

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

DOI: 10.15372/RMAR20220405

**ИЗМЕНЕНИЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО СПЕКТРА
И ПЛОТНОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *DRACOSERPHALUM IMBERBE* BUNGE (LAMIACEAE)
В РЕСПУБЛИКЕ ТЫВА (РОССИЯ) ЗА 17 ЛЕТ**

Г.Р. Денисова*, В.А. Черемушкина, А.Ю. Асташенков

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101, Россия; gulnoria@mail.ru

В настоящей работе представлены данные по динамике онтогенетической структуры ценопопуляции *Dracoscephalum imberbe* Bunge, расположенной в кобрезиево-дриадовой тундре Республики Тыва. Проанализированы изменения типа онтогенетического спектра и показателя плотности особей. Выявлено, что в течение 17 лет происходили флуктуационные динамические изменения, не повлиявшие на тип онтогенетического спектра и на нормальное распределение плотности $\ln(n + 1)$. Ценопопуляция остается полночленной. Рассчитанные демографические показатели и показатели скорости развития отразили однопольный тип динамики в сторону постепенного ее омоложения.

Ключевые слова: мониторинг, динамика, *Dracoscephalum imberbe*, онтогенетический спектр, демографические показатели.

Для цитирования: Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю. 2022. Изменение онтогенетического спектра и плотности ценопопуляции *Dracoscephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) в Республике Тыва (Россия) за 17 лет. *Раст. мир Азиатской России*. 15(4):300-307. DOI 10.15372/RMAR20220405

ВВЕДЕНИЕ

На протяжении четвертичного периода растительность претерпевала значительные изменения (Алехин, 1951). Однако некоторые виды растений выжили в условиях меняющегося климата и в настоящее время продолжают существовать в реликтовом состоянии на определенной территории как пережитки “флор” минувших геологических эпох (Черепнин, 1956; Красноборов, 1976). Такие реликтовые виды имеют большую научную ценность не только в историческом плане, как источник информации о растительном покрове и климатических изменениях прошлых геологических эпох (Положий, 1985; Киселева и др., 1999), но и как основа для разработки подходов в сохранении биоразнообразия, позволяющих прогнозировать направления изменений растительности в будущем.

Объектом нашего исследования выбран травянистый монопоидально нарастающий многолетник *Dracoscephalum imberbe* Bunge. По мнению И.М. Красноборова (1976), *D. imberbe* является реликтом ледникового времени и в плейстоцене был очень широко распространен. В настоящее же время в связи с изменившимися климатическими условиями в высокогорьях *D. imberbe* имеет фрагментированный центральноазиатский ареал (Красноборов, 1976). Участки ареала *D. imberbe* встречаются в горных системах северо-западно-

го Китая, Монголии, Казахстана, Кыргызстана, Таджикистана, Туркменистана и России (Флора СССР, 1954). В Сибири, в связи с узкой экологической амплитудой, ареал *D. imberbe* также представлен разрозненными участками в Красноярском крае, Республике Тыва и Горном Алтае (Флора Сибири, 1997). На территории Красноярского края, где проходит восточная граница ареала *D. imberbe*, вид включен в Красную книгу (2012) как уязвимый.

Исходя из работы С.О. Канзываа с соавторами (2021), в течение 10 лет с 2010 по 2020 г. среднегодовая температура воздуха в Туве увеличилась на 2.3–2.8 °С в зависимости от района, а количество выпавших осадков выросло в 1.5–2 раза. В связи с чем сотрудники Центра превосходства Томского государственного университета “БиоКлимЛанд” отмечают заметные изменения в экосистемах Тувы (Канзываа, 2021).

В этой связи было интересно выяснить, проявляются ли реликтовые черты вида в динамике конкретной ценопопуляции в условиях Республики Тыва.

Цель нашего исследования – выявление особенностей динамики онтогенетической структуры ценопопуляции реликтового вида *Dracoscephalum imberbe* Bunge в условиях Республики Тыва на юге Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

D. imberbe – психропетрофит (см. рисунок), произрастает в высокогорном поясе на скалах, осыпях, каменных россыпях, прибрежных галечниках, нивальных лужайках, в щебнистых и каменистых тундрах (Флора Сибири, 1997). Высотный диапазон распространения особей *D. imberbe* варьирует в зависимости от региона. Так, в Алтае-Саянской горной системе особи *D. imberbe* произрастают на высоте от 1850 до 2800 м над уровнем моря. К югу поднимается выше в горы, и в горной системе Памиро-Алая его можно встретить на высоте от 2200 до 4200 м над ур. м. (Флора Таджикской ССР, 1986).

Особи моноподиально нарастающего многолетника *D. imberbe* в разных условиях произрастания формируют две жизненные формы: стержнекорневую каудексовую и корневищную. Как отмечает И.И. Кокорева (2011), определяющим фактором для этого вида выступают эдафические условия, в частности характер субстрата. Так, на мелкоземистых несформированных почвах или оползневых участках у особей *D. imberbe* формируется короткокорневищная биоморфа. Особи с корневищной биоморфой нами были обнаружены в Туве в верховьях р. Элегест. Стержнекорневая каудексовая биоморфа встречается чаще, чем корневищная, описана нами на скалах, галечнике, в тундре и на альпийских лугах (Денисова, 2006).

Изучение динамики ценопопуляции (ЦП) *D. imberbe* проводилось в Республике Тыва в ущелье р. Тереттиг на высоте 2128 м над ур. м. в кобрезиево-дриадовой тундре на склоне в 25° северо-восточной экспозиции (50°30'45.2" N, 091°06'57.3" E). В этих условиях особи *D. imberbe* формируют стержнекорневую каудексовую жизненную форму. Исследование было проведено в 2004 (Денисова, Черемушкина, 2007), а затем повторено в 2021 г.

Общее проективное покрытие сообщества без видимых следов антропогенного воздействия как в 2004, так и в 2021 г. составляло 100 %. Основной состав сообщества приведен в табл. 1.

При изучении структуры ЦП *D. imberbe* применяли принятые в популяционной биологии растений методы и подходы, разработанные Т.А. Работновым (1950), А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Онтогенетическая структура ценопопуляций определена как соотношение разных онтогенетических групп в ценопопуляции. Она описывалась на основе учета особей *D. imberbe* на более чем 50 площадках размером 1 м², заложенных случайным или регулярным способами на трансектах шириной 1 м. При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном спектре (Заугольнова, 1994). Онтогенетическое состояние особей *D. imberbe* определяли



Dracocephalum imberbe Bunge.

**Видовой состав сообщества,
в котором существовала изученная
ценопопуляция *D. imberbe***

Species composition of the community,
in which the investigated population
of *D. imberbe* was located

Вид	2004	2021
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) Delarb.	1	+
<i>Carex melanocephala</i> Turcz.	2	1
<i>Dracocephalum imberbe</i>	1	1
<i>Dryas oxyodonta</i> Juz.	3	4
<i>Elytrigia gmelinii</i> (Trin.) Nevski	+	-
<i>Festuca kryloviana</i> Reverd	1	2
<i>Hedysarum austrosibiricum</i> B. Fedtsch.	-	+
<i>Helictotrichon mongolicum</i> (Roshev.)	1	1
<i>Kobresia simpliciuscula</i> (Wahlenb.) Mack.	3	3
<i>Luzula spicata</i> (L.) DC.	2	-
<i>Myosotis austrosibirica</i> O.D. Nikif.	1	+
<i>Patrinia sibirica</i> (L.) Juss	-	+
<i>Pedicularis amoena</i> Adams ex. Stev.	-	1
<i>Poa alpina</i> L.	2	1
<i>Salix turczaninowii</i> Laksch.	1	1

Примечание. Шкала обилия Браун-Бланке: + - <1 %; 1 - 1-5 %; 2 - 5-25 %; 3 - 26-50 %; 4 - 51-75 %; 5 - 76-100 %.

Note. the Braun-Blanquet scale: + - <1 %; 1 - 1-5 %; 2 - 5-25 %; 3 - 26-50 %; 4 - 51-75 %; 5 - 76-100 %.

согласно описанному нами ранее онтогенезу (Денисова, Черемушкина, 2007). За счетную единицу до старого генеративного состояния принималась семенная особь, в старом генеративном состоянии - клон, в постгенеративном периоде - партикула.

Для детальной характеристики динамики онтогенетической структуры ЦП использовали следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Уранов, 1975), индекс эффективности ω (Животовский, 2001), индексы восстановления I_v , замещения I_z (Жукова, 1987) и старения $I_{ст}$ (Глозов, 1998). Средняя плотность - число особей на пространство, занятое всей ЦП (особь/м²) (Одум, 1986). Для приведения показателей плотности к нормальному распределению применили рекомендации Н.В. Глозова (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.

Показатели семенной продуктивности определены по методике И.В. Вайнагий (1974). Оценка состояния ценопопуляций дана по классификации

“дельта-омега” Л.А. Животовского (2001). Для сравнительной характеристики динамики ценопопуляций рассчитывали скорость развития и специфическую скорость развития ЦП (Жукова, 1995).

Для выявления взаимосвязей между особями разных онтогенетических состояний в каждой ценопопуляции использовали корреляцию Пирсона (в 2004 г. $n = 34$; в 2021 г. $n = 49$, $p < 0.05$). Для изучения взаимосвязи между признаками ценопопуляции (доля особей каждого онтогенетического состояния), экологической плотностью, индексами возрастности, эффективности, доли *D. oxyodonta* применили коррелограмму Спирмена ($n = 83$, $p < 0.05$) (Siegel, Castellan, 1989). Оценка коэффициента корреляции Пирсона дана по шкале Чеддока (<https://math.semestr.ru>). Подготовительную обработку проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.). Статистический анализ проведен с использованием программного пакета Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным исследования 2004 г., особи *D. imberbe* проходят полный онтогенез (Денисова, Черемушкина, 2007). В начале прегенеративного периода происходит рост первичной скелетной оси, представленной полициклическим моноподиально нарастающим розеточным побегом. По мере ее развития увеличивается число метамеров годичного побега. Первичная скелетная ось начинает ветвиться в виргинильном состоянии, формируя первичный куст. Длительность виргинильного состояния 3-4 года. Первое цветение отмечается в возрасте 6-8 лет. К первому цветению особь представляет собой первичный куст из 2-3 скелетных осей I-II порядков, в подземной сфере которого формируется многоглавый каудекс. Молодая генеративная особь имеет 1-2 генеративных неветвящихся побега. Генеративные побеги развиваются из боковых почек, которые закладываются в пазухах верхних пар чешуевидных листьев вегетативного годичного побега предыдущего прироста. После плодоношения генеративные побеги полностью отмирают. Длительность молодого генеративного состояния 4-6 лет. В средневозрастном генеративном состоянии за счет ветвления число каудиккул увеличивается до 8. Происходит частичная партикуляция каудекса и главного корня. Средневозрастное генеративное состояние самое продолжительное и длится от 10 до 15 лет. В старом генеративном состоянии в результате полной партикуляции каудекса формируется плотный клон. Дезинтеграция особей старого генеративного состояния не приводит к омоложению партикул. Дочерние особи стареют одновременно с ма-

теринской. Большая часть партикул отмирает в том же онтогенетическом состоянии.

Характерный онтогенетический спектр – центрированный (Денисова, Черемушкина, 2007). Хорошее семенное возобновление и длительность средневозрастного генеративного состояния определяют тип характерного спектра.

Невзирая на существенные изменения климата в Туве (Канзываа, 2021), структура онтогенетического спектра ЦП *D. imberbe* в течение 17 лет не испытала сильных изменений (табл. 2). Спектр остался центрированным, полночленным. Несмотря на сходство типа онтогенетических спектров, в 2021 г. отмечен его многовершинный характер. Преобладание в спектре нескольких возрастных групп свидетельствует о неравномерном поступлении в ЦП диаспор. По нашим данным (Денисова, Черемушкина, 2007), наибольшей продолжительностью жизни обладают особи средневозрастного онтогенетического состояния (10–15 лет), что определяет абсолютный максимум в спектре 2004 и 2021 гг. Перерывы в инспермации определили локальные максимумы на виргинильных (19.37 %) особях, а дезинтеграция особей в старом генеративном состоянии и их быстрое старение – пик на субсенильных (11.52 %) растениях в 2021 г. Так как длительность виргинильного состояния у особей *D. imberbe* наиболее продолжительная по сравнению с другими состояниями прегенеративного периода, можно предположить, что массовое поступление диаспор, возникновение из них проростков и дальнейшее их развитие с меньшей элиминацией в предыдущие годы определили пик на виргинильных растениях в 2021 г.

Тип онтогенетических спектров 2004 и 2021 гг., несмотря на изменения климата Тувы, совпадает с характерным, что свидетельствует об устойчивом состоянии ЦП. Самоподдержание ЦП *D. imberbe* происходит только семенным путем. При невысоком коэффициенте семенной продуктивности (16.6 %) (Денисова, Черемушкина, 2007) в 2021 г. отмечено значительное увеличение доли ювенильных и имматурных особей ($j + im = 5.22\%$ в 2004 г.; 20.94% в 2021 г.), что мы связываем с сокращением численности плотнодерновинного растения *K. smirnovii* и увеличением доли *D. oxyodontha* ($r_s = 0.250–0.413$). Молодые растения появляются на территории, освободившейся от *K. smirnovii*, и среди ветвей кустарничка *D. oxyodontha*. Однако увеличение в сообществе доли стелющегося кустарничка *D. oxyodontha* сказывается отрицательно на количестве особей генеративного периода. Так, значение коэффициента Спирмена изменилось с -0.028 (2004 г.) до -0.148 в 2021 г. Как отмечает И.В. Волков (2007), *D. oxyodontha* способна созда-

Таблица 2

Соотношение онтогенетических групп ценопопуляции *Dracocephalum imberbe* в кобрезиево-дриадовой тундре, Республика Тыва, 2004 и 2021 гг.

The ratio of ontogenetic groups of the coenopopulation of *Dracocephalum imberbe* in the tundra with *Dryas oxyodontha* and *Kobresia simpliciuscula*, Republik Tuva, 2004 and 2021

Год	Онтогенетические состояния, %							
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
2004	1.74	3.48	14.35	20.43	28.7	15.22	11.73	4.35
2021	7.33	13.61	19.37	14.14	20.94	5.24	11.52	7.85

Примечание: Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное.

Note: Ontogenetic groups: j – juvenile, im – immature, v – virginal, g₁ – young generative, g₂ – mature generative, g₃ – old generative, ss – subsenile, s – senile.

вать сомкнутые, относительно закрытые фитоценозы, биоморфологические спектры которых показывают преобладание в дриадовых тундрах тенденций геофитизации (для доминанта), формирования дерновинных форм у злаков и тенденций к исчезновению других растений, играющих в сообществе подчиненное значение (Волков, 2013). *D. oxyodontha*, по данным И.В. Волкова (2007), часто встречается в виде погруженного кустарничка, над поверхностью субстрата у которого поднимаются только отдельные листья или их розетки, а деревянистые побеги погружены в листовую подстилку, почву или мох. Взрослые особи *D. imberbe* не выдерживают конкуренции с *D. oxyodontha* и, несмотря на продолжительное развитие в генеративном состоянии (больше 20 лет), их доля за 17 лет (2004–2021 гг.) уменьшилась с 64.35 до 40.32 %. Совпадение спектров с характерным, увеличение доли особей прегенеративного периода, процент генеративных особей свидетельствуют об устойчивом состоянии ЦП.

Статистический анализ выявил заметную (по шкале Чеддока) прямую взаимосвязь между количеством im и v ($r = 0.559$), j и g₁ ($r = 0.407$) в 2004 г. По всем остальным показателям связь слабая и в большинстве случаев обратная. В 2021 г. связь между состояниями в основном положительная. Умеренная прямая взаимосвязь отмечена между всеми состояниями прегенеративного периода ($r = 0.331–0.364$), а между v и g₁ ($r = 0.746$), j и im ($r = 0.857$) определена высокая связь.

Анализ динамики средней плотности показал ее уменьшение с 2004 по 2021 г. в 1.9 раз (табл. 3).

Таблица 3

**Демографические показатели ценопопуляции
Dracocephalum imberbe
в кобрезиево-дриадовой тундре,
Республика Тыва, 2004 и 2021 гг.**

Demographic indicators of coenopopulations
of *Dracocephalum imberbe* in the tundra
with *Dryas oxyodontha* and *Kobresia simpliciuscula*,
Republic Tuva, 2004 and 2021

Год	P_{cp} , особь/м ²	$P \ln(n+1)$	Δ	ω	I_B/I_{rec}	I_{ct}/I_{ag}	I_3/I_{rep}
2004	4.4	1.58	0.47	0.69	0.23	0.16	0.24
2021	2.31	1.23	0.39	0.53	1	0.19	0.68

Примечание: P_{cp} – средняя плотность, особь/м²; $P \ln(n+1)$ – нормальное распределение плотности, по Н.В. Глотову; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; I_B – индекс восстановления; I_{ct} – индекс старения; I_3 – индекс замещения.

Note: P_{aver} – average density, ind./m²; $P \ln(n+1)$ – normal density distribution according to N.V. Glotov; ω – index of efficiency; Δ – index of age; I_{rec} – index of recovery; I_{ag} – index of aging; I_{rep} – index of replacement.

Однако при приведении численности особей на учетных площадках к нормальному распределению плотность $\ln(n+1)$ (Глотов, 1998) практически не меняется. Исходя из спектра изменяется распределение особей по онтогенетическим группам. В 2004 г. ЦП представлена в основном особями генеративного периода (64.35 %), в 2021 г. – прегенеративного (40.31 %) и генеративного (40.32 %) периодов.

Изменения, происходящие в ЦП по годам, указывают на однонаправленный тип динамики в сторону постепенного ее омоложения, что подтверждается увеличением значений индексов, характеризующих особенности самоподдержания ЦП (см. табл. 3). Так, одинаковые значения долей прегенеративного и генеративного периодов в 2021 г. способствовало повышению индекса восстановления с 0.23 до 1, а индекса замещения – с 0.24 до 0.68. В тоже время рост доли сенильных особей (с 4.35 % в 2004 г. до 7.85 % в 2021 г.) привел к незначительному подъему индекса старения (с 0.16 до 0.19). За 17 лет, с одной стороны, не произошла смена типа ЦП, по классификации Δ - ω Л.А. Животовского, ЦП переходная. Однако переходная (ближе к зрелой) в 2004 г., и переходная (приближающаяся к молодой) в 2021 г.

Рассчитанные показатели скорости развития (V_{Δ}) и специфической скорости развития (r_{Δ}) также подтвердили омоложение ЦП ($V_{\Delta} = -0.005$; $r_{\Delta} = -0.012$).

Таким образом, неравномерность семенного возобновления, а следовательно, и поступление

молодых особей в ЦП, дезинтеграция особей в старом генеративном состоянии и их быстрое старение определили многовершинность централизованного спектра в 2021 г. В ЦП за 17 лет происходит накопление как прегенеративных, так и генеративных растений, что определяет значения индексов восстановления и замещения. Значения всех демографических параметров свидетельствуют об устойчивом состоянии ЦП и, как утверждают Е.С. Богданова и О.А. Розенцвет (2019), существование ЦП реликтовых видов длительное время в малоизмененном состоянии говорит об их высоком адаптационном потенциале.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В развитии ЦП *D. imberbe* в кобрезиево-дриадовой тундре в Туве в ущелье р. Терегтиг в течение 17 лет происходили флуктуационные динамические изменения, не повлиявшие на тип онтогенетического спектра. ЦП остается полночленной. Многовершинный характер спектра в 2021 г. свидетельствует о гетерогенности ценопопуляции. В 2021 г. зафиксировано ее омоложение. Изменениям подвержены как соотношение онтогенетических групп, так и оцениваемые демографические показатели. Динамика онтогенетического состава ЦП показала уязвимость особей генеративного периода от зарастания сообщества *D. oxyodontha* и влияние плотнoderновинных растений на появление подростка. В целом, ЦП *D. imberbe* в кобрезиево-дриадовой тундре находится в состоянии динамического равновесия.

Таким образом, динамика онтогенетической структуры длительно существующей ЦП *D. imberbe* в кобрезиево-дриадовой тундре определяется естественными процессами: нерегулярным семенным возобновлением ЦП, особенностями онтогенеза, задернованностью сообщества *K. smirnovii* и зарастанием фитоценоза *D. oxyodontha*.

В настоящее время в высокогорьях Республики Тыва при минимальном антропогенном влиянии складываются оптимальные условия для произрастания *D. imberbe*. За 17 лет, которые прошли между первым и вторым обследованием, ценопопуляция сохранила свой онтогенетический спектр, осталась полночленной и гетерогенной и даже проявила тенденцию к омоложению. Все это указывает на то, что *D. imberbe* находится в экологически благоприятных для него условиях и не проявляет отрицательной динамики, присущей реликтовым видам.

Благодарности. Работа выполнена по проекту государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Алехин В.В. 1951.** Растительность СССР в основных зонах. М. 512 с. [Alekhin V.V. 1951. Vegetation of the USSR in the main zones. M. 512 p. (in Russian)]
- Богданова Е.С., Розенцвет О.А. 2019.** Материалы к монографии реликтового вида *Globularia punctata* (Globulariaceae): экологические и физиолого-биохимические особенности. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 28(2):250-257. [Bogdanova E.S., Rosentsvet O.A. 2019. Materials for the monograph of the relict species *Globularia punctata* (Globulariaceae): ecological and physiological-biochemical features. *Samarskaya Luka: problemy regional'noj i global'noj ekologii = Samara Luka: Problems of Regional and Global Ecology*. 28(2):250-257. DOI 10.24411/2073-1035-2019-10225. (in Russian)]
- Вайнагий И.В. 1974.** О методике изучения семенной продуктивности растений. *Бот. журн.* 59(6):826-831. [Vainagiy I.V. 1974. On the methodology of studying the seed productivity of plants. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 59(6):826-831. (in Russian)]
- Волков И.В. 2007.** Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Томск. 412 с. [Volkov I.V. 2007. Biomorphological adaptations of high-altitude plants. Tomsk. 412 p. (in Russian)]
- Волков И.В. 2013.** Особенности распространения, синморфологии и экологии дриадовых тундр в республике Алтай. *Вестн. Том. гос. пед. ун-та.* 8(136):100-108. [Volkov I.V. 2013. Features of distribution, synmorphology and ecology of dryad tundras in the Altai Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 8(136):100-108. (in Russian)]
- Глотов Н.В. 1998.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. В: Жизнь популяций в гетерогенной среде: Материалы II Всерос. популяцион. семинара. Йошкар-Ола. 146-149. [Glotov N.V. 1998. On the assessment of the parameters of the age structure of plant populations. In: The life of populations in a heterogeneous environment: Materials of the II Russian. population. the seminar. Yoshkar-Ola. 146-149. (in Russian)]
- Денисова Г.Р. 2006.** Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracocephalum* L.: Автореф дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 16 с. [Denisova G.R. 2006. Biomorphology and structure of coenopopulations of some Siberian species of the genus *Dracocephalum* L.: Abstract of Diss. Cand. Sci. Novosibirsk. 16 p. (in Russian)]
- Денисова Г.Р., Черемушкина В.А. 2007.** Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций змееголовника безбородого *Dracocephalum imberbe* Bunge. *Сибирский ботанический вестник: электронный журнал.* 2(1):61-66. URL: <http://journal.csbg.ru> [Denisova G.R., Cheremushkina V.A. 2007. Ontogeny and ontogenetic structure of coenopopulations of *Dracocephalum imberbe* Bunge. *Sibirskij botanicheskij vestnik: ehlektronnyj zhurnal = Siberian Botanical Bulletin: Electronic Journal*. 2(1):61-66. URL: <http://journal.csbg.ru> 2(1):61-66. (in Russian)]
- Животовский Л.А. 2001.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. *Экология.* 1:3-7. [Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic state, effective density and classification of populations. *Ekologiya = Ecology*. 1:3-7. (in Russian)]
- Жукова Л.А. 1987.** Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 1987. 32 с. [Zhukova L.A. 1987. Dynamics of coenopopulations of meadow plants: Abstract of Diss. Dr. Sci. Novosibirsk. 32 p. (in Russian)]
- Жукова Л.А. 1995.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с. [Zhukova L.A. 1995. Population life of meadow plants. Yoshkar-Ola. 224 p. (in Russian)]
- Заугольнова Л.Б. 1994.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 1994. 70 с. [Zaugunova L.B. 1994. The structure of seed plant populations and the problems of their monitoring: Abstract of Diss. Dr. Sci. St. Petersburg. 1994. 70 s. (in Russian)]
- Канзываа С.О., Сат А.Э., Хуурак А.В. 2021.** Динамика климата в Республике Тыва за 2010–2020 гг. *Молодой ученый.* 5(347):237-240. [Kanzivaa S.O., Sat A.E., Huurak A.V. 2021. Climate dynamics in the Republic of Tyva for 2010–2020. *Molodoy Uchenyj = A Young Scientist*. 5(347):237-240. (in Russian)]
- Киселева А.А., Казановский С.Г., Верхозина А.В., Дударева Н.В. 1999.** Неморальные реликты в тайге Северного Присаянья. В: Генезис флоры и растительности Байкальской Сибири: Материалы конференции “Научные чтения памяти М.Г. Попова”. Иркутск. Вып. 17:52-58. [Kiseleva A.A., Kazanovsky S.G., Verkhovina A.V., Dudareva N.V. 1999. Immoral relics in the taiga of the Northern Prisyanye. In: Genesis of flora and vegetation of Baikal Siberia: Proceedings of the conference “Scientific readings in memory of M.G. Popov”. Irkutsk. Iss. 17:52-58. (in Russian)]
- Кокорева И.И. 2011.** Адаптационные стратегии поликарпических видов растений Северного Тянь-Шаня. Алматы. 207 с. [Kokoreva I.I. 2011. Adaptation strategies of polycarpic plant species of the Northern Tien Shan. Almaty. 207 p. (in Kazakhstan)]
- Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. 2012.** Под ред.

- Н.В. Степанова. Красноярск. 576 с. [Stepanov N.V. (Ed.). 2012. Red Data Book of the Krasnoyarsk Territory. V. 2. The rare and endangered species of wild plants and funguses. Krasnoyarsk. 576 p. (in Russian)]
- Красноборов И.М. 1976.** Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск. 379 с. [Krasnoborov I.M. 1976. High-altitude flora of the Western Sayan. Novosibirsk. 379 p. (in Russian)]
- Одум Ю. 1986.** Экология. Т. 2. М. 209 с. [Odum Yu. 1986. Ecology. Vol. 2. Moscow. 209 p. (in Russian)]
- Положий А.В. 1985.** Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск. 158 с. [Polozhiy A.V. 1985. Relics of tertiary broad-leaved forests in the flora of Siberia. Tomsk. 158 p. (in Russian)]
- Работнов Т.А. 1950.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Труды БИН АН СССР. Сер. Геоботаника*. 3(6):179-196. [Rabotnov T.A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. Geobotanika = Proceedings of the BIN of the USSR Academy of Sciences. Ser. Geobotany*. 3(6):179-196. (in Russian)]
- Уранов А.А. 1975.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*. 2:7-34. [Uranov A.A. 1975. The age spectrum of phytocoenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskije nauki = Scientific Reports of the Higher School. Biological sciences*. 2:7-34. (in Russian)]
- Флора Сибири. 1997.** Под ред. Л.И. Малышева. Т. 11. Новосибирск. 179 с. [Malyshev L.I. (Ed.). 1997. Flora of Siberia. Vol. 11. Novosibirsk. 179 p. (in Russian)]
- Флора СССР. 1954.** Под ред. Б.К. Шишкина. Т. 20. М., Л. 439-474. [Shishkin B.K. (Ed.). 1954. Flora of the USSR. T. 20. Moscow, Leningrad. 439-474. (in Russian)]
- Флора Таджикской ССР. 1986.** Под ред. Т.Ф. Кочкаревой. Т. 8. М., Л. 142-157. [Kochkareva T.F. (Ed.). 1986. Flora of the Tajik SSR. V. 8. Moscow, Leningrad. 142-157. (in Russian)]
- Ценопопуляция растений: (основные понятия и структура). 1976.** Под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М. 217 с. [Uranov A.A., Serebryakova T.I. (Eds.). 1976. Coenopopulation of plants: (basic concepts and structure). Moscow. 217 p. (in Russian)]
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). 1988.** Под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой М. 182 с. [Serebryakova T.I., Sokolova T.G. (Eds.). 1988. Coenopopulations of plants: (essays on population biology). Moscow. 182 p. (in Russian)]
- Черепнин Л.М. 1956.** Заметки о древних реликтах Приенисейских степей. *Ученые записки Красноярского пед. ин-та*. 5:45-50. [Cherepnin L.M. 1956. Notes on ancient relics of the Yenisei steppes. *Uchenye zapiski Krasnojarskogo pedagogicheskogo instituta = Scientific notes of the Krasnoyarsk Pedagogical Institute*. 5:45-50. (in Russian)]
- Siegel S., Castellan N.J. 1989.** Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York. 312 p.

**CHANGES IN ONTOGENETIC SPECTRUM
AND DENSITY OF THE COENOPOPULATION
OF *DRACOCEPHALUM IMBERBE* BUNGE (LAMIACEAE)
IN REPUBLIC OF TUVA (RUSSIA) IN 17 YEARS**

Gulnora R. Denisova*, Vera A. Cheryomushkina, Alexey Y. Astashenkov

*Central Siberian Botanical Garden SB RAS,
Novosibirsk, Russia; gulnoria@mail.ru*

This paper presents data on the dynamics of the ontogenetic structure of the coenopopulation of *Dracocephalum imberbe* Bunge, located in the tundra with *Dryas oxyodontha* Juz. and *Kobresia simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. in Republic of Tuva. Changes in the type of the ontogenetic spectrum and the density index of individuals are analyzed. It was revealed that fluctuating dynamic changes occurred during 17 years, which did not affect the type of ontogenetic spectrum and the normal distribution of $\ln(n + 1)$ density. The coenopopulation remains full-fledged. The calculated demographic indicators and indicators of the speed of development reflected a unidirectional type of dynamics towards its gradual rejuvenation.

Key words: *monitoring, dynamics, Dracocephalum imberbe, ontogenetic spectrum, demographic indicators.*

For citation: Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Y. 2022. Changes in ontogenetic spectrum and density of the coenopopulation of *Dracocephalum imberbe* Bunge (Lamiaceae) in Republic of Tuva (Russia) in 17 years. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation Asian Russia*. 15(4):300-307. DOI 10.15372/RMAR20220405

Acknowledgment. *The work was carried out project of the State Assignment of Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences No. AAAA-A21-121011290026-9.*

ORCID ID

G.R. Denisova 0000-0002-4611-8659

V.A. Cheryomushkina 0000-0003-1502-7006

A.Y. Astashenkov 0000-0002-5253-0842

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 02.03.2022

Принята к публикации / Accepted for publication 20.07.2022