группы				
<i>Z. suffruticosa</i>	g <sub>2</sub> , g <sub>3</sub>	im	ss, s	0,42–0,50	0,75–0,79	зрелая, стареющая	зрелая, стареющая
<i>Z. clinopodioides</i>	g <sub>2</sub> , g <sub>3</sub>	im	j, ss, s	0,38–0,59	0,69–0,84	зрелая, стареющая, переходная	зрелая, стареющая
<i>Z. interrupta</i>	g <sub>2</sub> , g <sub>3</sub>	v	ss, s	0,47–0,53	0,75–0,84	зрелая	зрелая, стареющая
<i>Z. pamiroalaica</i>	g <sub>2</sub> , g <sub>3</sub>	im	j, im, v ss, s	0,40–0,63	0,71–0,91	зрелая, стареющая	зрелая, стареющая

Примечание: Рэ – экологическая плотность,  $\Delta$  – возрастность,  $\acute{o}$  – эффективность.

Онтогенетическая структура изученных ЦП имеет два типа спектра: *центрированный* и *правосторонний* (рисунок 4). Центрированный тип спектра формируется, как правило, во всех растительных поясах в слабо нарушенных сообществах (ЦП 1–4, 6, 7, 8, 12, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 24, 26–28, 30, 33–41). Преобладание средневозрастных особей обусловлено длительностью их развития.

*Центрированный тип спектра*



*Правосторонний тип спектра*

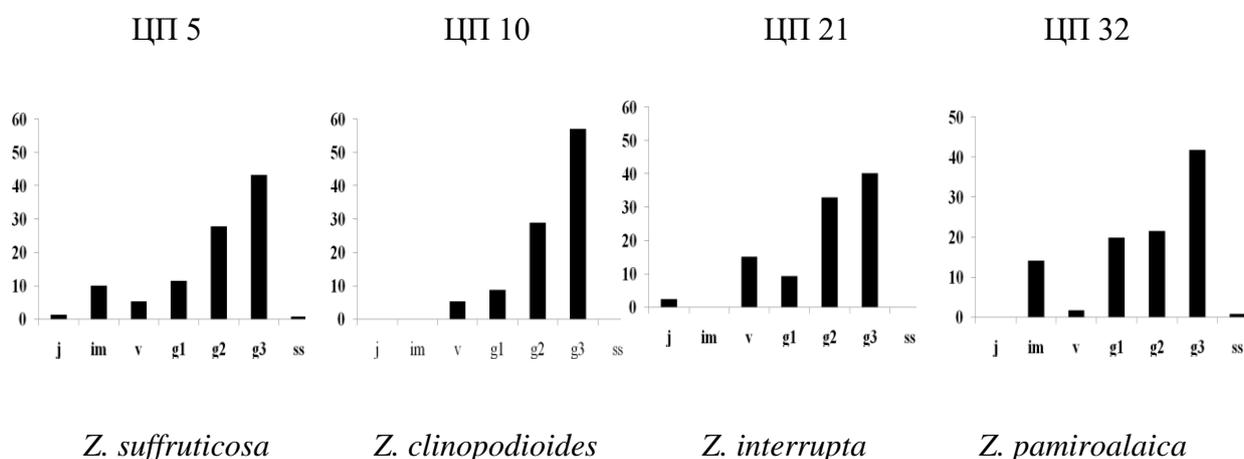


Рисунок 4 – Ценопопуляции с различными типами онтогенетического спектра.

ЦП с правосторонним онтогенетическим спектром (пик на старых генеративных растениях) выявлены в нарушенных сообществах Северного и Центрального Таджикистана (ЦП 5, 9–11, 13, 14, 16, 21, 23, 25, 27, 29, 31, 32). Отклонение конкретных онтогенетических спектров от характерного зависит от разной степени хозяйственной деятельности, влияния эдафических факторов (крутые склоны) и погодных условий (ливневые дожди, сильные ветра) районов исследования.

Двухвершинный спектр свидетельствует о нерегулярности семенного возобновления и разных темпах развития особей в прегенеративном периоде. Совпадение или отклонение онтогенетических спектров ЦП с характерным отражает состояние конкретной ЦП. При совпадении спектров ЦП зрелые, иногда переходные, при отклонении – ЦП стареющие или зрелые, приближающиеся к стареющим.

### Глава 6 Оценка состояния ценогических популяций видов рода *Ziziphora*

Оптимальным состояние ценопопуляций следует считать в том случае, когда наблюдается относительное совпадение высоких значений по сумме баллов организменных и популяционных признаков (Заугольнова, 1994).

В оптимальном состоянии находится ЦП *Z. suffruticosa*, изученная на хребте Моголтау в поясе опустыненных низкотравных полусаванн на высоте 750 м над. ур. м. В этих условиях организменные и популяционные признаки по сумме баллов имеют наибольший характер совпадений, и онтогенетический спектр ценопопуляции не отличается от характерного (ЦП 1). Самая низкая сумма баллов оказалась в ЦП 3, расположенной на Кураминском хребте в формации полынных, где условия обитания наименее благоприятны, поскольку большинство организменных и популяционных признаков находятся на минимуме.

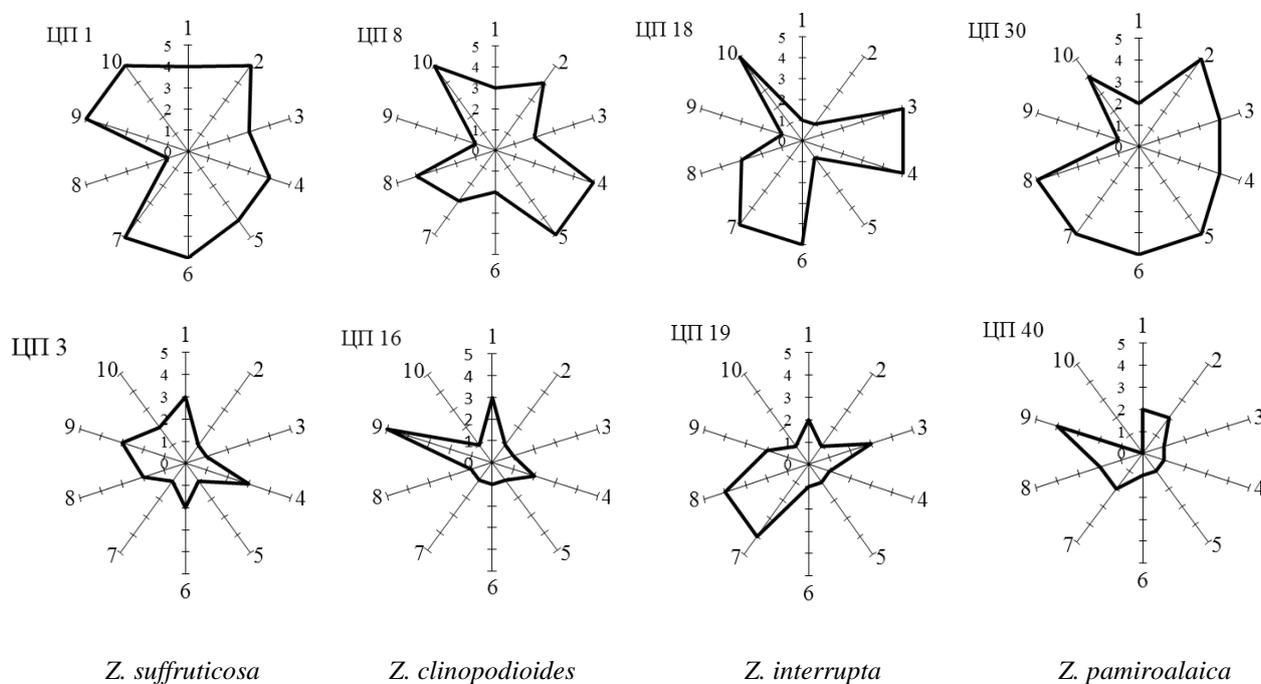


Рисунок 5 – Оценка состояния ценопопуляции видов по организменным и популяционным признакам.

Организменные признаки: 1 – репродуктивное усилие особи; 2 – число цветков в соцветии; 3 – высота растения; 4 – число генеративных побегов; 5 – биомасса особи; популяционные признаки: 6 – плотность особей на м<sup>2</sup>; 7 – проективное покрытие вида (ПП); 8 – доля особей молодой фракции ( $j - g_1$ ); 9 – доля особей генеративной фракции ( $g_2 - g_3$ ); 10 – доля особей старой фракции (ss).

Для *Z. clinopodioides* установлено, что по совокупности всех признаков максимальные значения оказываются в арчевом поясе северного склона Зеравшанского хребта в верховьях р. Шинг на высоте 2200 м над ур. м. (ЦП 8). Наименьшая сумма баллов установлена в ЦП 16, расположенной на Сарсаракском хребте в поясе арчевников, подверженной выпасу, а также в ЦП 13, изученной на крутых глинистых склонах Гиссарского хребта, спускающихся к оз. Искандеркуль.

Анализ состояния ЦП *Z. interrupta* показал, что ЦП 17 и 18, изученные в поясе шибляка на Гиссарском хребте, находятся в оптимальном состоянии. В поясах арчевников и крупнотравных полусаванн на хребтах Каратегинском и Хозрати Шох (ЦП 19 и 21) складываются неблагоприятные условия, в которых показатели всех признаков ЦП минимальные.

Диагностика состояния ЦП *Z. pamiroalaica* показала, что максимальная сумма баллов признаков достигается в ЦП 30, изученной на южном склоне Гиссарского хребта в бассейне р. Варзоб в поясе крупнотравных полусаванн. К оптимальному состоянию приближаются ЦП, расположенные в поясах арчевников, крупнотравных полусаванн и разнотравных степей на хребтах Туркестанском, Зеравшанском, Каратегинском и Хозрати Шох. В этих ЦП суммы баллов организменных и популяционных признаков не всегда совпадают. Так, для развития особей экологические условия арчевников и разнотравных степей более благоприятны, чем крупнотравные полусаванны. Неблагоприятными условиями произрастания *Z. pamiroalaica* оказались чернолесье (ЦП 27) и высокогорье Памира (ЦП 35, 37, 40, 41). Именно в этих местообитаниях организменные и популяционные признаки имели очень низкие значения.

## Глава 7 Семенная и биологическая продуктивность видов рода *Ziziphora*

**Особенности прорастания семян в лабораторных условиях.** Плод изучаемых видов – ценобий, относится к дробной коробочке, внутри которой располагается 4 семени. Семена яйцевидные, продолговато-яйцевидные, гладкие или бугорчатые. Окраска эремов (семян) светло-коричневая, бурая, реже – коричневая. Самые крупные семена отмечены у *Z. pamiroalaica*, масса 1000 семян почти в 1,5 раза больше, чем у других видов. Семена видов в эксперименте очень хорошо набухают, процесс набухания практически не зависит от температуры среды проращивания и полностью заканчивается за 1–2,5 суток с момента увлажнения. Хорошая водопроницаемость покровов семени видов *Ziziphora* указывает на отсутствие у них физиологического покоя и исключает необходимость скарификации или импакции.

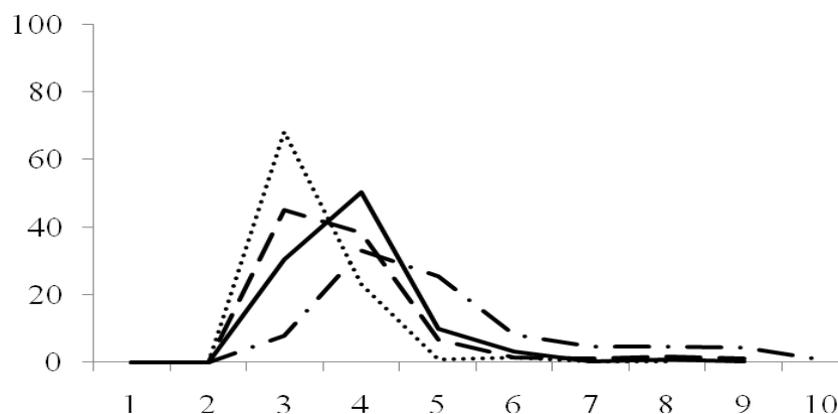


Рисунок 6 – Динамика прорастания семян видов рода *Ziziphora* при температуре 20–24 °С.  
 — *Z. suffruticosa*, — — *Z. clinopodioides*, ..... *Z. interrupta*, — · — *Z. pamiroalaica*.  
 По оси абсцисс – дни прорастания, по оси ординат – число проросших семян.

Лабораторная всхожесть семян *Z. suffruticosa*, *Z. clinopodioides*, *Z. interrupta* колеблется в пределах от 93 до 95 %, несколько ниже у *Z. pamiroalaica* – 88 %. В целом процент прорастания очень высокий, что указывает на высокое качество продуцируемых видами семян. Для видов характерна одновершинная кривая скорости прорастания семян с максимумом на 3-й и 4-й день эксперимента. Быстрее всех прорастают семена *Z. interrupta*, уже на 3-й день проросло 68 % семян. У *Z. suffruticosa* и *Z. clinopodioides* основное количество семян проросло за 2 дня и составило 91 и 90 % соответственно. Растянутое прорастание в течение 7 дней отмечено только у *Z. pamiroalaica*. Такой характер прорастания связан с условиями произрастания видов. Первые три вида росли в нижнем и среднем поясах гор на высоте от 800 до 2200 м над ур. м. в более засушливых условиях в поясе шибляка, а *Z. pamiroalaica* – на высоте от 2800 м над ур. м. в более влажных условиях в поясе крупнотравных полусаванн.

Высокая всхожесть семян и многочисленность генеративных побегов компенсируют невысокий показатель репродуктивного усилия и коэффициента семенной продуктивности соцветия. Это позволяет сохранять устойчивость популяций в различных горных поясах Памиро-Алая. Однако короткий период от набухания до начала прорастания и высокая энергия прорастания семян при резких колебаниях погодных условий могут отрицательно сказаться на дальнейшем существовании и развитии молодых растений.

**Семенная продуктивность.** Виды рода сходны по структуре соцветия – это колосовидный (*Z. interrupta*) и головчатый (остальные виды) тирс, состоящий из многочисленных супротивно расположенных дихазиев. Сравнение показателей потенциальной и реальной семенной продуктивности побега и особи изученных видов, произрастающих в разных эколого-ценотических условиях, показало их сходство (таблица 4). Самые низкие значения ПСП и РСП оказались у *Z. pamiroalaica* в ЦП 37, 40, 41 в поясе криофильной растительности на высотах 3500–4300 м над ур. м. Коэффициент продуктивности для всех видов оказался низким и колебался от 25 до 40 %, только в некоторых ЦП (10, 11, 13) он был выше 40 %.

Таблица 4 – Семенная и биологическая продуктивность видов *Ziziphora*

Признаки		Min-Max значения показателей			
		<i>Z. suffruticosa</i>	<i>Z. clinopodioides</i>	<i>Z. interrupta</i>	<i>Z. pamiroalaica</i>
Семенная продуктивность побега	ПСП	120,3–166,8	98–139	101–194	82,0–156,8
	РСП	44,8–67,1	36–51	34,7–68,4	22–67
	Кпр, %	33,8–41,3	32,2–42,7	32,7–37,9	27,3–44,1
Семенная продуктивность особи	ПСП	3223–8576	4009–8812	4254–9276	1476–11938
	РСП	1164–3066	1514–3090	1491–3504	424–4182
	Кпр, %	32,9–40,1	30,1–44,7	25,9–40,8	25,6–41,2
Сырая биомасса, г/м <sup>2</sup>		145–230	133–262	166–277	15,8–303,0
Воздушно-сухая биомасса, г/м <sup>2</sup>		35,2–67,3	30,4–61,2	37,8–72,1	11,5–68,8

Примечание: ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; Кпр, % – коэффициент продуктивности.

**Биологическая продуктивность видов рода *Ziziphora*.** Низкая продуктивность выявлена у *Z. suffruticosa* в поясе низкотравных полусаванн Кураминского хребта, у *Z. clinopodioides* – в поясе крупнотравных полусаванн Бабатагского хребта, у *Z. interrupta* – в поясе шибляка с фрагментами чернолесья Гиссарского хребта, у *Z. pamiroalaica* – в высокогорных поясах Западного и Восточного Памира (таблица 4). Большая биомасса образуется у *Z. suffruticosa* в поясе низкотравных полусаванн хребта Моголтау, у *Z. clinopodioides* – в поясе арчевников Зеравшанского хребта, у *Z. interrupta* – в поясе шибляка Гиссарского хребта, у *Z. pamiroalaica* – в поясах арчевников, крупнотравных полусаванн и субальпийских лугов различных хребтов. Эти местообитания можно рассматривать в качестве потенциальных источников растительного сырья этих видов.

## ВЫВОДЫ

1. Виды рода *Ziziphora* широко распространены на территории Таджикистана и встречаются в разнообразных растительных формациях и поясах: опустыненных низкотравных полусаваннах, чернолесье, арчевниках, шибляке, крупнотравных полусаваннах, субальпийских лугах, остепненных и высокогорных пустынях на высотах от 600 до 4600 м над ур. м. В высокогорьях виды рода могут выступать доминантами, входя в состав флороценопита «тимьянники». *Z. pamiroalaica* и *Z. suffruticosa* в некоторых поясах образуют самостоятельные группировки, произрастая на каменисто-щебнистых склонах и осыпях.

2. У изученных видов рода *Ziziphora* описано 3 моноцентрические жизненные формы: полукустарник, полукустарничек, подушка. Наиболее часто встречаемая жизненная форма – полукустарничек, она присуща всем видам. Полукустарник и подушка формируются только у особей *Z. pamiroalaica* как адаптация к произрастанию в низкогорье и в среднегорье (полукустарник) и в криоксерофильных условиях высокогорий Памира (подушковидная жизненная форма).

3. Структура взрослой особи видов рода *Ziziphora* представляет собой куст, состоящий из разновозрастных разветвленных скелетных осей, возникших из спящих почек. Скелетные оси надстраиваются симподиально сочлененными дициклическими удлинненными побегими формирования, которые возникают из почек возобновления на их первом годичном приросте. Морфологическая поливариантность, связанная с изменением длины зоны возобновления (от 3–5 до 10–15 см от поверхности почвы), дифференциацией скелетных осей на ортотропные и плагиотропные, приводит у *Z. pamiroalaica* к формированию 3 жизненных форм.

4. Выделено 2 типа онтогенеза. У особей полукустарниковой и полукустарничковой жизненных форм онтогенез простой, продолжительностью от 15–18 до 20–25 лет. У особей, образующих подушку, онтогенез сложный и состоит из сокращенного онтогенеза семенной особи (продолжительность онтогенеза 25–28 лет) и онтогенеза неоднократно партикулирующих дочерних рамет, возникших в старом генеративном состоянии. У *Z. suffruticosa* и *Z. interrupta* выявлена динамическая поливариантность, выраженная в пропуске онтогенетических состояний и быстрых темпах развития особей в прегенеративном периоде.

5. Ценопопуляции изученных видов характеризуются низкой плотностью особей (1,3–4,6 экз./м<sup>2</sup>). Показатели плотности в основном определяются присутствием в ценопопуляции взрослых особей, имеющих хорошо развитую корневую систему, которая позволяет особям удерживаться на крутых каменисто-щебнистых и глинистых склонах.

6. Определен характерный онтогенетический спектр видов, он центрированного типа с максимумом на зрелых генеративных особях. Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций выявило 2 типа спектра: центрированный и правосторонний. Центрированный тип спектра образуется в результате наибольшей продолжительности средневозрастного генеративного состояния, нерегулярности семенного возобновления и поливариантности темпов развития особей в прегенеративном периоде. Правосторонний спектр формируется под влиянием антропогенной нагрузки. При совпадении спектров конкретных ценопопуляции с характерным формируются зрелые и иногда переходные ценопопуляции, при отклонении – стареющие или зрелые, приближающиеся к стареющим.

7. Оценка состояния ценопопуляций по комплексу признаков выявила, что у *Z. suffruticosa* в оптимальном состоянии находится ценопопуляция, изученная на северо-восточном склоне хребта Моголтау в поясе опустыненных низкотравных полусаванн; у *Z. interrupta* – в поясе шибляка на восточном склоне Гиссарского хребта; у *Z. clinopodioides* – в арчевом поясе северного склона Зеравшанского хребта; у *Z. pamiroalaica* – в поясе крупнотравных полусаванн на южном склоне Гиссарского хребта. В этих местообитаниях максимальные значения организменных и популяционных признаков совпадают, что позволяет считать их эколого-фитоценологическим оптимумом для изученных видов.

8. Показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности видов рода *Ziziphora*, произрастающих в разных эколого-ценотических условиях, сходны и находятся в пределах от 1476 до 11 938 (ПСП) и от 424 до 4182 (РСП). Самые низкие значения ПСП и РСП отмечены у *Z. pamiroalaica* на Памире в поясе криофильной растительности. Коэффициент продуктивности для всех видов низкий и колеблется от 25 до 40 %.

9. Наибольшая биомасса особей образуется у *Z. suffruticosa* в поясе низкотравных полусаванн хребта Моголтау, у *Z. clinopodioides* – в поясе арчевников Зеравшанского хребта, у *Z. interrupta* – в поясе шибляка Гиссарского хребта, у *Z. pamiroalaica* – в поясах арчевников, крупнотравных полусаванн и субальпийских лугов различных хребтов Таджикистана. Эти местообитания можно рассматривать в качестве потенциальных источников растительного сырья этих видов.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК

1. Черемушкина, В.А. Жизненная форма, онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Ziziphora suffruticosa* Pazij et Vved. в Таджикистане / В.А. Черемушкина, **К.А. Бобокалонов** // Растительный мир Азиатской России. – 2020. – № 2 (38). – С. 25–33.
2. Черемушкина, В.А. Развитие *Ziziphora pamiroalaica* в экстремальных условиях Памира / В.А. Черемушкина, **К.А. Бобокалонов** // Растительный мир Азиатской России. – 2020. – № 3 (39). – С. 81–87.

### Статьи в изданиях, входящих в международную базу данных Web of Science

3. **Bobokalonov, K.** Seed productivity and dynamics of germination of *Ziziphora* L. species in the Pamir-Alay / Kobil Bobokalonov, Vera Cheryomushkina // Prospects of Development and Challenges of Modern Botany: BIO Web of Conferences. – 2018. – Vol. 11. – 00006. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100006>.
4. **Bobokalonov, K.A.** Ontomorphogenesis and life form Pamiro-Alai endemic *Ziziphora interrupta* (Lamiaceae) / Kobil A. Bobokalonov, Vera A. Cheryomushkina, Mariyo T. Boboev // Plant diversity: status, trends, conservation concept: BIO Web of Conferences. – 2020. – Vol. 24. – 00012. (В печати).

### Статьи в прочих изданиях

5. Хисориев, Х.Х. Распространение видов рода зизифора (*Ziziphora* L.) в Таджикистане / Х.Х. Хисориев, В.А. Черемушкина, **К.А. Бобокалонов**, С.С. Сабоиев // Известия Академии наук Республики Таджикистан. – 2016. – № 3 (194). – С. 7–12.
6. **Бобокалонов, К.А.** Новые местонахождения видов рода зизифора (*Ziziphora* L.) в Таджикистане / К.А. Бобокалонов // Материалы VII Международной конференции «Экологические особенности биологического разнообразия». – Душанбе: Дониш, 2017. – С. 8–10.
7. Бобоев, М.Т. Таксономическое разнообразие флоры северо-придарвазского подрайона гиссаро-дарвазского флористического района (Республика Таджикистан) / М.Т. Бобоев, **К.А. Бобокалонов**, С.Б. Ёкубов, И.Г. Криницын, Ш.Дж. Куллаев // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VII Международной научной конференции. – Йошкар-Ола, 2019. – С. 37–40.
8. **Бобокалонов, К.А.** Структура ценопопуляции *Ziziphora suffruticosa* Pazj et Vved. в северном Таджикистане / К.А. Бобокалонов // Материалы VIII Международной конференции «Экологические особенности биологического разнообразия». – Худжанд, 2019. – С. 11–12.
9. Марамохин, Э.В. Особенности клонального микроразмножения *Ziziphora pamiroalaica* Juz. / Э.В. Марамохин, Д.Н. Зонтиков, К.В. Малахова, И.Г. Криницын, **К.А. Бобокалонов** // Современные тенденции развития технологий здоровьесбережения: сб. науч. трудов по материалам седьмой научной конференции с международным участием. – М.: ВИЛАР, 2019. – С. 400–405.