

СООБЩЕНИЯ

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
DRACOCERPHALUM NUTANS (LAMIACEAE) В СТЕПНЫХ
СООБЩЕСТВАХ В РАЗНЫЕ ГОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2025 г. Г. Р. Денисова^{1,*}, В. А. Черемушкина¹,
А. Ю. Асташенков^{1,2}, А. А. Гусева^{1,2}

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

²Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 1, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: gulnoria@mail.ru

Поступила в редакцию 29.09.2024 г.
Получена после доработки 30.12.2024 г.
Принята к публикации 14.01.2025 г.

Изучена разнородная структура онтогенетического состава и плотности двух ценопопуляций (ЦП) травянистого олигокарпика *Dracosephalum nutans* L. в степных сообществах Сибири. Установлено разнообразие онтогенетических спектров: центрированный (ЦП 1 – 2004 г.), бимодальный (ЦП 1 – 2007 г.), левосторонний (ЦП 2 – 2004, 2022 гг.). За исследованный период в онтогенетическом спектре ЦП 1 происходит накопление особей прегенеративного периода и старых генеративных растений, ЦП 2 – при сохранении доли прегенеративных особей наблюдается рост доли молодых и зрелых генеративных. Во всех ЦП плотность уменьшилась в 2.8 и 3.6 раза. Определяющими факторами, влияющими на значения плотности и демографических показателей, оказались в ЦП 1 – пастбищная нагрузка; в ЦП 2 – увеличение общего проективного покрытия фитоценоза до 100%, участие дерновинных злаков, а также высокое содержание ветоши и использование фитоценоза в весенний период под пастбище. Ведущим лимитирующим фактором для обеих ЦП *D. nutans* являются погодные условия. От количества выпавших осадков и от температурного режима весны, начала и конца лета зависит возобновление ЦП. Колебания значений демографических показателей и показатели скорости развития свидетельствуют об устойчивом состоянии изученных ЦП.

Ключевые слова: *Dracosephalum nutans* L., мониторинг, динамика, онтогенетический спектр, демографические показатели

DOI: 10.31857/S0006813625020016, EDN: DNSCRY

Для адекватной оценки “отклика” растительных сообществ на изменения условий окружающей среды обычно используются данные долговременных наблюдений (Zaugol’nova, 1977; Smirnova, 1977; Liu et al., 2013; Dai et al., 2014). Динамические процессы изучаются на разных уровнях организации (видовом, ценотическом, организменном, популяционном и т. д.). Разработанный популяционно-онтогенетический подход позволяет выявить вектор развития популяции, отражающий состояние самой популяции, растительного покрова и экосистемы в целом (Vostochouyevropeyskiye ..., 2004). Обычно для популяционного анализа используют оценку ведущих параметров: численность особей, онтогенетическую структуру, проективное покрытие вида, биомассу (Harper, White, 1971; Zhukova, Zaugol’nova, 1985). Помимо этого, многолетние наблюдения за популяционными признаками имеют важное теоретическое значение для понимания пространственного размещения видов, особенностей внутривидовых взаимоотношений, а также для моделирования реакции растительного покрова на изменение климата (Korchagin, 1964; Anthelme et al., 2014; Orlovsky et al., 2019; Das et al., 2020; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022). В практичес-

ком отношении многолетний мониторинг дает возможность разработать способы охраны биологического разнообразия, рационального использования природных ресурсов и принципов восстановления растительного покрова на нарушенных землях (Rodionova, Il'ina, 2013).

Статья продолжает серию публикаций, посвященных многолетнему наблюдению и анализу за состоянием ценопопуляций (ЦП) видов рода *Dracocephalum* L. Выявленные закономерности динамических процессов, протекающие в популяциях у представителей этого рода, в дальнейшем позволят определить популяционное поведение и установить флорогенетические связи у растений близкого родства.

Виды рода *Dracocephalum* широко распространены, они освоили различные природно-климатические зоны и разнообразные эколого-ценоотические условия (Budantsev, 1993). В процессе идиоадаптации, помимо генетических преобразований, у растений выработались как организменные (морфологические), так и популяционные механизмы адаптации, позволяющие им устойчиво существовать в составе различных ценозов и принимать участие в функционировании сообщества. Среди морфологических адаптаций в роде можно выделить широкий спектр жизненных форм, который включает в себя: однолетние, олигокарпические, поликарпические травы, полудревесные формы, и морфологическую поливариантность, которая проявляется в изменении морфоструктуры и темпов онтоморфогенеза. Среди популяционных механизмов — изменение уровня плотности, типа пространственной и онтогенетической структуры, темпов развития и способов самоподдержания (Denisova, 2006).

Ранее нами была изучена разногодичная структура ЦП некоторых видов: полукустарничка *D. fruticosum* Stephan ex Willd. (Denisova et al., 2022a), стержнекорневых каудексовых травянистых растений *D. imberbe* Bunge (Denisova et al., 2022b), *D. origanoides* Stephan (Denisova et al., 2023) и короткокорневищной травы *D. ruyschiana* L. (Denisova et al., 2024). Было установлено, что преобразование фитоценоза в течение ряда лет, изменение интенсивности антропогенной нагрузки и колебание погодных условий отразились на развитии особей изученных видов, что в итоге привело к изменениям онтогенетической и демографической структур, скорости и векто-

ра развития ценопопуляции. Если для определенных групп биоморф рода имеются хоть какие-то сведения, то для олигокарпических трав данные практически отсутствуют. Типичный представитель группы олигокарпиков — *Dracocephalum nutans* L. (змееголовник поникший). Анализ разногодичной динамики этого представителя рода *Dracocephalum* с учетом комплекса показателей (онтогенетической структуры, демографических индексов, скорости развития и специфической скорости развития) ЦП в разных местообитаниях внесет существенный вклад в понимание особенностей популяционного поведения как олигокарпической группы биоморф в целом, так и популяционного поведения видов на родовом уровне. В связи с этим цель работы — изучение онтогенетической структуры ЦП *D. nutans* в Сибири в разные годы исследования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования нами выбраны отличимые фитоценозы в разных частях ареала и различных временной диапазон. Мониторинг ценопопуляций выполнен в сообществах Хакасии (2004 и 2007 гг.) и Горного Алтая (2004 и 2022 гг.).

Название видов дано в соответствии с базой “Plants of the World Online” (<https://powo.science.kew.org/>). Геоботанические описания выполнялись по стандартной методике (Korchagin, 1964).

ЦП 1 изучена в Хакасии в долине р. Аскиз в окрестностях с. Казановка (53°13'67.0" с. ш., 90°04'18.3" в. д. на высоте 614 м над ур. м.) в петрофитном закустаренном степном разнотравном сообществе. ЦП располагалась в средней части склона восточной экспозиции (угол наклона 20–25°). Растения произрастают на мелкоземистой почве, сверху покрытой мелким, средним и крупным щебнем. В 2004 г. доля кустарников составляла 20%, *Caragana pygmaea* (L.) DC. и *Spiraea hypericifolia* L. преобладали в одинаковом соотношении. Доминанты травостоя: *Bupleurum scorzonrifolium* Willd., *Artemisia frigida* Willd., *Veronica incana* L., *Potentilla acaulis* L., *Artemisia glauca* Pall. ex Willd., *Nepeta multifida* L., *Carex pediformis* C.A. Mey. Проективное покрытие (ПП) *D. nutans* 5%. ОПП — 70–80%.

Через три года в 2007 г. видовой состав сообщества сильно не изменился. В петрофитном закустаренном степном разнотравном сообществе доля кустарников увеличилась до 35–40%. Кус-

тарниковый ярус в основном сформирован *Cara-gana pygmaea* и *Spiraea hypericifolia*, также отмечены единичные особи *Cotoneaster laxiflorus* J. Jacq. ex Lindl. В разнотравье доминировали: *Nepeta multifida*, *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*, *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex D.F.K. Schltl., *Bupleurum scorzonerifolium*, *Pseudosedum affine* (Schrenk) A. Berger. Особи *D. nutans* встречаются лишь под пологом кустарников. ОПП осталось прежним.

ЦП 2 исследована на территории Горного Алтая в 3 км от с. Беш-Озек Шебалинского района (51°15'15.15" с. ш., 85°23'53.0" в. д., 1060 м над ур. м.), в нижней части склона (угол наклона 7°) на залежи. Почвы горно-луговые. В 2004 г. в лапчатко-злаково-разнотравном лугово-степном сообществе общее проективное покрытие (ОПП) составляло 80%. Доминантами выступали *Argentina anserina* (L.) Rydb., *Elymus repens* (L.) Gould, *E. mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *Plantago major* L., *Achillea asiatica* Serg., *Artemisia dracunculoides* Pursh, *Medicago falcata* L. ПП *D. nutans* 7%.

В 2022 г. отмечено интенсивное зарастание этого сообщества злаками: *Elymus repens*, *E. mutabilis*, *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., *Stipa capillata* L. и *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, что привело к задернению ценоза и увеличению ОПП до 100%. В злаково-разнотравном лугово-степном сообществе из разнотравья преобладали *Argentina anserina*, *Artemisia dracunculoides*, *Fragaria viridis* Weston, *Aconitum barbatum* Pers., *Plantago major*, *Medicago falcata*. В ЦП 2 в 2022 г. в сообществе присутствует ветошь, на ее долю приходится до 10%.

ПП *D. nutans* в ЦП 1 с 2004 по 2007 г. и в ЦП 2 с 2004 по 2022 г. сократилось до 2%.

В момент первого исследования все ЦП подвержены сильному антропогенному воздействию в виде выпаса крупного и мелкого рогатого скота, с течением времени в ЦП 1 воздействие выпаса сохранилось, а в ЦП 2 отмечено уменьшение антропогенной нагрузки (выпас осуществляется лишь ранней весной).

При изучении структуры ЦП использован популяционно-онтогенетический подход (Rabotnov, 1950; Uranov, 1975; Tsenoropolyatsii..., 1988). Онтогенетический спектр описан на основе учета 40–160 площадок размером 1 м². Онтогенетическое состояние особей *D. nutans* определяли согласно описанному ранее онтогенезу (Nozirova (Denisova), Cheremushkina, 2004). За счетную

единицу принимали особь. Для анализа онтогенетической структуры выбраны следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Uranov, 1975), индекс эффективности ω (Zhivotovskii, 2001), индекс восстановления I_v , индекс замещения I_z (Zhukova, 1987), индекс старения I_{ct} (Glotov, 1998). Экологическую плотность рассчитывали исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1986). При приведении показателей плотности к нормальному распределению использовали рекомендации Н.В. Глотова (Glotov, 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 (ПСП) определялась с использованием методики И.В. Вайнагия (Vainagy, 1974). Всхожесть семян (эремы) проверена в лабораторных условиях при комнатной температуре в трехкратной повторности. Для сравнительной характеристики ЦП рассчитывали скорость развития и специфическую скорость развития ЦП (Zhukova, 1995).

На прорастание семян, как известно, влияют погодные условия (Danovich et al., 1982). Для характеристики климатических условий использованы данные метеостанций по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ЦГМС) Хакасского центра Уйбат (международный код 29864) и Горно-Алтайского центра М2 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. $n = 220$, в 2007 г. $n = 256$; ЦП 2: в 2004 г. $n = 352$, в 2022 г. $n = 228$, $p < 0.01$). Коэффициент корреляции Пирсона оценивали по шкале Чеддока. Для изучения взаимосвязи между признаками ЦП (доля особей каждого онтогенетического состояния), экологической плотностью, ОПП, покрытием кустарников применили коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0.05$) (Siegel, Castellan, 1989).

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

Таблица 1. Средняя температура воздуха и количество выпавших осадков по месяцам (данные Уйбат, 53°7' N, 090°4' E, 525 м над ур. м. и М-2 Усть-Кокса, 50°3' N, 085°6' E, 978 м над ур. м.)

Table 1. Average air temperature and precipitation amount by months (data of the Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring for Uybat, 53°7' N, 090°4' E, 525 m above sea level, and M-2 Ust-Koksa, 50°3' N, 085°6' E, 978 m above sea level)

Год / Year	Средняя температура по месяцам / Average temperature by months, °C					
	Апрель / April	Май / May	Июнь / June	Июль / July	Август / August	Сентябрь / September
Данные метеостанции Уйбат (Хакасия) / Data from the Uybat weather station (Khakassia)						
2002	0.8	12.2	17.1	17.9	16.4	9.2
2003	1.2	10.3	16.9	16.8	14.2	9.0
2004	2.4	12.9	16.3	17.5	14.7	8.9
2005	3.6	9.2	16.6	20.0	15.9	8.9
2006	1.7	8.0	17.4	17.7	13.2	9.1
2007	7.0	11.3	14.7	20.5	14.9	10.8
Данные метеостанции Усть-Кокса (Республика Алтай) / Data from the Ust-Koksa weather station (Republic of Altai)						
2002	2.4	10.1	14.4	15.7	15.1	8.5
2003	1.7	11.1	16.1	15.4	14.2	9.7
2004	3.7	12.1	15.2	16.5	13.9	8.9
2020	8.6	13.3	14.0	17.3	15.2	8.6
2021	2.6	11.2	13.5	18.0	15.8	9.1
2022	4.6	14.5	15.8	15.3	14.1	10.7
Осадки по месяцам, мм / Precipitation by months, mm						
Данные метеостанции Уйбат (Хакасия) / Data from the Uybat weather station (Khakassia)						
2002	7	5	97	71	81	21
2003	25	68	175	64	44	28
2004	24	32	63	164	24	36
2005	7	17	32	70	84	33
2006	22	13	42	79	34	10
2007	1	28	36	90	59	12
Данные метеостанции Усть-Кокса (Республика Алтай) / Data from the Ust-Koksa weather station (Republic of Altai)						
2002	42	43	119	93	45	35
2003	7	41	60	79	27	35
2004	66	28	42	87	88	46
2020	2	29	83	93	59	66
2021	11	52	97	52	53	45
2022	14	5	111	151	54	33

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Dracocephalum nutans – травянистое растение, развивающееся по симподиальной полурозеточной модели побегообразования. Вид распространен по всей территории России – от Европейской части до Дальнего Востока, а также по всей гор-

ной Средней Азии, в Китае, Монголии и северо-западной Индии (Shishkin, 1954; Nowak, Nobis (eds.), 2020; Naq et al., 2023). *D. nutans* произрастает в хвойных и широколиственных лесах, зарослях кустарников, на каменистых, песчаных склонах, осыпях, по берегам рек, на разных высотах – от 160 до 3000 м над ур. м. и выше.

Все ЦП во все года исследования были неполночленными. Отсутствие особей постгенеративного периода связано с особенностями онтогенеза. Онтогенез *D. nutans* короткий, неполный, длится в течение 2–6 лет, многие особи отмирают в старом генеративном состоянии. Онтогенез характеризуется быстрыми темпами развития в прегенеративном периоде. Нами выявлена поливариантность развития особей в зависимости от времени прорастания семян. Так, большинство особей, появившиеся весной или в начале лета, проходят прегенеративный период за один год, они зимуют в виргинильном состоянии и на следующий год зацветают. Единичные экземпляры зацветают в первый же год. На следующий год, пропуская зрелое генеративное, переходят в старое генеративное или субсенильное состояние и в конце вегетационного сезона отмирают. При прорастании семян в конце лета особи развиваются только до имматурного состояния, переходя в виргинильное состояние в следующий вегетационный сезон. Небольшая часть озимых растений из имматурного состояния переходит в старое генеративное или субсенильное состояние. Основная часть растений, как весеннего, так и летнего прорастания за счет более продолжительного зрелого генеративного состояния, которое длится 2–4 года, имеет длительный генеративный период. Увеличение продолжительности онтогенеза у ряда особей *D. nutans* до 6 лет дает возможность более длительно удерживать за собой территорию в фитоценозе.

Экологическая плотность особей во всех ЦП в 2004 г. колебалась в среднем от 4 до 9 особей

на 1 м². В изученных ЦП экологическая плотность положительно коррелирует с количеством подроста. Так как особи *D. nutans* размножаются только семенным путем, при увеличении числа молодых особей увеличивается и экологическая плотность (j и $P_{\text{экол}}$ ($rs = 0.358$, $p = 0.05$); im и $P_{\text{экол}}$ ($rs = 0.323$, $p = 0.05$); v и $P_{\text{экол}}$ ($rs = 0.298$, $p = 0.05$)). Пополнение ЦП проростками зависит от значений семенной продуктивности. Анализ ПСП в разных ЦП в 2004 г. установил следующий диапазон: в ЦП 1 – 788.7 ± 52.3 и в ЦП 2 – 1632.5 ± 79.2 эремов (семян) на особь. В результате исследования лабораторной всхожести семян *D. nutans* из природных местообитаний нами было установлено, что 96–100% семян прорастают в течение двух недель, первые проростки появляются на третий день. Высокая ПСП, хорошее прорастание семян должны положительно влиять на число прегенеративных растений, а следовательно, и на плотность. Однако анализ динамики плотности показал, что она существенно уменьшилась: в ЦП 1 с 2004 по 2007 г. в 2.8 раз и в ЦП 2 с 2004 по 2022 г. – в 3.6 раза (табл. 2). Сходная тенденция при более низких показателях выявлена при приведении численности особей на учетных площадках к нормальному распределению. Так, в ЦП 1 плотность уменьшилась в 2.7 раз, а в ЦП 2 – в 2.6 раза. Снижение плотности в ЦП связано с разными причинами. В ЦП 1 в результате выпатывания и поедания скотом уменьшается число как молодых, так и взрослых особей. Большинство особей в 2007 г. встречались под кустарниками, где были защищены от животных. Выявлена прямая взаимосвязь между

Таблица 2. Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Dracocephalum nutans*

Table 2. Some demographic indicators in populations of *Dracocephalum nutans*

№ ЦП / CP	Год Year	Демографические показатели / Demographic indicators						
		$P_{\text{экол}}$, особь/м ² $P_{\text{экол}}$, ind/m ²	Плотность Density ln(n + 1)	Δ	ω	$I_{\text{в}}$	$I_{\text{ст}}$	I_3
ЦП 1	2004	4.4	2.6	0.39	0.72	0.26	0	0.34
CP 1	2007	1.6	0.96	0.34	0.49	0.48	0.03	0.88
ЦП 2	2004	8.9	5.3	0.14	0.33	0.84	0	5.22
CP 2	2022	2.5	1.99	0.26	0.56	0.51	0.04	0.94

Примечание: $P_{\text{экол}}$ – экологическая плотность; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; $I_{\text{в}}$ – индекс восстановления; $I_{\text{ст}}$ – индекс старения; I_3 – индекс замещения; ЦП – ценопопуляция.

Note: $P_{\text{экол}}$ – ecological density; ω – index of efficiency; Δ – index of age; $I_{\text{в}}$ – index of recovery; $I_{\text{ст}}$ – index of aging; I_3 – index of replacement; CP – population.

ПП кустарников и особями прегенеративного периода ($j + im + v$) ($rs = 0.305$, $p = 0.05$). В ЦП 2 увеличение ОПП до 100%, задержание, появление ветоши, весенний выпас в 2022 г. отрицательно повлияли на плотность особей (ОПП и $P_{экол}$) ($rs = -0.208$, $p = 0.05$) и вызвали ее сокращение.

Также наши исследования установили изменения в онтогенетической структуре ЦП (рис. 1). В связи с коротким прегенеративным периодом, длящимся чаще всего один год, структура ЦП зависит от времени исследования.

ЦП 1, изучаемая в июле 2004 г. в Хакасии, имела центрированный тип спектра. Накопление зрелых генеративных особей связано с погодными условиями 2002, 2003, 2004 гг. Так, теплая погода и обильное количество осадков в 2002 и 2003 гг. (по данным сайта www.pogodaiklimat.ru) способствовали пополнению ЦП молодыми особями. Быстрый переход молодых растений 2002 и 2003 гг. в последующее состояние и длительность средневозрастного генеративного состояния (2–4 года) определили пик на зрелых растениях. Теплая, но сухая погода весной 2004 г. не способствовала пополнению ЦП особями прегенеративного периода. Через три года в августе 2007 г. зафиксирован бимодальный спектр с локальным пиком на имматурных растениях и с абсолютным максимумом на старых генера-

тивных особях (см. рис. 1). В 2007 г. весна и начало лета в Хакасии были теплыми, но сухими, а август теплым и влажным, что и обусловило появление локального пика на имматурных особях. Появлению подроста также способствовало разрастание кустарников до 35–40%, под пологом которых создаются более влажные условия для прорастания семян. Пик на старых генеративных растениях является результатом естественного старения особей, появившихся в прошлые годы. Обнаружена значимая корреляция между im и g_3 в 2007 г. ($r = 0.421$, $p = 0.001$). В 2007 г. отмечен рост доли прегенеративной фракции: $j + im + v$ составила 25.6% в 2004 г. и 46.9% – в 2007 г. Резкий спад зрелых особей с 31.4 до 6.3% в 2007 г., вероятно, обусловлен нерегулярным характером появления проростков в связи с погодными условиями в предыдущие годы. Статистический анализ выявил заметную (по шкале Чеддока) прямую взаимосвязь между долей j и g_2 ($r = 0.572$, $p = 0.001$) в 2007 г. Сокращение числа особей постгенеративного периода в ЦП связано с естественным старением и отмиранием большей части особей в конце старого генеративного состояния (см. рис. 1).

В 2004 г. в связи с преобладанием генеративных растений ЦП 1 – зрелая, а в 2007 г. при доминировании прегенеративных растений становится молодой (по классификации $\Delta-\omega$

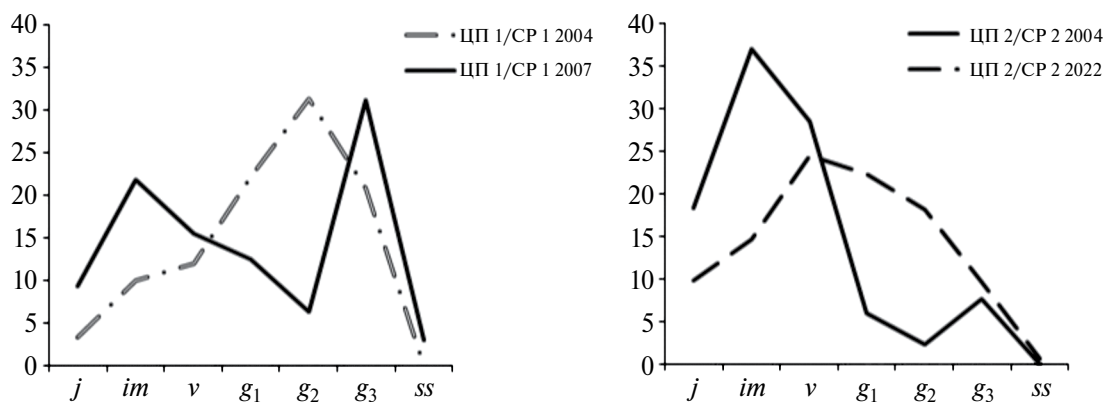


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Dracococephalum nutans* в разные годы изучения. По оси X – онтогенетические состояния растений, по оси Y – доля особей разного онтогенетического состояния, %.

Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное, ss – субсенильное.

Fig. 1. Ontogenetic spectra of populations of *Dracococephalum nutans* in different years of study. X-axis – ontogenetic states of plants, Y-axis – proportion of individuals of different ontogenetic states, %.

Ontogenetic groups: j – juvenile, im – immature, v – virginal, g_1 – young generative, g_2 – mature generative, g_3 – old generative, ss – subsenile.

Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 2001)). Появление незначительной доли особей постгенеративного периода (3.1%) в 2007 г. привело к невысокому значению индекса старения ($I_{ст}$) в 2007 г. (см. табл. 2). Индексы восстановления ($I_{в}$) и замещения ($I_{з}$), характеризующие особенности самоподдержания ЦП за счет числа молодых особей, в ЦП 1 в 2007 г. возросли (см. табл. 2). Изменения, отмеченные в ЦП 1, указывают на ее омоложение. Рассчитанные показатели скорости развития (V_{Δ}) и специфической скорости развития (r_{Δ}) также подтвердили однонаправленные изменения структуры ЦП 1 с 2004 по 2007 г. в сторону ее омоложения ($V_{\Delta} = -0.012$, $r_{\Delta} = -0.003$).

В ЦП 2 за исследуемый период не произошло смены спектра, спектр — левосторонний (см. рис. 1). В августе 2004 г. описан спектр с максимумом на имматурных растениях. Весна и начало лета 2004 г. были теплыми и влажными, что обусловило появление молодых особей. Нерегулярный характер появления проростков в связи с погодными условиями в предыдущие годы обусловил резкий спад на зрелых генеративных растениях. В ЦП 2 в 2004 г. также выявлена прямая заметная связь между долями im и g_3 ($r = 0.501$, $p = 0.001$). В ЦП 2 левосторонний спектр с пиком на виргинильных особях описан в конце июня 2022 г. Теплый и влажный конец лета 2021 г. способствовал появлению молодых особей *D. nutans* осеннего прорастания, которые к июню 2022 г. перешли в виргинильное состояние. При этом сухая и более жаркая весенняя погода 2022 г. (см. табл. 1) не способствовала накоплению ювенильных и имматурных растений. Увеличение ОПП до 100%, интенсивное зарастание сообщества злаками, наличие ветоши и использование территории фитоценоза весной под пастбище привели к резкому уменьшению доли молодой фракции в 2022 г. ($(j + im + v)$ составило 83.9% в 2004 г. и 49% — в 2022 г.). Теплые и влажные погодные условия предыдущих лет способствовали заметному накоплению генеративной фракции в 2022 г. ($(g_1 + g_2 + g_3)$ составило 16.1% в 2004 г. и 50.3% — в 2022 г.).

Рассчитанные показатели скорости развития (V_{Δ}) и специфической скорости развития (r_{Δ}) показали однонаправленное изменение структуры ЦП 2 в 2022 г. в сторону постепенного старения ($V_{\Delta} = 0.006$; $r_{\Delta} = 0.047$). На этот процесс указы-

вает и изменение показателей индексов восстановления ($I_{в}$) и замещения ($I_{з}$) (см. табл. 2). Так, в ЦП 2 с 2004 по 2022 г. значение индекса восстановления уменьшилось в 1.65 раза, а индекса замещения, показывающего долю взрослой части популяции, которую может заместить подрост, — в 5.6 раза, что связано с сокращением доли подраста с 2004 по 2022 г. в 1.7 раза и увеличением особей генеративного периода в 3.1 раз. Индекс старения за счет небольшого числа особей постгенеративного периода в 2022 г. составил 0.04. Тип ЦП по классификации $\Delta-\omega$ не изменился, ЦП 2 в 2004 и 2022 гг. — молодая.

Таким образом, все изученные ЦП *D. nutans* нормальные, неполноценные, самоподдержание осуществляется только семенным путем. Потенциальная семенная продуктивность особей в 2004 г. колебалась от 788.7 ± 52.3 в ЦП 1 и 1632.5 ± 79.2 зрелов на особь в ЦП 2. Также установлена 96–100%-ная всхожесть семян. Полученные значения ПСП и всхожести семян в двух ЦП должны способствовать успешному появлению проростков и, следовательно, увеличению плотности особей. Однако плотность растений сократилась в ЦП 1 в 2.8 раз, а в ЦП 2 — в 3.6 раза. Как отмечают многие авторы, изучающие разногодичную динамику, плотность является очень лабильной величиной (Zaugol'nova, 1977; Zhukova, 1995; Osmanova, 2007) и у олигокарпиков она всегда выше, чем у многолетников (Zhukova, 1995).

Одним из лимитирующих факторов, влияющих на значения плотности и демографических показателей ЦП *D. nutans*, являются погодные условия. От количества выпавших осадков и температурного режима весны, начала и конца лета зависит пополнение ЦП проростками. Нерегулярный характер появления проростков в предыдущие годы отражается на доле молодых растений в спектре. На долю правой части спектра влияют пропуски в развитии особей (переход имматурного состояния в старое генеративное); на сокращение онтогенеза — антропогенный фактор и естественная трансформация ценоза. Определяющими факторами в ЦП 1 оказались вытаптывание и поедание скотом растений; в ЦП 2 — увеличение ОПП до 100% (интенсивное зарастание сообщества злаками, наличие ветоши и использование фитоценоза в весенний период под пастбище). Как отмечает Г.О. Османова (Osmanova, 2007), для ЦП *Plantago lanceolata* L., где был отмечен се-

нокос или выпас, частота встречаемости особей прегенеративного периода при многолетних наблюдениях сильно варьировала, а часть особей имела сокращенный онтогенез с пропуском отдельных онтогенетических состояний, иногда целого периода.

За исследованный период в онтогенетическом спектре ЦП 1 наблюдается смещение пиков и изменение типа спектра с центрального (2004 г.) на бимодальный (2007 г.). ЦП 1 омолаживается за счет накопления молодых растений и сокращения доли генеративных особей. Оценка демографических показателей и показателей скорости подтверждают омоложение ЦП. По классификации “дельта—омега” ЦП 1 развивается от зрелой к молодой. За короткий период исследования с 2004 по 2007 г. ЦП 1 не прошла смену поколений, но ее развитие указывает, что ЦП имеет динамичную структуру, которая отражает сложившиеся условия в течение ряда лет.

В ЦП 2 смена типа спектра не происходит, спектр — левосторонний. ЦП в 2004 и 2022 гг. — молодая, несмотря на уменьшение прегенеративной и накопление генеративной фракций в 2022 г. Однако уменьшение индексов восстановления, замещения и рассчитанные показатели скорости развития и специфической скорости развития указывают на старение ЦП 2. Исходя из изменений, происходящих в ЦП 1 и 2, можно предположить, что в ЦП 2 за 18 лет произошла смена отдельных “малых волн возобновления”, что вызывает смещение максимума в онтогенетическом спектре. Значения демографических показателей 2004 и 2022 гг. также указывают на волнообразные флуктуации, происходящие в этой ЦП.

Наличие различных онтогенетических групп в ЦП свидетельствует об устойчивом их положении в фитоценозе, о возможности ее существования за счет хорошего возобновления, несмотря на сокращение плотности. Динамические процессы в ЦП *D. nutans* стабилизированы в результате постоянного возникновения “волн возобновления”, длительности генеративного периода и хорошей ПСП.

Динамические закономерности, происходящие в ЦП 1 и 2, следует ожидать у видов, близких к *D. nutans* по биологическим свойствам (стержнекорневой олигокарпик с коротким прегенеративным периодом и хорошим семенным возобновлением).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований установлено, что на территории Сибири в ценопопуляциях олигокарпика *Dracocephalum nutans* многолетние изменения проявляются в колебании демографических показателей и онтогенетического состава.

В ЦП 1 за 3 года произошла смена типа онтогенетического спектра с центрального на бимодальный и сокращение экологической плотности в 2.8 раза, что связано с нерегулярным семенным возобновлением вследствие колебания погодных условий и закусаренностью сообщества. Ценопопуляция испытывает омоложение за счет накопления молодых растений и сокращения доли генеративных особей.

В ЦП 2 за 18 лет тип онтогенетического спектра не изменился, он остался левосторонним, однако изменились численные показатели некоторых онтогенетических групп. Уменьшение прегенеративной фракции связано с задержанием сообщества злаками и усилением пастбищной нагрузки в весенний период; накопление генеративной фракции — с темпами развития генеративных особей и увеличением влажности в течение вегетационного сезона. Также произошли изменения в экологической плотности особей, их резкое снижение в 3.6 раза связано с интенсивным развитием злаков и пастбищной нагрузкой. Ценопопуляция постепенно стареет за счет накопления старых особей.

Выявленные в изученных ценопопуляциях в разные годы процессы омоложения и старения с одной стороны свидетельствуют о малых волнах возобновления, которые приводят к устойчивому их состоянию, с другой — отражают динамику изменений структуры фитоценоза. Можно предположить, что динамические закономерности, происходящие в ЦП 1 и ЦП 2 *D. nutans*, будут наблюдаться в ценопопуляциях других олигокарпических видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9, а также при поддержке проекта Министерства образования и науки Российской Федерации № FSUS2024-0024.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. — *Frontiers in Plant Science*. 5: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- [Budantsev] Буданцев А.Л. 1993. Триба *Nepeta* Benth. семейства Lamiaceae Lindl. (систематика, география, возможности использования): Автореф дис. ... док. биол. наук. СПб. 33 с.
- Dai J., Wang H., Ge Q. 2014. Characteristics of spring phenological changes in China over the past 50 years. — *Advances in Meteorology*. <https://doi.org/10.1155/2014/843568>
- [Danovich et al.] Данович К.Н., Соболев А.М., Жданова Л.П., Илли И.Э., Николаева М.Г., Асоченская Н.А., Обручева Н.В., Хавкин Э.Е. 1982. Физиология семян. М. 318 с.
- Das D.S., Rawat D.S., Maity D., Dash S.S., Sinha B.K. 2020. Species richness patterns of different life-forms along altitudinal gradients in the Great Himalayan National Park, Western Himalaya, India. — *Taiwania*. 65: 154–162. <https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.154>
- [Denisova] Денисова Г.Р. 2006. Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracocephalum* L.: Автореф дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2022a. Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) in Tuva. — *Biology Bulletin*. 49(10): 1983–2022. <https://doi.org/10.1134/S106235902210034X>
- [Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Астащенко А.Ю. 2022b. Изменение онтогенетического спектра и плотности ценопопуляции *Dracocephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) в Республике Тыва (Россия) за 17 лет. — *Растительный мир Азиатской России*. 4: 300–307. <https://doi.org/10.15372/RMAR20220405>
- [Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Астащенко А.Ю. 2023. Структура ценопопуляций *Dracocephalum origanoides* Stephan (Lamiaceae) в Туве в разные годы исследования. — В сб.: Материалы III Всерос. конф. “Систематические и флористические исследования Северной Евразии”. Москва. С. 132–136. <https://doi.org/10.31862/9785426312890>
- [Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Астащенко А.Ю., Гусева А.А. 2024. Разногодичная структура ценопопуляций *Dracocephalum ruyschiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) в Горном Алтае (Россия). — *Поволжский экологический журнал*. 2: 152–166. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. — В сб.: Материалы II Всерос. популяцион. семинара “Жизнь популяций в гетерогенной среде”. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- Haq S.M., Khoja A.A., Lone F.A., Waheed M., Bussmann R.W., Mahmoud E.A., Elansary H.O. 2023. Floristic composition, life history traits and phytogeographic distribution of forest vegetation in the Western Himalaya. — *Frontiers in Forests and Global Change*. 6. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1169085>
- Harper J.L., White J. 1971. The dynamics of plant populations. — In: *Dynamics of populations proceedings of the advanced study institute on “Dynamics of numbers in populations”*. Wageningen. P. 41–63.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л. Т. 3. С. 39–62.
- Liu G., Tang Q., Liu X., Dai J., Zhang X., Ge Q., Tang Y. 2013. Spatiotemporal analysis of ground-based woody plant leafing in response to temperature in temperate eastern China. — *International Journal of Biometeorology*. 58(7): 1583–1592. <https://doi.org/10.1007/s00484-013-0762-8>
- Nowak A., Nobis M. (eds.). 2020. *Illustrated Flora of Tajikistan and adjacent areas*. Warsaw. 2: 367–766.
- [Nozirova, Cheremushkina] Нозирова Г.Р., Черемушкина В.А. 2004. Онтогенез змееголовника поникшего (*Dracocephalum nutans* L.). — В кн.: Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола. Т. IV. С. 137–139.
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с.
- Orlovsky N.S., Zonn I.S., Kostianoy A.G., Zhiltsov S.S. 2019. Climate change and water resources in Central Asia. — *The Herald of the Diplomatic Academy of the MFA of Russia. Russia and the World* 1. P. 57–75.
- [Osmanova] Османова Г.О. 2007. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. Йошкар-Ола. 184 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — *Труды БИН АН СССР. Геоботаника*. 3(6): 179–196.
- [Rodionova, Il'ina] Родионова Г.Н., Ильина В.Н. 2013. Популяционные стратегии жизни избранных полукустарничков сем. Бобовые (Fabaceae) в условиях антропогенного пресса. — *Известия Самарского науч. центра РАН*. 15(3(2)): 776–778.
- [Shishkin] Шишкин Б.К. 1954. Lamiaceae. — В кн.: Флора СССР. Т. XX. М.—Л. С. 472.
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. New York. 312 p.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1977. Динамика ценопопуляций на протяжении интервалов времени разного порядка на примере сныти. — В кн.: Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М. С. 57–74.
- Talovskaya E., Cheryomushkina V. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). — *Botany*. 100: 499–508. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>

- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 182 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- [Vainagy] Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения сезонной продуктивности растений. — Бот. журн. 59 (6): 826–831.
- [Vostochnoevropeyskiye ...] Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. М. Кн. 1. 478 с.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1977. Погодичная динамика ценопопуляций некоторых видов песчаных степей Наурзумского заповедника. — В кн.: Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М. С. 36–50.
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1987. Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... док. биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 223 с.
- [Zhukova, Zaugol'nova] Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б. 1985. Введение. — В кн.: Динамика ценопопуляций. М. С. 3–9.

STRUCTURE OF COENOPOPOPULATIONS OF *DRACOCEPHALUM NUTANS* (LAMIACEAE) IN STEPPE COMMUNITIES IN DIFFERENT YEARS OF RESEARCH

G. R. Denisova^{1,*}, V. A. Cheremushkina¹,
A. Yu. Astashenkov^{1,2}, A. A. Guseva^{1,2}

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

²Novosibirsk State University
Pirogova Str., 1, Novosibirsk, 630090, Russia

*e-mail: gulnoria@mail.ru

The structure of the ontogenetic composition and density of two coenopopulations (CP) of the herbaceous oligocarpic *Dracocephalum nutans* L. in steppe communities of Siberia has been studied in different years. A variety of ontogenetic spectra has been established: centered (CP 1 – 2004), bimodal (CP 1 – 2007), and left-sided (CP 2 – 2004, 2022). During the study period, the accumulation of individuals of the pregenerative period and old generative plants occurs in the ontogenetic spectrum of CP 1; in CP 2, while maintaining the share of pregenerative individuals, an increase in the share of young and mature generative ones is observed. In all CPs, the density has decreased by 2.8 and 3.6 times. The determining factors influencing the values of density and demographic indicators in CP 1 was pasture load; in CP 2 – an increase in the total projective coverage in the phytocoenosis to 100%, the participation of sod grasses, as well as a high content of dead grass and the use of the phytocoenosis in the spring period for pasture. The main limiting factor for both *D. nutans* CPs is weather conditions. The recovery of the CP depends on the amount of precipitation and the temperature regime of spring, early and late summer. Fluctuations in the values of demographic indicators and indicators of the rate of development evidence a stable state of the studied CPs.

Keywords: *Dracocephalum nutans* L., monitoring, dynamics, ontogenetic spectrum, demographic indicators

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA-A21-121011290026-9, also supported by Ministry Education and Science of Russian Federation (project No. FSUS-2024-0024).

REFERENCES

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. — *Frontiers in Plant Science*. 5: 1–15.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- Budantsev A.L. 1993. Triba *Nepeta* Benth. semeistva Lamiaceae Lindl. (sistematika, geografiya, vozmozhnosti ispol'zo-

- vaniya) [Tribe *Nepeta* Benth. of the family Lamiaceae Lindl. (taxonomy, geography, possibilities of use)]: Abstr. Diss. ... Doct. Sci.]. St. Petersburg. 33 p. (In Russ.).
- Dai J., Wang H., Ge Q. 2014. Characteristics of spring phenological changes in China over the past 50 years. — *Advances in Meteorology*.
<https://doi.org/10.1155/2014/843568>
- Danovich K.N., Sobolev A.M., Zhdanova L.P., Illy I.E., Nikolaeva M.G., Askochenskaya N.A., Obrucheva N.V., Khavkin E.E. 1982. *Fiziologiya semyan* [Seeds Physiology]. Moscow. 318 p. (In Russ.).
- Das D.S., Rawat D.S., Maity D., Dash S.S., Sinha B.K. 2020. Species richness patterns of different life-forms along altitudinal gradients in the Great Himalayan National Park, Western Himalaya, India. — *Taiwania*. 65: 154–162.
<https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.154>
- Denisova G.R. 2006. *Biomorfologiya i struktura tsenopopulyatsii nekotorykh sibirskikh vidov roda Dracocephalum L.*: [Biomorphology and structure of coenopopulations of some species of the genus *Dracocephalum* L. from Siberia]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Novosibirsk. 16 p. (In Russ.).
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2022. Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) in Tuva. — *Biology Bulletin*. 49(10): 1983–2022.
<https://doi.org/10.1134/S106235902210034X>
- Denisova G.R., Cheremushkina V.A., Astashenkov A.Yu. 2022. *Izmeneniye ontogeneticheskogo spektra i plotnosti tsenopopulyatsii Dracocephalum imberbe Bunge (Lamiaceae) v Respublike Tyva (Rossiya) za 17 let* [Changes in ontogenetic spectrum and density of the coenopopulation of *Dracocephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) in Republic of Tuva (Russia) in 17 years]. — *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 4: 300–307 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/RMAR20220405>
- Denisova G.R., Cheremushkina V.A., Astashenkov A.Yu. 2023. *Struktura tsenopopulyatsii Dracocephalum origanoides* Stephan (Lamiaceae) v Tuve v raznye gody issledovaniya [Structure of *Dracocephalum origanoides* Stephan (Lamiaceae) coenopopulations in Tuva in different years of research]. — In: *Materialy III Vseros. konf. "Sistematicheskiye i floristicheskiye issledovaniya Severnoy Yevrazii"*. Moscow. P. 132–136 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31862/9785426312890>
- Denisova G.R., Cheremushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A. 2024. *Raznogodichnaya struktura tsenopopulyatsii Dracocephalum ruyshchiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) v Gornom Altaye (Rossiya) [The different year structure of the coenopopulations of *Dracocephalum ruyshchiana* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) in the Altai mountains (Russia)]. — *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*. 2: 152–166 (In Russ.).
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-152-166>
- Glotov N.V. 1998. *Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy* [On the assessment of the parameters of the age structure of plant populations]. — In: *Materialy II Vseros. population. seminar "The life of populations in a heterogeneous environment"*. Yoshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Haq S.M., Khoja A.A., Lone F.A., Waheed M., Bussmann R.W., Mahmoud E.A., Elansary H.O. 2023. Floristic composition, life history traits and phytogeographic distribution of forest vegetation in the Western Himalaya. — *Frontiers in Forests and Global Change*. 6.
<https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1169085>
- Harper J.L., White J. 1971. The dynamics of plant populations. — In: *Dynamics of populations proceedings of the advanced study institute on "Dynamics of numbers in populations"*. Wageningen. P. 41–63.
- Korchagin A.A. 1964. *Vidovoi (floristicheskii) sostav rastitel'nykh soobshchestv i metody yego izucheniya* [Species (floristic) composition of plant communities and methods of its study.]. — V kn.: *Polevaya geobotanika*. Moscow, Leningrad. Vol. 3. P. 39–62 (In Russ.).
- Liu G., Tang Q., Liu X., Dai J., Zhang X., Ge Q., Tang Y. 2013. Spatiotemporal analysis of ground-based woody plant leafing in response to temperature in temperate eastern China. — *International Journal of Biometeorology*. 58(7): 1583–1592.
<https://doi.org/10.1007/s00484-013-0762-8>
- Nowak A., Nobis M. (eds.). 2020. *Illustrated Flora of Tajikistan and adjacent areas*. Warsaw 2: 367–766.
- Nozirova G.R., Cheremushkina V.A. 2004. *Ontogenez zmeegolovnika ponikshogo (Dracocephalum nutans L.)*. — In: *Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rasteniy*. Yoshkar-Ola. Vol. IV. P. 137–139 (In Russ.).
- Odum Yu. 1986. *Ekologiya* [Ecology]. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Orlovsky N.S., Zonn I.S., Kostianoy A.G., Zhiltsov S.S. 2019. Climate change and water resources in Central Asia. — *The Herald of the Diplomatic Academy of the MFA of Russia. Russia and the World* 1. P. 57–75.
- Osmanova G.O. 2007. *Morfologicheskiye osobennosti osobei i struktura tsenopopulyatsii Plantago lanceolana* L. [Morphological features of individuals and structure of coenopopulations of *Plantago lanceolana* L.]. Yoshkar-Ola. 184 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. *Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh* [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses]. — *Trudy Botanicheskogo Instituta im. V.L. Komarova Akademii Nauk SSSR. Geobotanika*. 3 (6): 179–196 (In Russ.).
- Rodionova G.N., Il'ina V.N. 2013. *Populyatsionnyye strategii zhizni izbrannykh polukustarnichkov sem. Bobovyye (Fabaceae) v usloviyakh antropogennogo pressa* [Population life strategies of selected shrubs of the legume family (Fabaceae) under anthropogenic pressure]. — *Izvestiya Samarskogo nauch. tsentra RAN*. 15(3(2)): 776–778 (In Russ.).
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. New York. 312 p.
- Shishkin B.K. 1954. *Lamiaceae* [Lamiaceae]. — In: *Flora SSSR*. Vol. XX. Leningrad. P. 472 (In Russ.).

- Smirnova O.V. 1977. Dinamika tsenopopulyatsii na protyazhenii intervalov vremeni raznogo poryadka na primere snyti [Dynamics of coenopopulations over time intervals of different orders using goutweed as an example]. — In: Tsenopopulyatsii rasteniy (razvitiye i vzaimootnosheniya). Moscow. P. 57–74 (In Russ.).
- Talovskaya E., Cheryomushkina V. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). — Botany. 100: 499–508. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>
- Tsenopopulatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii). 1988 [Plant coenopopulations (essays of population biology)]. Moscow. 182 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocoenopopulation as a function of time and energy wave processes]. — Biologicheskie nauki. 2: 7–34 (In Russ.).
- Vaynagiy I.V. 1974. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the method of studying the seed productivity of plants]. — Bot. Zhurn. 59(6): 826–831 (In Russ.).
- Vostochno-yevropeyskiye lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' [East European forests: history in the Holocene and the present]. 2004. Moscow. Book 1. 478 p. (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B. 1977. Pogodichnaya dinamika tsenopopulyatsii nekotorykh vidov peschanykh stepей Naurzumskogo zapovednika [Annual dynamics of coenopopulations of some species of sandy steppes of the Naurzum Reserve]. — In: Tsenopopulyatsii rasteniy (razvitiye i vzaimootnosheniya). Moscow. P. 36–50 (In Russ.).
- Zhivotovskii L.A. 2001. Ontogeneticheskoye sostoyaniye, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii [Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations]. — Russian Journal of Ecology. 1: 3–7 (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1987. Dinamika tsenopopulyatsii lugovykh rasteniy [Dynamics of coenopopulations of meadow plants]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci.]. Novosibirsk. 32 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn' rasteniy [Population life of plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Zaugol'nova L.B. 1985. Vvedenie [Introduction]. — In: Dinamika tsenopopulyatsii. Moscow. P. 3–9 (In Russ.).