

Оригинальная статья

УДК 581.552(571.16)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRACOCEPHALUM RUYSCHIANA* L. (LAMIACEAE, MAGNOLIOPSIDA) В ГОРНОМ АЛТАЕ (РОССИЯ)

Г. Р. Денисова , В. А. Черемушкина, А. Ю. Астащенко, А. А. Гусева

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

Поступила в редакцию 02.05.2023 г., после доработки 16.09.2023 г., принята 20.09.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

Аннотация. Рассматривается разногоди́чная структура двух ценопопуляций (ЦП) *Dracocephalum ruyschiana* L., расположенных в различных эколого-ценоотических условиях Горного Алтая. Установлена мономодальность онтогенетических спектров с доминированием зрелых генеративных особей. В онтогенетических спектрах происходит накопление молодых растений и сокращение доли старых особей. Выявлено падение плотности в ЦП 1 с 2004 по 2022 г. и увеличение в ЦП 2 с 2008 по 2022 г. Рассчитанные демографические показатели и показатели скорости развития подтверждают омоложение изученных ЦП. По классификации «дельта-омега» ЦП 1 развивается от стареющей к зрелой, тип ЦП 2 не изменился, она осталась зрелой. Анализ ЦП показал значительную уязвимость демографических показателей от неодновременного прорастания семян в связи с их разным покоем и количеством выпавших осадков. Также изменения онтогенетической структуры и демографических показателей в 2022 г. вызваны зарастанием сообществ кустарниками: *Caragana arborescens* Lam., *Spiraea trilobata* L., *Cotoneaster niger* (Ehrh.) Fr. в ЦП 1, наличием ветоши в ЦП 2.
Ключевые слова: *Dracocephalum ruyschiana*, мониторинг, динамика, онтогенетический спектр, демографические показатели

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Денисова Г. Р., Черемушкина В. А., Астащенко А. Ю., Гусева А. А. Разногоди́чная структура ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) в Горном Алтае (Россия) // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 152 – 166. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>

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

ORCID и e-mail адреса: Денисова Гульнора Робеховна: <https://orcid.org/0000-0002-4611-8659>, gulnoria@mail.ru; Черемушкина Вера Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0003-1502-7006>, cher51@mail.ru; Астащенко Алексей Юрьевич: <https://orcid.org/0000-0002-5253-0842>, astal@bk.ru; Гусева Александра Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0002-3852-2547>, guseva.sc@list.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Устойчивость и продуктивность природных экосистем во многом определяется состоянием слагающих их видовых популяций, поэтому изучению популяций уделяется большое внимание. Структура ценопопуляций (ЦП) рассматривается в качестве важного показателя, который позволяет оценить степень устойчивости вида в сообществе (Работнов, 1950; Уранов, 1975), характер динамических процессов, протекающих в ЦП (Заугольнова, 1976). В настоящее время накоплен большой фактический материал по изучению ценологических популяций разных жизненных форм в разнообразных природно-климатических зонах (Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995; Злобин, 2009; Таловская, Черемушкина, 2018; Cheryomushkina et al., 2021). В этих работах отражены основные закономерности изменения онтогенетического состава и демографических показателей популяций в зависимости от меняющихся эколого-ценологических условий. С помощью популяционно-онтогенетического подхода проводится оценка текущего состояния природных популяций и дается прогноз их дальнейшего развития (Заугольнова и др., 1988). Как отмечал Н. В. Глотов (1983), резкие отличия экологических условий, обуславливаемые климатом, эдафическими факторами, могут приводить в действие различные механизмы саморегуляции ЦП. Результаты скрининга популяций вносят существенный вклад в изучение биоразнообразия отдельных флористических районов и биоты в целом. Однако такой подход не дает полного понимания особенностей функционирования популяций под влиянием внешних факторов окружающей среды. Наиболее информативным методом оценки популяции остаются мониторинговые исследования (Шварц, 1980). Эти сведения дают возможность прогнозировать процесс трансформации растительных сообществ под влиянием изменения климата и антропогенной нагрузки. В отдельных регионах России проводятся наблюдения, как за отдельными видами, так и за крупными ценозами (Ермакова, Сугоркина, 2016; Леонова, Крупенина, 2018; Кумачева, Гужвин, 2019; Кириллова, Кириллов, 2023). В Сибири мониторинговые исследования проведены на ключевых видах солончаковых степей Алтайского края (Асташенков и др., 2016; Асташенков, Гребенюк, 2017), песчаных массивов (Таловская и др., 2023), луговых и степных сообществ (Денисова и др., 2022a, б) Тувы. Установлено, что преобразование структуры и демографических параметров ЦП отражает влияние антропогенной нагрузки и изменение природно-климатических условий.

Наш интерес сосредоточен на изучении крупного рода *Dracococephalum* семейства Lamiaceae, представители которого распространены на всех континентах, кроме Арктики и Антарктиды (Буданцев, 1987). *Dracococephalum ruyschiana* L. как элемент естественной флоры широко распространен в Евразии, входит в состав различных растительных сообществ и может быть использован в качестве модельного объекта по изучению характера трансформации растительности Сибири. Первым этапом такой работы служит оценка состояния ЦП во временном континууме.

D. ruyschiana распространен от Скандинавии до Восточной Сибири, заходит на территорию Дальнего Востока, где единственное местонахождение описано в бассейне р. Ту в 10 км к северу от дер. Беловеж (Пробатова, Крестовская, 1995). Южная граница ареала простирается от Закавказья до Северо-Восточного Китая,

проходя через Киргизию и Монголию. Большая часть ареала *D. ruyschiana* расположена на территории России (Губанов и др., 2004). Вид встречается на разных высотах: от 600 м над уровнем моря (над у.м.) в Хакасии до 2600 м над у.м. в высокогорьях Северного Кавказа (Галушко, 1980). Особи *D. ruyschiana* произрастают в разреженных хвойных, березовых и смешанных лесах, на лугах и в степях (Шишкин, 1954), в высокогорьях на лесных полянах, в зарослях кустарников (Галушко, 1980).

Онтогенетическая структура ЦП *D. ruyschiana* была изучена в Якутии (Данилова и др., 2012) и авторами статьи на юге Сибири (Денисова и др., 2019). В этих работах дана комплексная оценка текущего состояния ЦП. Установлено, что на характер онтогенетической структуры влияют конкретные экологические условия (крутизна склона, влажность субстрата, задернованность) и антропогенный фактор.

Цель статьи – выявление особенностей структуры ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* в разные годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

D. ruyschiana – короткостебельный симподиально нарастающий травянистый многолетник, образующий рыхлый куст (Денисова, Ковалева, 2007). Онтогенез особей *D. ruyschiana* исследован ранее в долине р. Сон в Хакасии на овсецово-ковыльно-разнотравном остепненном лугу (Денисова, Ковалева, 2007). Установлено, что онтогенез особей *D. ruyschiana* длится 13 – 18 лет (Денисова и др., 2019).

D. ruyschiana – мезофит (Куминова, 1960). По данным А. Ю. Королюка (2006), вид произрастает на довольно богатых почвах (степень по богатству и засолению – 10), предпочитая увлажнение сухих и свежих лугов и лесов (степень по увлажнению – 57.5).

Геоботанические описания были выполнены по стандартной методике (Лавренко, 1964). Латинские названия видов приведены по сводке «Plants of the World Online» (2023).

Исследование двух ЦП *D. ruyschiana* проведены в Сибири на территории Горного Алтая. ЦП 1 изучена в 2004 и 2022 гг. в Шебалинском районе в окрестностях пос. Верх-Кукуя на высоте 1053 м над у. м. на склоне в 25° южной экспозиции (51°47'06.8" с.ш., 085°25'18.5" в.д.). В 2004 г. на стоповидноосоково-вейниково-разнотравном остепненном лугу с незначительным участием кустарников зарегистрировано 52 вида. Общее проективное покрытие (ОПП) – 85%. Кустарниковый ярус представлен *Spiraea trilobata* L. и *Cotoneaster niger* (Ehrh.) Fr., проективное покрытие которых не превышает 4%. В травянистом ярусе доминировали *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Hieracium umbellatum* L., *Ligularia glauca* (L.) O. Hoffm., *Trifolium pratense* L., *Saussurea controversa* DC., *Artemisia laciniata* Willd. За 18 лет число видов, образующих сообщество, практически не изменилось (54 вида). ОПП – 90%. Однако в видовом составе за 18 лет произошли значительные изменения. На закустаренном злаково-стоповидноосоково-разнотравном лугу покрытие кустарников за счет появления *Caragana arborescens* Lam. и разрастания *Spiraea trilobata* и *Cotoneaster niger* увеличилось до 10%. Из разнотравья преобладали *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort.,

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Phleum phleoides (L.) Н. Karst., *Carex pediformis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum* L.

ЦП 2 изучена в 2008 и 2022 гг. в Шебалинском районе на левом берегу р. Могута на высоте 680 м над ур. м. ЦП располагалась в нижней части склона юго-западной экспозиции (51°33'23.9" с.ш., 085°26'12.6" в.д.). ОПП – 65%. В 2008 г. видовое разнообразие разнотравно-стоповидноосокового остепненного луга было представлено 65 видами. Доминировали *Carex pediformis*, *Fragaria viridis* Weston, *Achillea millefolium* L. Присутствовали *Aconitum barbatum* Patr. ex Pers., *Elytrigia repens* (L.) Gould, *Filipendula vulgaris* Moench, *Rubus saxatilis* L. Через 14 лет ОПП составило 70%, но число видов сократилось до 55. Основными доминантами стоповидноосоково-овсяницево-разнотравного луга выступали *Festuca ovina* L. и *Carex pediformis*, на их долю приходилось 45%. Присутствовали *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Fragaria viridis*, *D. ruyschiana*. Остальные виды в сообществе с небольшим покрытием.

Проективное покрытие *D. ruyschiana* во все года исследования остается стабильным и не превышает 1-2%. В обеих ЦП в 2022 г. присутствует ветошь, в ЦП 1 на ее долю приходится 10%, в ЦП 2 – 30%.

При изучении структуры ЦП применен популяционно-онтогенетический подход (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Заугольнова и др., 1988). Онтогенетический спектр описан на основе учета 40 – 170 площадок размером 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной 1 м. Онтогенетическое состояние особей *D. ruyschiana* определяли согласно описанному ранее онтогенезу (Денисова, Ковалева, 2007). За счетную единицу принимали особь. При характеристике популяционной структуры использовали представления о характерном спектре (Заугольнова, 1994). Для анализа онтогенетической структуры в качестве интегральных характеристик выбраны следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Уранов, 1975), индекс эффективности ω (Животовский, 2001), индекс восстановления I_v , индекс замещения I_z (Жукова, 1987), индекс старения $I_{ст}$ (Гло-тов, 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. Гло-това (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 – число особей на площадке. Потенциальная семенная продуктивность определялась с использованием методики И. В. Вайнагий (1974). Для сравнительной характеристики ЦП рассчитывали скорость развития и специфическую скорость развития ЦП (Жукова, 1995).

Для характеристики климатических условий использованы данные метеостанции Горно-Алтайского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ЦГМС) М-2 Усть-Кокса (международный код 36229) с сайта <http://www.pogodaiklimat.ru/> (табл. 1).

Для выявления взаимосвязей между особями разных онтогенетических состояний в каждой ЦП применяли корреляцию Пирсона (ЦП 1, в 2004 г. $n = 40$; в 2022 г. $n = 75$; в ЦП 2 в 2008 г. $n = 170$; в 2022 г. $n = 99$, $p < 0.05$). Коэффициент

корреляции Пирсона оценивали по шкале Чеддока. Для изучения взаимосвязи между признаками ЦП (доля особей каждого онтогенетического состояния), экологической плотностью, ОПП, покрытием ветошью, индексами возрастности, эффективности применили коэффициент корреляции Спирмена ($n = 384$, $p < 0.05$) (Siegel, Castellan, 1989).

Таблица 1. Средняя температура воздуха и количество выпавших осадков по месяцам (данные ЦГМС М-2 Усть-Кокса, 50°3' с.ш., 85°6' в.д., 978 м над у. м)

Table 1. Average air temperature and amount of precipitation by months (data of the Gorno-Altai Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring M-2 Ust-Koksa, 50°3' N, 85°6' E, 978 m asl)

Год / Year	Средняя температура по месяцам / Average temperature by months, °C					
	Апрель / April	Май / May	Июнь / June	Июль / July	Август / August	Сентябрь / September
2004	3.7	12.1	15.2	16.5	13.9	8.9
2008	3.5	12.3	16.2	18.4	15.6	7.8
2022	4.5	14.5	15.8	15.3	14.1	10.7
Год / Year	Осадки, мм / Precipitation, mm					
	Апрель / April	Май / May	Июнь / June	Июль / July	Август / August	Сентябрь / September
2004	66	28	42	87	88	46
2008	48	12	44	51	62	83
2022	14	5	111	151	54	33

Подготовительную обработку 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

Наши исследования установили мономодальность онтогенетических спектров (табл. 2). Во всех спектрах пик приходится на средневозрастные генеративные особи. Центрированный онтогенетический спектр в целом характерен для данного вида и обусловлен его биологией (семенным способом размножения, быстрыми темпами развития особи в начале (прегенеративный период длится 3 – 4 года) и в конце онтогенеза (длительность $g_3 - s - 3 - 4$ года), продолжительностью зрелого генеративного состояния (5 – 7 лет)) (Денисова и др., 2019). В 2022 г. отмечено увеличение доли особей прегенеративного периода и снижение доли особей постгенеративных состояний, в то время как процент генеративных особей в ЦП 1 уменьшился с 80.9 в 2004 г. до 70.6% в 2022 г., а в ЦП 2 практически не изменился (79.5% – 2008 г., 77.3% – 2022 г.). Важной составляющей для появления проростков *D. ryuzhiana* является температура и количество выпавших осадков. Так, по данным сайта www.pogodaiklimat.ru, в 2004 и 2008 гг. весна и начало лета были теплыми, но сухими, что также сказалось на отсутствии ювенильных растений в обеих ЦП (см. табл. 2). В 2022 г., несмотря на сухую весну, обильное количество осадков в начале лета определило рост доли прегенеративной фракции.

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Таблица 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* в разные годы изучения

Table 2. Ontogenetic spectra of the coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* in different years of study

№ 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	2004	0	2.6	2.6	3.8	43	34.1	7.6	6.3
	2022	8.1	3.7	11	28.7	28.7	13.2	3.7	2.9
ЦП 2 / CP 2	2008	0	4.6	3.4	17	46.6	15.9	7.9	4.6
	2022	2.2	8.2	8.2	16.5	56.7	4.1	3.1	1.0

Примечание. *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

Note. *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile.

В ЦП 1 увеличение проективного покрытия кустарников *Caragana arborens*, *Spiraea media* и *Cotoneaster niger* с 2004 по 2022 гг. до 10% также способствовало развитию проростков и ювенильных особей. Под их пологом дольше сохраняется влага, что благоприятно для прорастания семян. Выявлена прямая взаимосвязь между ПП кустарников и особями прегенеративного периода ($j + im + v$) ($r_s = 0.323$, $p = 0.05$). Так, в 2022 г. в ЦП 1 доля молодых растений ($j + im + v$) выросла в 4.5 раза (с 5.2 до 22.8%) по сравнению с 2004 г. (см. табл. 2). Успешный переход из одного состояния в другое молодых растений способствовал также накоплению молодых генеративных особей (28.7%). Обнаружена достоверная корреляция между *im* и *g*₁ в 2022 г. ($r = 0.563$, $p = 0.001$). Резкий спад зрелых особей с 43 до 28.7% в 2022 г. обусловлен нерегулярным прорастанием семян. Сокращение старых генеративных растений и особей постгенеративного периода ($(g_3 + ss + s)$ с 48 до 19.8%) в ЦП связано с естественным старением и отмиранием особей. Экологическая плотность с 2004 г. по 2022 г. уменьшилась в 2 раза (табл. 3).

Таблица 3. Некоторые демографические показатели ценопопуляций (ЦП) *Dracocephalum ruyschiana*

Table 3. Some demographic indicators of the coenopopulations (CP) of *Dracocephalum ruyschiana*

№ ЦП / No. CP	Год / Year	Демографические показатели / Demographic indicators						
		$P_{\text{экол}}$ особ. / м ² / $P_{\text{экол}}$ ind. / m ²	Плотность $\ln(n+1)$ / Density $\ln(n+1)$	Δ	ω	<i>I</i> _в	<i>I</i> _{ст}	<i>I</i> _з
ЦП 1 / CP 1	2004	6.7	2.34	0.61	0.78	0.06	0.14	0.05
	2022	3.32	1.27	0.38	0.71	0.24	0.07	0.3
ЦП 2 / CP 2	2008	1.1	0.33	0.51	0.79	0.09	0.13	0.09
	2022	2.26	0.43	0.41	0.8	0.19	0.04	0.22

Примечание. $P_{\text{экол}}$ – экологическая плотность; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; *I*_в – индекс восстановления; *I*_{ст} – индекс старения; *I*_з – индекс замещения.

Note. $P_{\text{экол}}$ is ecological density; ω – index of efficiency; Δ – index of age; *I*_в – index of recovery; *I*_{ст} – index of aging; *I*_з – index of replacement; CP – coenopopulation.

Сходная тенденция при более низких показателях выявлена при приведении численности особей на учетных площадках к нормальному распределению $\ln(n+1)$.

В ЦП выявлена обратная взаимосвязь численности особей с ОПП ($r_s = -0.736$, $p = 0.05$). В 2022 г. сокращение особей старого генеративного состояния до 13.2% и незначительная доля особей постгенеративного периода (6.6%) в ЦП 1, по сравнению с 2004 г., привели к снижению индекса старения с 0.14 до 0.07 (см. табл. 3). Индексы восстановления и замещения за счет наличия в ЦП 1 молодых особей возросли. Изменения, происходящие в ЦП 1, указывают на ее омоложение, что подтверждается увеличением значений индексов восстановления и замещения. За 18 лет произошла смена типа ЦП: со стареющей в 2004 г. на зрелую в 2022 г. (по классификации $\Delta - \omega$ Л. А. Животовского). Рассчитанные показатели скорости развития (V_Δ) и специфической скорости (r_Δ) развития подтвердили однонаправленные изменения структуры ЦП 1 с 2004 по 2022 гг. в сторону ее омоложения ($V_\Delta = -0.012$, $r_\Delta = -0.019$). Онтогенетический состав ЦП 1 во все годы исследований испытывал лишь флуктуационные изменения.

В ЦП 2 также произошло накопление молодых особей (см. табл. 2). На прорастание семян и развитие молодых растений благоприятно сказываются условия, создающиеся под пологом ветоши. Выявлена положительная взаимосвязь между числом ювенильных особей и проективным покрытием ветоши ($r_s = 0.452$, $p = 0.05$). Число молодых особей ($j + im + v$) увеличилось в 2022 г. в 2.3 раза. Статистически установлено, что увеличение виргинильных особей зависит от количества ювенильных и имматурных ($r = 0.379$ и $r = 0.591$, $p = 0.01$ соответственно). Постоянный переход молодых растений в последующее состояние и длительность средневозрастного генеративного состояния определили увеличение доли зрелых особей с 46.6 в 2008 г. до 56.7% в 2022 г. При этом в спектре 2022 г. отмечается резкое сокращение особей старого генеративного состояния и особей постгенеративного периода ($g_3 + ss + s$) с 28.4 до 8.2%. Увеличение ветоши, как показывает статистический анализ, отрицательно сказывается на количестве старых генеративных растений ($r_s = -0.369$, $p = 0.05$). Наличие ветоши приводит к удержанию влаги, что создает условия, ускоряющие старение и отмирание старых особей. Резкое сокращение числа старых генеративных растений привело к сокращению числа особей постгенеративного периода. Выявлена прямая связь между количеством g_3 и s ($r = 0.477$, $p = 0.01$). Нерегулярный характер появления проростков в предыдущие годы также отразился на доле растений в правой части спектра. В ЦП 2 плотность особей *D. ruyschiana* увеличилась в два раза (см. табл. 3). Однако при приведении численности растений на учетных площадках к нормальному распределению плотность практически не меняется, изменяется лишь соотношение особей по онтогенетическим группам. Увеличение числа особей прегенеративного и сокращение числа растений генеративного периодов в 2022 г. способствовали повышению индекса восстановления с 0.09 до 0.19 (см. табл. 3). Индекс замещения, показывающий долю взрослой части популяции, которую может заместить подрост, также вырос с 0.09 в 2008 г. до 0.22 в 2022 г. В то же время уменьшение доли правой части спектра привело к снижению индекса старения (с 0.13 до 0.04). Однако за 14 лет не произошла смена типа ЦП, по классификации $\Delta - \omega$. ЦП 2 осталась зрелой. Несмотря на то что ЦП 2 в течение 14 лет остается зрелой, показатели скорости развития и специфической скорости развития свидетельствуют об ее постепенном омоложении ($V_\Delta = -0.007$, $r_\Delta = -0.014$).

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Расчет средних скорости развития и специфической скорости развития по модулю за исследуемый период для изученных ЦП показал, что для ЦП 1 $V_{\Delta} = 0.0006$, $r_{\Delta} = 0.001$; для ЦП 2 $V_{\Delta} = 0.0005$, $r_{\Delta} = 0.001$. Размерность показателей отражает масштабы изменчивости онтогенетической структуры. При одинаковой специфической скорости развития (r_{Δ}), скорость развития (V_{Δ}) в ЦП 1 немного выше, чем в ЦП 2.

Таким образом, все изученные ЦП *D. ruyschiana* нормальные, самоподдержание осуществляется только семенным путем. Как отмечают Р. Milberg и А. Bertilsson (1997), на семенное размножение *D. ruyschiana* влияет много факторов. Большая часть эремов у особей *D. ruyschiana* образуется в основном в результате перекрёстного опыления, осуществляемого шмелями. Авторами установлено, что семенная продуктивность *D. ruyschiana* зависит от степени изолированности ЦП, видового богатства сообщества и от числа цветков в соцветии. В Горном Алтае исследованные ЦП располагались в сообществах с богатым видовым разнообразием, что больше привлекает шмелей для опыления, чем маловидовые ценозы. Потенциальная семенная продуктивность ЦП колебалась от 468.66 эремов на особь в ЦП 2 (2008 г.) до 536.69 эремов на особь в ЦП 1 (2004 г.). Также установлено, что всхожесть семян зависит от их покоя. Семена *D. ruyschiana*, по данным Э. Я. Муйжарая с соавторами (1983), находятся в глубоком покое, который сохраняется и после воздушно-сухого хранения в течение 6 месяцев. По неопубликованным данным И. Н. Гуськовой, всхожесть семян *D. ruyschiana* из природных местообитаний Сибири через 30 дней составляла всего 1.5 – 2.0% от общего числа семян. Подобные результаты были получены Д. Н. Андросовой (2021) для семян этого вида из Якутии. По данным Д. Н. Андросовой (2021), семена из Якутии сохраняют глубокий покой даже после стратификации в течение трех месяцев при температуре 0 – 3°C. Как отмечает И. Н. Гуськова, всхожесть семян *D. ruyschiana* со временем увеличивается, и после года сухого хранения семян, она составляла от 29.0 до 46.5%. *D. ruyschiana* продуцирует неоднородные семена, с покоем разной глубины, что является приспособлением к выживанию и сохранению ЦП. Видимо, в естественных условиях небольшая часть семян *D. ruyschiana* прорастает сразу после созревания и отделения от материнской особи, а остальные пополняют почвенный банк семян. Неодновременное прорастание семян, сухая весна и начало лета стали причиной отсутствия особей ювенильного состояния в ЦП в 2004 и 2008 гг. В 2022 г. ЦП были представлены особями всех онтогенетических групп. Разрастание кустарников в ЦП 1 и наличие ветоши в ЦП 2 способствовали накоплению подроста. За исследованный период в онтогенетических спектрах не происходит смещение пика. За счет длительности зрелого генеративного состояния (5 – 7 лет) в обеих ЦП наблюдается накопление особей этой группы. Онтогенетический спектр остался центрированным. Процент генеративных особей в ЦП достаточно высок (ЦП 1: 81.01 (2004), 70.59 (2022); ЦП 2: 79.54 (2008), 77.32% (2022)). Анализ плотности во временном ряду показал ее падение в ЦП 1 и увеличение в ЦП 2. Несмотря на небольшие значения индексов восстановления и замещения, ЦП способны обеспечить самоподдержание. Исходя из демографических параметров и показателей скоростей развития происходят однонаправленные изменения структуры ЦП в

сторону их омоложения в 2022 г. Масштабы изменчивости онтогенетической структуры ЦП *D. ruyschiana*, исходя из средних значений скорости развития и специфической скорости развития, на стоповидноосоково-вейниково-разнотравном остепненном лугу сильнее, чем на разнотравно-стоповидноосоковом остепненном лугу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ многогодичной структуры длительно существующих двух ЦП *D. ruyschiana*, расположенных на Горном Алтае, выявил изменения, отражающие колебания долей молодой и старой фракций. ЦП 1 с 2004 по 2022 г. и ЦП 2 с 2008 по 2022 г. перешли от неполночленных к полночленным. Тип онтогенетического спектра остался неизменным – центрированным. Онтогенетический состав ЦП *D. ruyschiana* испытывает омоложение, которое происходит за счет накопления молодых растений и сокращения числа старых особей. Появление ювенильных растений в ЦП носит непостоянный характер. По классификации «дельта-омега» ЦП 1 развивается от стареющей к зрелой, тип ЦП 2 не изменился, ЦП осталась зрелой. Оцениваемые демографические показатели и показатели скорости подтверждают омоложение ЦП.

Таким образом, исследованные ЦП *D. ruyschiana* устойчивы. Изменения онтогенетической структуры и демографических показателей в 2022 г. вызваны увеличением доли кустарников в ЦП 1, наличием ветоши в ЦП 2, одновременным прорастанием семян с покоем разной глубины и количеством выпавших осадков. Изменения демографических показателей и онтогенетического состава ЦП *D. ruyschiana* в Горном Алтае можно рассматривать как естественный характер развития, направленный на самоподдержание устойчивости ЦП.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андросова Д. Н. Эколого-биологические особенности прорастания семян травянистых растений природной флоры центральной Якутии при интродукции: дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2021. 181 с.

Астащенко А. Ю., Гребенюк А. В. Морфологическая адаптация особей и онтогенетическая структура ценопопуляций *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae) в условиях Кулундинской степи (Алтайский край) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 8. С. 1136 – 1149. <https://doi.org/10.1134/S0006813617080063>

Астащенко А. Ю., Черемушкина В. А., Королук А. Ю. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций доминантов степных сообществ Кулундинской равнины (Алтайский край) // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всероссийской конференции / под ред. Н. А. Леоновой. Пенза: Пензенский государственный университет, 2016. С. 21 – 23.

Буданцев А. Л. Система рода *Dracosephalum* (Lamiaceae) // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 2. С. 260 – 267.

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826 – 831.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа: в 3 т. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1980. Т. 3. С. 38.

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3 – 10.

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.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России: в 3 т. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. Т. 3. С. 117.

Данилова Н. С., Иванова Н. С., Борисова С. З. Эколого-биологические особенности и структура ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* L. в Центральной Якутии // Наука и образование. Биологические науки. Экология. 2012. № 3. С. 33 – 38.

Денисова Г. Р., Ковалева Ю. М. Онтогенез змееголовника Руйша (*Dracocephalum ruyschiana* L.) // Онтогенетический атлас растений / под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2007. Т. 5. С. 175 – 178.

Денисова Г. Р., Гордеева Н. И., Комаревцева Е. К., Гусева А. А. Структура ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* (Lamiaceae) на юге Сибири // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 11 – 12. С. 1712 – 1726. <https://doi.org/10.1134/S0006813619090060>

Денисова Г. Р., Черемушкина В. А., Астащенко А. Ю. Изменение онтогенетического спектра и плотности ценопопуляции *Dracocephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) в республике Тыва (Россия) за 17 лет // Растительный мир Азиатской России. 2022 а. № 4. С. 300 – 307. <https://doi.org/10.15372/RMAR20220405>

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

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.

Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Ботанический журнал. 1976. Т. 61, № 2. С. 187 – 196.

Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений; современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области: в 4 ч. М.: Московский государственный педагогический университет, 2016. Ч. 1. 252 с.

Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Мониторинг популяции *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) на северной границе ареала (Республика Коми, Европейская Россия) // Поволжский экологический журнал. 2023. № 4. С. 420 – 436. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-420-436>

Королюк А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3 – 38.

Кумачева В. Д., Гужвин С. А. Степные экосистемы как основа проведения мониторинговых исследований для формирования экологической сети // Фундаментальные основы науки: материалы XIV Международной научно-практической конференции / под ред. Е. Н. Скориковой. Анапа: Издательство «НИЦ ЭСП», 2019. С. 33 – 37.

- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Издательство СО РАН, 1960. 449 с.
- Лавренко Е. М. Полевая геоботаника: в 3 т. М.; Л.: Издательство АН СССР, 1964. Т. 3. 554 с.
- Леонова Н. А., Крупенина М. М. Пространственная динамика Присурской дубравы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 3 (23). С. 92 – 97. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2018-3-7>
- Муйжарая Э. Я., Плаудис А. А., Казака Р. М., Лимбена Р. Э. Семенное размножение редких видов растений в Национальном парке «Гауя» с целью сохранения генофонда флоры // Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках / под ред. Л. В. Табака. Рига: Зинатне, 1983. С. 86 – 88.
- Одум Ю. Экология: в 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 209 с.
- Пробатова Н. С., Крестовская Т. В. Сосудистые растения советского Дальнего Востока: в 10 т. СПб.: Наука, 1995. Т. 7. 392 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 1950. Т. 3, № 6. С. 179 – 196.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане // Растительный мир Азиатской России. 2018. № 3. С. 61 – 65. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))
- Таловская Е. Б., Черемушкина В. А., Астащенко А. Ю., Гордеева Н. И. Состояние ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) в зависимости от экологических условий // Ботанический журнал. 2023. Т. 108, № 1. С. 3 – 12. <https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7 – 34.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шишкин Б. К. Флора СССР. М.; Л.: АН СССР, 1954. Т. 20. С. 439 – 474.
- Cheryomushkina V. A., Bobokalonov K., Boboev M., Kurochkina N. J. Ontogenetic structure of *Ziziphora interrupta* Juz. (Lamiaceae) coenopopulations in Tajikistan // BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 38. Article number 00020. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800020>
- Milberg P., Bertilsson A. What determines seed set in *Dracocephalum ruschiana* L. an endangered grassland plant? // Flora. 1997. Vol. 192. P. 361 – 367.
- Plants of the World Online. Kew: Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed March 19, 2023).
- Siegel S., Castellan N. J. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. New York: McGraw – Hill, 1989. 312 p.

Different-year structure of the coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) in the Altai mountains (Russia)

G. R. Denisova ✉, V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov, A. A. Guseva

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

Received: May 2, 2023 / revised: September 16, 2023 / accepted: September 20, 2023 / published: June 28, 2024

Abstract. The different-year structure of two coenopopulations (CP 1 and CP 2) of *Dracocephalum ruyschiana* L. located in different ecological and cenotic conditions of the Altai Mountains is considered. The monomodality of the ontogenetic spectra with the predominance of mature generative individuals has been established. In the ontogenetic spectra, there is an accumulation of young plants and a reduction in the proportion of old individuals. A density drop in CP 1 from 2004 till 2022 and an increase in CP 2 from 2008 till 2022 were revealed. The calculated demographic indicators and those of the development rate confirm the rejuvenation of the studied CP. According to the delta–omega classification, CP 1 develops from aging to mature, while the type of CP 2 has not changed, it remains mature. Our CP analysis shows a significant vulnerability of demographic indicators from non-simultaneous germination of seeds due to their different dormancy and the amount of precipitation. Also, the changes in the ontogenetic structure and demographic indicators in 2022 are caused by overgrowth of the communities with shrubs, namely: *Caragana arborescens* Lam., *Spiraea trilobata* L., *Cotoneaster niger* (Ehrh.) Fr. in CP 1, and the presence of plant debris in CP 2.

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

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Denisova G. R., Cheryomushkina V. A., Astashenkov A. Yu., Guseva A. A. Different-year structure of the coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) in the Altai mountains (Russia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 152–166 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>

REFERENCES

Androsova D. N. *Ecological and Biological Features of Germination of Seeds of Herbaceous Plants of the Natural Flora of Central Yakutia During Introduction*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Yakutsk, 2021. 181 p. (in Russian).

✉ *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 addresses: 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; Alexandra A. Guseva: <https://orcid.org/0000-0002-3852-2547>, guseva.sc@list.ru.

Astashenkov A. Yu., Grebenjuk A. V. Morphological adaptation of individuals and ontogenetic structure of *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae) coenopopulations in conditions of Kulunda steppe (Altai territory). *Botanicheskii zhurnal*, 2017, vol. 102, no. 8, pp. 1136–1149 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813617080063>

Astashenkov A. Yu., Cheremushkina V. A., Koroljuk A. Yu. Dynamics of ontogenetic structure of dominant cenopopulations of steppe communities of the Kulunda plain (Altai territory). In: Leonova N. A., ed. *Modern Concepts of Biosystems Ecology and Their Role in Solving Problems of Nature Conservation and Nature Management: Proceedings of the All-Russian Conference*. Penza, Penza State University Publ., 2016. C. 21–23 (in Russian).

Budantsev A. L. System of the genus *Dracocephalum* (Lamiaceae). *Botanicheskii zhurnal*, 1987, vol. 72, no. 2, pp. 260–267 (in Russian).

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).

Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza: v 3 t.* [Flora of the North Caucasus: in 3 vols]. Rostov-on-Don, Rostov State University Publ., 1980, vol. 3, pp. 38 (in Russian).

Glotov N. V. Assessment of the genetic heterogeneity of natural populations: Quantitative traits. *Ekologiya*, 1983, no. 1, pp. 3–10 (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 seminara. Pod red. L. A. Zhukovoi* [Zhukova L. A., ed. The Life of Populations in a Heterogeneous Environment: Materials of the II All-Russian Population Seminar. Yoshkar-Ola, Periodika Marii El Publ., 1998, pp. 146–149 (in Russian).

Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Illjustrirovannyj opredelitel' rasteniy Srednej Rossii: v 3 t.* [Illustrated Identifier of Plants of Central Russia: in 3 vols.]. Moscow, KMK Scientific Press, 2004, vol. 3, pp. 117 (in Russian).

Danilova N. S., Ivanova N. S., Borisova S. Z. Ecological and biological features and structure of coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* L. in Central Yakutia. *Science and Education. Biological Sciences. Ecology*, 2012, no. 3, pp. 33–38 (in Russian).

Denisova G. R., Kovaleva Y. M. Ontogeny of *Dracocephalum ruyschiana* L. In: *Ontogeneticheskij atlas rasteniy. Pod red. L. A. Zhukovoy* [Zhukova L. A., ed. Ontogenetic Atlas of Plants]. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2007, vol. 5, pp. 175–178 (in Russian).

Denisova G. R., Gordeeva N. I., Komarevtseva E. K., Guseva A. A. Structure of coenopopulations of *Dracocephalum ruyschiana* (Lamiaceae) in the south of Siberia. *Botanicheskii zhurnal*, 2019, vol. 104, no. 11, pp. 1712–1726 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813619090060>

Denisova G. R., Cheremushkina V. A., Astashenkov A. Yu. Changes in ontogenetic spectrum and density of the coenopopulation of *Dracocephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) in Republic of Tuva (Russia) in 17 years. *Flora and Vegetation of Asian Russia*, 2022 a, no. 4, pp. 300–307 (in Russian). <https://doi.org/10.15372/RMAR20220405>

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 b, no. 3, pp. 255–267 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>

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

РАЗНОГОДИЧНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Zaugolnova L. B. Heterogeneity of cenopopulations structure in time and space. *Botanicheskii zhurnal*, 1976, vol. 61, no. 2, pp. 187–196 (in Russian).

Zaugolnova L. B. *Structure of Populations of Seed Plants and Problems of Their Monitoring*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saint Petersburg, 1994. 70 c.

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

Zlobin Yu. A. *Populatsionnaia ekologiya rastenii: sovremennoe sostoianie, tochki rosta* [Population Ecology of Plants: Current State, Points of Growth]. Sumy, Universitetskaia kniga, 2009. 263 p. (in Russian).

Ermakova I. M., Sugorkina N. S. *Monitoring rastitel'nosti Zalidovskikh lugov Kaluzhskoy oblasti: v 4 ch.* [Monitoring of Vegetation of Zalidovsky Meadows of Kaluga Region: in 4 parts]. Moscow, Moscow State Pedagogical University Publ., 2016, pt. 1. 252 p. (in Russian).

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Monitoring of a *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae, Liliopsida) population on the northern border of its distribution range (Komi Republic, European Russia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 4, pp. 420–436. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-420-436>

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).

Kumacheva V. D., Guzhvin S. A. Steppe ecosystems as a basis for monitoring studies to form an ecological network. In: *Fundamental'nye osnovy nauki: materialy XIV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Pod red. E. N. Skorikovo* [Skorikova E. N., ed. Fundamental Foundations of Science: Proceedings of the XIV International Scientific and Practical Conference]. Anapa, Izdatel'stvo “NIC ESP”, 2019, pp. 33–37 (in Russian).

Kuminova A. V. *Rastitel'nyy pokrov Altaya* [Vegetation Cover of the Altai]. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 1960. 449 p. (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).

Leonova N. A., Krupenina M. M. Spatial dynamics of Prisursky oak grove. *University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2018, no. 3 (23), pp. 92–97 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2018-3-7>

Muizharaya E. Ya., Plaudis A. A., Kazaka P. M., Limbena R. E. Seed multiplication of rare plant species in the National park “Gauja” in order to preserve the gene pool of flora. In: *Ohrana flory rechnykh dolin v Pribaltiyskikh respublikah. Pod red. L. V. Tabaka* [Tabak L. V., ed. Protection of River Valley Flora in the Baltic Republics]. Riga, Zinatne, 1983, pp. 86–88 (in Russian).

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

Probatova N. S., Krestovskaya T. V. *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*: in 10 vols. Saint Petersburg, Nauka, 1995, vol. 7. 392 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).

Smirnova O. V. *Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov* [Grass Cover Structure of Broad-leaved Forests]. Moscow, Nauka, 1987. 206 p. (in Russian).

Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A. Ontogenetic structure of *Thymus roseus* (Lamiaceae) coenopopulations in the East Kazakhstan. *Flora and Vegetation of Asian Russia*, 2018, no. 3, pp. 61–65 (in Russian). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))

Talovskaya E. B., Cheremushkina V. A., Astashenkov A. Yu., Gordeeva N. I. State of coenopopulations of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) depending on environmental conditions. *Bo-*

tanicheskii zhurnal, 2023, vol. 108, no. 1, pp. 3–12 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>

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).

Shvarts S. S. *Ekologicheskie zakonomernosti evolyucii* [Ecological Regularities of Evolution]. Moscow, Nauka, 1980. 277 p. (in Russian).

Shishkin B. K. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR Publ., 1954, vol. 20, pp. 439–474 (in Russian).

Cheryomushkina V. A., Bobokalonov K., Boboev M., Kurochkina N. J. Ontogenetic structure of *Ziziphora interrupta* Juz. (Lamiaceae) coenopopulations in Tajikistan. *BIO Web of Conferences*, 2021, vol. 38, article no. 00020. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800020>

Milberg P., Bertilsson A. What determines seed set in *Dracocephalum ryuschiana* L. an endangered grassland plant? *Flora*, 1997, vol. 192, pp. 361–367.

Plants of the World Online. Kew, Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed March 19, 2023).

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