

Оригинальная статья

УДК 581.552(571.16)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>

ДИНАМИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRACOCERPHALUM FRUTICULOSUM* STEPHAN (LAMIACEAE, MAGNOLIÓPSIDA) В ТУВЕ

Г. Р. Денисова , В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков, Е. Б. Таловская

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, д. 101

Поступила в редакцию 17.04.2022 г., после доработки 04.08.2022 г., принята 12.08.2022 г.

Аннотация. Представлены данные по динамике онтогенетической структуры двух ценопопуляций (ЦП) *Dracocephalum fruticulosum* Stephan, расположенных в различных эколого-ценотических условиях Тувы. Проанализированы изменения типа онтогенетического спектра и показателя плотности особей. Выявлено, что в течение 18 лет происходит резкое сокращение плотности в обеих ЦП. Установлена мономодальность онтогенетического спектра в течение всех лет исследования. Произошла смена типа ценопопуляций: с переходной до стареющей в ЦП 1 и с переходной до зрелой в ЦП 2. Рассчитанные демографические показатели и показатели скорости развития отражают однонаправленную динамику структуры ЦП: в ЦП 1 сукцессивный тип, в ЦП 2 волнообразно-флюктуационный. Анализ ЦП показал значительную уязвимость демографических показателей. Изменения в ценопопуляциях связаны с разными причинами: в ЦП 1 от зарастания сообществ *Selaginella sanguinolenta*, в ЦП 2 от антропогенного воздействия (выпаса), слабой завязываемости семян и их всхожести.

Ключевые слова: *Dracocephalum fruticulosum*, мониторинг, динамика, онтогенетический спектр, демографические показатели

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы государственного задания Центрально-го сибирского ботанического сада СО РАН (№ АААА-А21-121011290026-9).

Для цитирования. Денисова Г. Р., Черемушкина В. А., Асташенков А. Ю., Таловская Е. Б. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций *Dracocephalum fruticulosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliópsida) в Туве // Поволжский экологический журнал. 2022. № 3. С. 255 – 267. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>

 **Для корреспонденции.** Лаборатория популяционной биологии и биоморфологии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

ORCID и e-mail адрес: Денисова Гульнара Робеховна: <https://orcid.org/0000-0002-4611-8659>, gulnoria@mail.ru; Черемушкина Вера Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0003-1502-7006>, cher51@mail.ru; Асташенков Алексей Юрьевич: <https://orcid.org/0000-0002-5253-0842>, astal@bk.ru; Таловская Евгения Борисовна: <https://orcid.org/0000-0002-5864-5712>, kolegova_e@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях антропогенной трансформации растительного покрова встаёт проблема сохранения природных экосистем. Изменения, происходящие в природе, а в частности потепление климата, являются наиболее распространенной из различных угроз биологическому разнообразию планеты (Malcolm et al., 2006; Colwell et al., 2008). В связи с этим прогнозируются необратимые природные явления: таяние вечной мерзлоты и ледников, предрекается климатогенное смещение границ распространения не только отдельных видов животных и растений, но и целых экосистем. Актуальной задачей в экологии является определение того, как виды и экосистемы реагируют на климатические изменения. Между тем исследований собственно влияния, а не прогнозируемого потепления климата на экосистемы суши и отдельных видов крайне мало (Сапанов, 2021). Это связано, по-видимому, с незначительным количеством длительного мониторинга природных ресурсов в течение многих десятилетий (Xu Bo et al., 2020).

По данным Н. Г. Дубровского (2009), особи *D. fruticosum* на территории Тувы произрастают практически во всех подтипах степей, где вид может выступать содоминантом. Степи являются широко распространенным типом растительности в этом регионе, которые занимают 2811 тыс. га (17%) (Самбуу, 2010). С 2010 по 2020 г. в Туве произошли существенные изменения климата. Исходя из работы С. О. Канзываа с соавторами (2021), в течение 10 лет среднегодовая температура воздуха в Туве увеличилась на 2.3 – 2.8°C в зависимости от района, а количество выпавших осадков выросло в 1.5 – 2 раза. В связи с этим, сотрудники Центра превосходства Томского государственного университета «БиоКлимЛанд» отмечают заметные изменения в экосистемах Тувы (Канзываа, 2021). По мнению ряда ученых (Han et al., 2015; Sapanov, 2018), складывающийся во времени гидротермический режим территории определяет течение всех физических процессов и развитие организмов, особенно в аридных регионах.

Цель нашего исследования – выявить динамику плотности, онтогенетической структуры и состояния двух ЦП *Dracocephalum fruticosum* Stephan в изменяющихся условиях Тувы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом нашего исследования выбран *Dracocephalum fruticosum* Stephan. Вид широко распространен на территориях Тувы, Бурятии и Монголии (Флора СССР, 1954).

Dracocephalum fruticosum – безрозеточный моноцентрический полукустарничек (Lamiaceae). Размножение *D. fruticosum* происходит только семенным путем. Дезинтеграция особи в конце онтогенеза не приводит к увеличению численности растений в ЦП.

По экологическим предпочтениям *D. fruticosum* относится к растениям хорошо освещаемых и прогреваемых экотопов на высоте от 450 до 2300 м над уровнем моря (м н.у.м.) (Денисова, 2006). Растет преимущественно в горных настоящих и опустыненных степях, тяготея в целом к петрофитным серийным сообществам на скалах, каменисто-щебнистых склонах, а также может встречаться на

песчаных субстратах. По данным А. Ю. Королюка (2006), произрастает на эфтрофных незасоленных почвах (ступень по богатству и засолению – 13), предпочитая средний тип увлажнения (ступень по увлажнению – 47.5). По отношению к комплексному антропогенному фактору вид относится к олигомезогемеробам – выносит нерегулярный выпас. По отношению к фактору урбанизации – урбанофоб, произрастает исключительно вне поселений.

Особи *D. fruticosum* встречаются в условиях как разреженных, так и сомкнутых фитоценозов. Как отмечает Г. А. Пешкова (2001), на крутых каменистых склонах сухой части долины р. Джиды в Бурятии *D. fruticosum* образует заросли.

Мониторинг за состоянием двух ЦП *D. fruticosum* проведен в 2003, 2009 и 2021 годах. Геоботанические описания выполнялись по стандартной методике (Лавренко, 1964). Латинские названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

ЦП 1 исследована в селлагинелловой петрофитной степи в окрестностях пос. Холь-Оожу (Тес-Хемский район), расположенного на южном макросклоне хребта Восточный Танну-Ола, на склоне северной экспозиции в ущелье р. Холь-Оожу, 50°76'956" с.ш., 94°42'788" в.д., 1156 м н.у.м. Крутизна склона 40°. В 2003 г. в плаунково-стоповидноосоковом петрофитном степном сообществе зарегистрировано 43 вида. Общее проективное покрытие (ОПП) – 70%. Доминантами выступали *Selaginella sanguinolenta* L. Spring, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Koeleria cristata* (L.) Pers, присутствовали *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L., *Aster alpinus* L., *Galium verum* L., *Allium eduardii* Stearn, *D. fruticosum* и др. Наиболее обильно представлена *Selaginella sanguinolenta*. На её долю приходилось 30% покрытия сообщества. В 2009 г. видовой состав сообщества уменьшился. Зарегистрировано 31 вид. ОПП увеличилось до 80%. По-прежнему основным доминантом была *Selaginella sanguinolenta*, её доля достигала 60% ОПП. В сообществе присутствовали *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., *A. frigida*, *Allium eduardii*, *D. fruticosum*, *Saussurea pricei* N. D. Simpson, *Potentilla sericea* L. и др. В 2021 г. наблюдалось дальнейшее зарастание сообщества *Selaginella sanguinolenta*, что привело к увеличению ОПП до 90%, причем на *Selaginella sanguinolenta* приходилось 70% покрытия в сообществе. Число видов сократилось до 11. Такие виды, как *Saxifraga spinulosa* Adams, *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn, *Koeleria cristata* не превышали 5 – 10%. Сопутствующие виды отмечены единично, в том числе *D. fruticosum*. В сообществе, подверженном выпасу, *Selaginella sanguinolenta* распределялась в виде горизонтальных лент, чередующихся с почти лишенными растительности тропами.

ЦП 2 изучена в стоповидноосоково-злаковой петрофитной закустаренной степи в окрестностях пос. Солчур (Овюрский район), расположенного в предгорьях Западного Танну-Ола, на северо-восточном склоне, спускающемся к р. Хам-Дыт, 50°78'014" с.ш., 91°97'067" в.д., 1326 м н.у.м. Склон крутизной 30° покрыт крупными камнями (25 – 30%) и мелким щебнем (до 35%), подвержен осыпанию. В 2003 г. в стоповидноосоково-злаковой петрофитной степи с незначительным участием кустарников *Caragana bungei* Ledeb., *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Berberis sibirica* Pall. видовой состав не превышал 25 видов. ОПП – 50%. Доминировали

F. valesiaca, *A. cristatum*, *C. pediformis*. В сообществе присутствовали *Thalictrum foetidum* L., *P. acaulis*, *D. fruticosum*, *Potentilla bifurca* L., *Allium tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen. За 6 лет (2009 г.) доля кустарников выросла до 20%. Видовой состав представлен 29 видами. ОПП увеличилось до 60%. В сообществе преобладали *C. pediformis*, *A. cristatum*, *Artemisia argyi* H. Lev. & Vaniot, *Artemisia santolinifolia* Turcz, присутствовали *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *D. fruticosum*, *Aster alpinus* L., *Veronica incana* L. и др. В 2021 г. увеличилось ценотическое разнообразие до 36 видов. ОПП составляло 70%, из них на долю кустарников – *C. bungei*, *C. pygmaea*, *B. sibirica* приходилось 30 – 35%. В травяном покрове преобладали *C. pediformis*, *K. cristata*, *F. valesiaca*, *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *A. argyi*, отмечены *A. santolinifolia*, *K. ceratoides*, *P. bifurca*, *Galium verum* L., *D. fruticosum* и др. Сообщество подвержено выпасу.

При изучении структуры ценопопуляций применен популяционно-онтогенетический подход (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Заугольнова и др., 1988). Онтогенез особей *D. fruticosum* изучен нами ранее (Денисова, 2006). Онтогенетический спектр описывался на основе учета 50 – 100 площадок размером 1 м² на трансектах, заложенных регулярным способом вдоль и поперек склона. За счетную единицу принималась морфологически целостная особь, после дезинтеграции в старом генеративном состоянии – компактный клон. Для анализа онтогенетической структуры в качестве интегральных характеристик взяты следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Уранов, 1975), индекс эффективности ω (Животовский, 2001), индекс восстановления I_b , замещения I_z (Жукова, 1987) и индекс старения I_{ct} (Глотов, 1998). Экологическую плотность рассчитывали, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). При приведении показателей плотности к нормальному распределению использовали рекомендации Н. В. Глотова (1998). Все средние значения плотности, а также значения плотности по каждой площадке были приведены к нормальному распределению с помощью преобразования $x = \ln(n+1)$, где n – это число особей на площадке.

Показатели семенной продуктивности определены по методике И. В. Вайнагий (1974). Всхожесть семян проверена в лабораторных условиях при комнатной температуре в трехкратной повторности.

Для сравнительной характеристики динамики ценопопуляций рассчитывали скорость развития и специфическую скорость развития ЦП (Жукова, 1995). Тип ЦП дан по классификации «дельта – омега» ($\Delta - \omega$) Л. А. Животовского (Животовский, 2001).

Для выявления взаимосвязей между особями разных онтогенетических состояний в каждой ценопопуляции применяли корреляцию Пирсона (ЦП 1, в 2003 г. $n = 32$; в 2009 г. $n = 93$; в 2021 г. $n = 100$; в ЦП 2 в 2003 г. $n = 33$; в 2009 г. $n = 52$; в 2021 г. $n = 94$, $p < 0.05$). Для изучения взаимосвязи между признаками ценопопуляции (доля особей каждого онтогенетического состояния), экологической плотностью, ОПП, индексами возрастности, эффективности применили коррелограмму Спирмена ($n = 310$, $p < 0.05$) (Siegel, Castellan, 1989). Для оценки коэффициента корреляции Пирсона мы использовали шкалу Чеддока. Подготовительную обра-

ботку проводили в приложении Microsoft office Excel 2010 (Microsoft Corp.). Статистический анализ проведен с использованием программного пакета Statistica 10 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обе изученные ЦП за все годы исследования – нормальные полночленные. Экологическая плотность особей низкая и колеблется в среднем от 2 до 6 особей на 1 м². Анализ динамики плотности показал, что она существенно уменьшилась с 2003 по 2021 г.: в ЦП 1 в 6.7 раз, в ЦП 2 в 2.2 раза (табл. 1). Сходная тенденция при более низких показателях выявлена при приведении численности особей на учетных площадках к нормальному распределению. Так, в ЦП 1 с 2003 по 2021 г. плотность сократилась в 2.75 раз, а в ЦП 2 в 1.54 раза. В изученных ЦП экологическая плотность положительно коррелирует с количеством подростa. Так как особи *D. fruticosum* размножаются только семенным путем, при увеличении числа молодых особей увеличивается и экологическая плотность (j и $P_{\text{экол}}$ ($r_s = 0.271$, $p < 0.001$); im и $P_{\text{экол}}$ ($r_s = 0.337$, $p < 0.001$); v и $P_{\text{экол}}$ ($r_s = 0.289$, $p < 0.001$)). Сокращение плотности в ценопопуляциях связано с разными причинами. В ЦП 1 разрастание *Selaginella sanguinolenta* и уплотнение почвы из-за выпаса привели к сокращению в целом видового богатства сообщества и снижению численности вида (проективное покрытие (ПП) *Selaginella sanguinolenta* и $P_{\text{экол}}$ ($r_s = -0.593$, $p < 0.001$)). В ЦП 2 увеличение доли кустарников и полукустарничков в сообществе также повлияло на численность особей (ПП кустарников и полукустарничков и $P_{\text{экол}}$ ($r_s = -0.204$, $p < 0.001$)), но её сокращение менее значительно.

Таблица 1. Плотность ценопопуляций *Dracocephalum fruticosum*

Table 1. Density of the *Dracocephalum fruticosum* coenopopulations

Демографические показатели / Demographic indicators	ЦП 1/ CP 1			ЦП 2 / CP 2		
	2003	2009	2021	2003	2009	2021
$P_{\text{экол}}$, особь/м ² / $P_{\text{экол}}$, ind./m ²	5.7±0.52	2.1±0.26	0.9±0.13	6.1±0.45	4.5±0.52	2.8±0.44
V , %	49.56	48.28	145.26	29.17	51.24	60.44
Плотность $\ln(n+1)$ / Density $\ln(n+1)$	1.5	1.1	0.6	1.9	1.5	1.2

Примечание. $P_{\text{экол}}$ – экологическая плотность ± ошибка среднего значения; V – коэффициент вариации.

Note. $P_{\text{экол}}$ – ecological density ± mean error; V – coefficient of variation; CP – coenopopulation.

Кроме того, низкая всхожесть семян, не превышающая в 2009 г. 2 и 12 % (ЦП 1 и ЦП 2 соответственно), отрицательно сказалась на пополнении ценопопуляций молодыми особями. Известно, что существенное влияние на численность особей в ценопопуляции оказывает семенная продуктивность. Сравнение ПСП показало довольно широкий диапазон ее изменчивости: от 2123.5 до 3791.2 эремов на особь (табл. 2). Самые высокие значения ПСП отмечены в ЦП 2, где особи имели большое число генеративных побегов (до 15 побегов) с хорошо развитым соцветием. Большинство особей ЦП 2 произрастали под кустарниками и были защищены от поедания животными. В ЦП 1, наоборот, особи в среднем имели около 6 генера-

тивных побегов и часто были обкусаны скотом. Полученные значения потенциальной семенной продуктивности особей вида в двух ЦП должны способствовать успешному семенному возобновлению. Однако РСП *D. fruticosum* невысокая, процент семенификации колеблется от 15.7 до 23.9%. Таким образом, уменьшение экологической плотности изученных ценопопуляций мы связываем с условиями произрастания, слабой завязываемостью семян и низкой их всхожестью. Еще одним лимитирующим фактором выступает антропогенная нагрузка, в частности выпас. Молодые особи, за счет которых происходит пополнение ЦП *D. fruticosum* в ЦП 1, часто затапываются животными.

Таблица 2. Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Dracocephalum fruticosum*

Table 2. Some demographic indicators of the *Dracocephalum fruticosum* coenopopulations

№ ЦП / No. CP	Год / Year	ОПП / TPC, %	Демографические показатели / Demographic indicators						
			Δ	ω	ПСП / PCP / PSP / RSP	$K_{\text{сем}} / C_{\text{сем}}, \%$	$I_{\text{в}}$	$I_{\text{ст}}$	I_3
1	2003	70	0.50	0.66	2354.3/369.6	15.7	0.34	0.14	0.24
	2009	80	0.50	0.79	2123.5/360.9	16.9	0.13	0.06	0.12
	2021	90	0.58	0.72	—	—	0.08	0.21	0.07
2	2003	50	0.45	0.69	3464.1/828	23.9	0.31	0.06	0.24
	2009	60	0.51	0.73	3362.3/737.7	21.9	0.26	0.08	0.2
	2021	70	0.38	0.74	3791.2/777.2	20.5	0.27	0.05	0.25

Примечание. ОПП – общее проективное покрытие, ω – индекс эффективности, Δ – индекс возрастности, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, PCP – реальная семенная продуктивность, $K_{\text{сем}}$ – коэффициент семенификации, $I_{\text{в}}$ – индекс восстановления, $I_{\text{ст}}$ – индекс старения, I_3 – индекс замещения, прочерк – отсутствие данных.

Note. TPC – total projective cover, ω – efficiency index, Δ – age index, PSP – potential seed production, RSP – real seed production, $C_{\text{сем}}$ – seed formation coefficient, $I_{\text{в}}$ – recovery index, $I_{\text{ст}}$ – index of aging, I_3 – replacement index; a dash means no data.

Онтогенетические спектры *D. fruticosum* во все годы исследований были мономодальные (табл. 3). В обеих ЦП происходит снижение доли ювенильных и имматурных растений. В ЦП 1 помимо этих групп происходит уменьшение виргинильных особей до 5.3%.

В ЦП 1 молодые растения появляются лишь на свободной от *Selaginella sanguinolenta* территории. За исследуемый период в популяции сначала произошла смена типа спектра с правостороннего на центрированный (2003 – 2009 г.) с пиком на средневозрастных генеративных растениях, а затем возврат в 2021 г. к правостороннему с преобладанием особей старого генеративного состояния. Такие типы спектров отражают продолжительное развитие особей *D. fruticosum* в генеративном состоянии (до 22 лет), что подтверждает и сравнение процентного соотношения прегенеративной, генеративной и постгенеративной фракций по годам. Статистический анализ выявил заметную (по шкале Чеддока) прямую взаимосвязь между количеством g_1 и g_2 ($r = 0.552$, $p = 0.01$) в 2003 г. и, как следствие, переход g_1 в g_2 в течение 6 лет и накопление зрелых генеративных особей в 2009 г. В 2009 г. по всем показателям связь слабая и в большинстве случаев обратная (от -0.193 до

ДИНАМИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

0.208). В 2021 г. установлена умеренная связь между v и g_1 ($r = 0.489$, $p = 0.05$). В этот год происходит накопление молодых генеративных растений до 20.35% за счет взросления виргинильных особей. Изменения спектра по годам, на первый взгляд, указывают на волнообразные флюктуации, происходящие в ценопопуляции, что подтверждается разнонаправленными колебаниями индекса старения $I_{ст}$ (см. табл. 2). В 2009 г. индекс старения уменьшается до 0.06, а в 2021 г. преобладание особей старого генеративного состояния (28.33%) и значительная доля особей постгенеративного периода (21.21%), по сравнению с предыдущими годами (см. табл. 3), способствовали его увеличению до 0.21. В то же время в ценопопуляции существенно увеличилась доля субсенильных и сенильных особей (с 14.6% в 2003 г. до 21.2% в 2021 г.). За 18 лет произошла смена типа ценопопуляции: с переходной (приближающейся к стареющей) в 2003 г. на зрелую в 2009 г., а затем на стареющую в 2021 г. (по классификации $\Delta - \omega$ Л. А. Животовского).

Таблица 3. Мониторинг онтогенетических групп ценопопуляций *Dracocephalum fruticosum*

Table 3. Monitoring of the ontogenetic groups of the *Dracocephalum fruticosum* coenopopulations

№ ЦП / No. CP	Год / Year	Онтогенетические состояния / Ontogenetic states, %							
		<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>
ЦП 1 / CP 1	2003	2.01	9.05	9.55	14.07	23.12	27.63	9.05	5.52
	2009	2.51	3.52	5.03	13.57	45.22	23.62	4.02	2.51
	2021	0	0.89	5.30	20.35	23.89	28.33	15.05	6.10
ЦП 2 / CP 2	2003	3.93	8.50	9.8	22.22	20.26	29.41	3.92	1.96
	2009	3.81	4.24	9.32	11.44	36.02	27.54	5.51	2.12
	2021	3.04	4.39	12.5	34.12	31.43	9.79	3.38	1.35

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное. Курсивом и полужирным выделены максимальные значения, соответствующие пику в онтогенетическом спектре.

Note. Ontogenetic states: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile. Italics and bold indicate the maximum values corresponding to the peak in the ontogenetic spectrum.

Рассчитанные показатели скорости развития (V_{Δ}) и специфической скорости развития (r_{Δ}) показали в целом однонаправленную динамику структуры ЦП 1 в сторону постепенного старения (в 2003 – 2021 г. $V_{\Delta} = 0.004$, $r_{\Delta} = 0.008$). На этот процесс указывает и динамика показателей индексов восстановления I_v и замещения I_z , характеризующих особенности самоподдержания ЦП (см. табл. 2). В ЦП 1 с 2003 по 2021 г. значения индексов восстановления и замещения уменьшились в 4 раза, что связано с сокращением доли подроста (2003 г. – 20.61%, 2006 г. – 11.06%, 2021 г. – 6.19%). Подобный тип динамики ценопопуляций, по классификации Л. А. Жуковой (1995), можно охарактеризовать как сукцессивный.

В ЦП 2 отмечен однонаправленный тип динамики онтогенетического спектра. За исследуемый период произошла смена правостороннего спектра (2003 г.) на левосторонний (2021 г.) (см. табл. 3). Выявленная прямая связь между количеством g_1 и g_3 ($r = 0.506$, $p = 0.01$) особей в 2003 г. отразилась на пике в правой ча-

сти спектра в этот год. В ЦП 2, несмотря на увеличение ОПП до 70%, происходит постоянное пополнение молодыми особями. Разрастание кустарников до 30 – 35%, под пологом которых часто прорастают семена *D. fruticosum*, способствует появлению подроста (ПП кустарников и полукустарничков и $j+im+v$ ($r_s = 0.231$, $p = 0.05$)). Обнаружена умеренная корреляция в 2003 г. между *im* и *v* ($r = 0.417$, $p = 0.01$), в 2009 г. между *j* и *im* ($r = 0.400$, $p < 0.001$), *im* и *v* ($r = 0.313$, $p < 0.001$), а в 2021 г. между *j* и *v* ($r = 0.325$, $p < 0.001$), *im* и *v* ($r = 0.368$, $p < 0.001$) особей. Доля виргинильных особей к 2021 г. возрастает, что связано с накоплением этой фракции за счет увеличения длительности состояния до 4 лет. Постоянный переход молодых вегетативных растений в последующее состояние определил пик на молодых генеративных особях в 2021 г. Еще одной особенностью, повлиявшей на такое распределение особей в спектре, является поливариантность онтогенеза по темпам развития. Так, произрастание в затененных условиях под кустарниками на склоне северо-восточной экспозиции привело к ускорению темпов развития в зрелом и старом генеративном состояниях, а также в постгенеративном периоде, что приводит к сокращению длительности онтогенеза особями. Так, у особей ЦП 1, растущих на хорошо прогреваемом южном склоне, длительность генеративного периода до 25 лет, а общая продолжительность онтогенеза 28 – 34 года. В ЦП 2, произрастающей на северо-восточном склоне в закустаренном сообществе, происходит сокращение генеративного периода до 21 года, а длительности онтогенеза до 19 – 29 лет. В связи с процентным преимуществом подроста над постгенеративными особями, ЦП 2 в 2003 г. переходная, а в 2021 г. при доминировании молодых генеративных растений сохраняет статус зрелой, который был определен еще в 2009 г. За 18 лет значения индексов восстановления, замещения и старения испытывают незначительные колебания (см. табл. 2), что свидетельствует о волнообразно-флюктуационном типе динамики. Данный тип динамики подтверждают и значения специфической скорости развития. Так, за период исследования изменение показателя скорости развития свидетельствуют о чередовании процессов старения (в 2009 г. $r_\Delta = 0.02$) и омоложения (в 2021 г. $r_\Delta = -0.02$).

Таким образом, анализ демографических показателей ЦП, проведенный в динамике, позволяет прогнозировать дальнейшее развитие ЦП *D. fruticosum*. В ЦП 1, несмотря на высокую ПСП и хорошую численность генеративных растений, доля особей прегенеративного периода невелика. Отсутствие молодых особей в ЦП 1 связано с зарастанием фитоценоза *Selaginella sanguinolenta*, слабой завязываемостью семян, низкой их всхожестью и выпасом. В связи с этим индексы восстановления и замещения колеблются в широких пределах. Накопление особей постгенеративного периода отражается на индексе старения.

В ЦП 2 наблюдается накопление как молодых, так и генеративных особей. В онтогенетическом спектре происходит смещение пика по годам исследования влево. При невысоких значениях РСП и всхожести семян ЦП 2 способна обеспечить свое самоподдержание. И, несмотря на уменьшение плотности ЦП, демографические параметры не испытывают сильных колебаний.

В изученных ЦП выявлена прямая взаимосвязь числа особей с экологической плотностью ($r_s = 0.040 - 0.336$) и обратная с ОПП ($r_s = -0.139 - -0.283$). Действи-

ДИНАМИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

тельно в ЦП 1 при увеличении ОПП сокращается число особей, а соответственно и их плотность. Также установлены статистические закономерности между индексами возрастности, эффективности и численностью особей. Положительная связь отмечена между g_2 и индексом эффективности, а также между индексом возрастности и старыми особями. Наибольшей эффективностью, по данным Л. А. Животовского (2001), обладает g_2 (эффективность равна 1), а максимальной возрастностью по А. А. Уранову (1975) старые особи (возрастность $g_3 - ss = 0.7311 - 0.9526$).

Одним из основных механизмов устойчивости ЦП *D. fruticulosum* является длительность жизни генеративных особей. И, несмотря на слабое самоподдержание ЦП, происходит непрерывная «настройка» под изменения внешних условий. Факторами, влияющими на динамические изменения ЦП *D. fruticulosum*, выступают слабая завязываемость семян, низкая их всхожесть, выпас и тип сообщества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований установлено, что в обеих ЦП *D. fruticulosum* происходят динамические изменения. В ЦП 1 их можно охарактеризовать как сукцессивные. ЦП 2 испытывает незначительные флуктуации, которые выражаются в чередовании процессов старения (в 2009 г.) и омоложения (в 2021 г.). Динамика структуры ЦП показала значительную уязвимость демографических показателей от зарастания сообществ *Selaginella sanguinolenta*, антропогенного воздействия (выпаса), слабой завязываемости семян и их всхожести. Изменениям подвержены как популяционные характеристики: экологическая плотность, соотношение онтогенетических групп, так и организменные: потенциальная и реальная семенная продуктивность. В целом, оценивая состояние и перспективы жизни ценопопуляции *D. fruticulosum*, можно заключить, что ЦП 1 свойственен сукцессивный тип динамики, а ЦП 2 находится в состоянии динамического равновесия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826 – 831.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде : материалы II Всероссийского популяционного семинара / под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл, 1998. С. 146 – 149.
- Денисова Г. Р. Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracosephalum* L. : автореф дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 16 с.
- Дубровский Н. Г. Степные и залежные фитосистемы Тувы : структурно-функциональная организация и оптимизация природопользования : дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ, 2009. 307 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3 – 7.
- Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
- Зауольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.

- Канзываа С. О., Сат А. Э., Хуурак А. В.* Динамика климата в Республике Тыва за 2010 – 2020 гг. // Молодой ученый. 2021. № 5 (347). С. 237 – 240.
- Королюк А. Ю.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3 – 38.
- Лавренко Е. М.* Полевая геоботаника : в 3 т. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. 554 с.
- Одум Ю.* Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 2. 209 с.
- Пешикова Г. А.* Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2001. 191с.
- Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 1950. Т. 3, № 6. С. 179 – 196.
- Самбуу А. Д.* К вопросу о динамике опустынивания степей Тувы // Успехи современного естествознания. 2010. № 1. С. 160 – 161.
- Сапанов М. К.* Особенности и экологические последствия потепления климата в полупустыне Северного Прикаспия // Поволжский экологический журнал. 2021. № 1. С. 64 – 78. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-64-78>
- Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7 – 34.
- Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья, 1995. 990 с.
- Флора СССР / под ред. Б. К. Шишкина, С. В. Юзефчука. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. 556 с.
- Colwell R. K., Brehm G., Cardelús C. L., Gilman A. C., Longino J. T.* Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics // Science. 2008.Vol. 322. P. 258 – 261.
- Han F., Zhang Q., Buyantuev A., Niu J., Liu P., Li X., Kang S., Zhang M., Li Y.* Effects of climate change on phenology and primary productivity in the desert steppe of Inner Mongolia // Journal of Arid Land. 2015. Vol. 7, iss. 2. P. 251 – 263. <https://doi.org/10.1007/s40333-014-0042-4>
- Malcolm J. R., Liu C., Neilson R. O., Hansen A., Hannah L.* Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots // Conservation Biology. 2006. Vol. 20, iss. 2. P. 538 – 548. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x>
- Sapanov M. K.* Environmental implications of climate warming for the Northern Caspian region // Arid Ecosystems. 2018. Vol. 8, iss. 1. P. 13 – 21.
- Siegel S., Castellan N. J.* Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. New York : McGraw – Hill, 1989. 312 p.
- Xu B., Hugjiltu M., Baoyin T., Zhong Y., Bao Q., Zhou Y., Liu Z.* Rapid loss of leguminous species in the semi-arid grasslands of Northern China under climate change and mowing from 1982 to 2011 // Journal of Arid Land. 2020. Vol. 12, iss. 5. P. 752 – 765. <https://doi.org/10.1007/s40333-020-0022-9>

**Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations
of *Dracocephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliópsida)
in Tuva**

G. R. Denisova , V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov, E. B. Talovskaya

Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia

Received: 17 April 2022 / revised: 4 August 2022 / accepted: 12 August 2022

Abstract. Data on the dynamics of the ontogenetic structure of two coenopopulations (CP) of *Dracocephalum fruticosum* located in various ecological and cenotic conditions of Tuva are presented. The changes in the type of the ontogenetic spectrum and the density index of individuals were analyzed. A sharp decrease in density was revealed in both CP during 18 years. The monomodality of the ontogenetic spectrum was established during all the years of our study. There was a change in the type of the coenopopulations, namely, from transient to aging in CP 1 and from transient to mature in CP 2. The calculated demographic indicators and the rate of development reflect the unidirectional dynamics of the CP structure, namely, a successive type in CP 1, and a wave-fluctuation type in CPU 2. CP analysis showed significant vulnerability of demographic indicators. Changes in the coenopopulations are due to different causes: overgrowth of *Selaginella sanguinolenta* communities in CP 1, anthropogenic impact (grazing) in CP 2, weak seed setting and germination.

Keywords: *Dracocephalum fruticosum*, monitoring, dynamics, ontogenetic spectrum, demographic indicators

Funding. The work was carried out according to the draft State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS (No. AAAAA 21-121011290026-9).

For citation: Denisova G. R., Cheryomushkina V. A., Astashenkov A. Yu., Talovskaya E. B. Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliópsida) in Tuva. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 3, pp. 255–267 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>

REFERENCES

- Vainagii I. V. About the methodology of studying the seed productivity of plants. *Botanicheskii zhurnal*, 1974, vol. 59, no. 6, pp. 826–831 (in Russian).
- Glotov N. V. On the assessment of age structure parameters of plant populations. In: *Zhizn' populiatsii v geterogennoi srede: materialy II Vserossiiskogo populiatsionogo seminar. Pod red. L. A. Zhukovoi* [L. A. Zhukova, ed. The Life of Populations in a Heterogeneous Environment:

 *Corresponding author.* Laboratory of Population Biology and Biomorphology of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Gulnora R. Denisova: <https://orcid.org/0000-0002-4611-8659>, gulnoria@mail.ru; Vera A. Cheryomushkina: <https://orcid.org/0000-0003-1502-7006>, cher51@mail.ru; Alexey Yu. Astashenkov: <https://orcid.org/0000-0002-5253-0842>, astal@bk.ru; Evgeniya B. Talovskaya: <https://orcid.org/0000-0002-5864-5712>, kolegova_e@mail.ru.

Materials of the II All-Russian Population Seminar. Yoshkar-Ola, Periodika Marii El Publ., 1998, pp. 146–149 (in Russian).

Denisova G. R. *Biomorphology and Structure of Coenopopulations of Some Siberian Species of the Genus *Dracocephalum* L.* Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 2006. 16 p. (in Russian).

Dubrovskii N. G. *Steppe and Fallow Phytosystems of Tuva: Structural and Functional Organization and Optimization of Nature Management*. Diss. Dr. Sci. (Biol.). Ulan-Ude, 2009. 307 p. (in Russian).

Zhivotovskii L. A. Ontogenetic state, effective density and classification of populations. *Ekologiya*, 2001, no. 1, pp. 3–7 (in Russian).

Zhukova L. A. *Dynamics of Coenopopulations of Meadow Plants*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 1987. 32 p. (in Russian).

Zhukova L. A. *Populatsionnaia zhizn' lugovykh rastenii* [Population Life of Meadow Plants]. Yoshkar-Ola, Lanar Publ., 1995. 224 p. (in Russian).

Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Tsenopopulatsii rastenii (ocherki populatsionnoi biologii)* [Plant Cenopopulations (Population Biology Essays)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (in Russian).

Kanzyvaa S. O., Sat A. E., Khuurak A. V. Climate dynamics in the Republic of Tyva for 2010–2020. *Young Scientist*, 2021, no. 5 (347), pp. 237–240 (in Russian).

Koroliuk A. Iu. Ecological optima of plants in the South of Siberia. *Botanical Studies of Siberia and Kazakhstan*, 2006, iss. 12, pp. 3–38 (in Russian).

Lavrenko E. M. *Polevaia geobotanika: v 3 t.* [Field Geobotany: in 3 vols]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1964, vol. 3. 554 p. (in Russian).

Odum E. P. *Basic Ecology: in 2 vols.* Moscow, Mir Publ., 1986, vol. 2. 209 p. (in Russian).

Peshkova G. A. *Florogeneticheskii analiz stepnoi flory gor Yuzhnoi Sibiri* [Florogenetic Analysis of the Steppe Flora of the Mountains of Southern Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2001. 191 p. (in Russian).

Rabotnov T. A. Vital cycle of perennial grasses in meadow coenosis. *Acta Instituti Botanici nomine V. L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS, Ser. Geobotanica*, 1950, vol. 3, no. 6, pp. 179–196 (in Russian).

Sambuu A. D. On the dynamics of desertification of the steppes of Tuva. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2010, no. 1, pp. 160–161 (in Russian).

Sapanov M. K. Peculiarities and ecological consequences of climate warming in the Northern Caspian semi-desert. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 64–78 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-64-78>

Uranov A. A. Age composition of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie Nauki*, 1975, no. 2, pp. 7–34 (in Russian).

Cherepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Neighboring States (within the Former USSR)*. Saint Petersburg, Mir i semya Publ., 1995. 990 p. (in Russian).

Shishkin B. K., Yuzyechuk S. V., eds. *Flora URSS (Flora Unionis Rerumpublicarum Socialisticarum Sovieticarum)*. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1954, vol. 20. 556 p. (in Russian).

Colwell R. K., Brehm G., Cardelús C. L., Gilman A. C., Longino J. T. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 2008, vol. 322, pp. 258–261.

Han F., Zhang Q., Buyantuev A., Niu J., Liu P., Li X., Kang S., Zhang M., Li Y. Effects of climate change on phenology and primary productivity in the desert steppe of Inner Mongolia. *Journal of Arid Land*, 2015, vol. 7, iss. 2, pp. 251–263. <https://doi.org/10.1007/s40333-014-0042-4>

ДИНАМИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Malcolm J. R., Liu C., Neilson R. O., Hansen A., Hannah L. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 2006, vol. 20, iss. 2, pp. 538–548. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x>

Sapanov M. K. Environmental implications of climate warming for the Northern Caspian region. *Arid Ecosystems*, 2018, vol. 8, iss. 1, pp. 13–21.

Siegel S., Castellan N. J. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York, McGraw–Hill, 1989. 312 p.

Xu B., Hugiiltu M., Baoyin T., Zhong Y., Bao Q., Zhou Y., Liu Z. Rapid loss of leguminous species in the semi-arid grasslands of Northern China under climate change and mowing from 1982 to 2011. *Journal of Arid Land*, 2020, vol. 12, iss. 5, pp. 752–765. <https://doi.org/10.1007/s40333-020-0022-9>