

13. Одум Ю. Экология. – М., 1986. – Т. 2. – 209 с.

14. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3-7.

15. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Новосибирск, 1987. – 32 с.

16. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола, 1998. – Ч. 1. – С. 146-149.

17. Карнаухова Н.А., Санданов Д.В. Сравнительная оценка популяционной стратегии *Hedysarum alpinum* L. (Fabaceae) в Байкальской Сибири // Сибирский экологический журнал. – 2015. – № 6 – С. 875-882.

References

1. Rastitelnye resursy CCCR: Tsvetkovye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispolzovanie. Semeystva Hydrangeaceae – Haloragaceae. – L., 1987. – 326 s.

2. Karnaukhova N.A. Ontogenez i zhiznennye formy vidov roda Hedysarum L. Yuzhnoy Sibiri // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. – 2015. – № 5 – S. 743-755.

3. Syeva S.Ya., Karnaukhova N.A., Dorogina O.V. Kopechniki Gornogo Altaya / pod red. R.Ya. Plennik. – Gorno-Altaysk, 2008. – 184 s.

4. Flora Sibiri. T. 9: Fabaceae (Leguminosae). – Novosibirsk, 1994. – 280 s.

5. Nukhimovskiy E.L. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy: T. 1. Teoriya organizatsii biomorf. – M., 1997. – 630 s.

6. Zaigolnova L.B., Denisova L.V., Nikitina S.V. Printsipy i metody otsenki sostoyaniya populyatsiy // Byull. MOIP, otd. biol. – 1993a. – № 98 (5). – S. 100-106.

7. Zaigolnova L.B., Smirnova O.V., Komarov A.S., Khanina L.G. Monitoring fitopopulyatsiy // Uspekhi sovremennoy biologii. – 1993b. – № 113 (4) S. 410-414.

8. Zaigolnova L.B. Struktura populyatsiy semennykh rasteniy i problemy ikh monitoringa: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. – SPb., 1994. – 70 s.

9. Tsenopopulyatsii rasteniy. Razvitie i vzaimootnosheniya. – M., 1977. – 134 s.

10. Tsenopopulyatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii). – M., 1988. – 184 s.

11. Vaynagiy I.V. Metodika statisticheskoy obrabotki materiala po semennoy produktivnosti na primere *Potentilla aurea* L. // Rastitelnye resursy. – 1973. – № 9 (2). – S. 287-296.

12. Vaynagiy I.V. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy // Botanicheskiy zhurnal. – 1974. – № 59 (6). – S. 826-831.

13. Odum Yu. Ekologiya. T. 2. – M., 1986. – 209 s.

14. Zhivotovskiy L.A. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost i klassifikatsiya populyatsiy // Ekologiya. – 2001. – № 1. – S. 3-7.

15. Zhukova L.A. Dinamika tsenopopulyatsiy lugovykh rasteniy: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. – Novosibirsk, 1987. – 32 s.

16. Glotov N.V. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy // Zhizn populyatsiy v geterogennoy srede. Ch. 1. – Yoshkar-Ola, 1998. – S. 146-149.

17. Karnaukhova N.A., Sandanov D.V. Sravnitel'naya otsenka populyatsionnoy strategii *Hedysarum alpinum* L. (Fabaceae) v Baykalskoy Sibiri // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. – 2015. – № 6. – S. 875-882.

Работа выполнена в рамках проекта Государственного задания № VI.52.1. и при частичной финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (№ 16-44-040204 р_а).



УДК 581.41:582.794.1 [575.3]

С. Рахимов, Г.Р. Денисова
S. Rakhimov, G.R. Denisova

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ
ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ *FERULA TADSHIKORUM* M. PIMEN. (*FERULA* L.)**

**SOME FEATURES OF UNDERGROUND ORGANS
OF *FERULA TADSHIKORUM* M. PIMEN. (*FERULA* L.)**

Ключевые слова: *Ferula tadshikorum* M. Pimen., клубень стеблевого происхождения, монокарпик, Таджикистан.

Keywords: *Ferula tadshikorum* M. Pimen., tuber of stem origin, monocarpic, Tajikistan.

Исследована подземная сфера *Ferula tadshikorum* М. Пимен. На начальных этапах онтогенеза за счет утолщения гипокотеля и базальных частей полициклического розеточного побега формируется клубень, который развивается в течение 8-25 лет. В последний год жизни все запасные вещества растения тратятся на развитие годичного удлинённого генеративного побега. Растение после вегетации заканчивает цикл своего развития. Длина реповидного клубня 20-30 см. В узлах на клубне развиваются почки, которые чаще всего не трогаются в рост, а становятся спящими. *F. Tadshikorum* – травянистый полурозеточный монокарпик чаще всего с одиночным побегом. В исследованных ценопопуляциях на более богатых почвах отмечены особи, на клубне которых трогаются в рост 1-2 почки и развивается несколько побегов. Все побеги зацветают в один год.

The underground sphere of *Ferula tadshikorum* М. Pimen was investigated. At the initial stages of ontogenesis, due to thickening of hypocotyl and basal parts of polycyclic rosette shoot, a tuber of stem origin is formed which develops for 8-25 years. In the last year of plant life, all spare substances are spent for the development of a yearly extended generative shoot. The plant completes the cycle of its development after vegetation. The length of the turnip-shaped tuber is 20-30 cm. Buds develop in the nodes of the tuber which most often do not begin growing but become dormant. *F. tadshikorum* is a herbaceous semi-rosette monocarpic, most often with a single shoot. In the investigated cenopopulations, on more fertile soils, some individual plants has been found whose 1-2 buds on the tuber begin to grow and several shoots develop. All shoots bloom in the same year.

Рахимов Сафарбек, д.б.н., проф., Таджикский национальный университет, г. Душанбе, Республика Таджикистан. E-mail: safarbek47@mail.ru.

Rakhimov Safarbek, Dr. Bio. Sci., Prof., Tajik National University, Dushanbe, Republic of Tajikistan. E-mail: safarbek47@mail.ru.

Денисова Гульнора Робеховна, к.б.н., с.н.с., лаб. пряно-ароматических растений, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск. Тел.: (383) 334-44-34. E-mail: gulnoria@mail.ru.

Denisova Gulnora Robekhovna, Cand. Bio. Sci., Senior Staff Scientist, Spice and Aromatic Plant Lab., Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Rus. Acad. of Sci., Novosibirsk. Ph.: (383) 334-44-34. E-mail: gulnoria@mail.ru.

Введение

Род *Ferula* L. включает около 190 видов, большинство из которых распространены в Азии. На территории Таджикистана описано 37 видов, произрастающих от пояса шибляка и крупнозлаковых полусаванн до крупнотравных полусаванн, на высоте от 340 до 3600 м над уровнем моря. Интерес к видам этого рода у ученых возник давно. Род представляет собой прекрасный модельный объект для решения ряда вопросов эволюционной морфологии и анатомии растений [1]. Представители этого рода имеют важное практическое значение как кормовые, лекарственные, эфиромасличные и медоносные растения.

Интерес населения к *Ferula tadshikorum* М. Пимен в последние годы возрос. *F. tadshikorum* – один из возможных источников получения смолы асафетида, которую используют для нужд медицинской промышленности и как приправу к различным пищевым продуктам. В самой республике сырье не перерабатывается, сразу после добычи продается за границу. Примерный ежегодный объем заготавливаемого сырья может превышать 150 т, что наносит значительный вред не толькоостоянию популяций *F. tadshikorum*, но и экологии феруловников.

Одной из особенностей видов, произрастающих на территории Средней Азии, является формирование на начальных этапах онтогенеза корнеплода, который издавна используется человечеством. Так, из корнеплода *F. foetidissima* Regel et Schmalh. *F. foetida* (Bunge) Regel получают различные смолы, которые используют для лекарственных целей. В тканях корнеплода *F. sctchurowskiana* Regel et Schmalh., *F. karelinii* Bunge, *F. dubjanskyi* Korov ex Pavl. запасается значительное количество крахмала (29-62%), местное население использует их в пищу [1, 2]. По данным Л.К. Сафина, М.Г. Пименова, из корнеплода *F. dubjanskyi* Korov ex Pavl. готовят муку [1].

Для разработки программ по сохранению *F. tadshikorum* необходим комплексный подход, основой которого является изучение биологии вида. При этом до сих пор остаются спорные вопросы о типе подземного органа, о поликарпичности *F. tadshikorum*.

Цель исследования – определить морфологические особенности и уточнить тип подземного органа *F. tadshikorum*.

Объекты и методы исследования

Как и большинство видов рода *F. Tadshikorum*, Ферула таджиков относится к группе гемизфемероидов – к многолетним растениям ритм развития которых приурочен к периоду весенних дождей (март-апрель); затем наступает длительный период покоя, который совпадает с

жарким летним периодом (летние засухи). Созревание семян происходит в конце весны или в начале лета, после чего растения полностью отмирают. По данным Е.П. Коровина с соавторами, вид является одним из эдификаторов крупнотравных полусаванн, широко распространённых в низогорных районах Южного Таджикистана (600-1500 м над уровнем моря) [3]. Среднегодовое количество осадков составляет около 340 мм [4].

Наши исследования проводились в разнотравно-ячменно-феруловой ассоциации (*Avena trichopylla* C.Koch., *Convolvulus subhirsutus* Regel et Schmalh., *Alhagi canescens* (Regel) Shap. Keller., *Phlomis bucharica* Regel, *Poterium polygamium* Waldstet Kit., *Haplophyllum pppvii* Juss., *Bromus oxyodon* Schreb., *B. donthoniae* (L.) Trin., *Medicago lupulina* L., *M. minima* (L.) Bortolini.) на высоте 1100 м над у.м. на южной экспозиции горы Сарсарак в урочище Мулло-Мона Дангаринского района Таджикистана. Общее проективное покрытие травостоя 80-90%. Видов в сообществе 38. Для изучения строения подземных органов *F. tadshikorum* было выкопано 20 особей.

Жизненная форма *F. tadshikorum* описана по эколого-морфологической классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова [5]. Латинские названия сосудистых растений даны согласно сводке «Флоры Таджикской ССР» [6].

Результаты и их обсуждение

Строение подземных органов видов рода *Ferula* изучали многие ученые. Так, в работах Е.П. Коровина подземная часть видов рода *Ferula* описана как цилиндрическое вздутие реповидной формы [7]. М.Г. Пименов, Е.В. Ключиков [8] и М.Г. Пименов, Т.А. Остроумова [9] в своих работах отмечают, что у некоторых видов рода *Ferula* формируются реповидные стеблекорни, Е.Л. Нухимовский [10] считает, что это реповидный каудекс.

По нашим данным, *F. tadshikorum* – травянистый полурозеточный монокарпик, у особей которого уже на начальных этапах онтогенеза начинается и продолжается до конца жизни формирование реповидного клубня стеблевого происхождения (рис. 1). Он образован сильно разросшейся в толщину базальной частью главного побега. Полициклический монокарпический полурозеточный побег I порядка в течение ряда лет нарастает моноподиально, формируя розеточный побег, укороченная часть ко-

торого входит в состав клубня. Ежегодно на розеточном побеге взрослых вегетативных растений развивается 1-8 пар настоящих листьев с тройчато-рассечённой пластиной. На 8-25-й год верхушечная почка переходит к цветению и развивается удлинённый годичный генеративный побег. Растение после цветения и образования плодов заканчивает цикл своего развития.

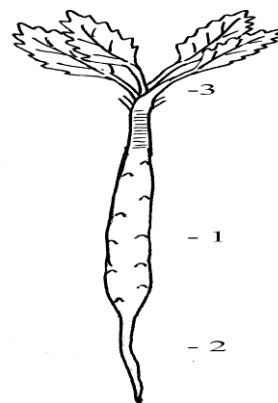


Рис. 1. Строение особи *F. tadshikorum* в имматурном состоянии:
1 – клубень; 2 – главный корень; 3 – листья

Метамеры в розеточной части побега *F. tadshikorum* сближены. Как отмечают многие ученые (С. Raunkier [11], И.Г. Серебряков [12], Т.И. Серебрякова [13]) это является приспособлением к безводным и засушливым экологическим условиям произрастания. Нехватка влаги в почве, высокая температура воздуха препятствовали образованию удлинённых метамеров на начальных этапах развития цветonoсных побегов. Такая особенность, как сближение метамеров побега и формирование различных видов подземных органов у видов рода *Ferula* является реакцией к засушливым условиям обитания.

Реповидный клубень *F. tadshikorum* формируется в течение 8-25 лет и располагается в почве на глубине 5-40 см (рис. 2). Чаще всего связь главного корня с клубнем сохраняется, но у некоторых особей в конце имматурного состояния эта связь прекращается из-за отмирания главного корня. Длина реповидного клубня составляет около 20-30 см. В узлах на клубне развиваются почки, которые чаще всего не трогаются в рост, а становятся спящими. В нижней части клубня, у особей с отмершим главным корнем, формируется несколько придаточных боковых корней, которые также могут разрастаться. На поперечном срезе реповидного клубня и придаточных боковых

корней основную массу тканей занимает паренхима, клетки которой заполнены различными органическими веществами: крахмалом, фурукумаринами, сложными эфирами, кумаринами, смолами и другими [14]. Запасные вещества накапливаются в течение ряда лет и в последний год используются для формирования цветonoсного побега.



Рис. 2. Взрослое растение *Ferula tadshikorom* М. Пимен

Нами в период развертывания генеративного побега было выкопано несколько растений *F. tadshikorom*, которые были помещены в тень. За счет накопленных органических веществ в клубне растения цвели и формировали нормально развитые семена. Подобный эксперимент мы провели с каудексовыми многолетниками (*Prangos seravschanica* (Regel et Schmalh.) Korov., *P. pabularia* Lindl., *Phlomis bucharica* Regel). Их бутоны не раскрылись, растения засохли, что еще раз говорит о запасующей функции подземного органа *F. tadshikorom*.

Обычно особи *F. Tadshikorom* – однопобеговые растения. Однако в литературе есть данные, что некоторые виды рода *Ferula* – многопобеговые поликарпические растения. Так, в работе Е.П. Коровина с соавторами [3] указывается, что у таких видов, как *F. karategina* Lipsky et Korov., *F. tenuisecta* Korov., *F. sumbul* (Kouffm.) Hook. в побеговой системе развиваются 2-5 полурозеточных генеративных побегов, в связи с чем их считают поликарпическими растениями. Наши исследования показали, что у некоторых особей *F. tadshikorom* могут трогаться в рост 1-2 боковые почки, расположенные на клубне, и развиваться одновременно несколько полициклических полурозеточных генеративных побегов (рис. 3).



Рис. 3. Многопобеговое растение *F. tadshikorom*

Такие особи были обнаружены нами в ценопопуляции *F. tadshikorom*, произрастающей в урочище Мулло-Мон Дангаринского района Таджикистана. Многопобеговость особей связываем с более плодородной почвой, чем в других районах исследования. У многопобеговых растений *F. tadshikorom* все побеги зацветают в один год и так же, как и однопобеговые особи, после плодоношения заканчивают цикл своего развития, что еще раз свидетельствует о монокарпичности этого вида.

Заключение

Таким образом, *Ferula tadshikorom* – многолетнее моноподиально нарастающее монокарпическое травянистое растение с полициклическим полурозеточным побегом 1,5-2,5 м высоты. Подземная часть растения представлена массивным реповидным клубнем стеблевого происхождения, в котором в течение нескольких лет накапливается достаточное количество запасных питательных веществ. Они в последующем используются растением для формирования генеративного побега, после чего оно заканчивает свой жизненный цикл. В образовании клубня принимает участие гипокотиль и базальные метамеры главной оси. Клубень многолетний.

Библиографический список

1. Сафина Л.К., Пименов М.Г. Ферулы Казахстана. – Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1984. – 100 с.
2. Павлов Н.В. Растительное сырье Казахстана. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 550 с.
3. Коровин Е.П., Пименов М.Г., Кинзикаева Г.К. Флора Таджикистана (Сем. *Umbelliferae*). – Л.: Наука, 1984. – Т. 7. – С. 10-214.

4. Агроклиматический бюллетень Таджикистана. – Душанбе, 1990. – 25 с.
5. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
6. Флора Таджикской ССР / гл. ред. П.Н. Овчинников, А.П. Чукавина. – Л.: Наука, 1984. – Т. 7. – 562 с.
7. Коровин Е.П. Иллюстративная монография рода *Ferula* (Tourn.). – Ташкент, 1947. – 91 с.
8. Пименов М.Г., Ключиков Е.В. Зонтичные Киргизии. – М., 2002. – С. 286.
9. Пименов М.Г., Остроумова Т.А. Зонтичные (*Umbelliferae*). – М., 2012. – 477 с.
10. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. – М.: Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.
11. Raunkiaer C. Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. – Oxford University Press, 1934. – P. 1-104.
12. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 387 с.
13. Серебрякова Т.И. Морфогенез и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 359 с.
14. Перельсон М.Е., Скляр Ю.Е., Вандышев В.В., Верховска-Ренке К., Веселовская Н.В., Пименов М.Г. Новые терпеноидные кумарины из *Ferula tadshikorum* // Химия природ. соед. – 1976. – № 5. – С. 592-593.
3. Korovin E.P., Pimenov M.G., Kinzikaeva G.K. Flora Tadzhikistana (Sem. Umbelliferae). – L.: Nauka, 1984. – Т. 7. – S. 10-214.
4. Agroklimaticheskiiy byulleten Tadzhikistana. – Dushanbe, 1990. – 25 s.
5. Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. – M.: Vyssh. shk., 1962. – 378 s.
6. Flora Tadzhikskoy SSR / gl. red. P.N. Ovchinnikov, A.P. Chukavina. – Т. 7. – L.: Nauka, 1984. – 562 s.
7. Korovin E.P. Illyustrativnaya monografiya roda *Ferula* (Tourn.). – Tashkent, 1947. – 91 s.
8. Pimenov M.G., Klyuykov E.V. Zontichnye Kirgizii. – M., 2002. – S. 286.
9. Pimenov M.G., Ostroumova T.A. Zontichnye (*Umbelliferae*). – M., 2012. – 477 s.
10. Nukhimovskiy E.L. Osnovy biomorfologiya semennykh rasteniy. – M.: Nedra, 1997. – Т. 1. – 630 s.
11. Raunkiaer C. Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. – Oxford University Press, 1934. – P. 1-104.
12. Serebryakov I.G. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy. – M.: Sovetskaya nauka, 1952. – 387 s.
13. Serebryakova T.I. Morfogenez i evolyutsiya zhiznennykh form zlakov. – M.: Nauka, 1971. – 359 s.
14. Perelson M.E., Sklyar Yu.E., Vandyshov V.V., Verkhovska-Renke K., Veselovskaya N.V., Pimenov M.G. Novye terpenoidnye kumariny iz *Ferula tadshikorum* // Khimiya prirod. soed. – 1976. – № 5. – S. 592-593.

References

1. Safina L.K., Pimenov M.G. *Feruly* Kazakhstana. – Alma-Ata: Nauka Kazakhskoy SSR, 1984. – 100 s.
2. Pavlov N.V. *Rastitelnoye syre* Kazakhstana. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1947. – 550 s.

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках проекта Государственного задания № 0312-2016-0003.



УДК 582.681.81:[581.456+577.1](571.150) **Е.В. Банаев, С.В. Шишкин, М.С. Воронкова, А.П. Беланова, М.А. Томошевич**
Ye.V. Banayev, S.V. Shishkin, M.S. Voronkova, A.P. Belanova, M.A. Tomoshevich

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *POPULUS* × *CANESCENS* В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ АЛТАЙСКОГО КРАЯ

MORPHOLOGICAL AND BIOCHEMICAL FEATURES OF *POPULUS* × *CANESCENS* IN NATURAL POPULATIONS OF THE ALTAI REGION

Ключевые слова: *Populus* × *canescens*, *P. alba*, *P. tremula*, морфометрия, ВЭЖХ-система, фенольные соединения, гибридные особи.

Keywords: *Populus* × *Canescens*, *P. alba*, *P. tremula*, morphometry, high performance liquid chromatography (HPLC), phenolic compounds, hybrid individuals.