

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

DOI: 10.15372/RMAR20230203

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЖИЗНЕННОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
РЕДКОГО ВИДА *HEDYSARUM SANGILENSE* В УСЛОВИЯХ НАГОРЬЯ САНГИЛЕН

И.Ю. Селютин*, Е.С. Кониченко, Е.Г. Зибзеев, Н.В. Игай

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия;
selyutina.inessa@mail.ru, zundukii@rambler.ru, egzibzeev@gmail.com, mirta-12@mail.ru

В статье представлены результаты анализа демографической структуры ценопопуляций *Hedysarum sangilense* Krasnob. et Timoch. в условиях высокогорного плато Сангилен (Юго-Восточная Тува). Изучены эколого-ценопопуляционная приуроченность, онтогенез, онтогенетическая и виталитетная структура семи ценопопуляций этого субэндемичного вида. Установлено, что на исследованной территории вид приурочен к кобрезиевникам и дриадовым тундрам в пределах альпийского пояса и к кустарниковым зарослям в лесном поясе. При изучении демографической структуры выявлено, что для большинства ценопопуляций характерны левосторонние спектры с преобладанием ювенильных, виргинильных и, чаще всего, молодых генеративных растений. В условиях нарушенных фитоценозов (восстанавливающихся после пожаров) формируются левосторонние спектры с максимумом на молодых генеративных растениях. Среди виталитетных типов ценопопуляций *H. sangilense* преобладают депрессивный и равновесный. Достаточно высокая реальная семенная продуктивность в течение длительного генеративного периода обеспечивает самоподдержание популяций *H. sangilense* в условиях высокогорных растительных сообществ нагорья Сангилен.

Ключевые слова: ценопопуляции, *Hedysarum sangilense*, онтогенетическая структура, редкий вид, субэндемик, семенная продуктивность, жизненность.

Для цитирования: Селютин И.Ю., Кониченко Е.С., Зибзеев Е.Г., Игай Н.В. 2023. Демографическая структура и жизненность ценопопуляций редкого вида *Hedysarum sangilense* в условиях нагорья Сангилен. *Растительный мир Азиатской России*. 16(2):117-129. DOI 10.15372/RMAR20230203

ВВЕДЕНИЕ

Изучение редких и эндемичных видов является настоящим временем одной из приоритетных задач ботанической науки в связи с общей тенденцией выявления и сохранения биологического разнообразия, обозначенной на международной конференции по устойчивому развитию в Рио-де-Жанейро в 1992 г. (Reddish et al., 1996).

Нагорье Сангилен, расположенное на юго-востоке Тувы, характеризуется комплексом своеобразных уникальных сообществ (Зибзеев и др., 2018) и богатым набором эндемичных видов (Артемов, 2012).

Во время экспедиционных работ 1972 г. в юго-восточной Туве И.М. Красноборовым и С.А. Тимохиной был найден новый вид копеечника – копеечник сангиленский (*Hedysarum sangilense* Krasnob. et Timoch.), отнесенный авторами к секции *Multicaulia* (Красноборов, Тимохина, 1975). Новый вид морфологически значительно отличался от видов рода *Hedysarum*, распространенных в Сибири, и был приурочен к лесным и высокогорным лугам,

разреженным долинным лесам, каменистым склонам, скалам и галечникам нагорья Сангилен и близлежащих горных районов (Флора Сибири, 1994).

Ареал *H. sangilense* охватывает юго-восточную часть Тувы в пределах нагорья Сангилен и восточную часть хребта Восточный Танну-Ола, также вид встречается в Северной Монголии – в Прихубсугулье и на Хангае (Губанов, 1996). До недавнего времени *H. sangilense* считался тувинским эндемиком (Редкие и исчезающие растения..., 1980), однако новые находки вида на территории Монголии дают основание считать его тувинско-монгольским субэндемиком (Gunin et al., 2013). *H. sangilense* – редкий вид, рекомендован для местной охраны (Редкие и исчезающие растения..., 1980).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение демографической структуры ценопопуляций и фитоценопопуляционной приуроченности *H. sangilense* проводили в Республике Тыва, на тер-

ритории нагорья Сангилен, в бассейнах рек Эрзин и Нарын в 2014 г. (рис. 1).

Изучение онтогенетической структуры ценоотических популяций (ЦП) *H. sangilense* выполняли с применением методов, разработанных Т.А. Работновым (1950), А.А. Урановым (1975) и его школой (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Онтогенетический спектр описывался на основе учета 25–50 площадок размером 0.25 м², на трансектах, заложенных регулярным способом. Онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) была изучена в различных сообществах альпийского и лесного поясов нагорья Сангилен.

В качестве интегральных характеристик популяционной структуры взяты следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Уранов, 1975), индекс эффективности ω (Животов-

ский, 2001), индекс восстановления I_v и индекс старения I_{ct} (Готов, 1998). Экологическую плотность рассчитывали исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Показатели семенной продуктивности определены по методикам И.В. Вайнагий (1974) и Р.Е. Левиной (1981).

Виталитетную структуру популяций изучали по методике Ю.А. Злобина (1984). Оценку жизненного состояния популяции проводили с помощью индекса $Q = 1/2(a + b)$, где a – встречаемость особей высшего класса, b – встречаемость особей среднего класса, c – встречаемость особей низшего класса (Злобин, 1989). При вычислении показателя Q провели ранжировку 30 особей средневозрастного генеративного состояния из каждой ценопопуляции по трем классам виталитета на основа-



Рис. 1. Карта-схема изученных ценоотических популяций *Hedysarum sangilense*.

1 – Нарын 1; 2 – Нарын 2; 3 – Нарын 3; 4 – Сангилен 1; 5 – Сангилен 2; 6 – Сангилен 3; 7 – Сангилен 4.

Fig. 1. Schematic map of the studied populations of *Hedysarum sangilense*.

1 – Naryn 1; 2 – Naryn 2; 3 – Naryn 3; 4 – Sangilen 1; 5 – Sangilen 2; 6 – Sangilen 3; 7 – Sangilen 4.

нии их дифференциации по пяти морфометрическим параметрам, между которыми отмечены высокие положительные корреляции: высота растения, число листьев на побег, число соцветий на побег, общее число побегов и диаметр каудекса. Полученные данные обработаны статистически (Зайцев, 1990) при помощи пакета прикладных программ MS Excel 2007.

DCA-анализ (Detrended Correspondence Analysis) проводили по методическим рекомендациям Ю.А. Злобина с соавторами (2013) с использованием компьютерного пакета PAST (Hammer et al., 2001). Кластерный анализ морфологических параметров также выполнен в программе PAST по методу Nearest Neighbour (Single Linkage).

Геоботанические описания выполнялись по стандартной методике (Полевая геоботаника, 1964). Список сосудистых растений дан по С.К. Черепанову (1995), мхов по М.С. Ignatov, О.М. Afonina (1992), лишайников по Н.В. Седельниковой (2001).

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Нагорье Сангилен расположено в юго-восточной части Республики Тыва, представляет собой обширное горное поднятие, протянувшееся на 250 км с запада на восток при ширине 120 км. В геологическом сложении нагорья принимают участие гнейсы, кристаллические сланцы, мраморные известняки, прорванные интрузиями гранита. Становление основных структур происходило в середине кембрия в раннекаледонскую складчатость (Воскресенский, 1962). Максимальная высота 3276 м. Для Сангилена характерно сочетание среднегорных альпийских и выровненных гольцовых массивов с глубоко врезанными в них речными долинами (История развития рельефа..., 1969). Сангилен служит водоразделом рек бассейна Малого Енисея и Тес-Хема (реки Эрзин и Нарын).

Климат района – резкоконтинентальный. Среднегодовая температура составляет 2.8 °С, средняя температура января –32.2 °С, июля +19.9 °С. По данным метеостанции Эрзин, находящейся на высоте 1102 м над ур. м., здесь выпадает до 183 мм осадков в год, на высотах 2000 м и выше данный показатель увеличивается до 660 мм (Научно-прикладной справочник..., 1990).

Особенности орографии, а также географическое положение нагорья обусловили формирование уникального комплекса растительности, представленного сочетанием центральноазиатских элементов с растительными сообществами, характерными для гор юга Западной Сибири (Седельников, 1988).

Согласно типологии высотной поясности (Кумина, 1985) для нагорья Сангилен, характерен

своеобразный тип поясности – сангиленский. Обширные выровненные вершины хребтов, начиная с 2200 м над ур. м., заняты преимущественно высокогорными дриадовыми (*Dryas oxyodonta* Juz.) и овсяницевыми тундрами (*Festuca sphagnicola* B. Keller) в сочетании с сообществами с доминированием *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori, *Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb. и *Carex rupestris* All. По выположенным и вогнутым элементам рельефа формируются ерниковые тундры с преобладанием *Betula rotundifolia* Spach. Склоны хребтов в высотном диапазоне 1850–2200 м над ур. м. заняты кустарниковыми тундрами с доминированием *Betula rotundifolia*, *Rhododendron adamsii* Rehder, *Caragana jubata* (Pall.) Poir. В высотном диапазоне 1800–2000 м над ур. м. они контактируют с листовеннично-ерниковыми редколесьями, образующими прерывистую полосу вдоль верхней границы леса. Лесной пояс северного и западного макросклона образован кедрово-лиственничными и лиственничными лесами, южный – участками лиственничных лесов в сочетании с настоящими и луговыми степями. Здесь же, на высоте 2000 м над ур. м. и выше, формируются высокогорные степи.

Положение нагорья Сангилен на границе двух крупнейших ботанико-географических провинций – Алтае-Саянской и Тувинско-Монгольской, разнообразие эдафических условий и подстилающих пород привели к формированию на данной территории уникального комплекса растительных сообществ. Одним из ярких представителей такого рода сообществ является копеечник сангиленский (рис. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На территории нагорья Сангилен *H. sangilense* распространен в кобрезиевниках, дриадовых тундрах и кустарниковых зарослях, а также в сообществах, восстанавливающихся в долинах рек после пожаров и золотодобычи (рис. 3).

Разнотравно-лиственничный лес (ЦП Нарын 1)

Локалитет: Республика Тыва, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, левый берег р. Нарын, 50°09'529" с.ш., 95°55'857" в.д., 1530 м над ур. м. (Описание № 7.143ЕГ, 11.07.2014 г.)

Это вторичное сообщество, образовавшееся на месте леса, сгоревшего в 2002 г. Почвы песчаные, каменистые. Россыпи обломочного материала и галечника занимают до 65 %. Большую часть времени увлажнение умеренное, весной и осенью – повышенное за счет весенних и осенних паводков.

В результате пожара произошло выпадение древостоя и в целом изменение видового богат-



Рис. 2. *Hedysarum sangilense* внешний вид.

Fig. 2. *Hedysarum sangilense* appearance.



Рис. 3. Сообщество с *Kobresia myosuroides* и *Hedysarum sangilense*.

Fig. 3. Community with *Kobresia myosuroides* and *Hedysarum sangilense*.

ства сообщества. Общее проективное покрытие составляет 45 %. Вертикальная структура трехъярусная. Древостой образован *Larix sibirica* Ledeb., разрежен (сомкнутость крон не превышает 0.3), представлен особями высотой 20–25 м, сохранившимися после низового пожара. Кустарниковый ярус 0.5–1.2 м высотой, образован *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Lonicera altaica* Pall., *Spiraea alpina* Pall., *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb., его проективное покрытие не превышает 5 %. Травянистый ярус (25–40 см высотой) разрежен, занимает до 45 % от площади ценоза, из них 20 % приходится на *H. sangilense*. Остальные виды: *Allium strictum* Schrad., *Androsace maxima* L., *Aster alpinus* L., *Bromopsis inermis* W.A. Weber, *Bupleurum multinerve* DC., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Galium verum* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Lupinaster pentaphyllus* Moench, *Sanguisorba officinalis* L., *Vicia cracca* L. и др. В результате пожара выпали многие многолетние виды и резко снизилась межвидовая конкуренция, благодаря чему освободилась экологическая ниша для *H. sangilense*.

Заросли *Betula fruticosa* Pall. (ЦП Нарын 2)

Локалитет: Республика Тыва, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Балыктыг-Хем, 50°08'710" с.ш., 96°08'305" в.д., 1740 м над ур. м. (Описание № 42.143ЕГ, 17.07.2014 г.)

Сообщество сформировалось на месте отвалов после золотодобычи. Рельеф неровный, почвы каменистые неоформленные, открытые участки почвы и каменистых россыпей занимают до 15 % от общей площади ценоза. Во время весенне-осенних паводков увлажнение от умеренного до повышенного.

Общее проективное покрытие составляет 85 %, вертикальная структура двухъярусная. Кустарниковый ярус высотой 90–120 см образован *Betula fruticosa* (20 %) и *Pentaphylloides fruticosa* (1 %), проективное покрытие яруса до 20 %.

Травяной ярус не дифференцирован на подъярусы и образован видами различной экологической и ценотической приуроченности: *Vicia cracca*, *Trollius asiaticus* L., *Geranium pratense* L., *Schulzia crinita* (Pall.) Spreng., *Thesium repens* Ledeb., *Galium boreale* L., *Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma, *Carex limosa* L., *Carex tristis* M. Bieb., *Potentilla fragarioides* L., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Potentilla nivea* L., *Thalictrum alpinum* L., *Artemisia tanacetifolia* L. и др. Проективное покрытие *H. sangilense* составляет 20–22 % от общего проективного покрытия.

Заросли *Betula fruticosa* на месте гари (ЦП Нарын 3)

Локалитет: Республика Тыва, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, долина р. Нарын в среднем течении, 50°08'423" с.ш., 96°08'184" в.д., 1733 м над ур. м. (Описание № 52.143ЕГ, 17.07.2014 г.)

Данное сообщество описано в верхней части лесного пояса, представляет собой одну из стадий сукцессионного восстановления растительности после пожара на месте лиственничного леса по долине реки Нарын. Рельеф неровный, бугристый, с небольшими террасами, отходящими к склонам хребтов. Почвы каменистые неоформленные, россыпи галечника и крупнообломочного материала составляют до 10 % от описываемой площади ценоза. Увлажнение от умеренного в середине лета, до повышенного во время осенних и весенних паводков.

Общее проективное покрытие составляет 90 %. Вертикальная структура двухъярусная. Кустарниковый ярус высотой 95–100 см образован *Betula fruticosa* (40 %), *Pentaphylloides fruticosa* (5 %), *Spiraea alpina* (1 %), *Lonicera altaica* (ед.), *Cotoneaster uniflorus* Bunge (ед.).

Проективное покрытие травяного яруса составляет 45 %, он представлен двумя подъярусами. Верхний подъярус 60–70 см высотой образован *Elymus mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *Sanguisorba officinalis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst. и др. Второй подъярус высотой 25–30 см представлен в основном *Hedysarum sangilense* (35 %) с незначительным участием *Carex limosa*, *Matricaria ambigua* (Ledeb.) Krylov, *Kobresia sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.

В перечисленных фитоценозах особи копеечника сангиленского произрастают на оголенных участках почвы и каменистых россыпях, т. е. в местах, где снижена межвидовая конкуренция.

Кобрезиевник (ЦП Сангилен 1)

Локалитет: Республика Тыва, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Нарын, 50°19'149" с.ш., 96°28'064" в.д., 2346 м над ур. м. (Описание № 10-1143ЕГ, 12.07.2014 г.)

Сообщество занимает крутой склон (до 30°) восточно-северо-восточной экспозиции. Рельеф неровный кочковатый, почвы горно-тундровые щелбнистые. Россыпи щебня и выходы крупнообломочного материала занимают до 20 % от общей площади ценоза.

Общее проективное покрытие 80 %. Вертикальная структура двухъярусная. Травяной ярус представлен двумя подъярусами, первый подъярус высотой 20–25 см образован *Kobresia myosuroides*

(70 %), *Ptilagrostis mongholica*, *Allium strictum*, *Galium verum*, *Festuca sphagnicola*, *Pedicularis tristis* L., *Aconitum barbatum* Pers., *Valeriana rossica* P.A. Smirn. В данном сообществе проективное покрытие *H. sangilense* не превышает 3 %. Второй подъярус разреженный, высотой 10–15 см, представлен *Bistorta vivipara* (L.) Delabre, *Aster alpinus*, *Thymus minussinensis* Serg., *Saussurea schanginiana* (Wydler.) Fisch. ex Serg., *Minuartia verna* (L.) Hiern, *Erigeron eriocalyx* (Ledeb.) Vierch, *Potentilla nivea* и др.

Мохово-лишайниковый ярус занимает до 5 % от общего проективного покрытия ценоза. Он образован синузией кустистых лишайников *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell, *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. Проективное покрытие мхов не превышает 3 %, преобладают *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. и *Polytrichum piliferum* Hedw.

Кобрезиевник (ЦП Сангилен 2)

Локалитет: Республика Тыва, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Балыктыг-Хем, 50°18'666" с.ш., 95°25'616" в.д., 2375 м над ур. м. (Описание № 28.143ЕГ, 15.07.2014 г.)

Сообщество занимает юго-юго-западный склон крутизной 25–30°. Рельеф кочковатый, почвы горно-тундровые. Местообитания характеризуются умеренным увлажнением. Данные сообщества формируют выраженную полосу растительности в высотном диапазоне от 1800 до 2100 м над ур. м.

Общее проективное покрытие 100 %. Вертикальная структура трехъярусная. Кустарниковый ярус высотой 40–50 см занимает до 10 % от общего проективного покрытия. Он образован *Betula rotundifolia* (3 %), с незначительным участием *Caragana jubata*, *Spiraea alpina*, *Pentaphylloides fruticosa* и *Salix reticulata*. Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъярусы, занимает до 80 %. Он образован *Ptilagrostis mongholica*, *Carex tristis*, *Bistorta vivipara*, *Kobresia myosuroides*, *Festuca sphagnicola*, *Potentilla nivea*, *Leontopodium ochroleucum* Beauverd, *Thalictrum alpinum*, *Patrinia sibirica*, *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Swertia marginata* Schrenk, *Gentiana barbata* Froel., *Gentiana grandiflora* Laxm. и др. Как и в вышеописанном сообществе, *Hedysarum sangilense* имеет низкое проективное покрытие – 2 %.

Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса достигает 30 %, из них на лишайники приходится до 25 % (*Flavocetraria cucullata*, *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, на мхи – до 3 % (*Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum* Hedw.).

Дриадовая тундра (Сангилен 3)

Локалитет: Республика Тыва, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Балыктыг-Хем, 50°15'440" с.ш., 96°19'566" в.д., 2497 м над ур. м. (Описание № 38.143ЕГ, 16.07.2014 г.)

Сообщество занимает крутой склон (до 19°) южной экспозиции. Рельеф кочковатый, почвы горно-тундровые каменистые. Каменистые россыпи занимают до 5 % общей площади ценоза. Увлажнение умеренное.

Общее проективное покрытие 93–95 %. Вертикальная структура двухъярусная. Травяно-кустарничковый ярус занимает до 95 %, представлен двумя подъярусами. Первый подъярус 15–25 см высотой образован *Hedysarum sangilense* (20 %), *Kobresia myosuroides* (5 %), *Festuca sphagnicola* (3 %), остальные виды имеют проективное покрытие менее 1 %: *Ptilagrostis mongholica*, *Carex tristis*, *Bistorta vivipara*, *Campanula turczaninonii* Fed., *Carex ledebouriana* C.A. Mey. ex Trevir., *Pedicularis oederi* M. Vahl in Hornem., *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Oxytropis sajanensis* Jurtzev, *Androsace bungeana* Schischk. & Bobrov, *Gentiana algida* Pall., *Leontopodium ochroleucum*, *Hedysarum consanguineum* DC., *Silene chamarensis* Turcz. и др. Второй подъярус 7–12 см образован *Dryas oxodonta* (до 60 %) с незначительным участием *Gentiana grandiflora*, *Minuartia verna*, *Thalictrum alpinum*, *Campanula turczaninonii* Fed.

Мохово-лишайниковый ярус занимает до 3 % площади ценоза, образован *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell, *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *Thamnotia vermicularis*. Проективное покрытие мхов не превышает 1 %, преобладают *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*.

Дриадовая тундра (Сангилен 4)

Локалитет: Республика Тыва, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Балыктыг-Хем, 50°15'084" с.ш., 96°18'338" в.д., 2408 м над ур. м. (Описание № 41.143ЕГ, 16.07.2014 г.)

Сообщество занимает склон северо-северо-западной экспозиции крутизной от 12 до 15°. Рельеф кочковатый, выходы крупнообломочного материала и каменистые россыпи занимают до 7 % от общего проективного покрытия. Почвы горно-тундровые.

Общее проективное покрытие составляет 93 %. Вертикальная структура одноярусная. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами. Верхний подъярус 20–30 см высотой и проективным покрытием до 35 % образован *Hedysarum sangilense* (25 %), а также *Kobresia myosuroides*, *Festuca sphagnicola*, *Ptilagrostis mongholica*, *Carex tristis*, *Silene chamarensis*, *Gentiana algida*, *Papaver*

croceum и др. Второй подъярус 5–12 см высотой представлен *Dryas oxyodonta* (70 %), проективное покрытие остальных видов не превышает 5 %: *Bistorta vivipara*, *Pedicularis oederi*, *Crepis chrysantha*, *Androsace bungeana*, *Leontopodium ochroleucum*, *Patrinia sibirica*.

Мохово-лишайниковый покров не выражен. Единично встречаются *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *Thamnotia vermicularis* и *Hylocomium splendens*. Их суммарное покрытие не превышает 1 %.

H. sangilense относится к полурозеточным травянистым многолетникам с полициклическими вегетативными розеточными и генеративными полурозеточными побегами (Karnaukhova, 2015). В розеточном состоянии (в прегенеративном периоде) побеги нарастают моноподиально (около 10 лет), с переходом растения к цветению возобновление становится симподиальным. Онтогенез *H. sangilense* сходен с онтогенезом *H. minusinense* В. Fedtsch. (Попова, 1988; Karnaukhova, 2015), поэтому мы не описываем качественные отличия онтогенетических состояний копеечника сангиленского, а приводим только их количественные характеристики (табл. 1). Онтогенез особей простой, полный, включает в себя четыре периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный – и все онтогенетические состояния.

Популяции *H. sangilense* малочисленные (300–800 растений). В изученных сообществах показатели экологической плотности *H. sangilense* изменяются в зависимости от эколого-ценотических условий от 3.9–4.4 ос/м² в кобрезиевниках до 8.4–13.3 ос/м² в дриадовых гундрах.

Все изученные ценопопуляции *H. sangilense* нормальные, в подавляющем большинстве пол-

ночные. Неполноценная популяция одна – Сангилен 2, в ней не найдены особи субсенильного возрастного состояния. Большинство ценопопуляций (5 из 7) с левосторонним онтогенетическим спектром (преобладают прегенеративные и молодые генеративные особи), меньшая часть – с правосторонним (преобладают старые генеративные особи).

В большинстве изученных популяций преобладают генеративные особи (38.8–78.2 %), за исключением ценопопуляций Сангилен 1 и Сангилен 4 (табл. 2), их преобладание связано с наибольшей мощностью растений этого онтогенетического состояния и, как следствие, повышенной выживаемостью. В ЦП Нарын 1, Нарын 2 и Нарын 3 основной максимум приходится на молодые генеративные особи, доля которых составляет 44.6–48.2 %. Во всех ценопопуляциях отмечается низкий процент зрелых генеративных особей, их число колеблется от 5 до 17.9 %. Особи старого генеративного периода преобладают в ценопопуляциях Сангилен 1 и Сангилен 2 (28.9–32.1 %).

Группа прегенеративных особей преобладает в ЦП Сангилен 1 и Сангилен 4 (от 52.5 до 58.1 %). В ЦП Сангилен 1 одновершинный спектр с максимумом на виргинильных растениях, доля которых составляет 30 %. Основной максимум в ЦП Сангилен 4 формируется за счет большой доли ювенильных особей (35.5 %). Высокая доля прегенеративных особей свидетельствует об интенсивном семенном возобновлении данных популяций и более благоприятных условиях для прорастания семян и выживания проростков.

В ценопопуляциях Нарын 1 и Сангилен 3 фракция растений прегенеративного периода невелика (12.8–23.9 %) и представлена в основном

Таблица 1

Морфометрические характеристики онтогенетических состояний *H. sangilense*Morphometric characteristics of ontogenetic stages of *H. sangilense*

Онтогенетическое состояние	Высота растения, см	Диаметр каудекса, см	Число генеративных побегов	Число вегетативных побегов	Число листьев на побег	Длина листа с черешком, см	Длина листочка, см	Ширина листочка, см	Число пар листочков	Число цветков в соцветии	Число бобов на соцветие
Прегенеративный период											
j	5.6 ± 0.4	0.2 ± 0.01	–	1	2.9 ± 0.3	3.7 ± 0.30	0.6 ± 0.05	0.4 ± 0.02	Простые, 1	–	–
im	6.9 ± 0.63	0.3 ± 0.03	–	1	2.7 ± 0.2	4.2 ± 0.03	0.7 ± 0.04	0.4 ± 0.01	4.7 ± 0.5	–	–
v	12.3 ± 0.71	0.7 ± 0.08	–	3.9 ± 0.4	3.2 ± 0.2	7.4 ± 0.23	1.0 ± 0.05	0.5 ± 0.02	6.9 ± 0.3	–	–
Генеративный период											
g ₁	24.3 ± 0.34	5.4 ± 0.54	17.9 ± 0.5	11.8 ± 0.5	3.5 ± 0.2	7.5 ± 0.18	1.3 ± 0.03	0.6 ± 0.02	7.8 ± 0.2	11.5 ± 0.5	10.8 ± 0.4
g ₂	26.3 ± 0.73	7.3 ± 0.66	24.7 ± 0.8	12.4 ± 0.6	3.6 ± 0.2	7.5 ± 0.36	1.3 ± 0.03	0.6 ± 0.01	8.7 ± 0.2	19.5 ± 0.5	11.3 ± 0.7
g ₃	21.7 ± 0.53	8.4 ± 0.47	18.3 ± 0.5	16.7 ± 0.5	3.4 ± 0.2	7.1 ± 0.16	1.2 ± 0.02	0.6 ± 0.02	7.8 ± 0.2	12.6 ± 0.8	11.1 ± 0.6
Постгенеративный период											
ss	9.4 ± 0.37	2.5 ± 0.35	–		2.3 ± 0.1	5.78 ± 0.26	0.9 ± 0.02	0.5 ± 0.02	2.6 ± 0.2	–	–
s	5.8 ± 0.33	2.0 ± 0.28	–		2.2 ± 0.1	4.40 ± 0.19	0.8 ± 0.01	0.5 ± 0.02	3.3 ± 0.2	–	–

Таблица 2

Демографические показатели ценоотических популяций *H. sangilense*Demographic characteristics of coenotic populations of *H. sangilense*

Цено-популяция	Плотность растений, особ./м ²		Максимум: абсолютный, локальный	Онтогенетические группы, %			Δ	ω	I _в	I _{ст}	Тип цено-популяции
	экологическая	эффективная		j-v	g ₁ - g ₃	ss, s					
Нарын 1	1.2	0.8	g ₁ , g ₂	12.8	78.2	9.0	0.41	0.72	0.16	0.09	Зрелая
Нарын 2	4	2.4	j, g ₁	33.7	66.3	0	0.53	0.61	0.34	–	Переходная
Нарын 3	5.3	3.4	v, g ₁	35.5	63.6	0.9	0.24	0.64	0.36	0.01	Зреющая
Сангилен 1	4.4	2.2	v, g ₁ , g ₃	52.5	38.75	8.7	0.32	0.50	0.57	0.09	Молодая
Сангилен 2	3.9	2.2	v, g ₃	39.5	48.1	12.4	0.44	0.57	0.45	0.12	Переходная
Сангилен 3	8.4	5.1	g ₁ , g ₃	23.9	63.6	12.5	0.45	0.61	0.27	0.12	Переходная
Сангилен 4	13.3	5.9	j, g ₁	58.1	40.9	1.0	0.20	0.44	0.59	0.01	Молодая

ювенильными (2.6–12.6) и виргинильными особями (6.9–7.7 %). Доля особей постгенеративного периода колеблется от 0.9 до 12.5 %. В ЦП Нарын 2 постгенеративные особи не были выявлены.

Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что большинство ценопопуляций *H. sangilense* относится к переходным (ЦП Сангилен 2, Сангилен 3, Нарын 2) и молодым (ЦП Сангилен 1, Сангилен 4), одна ЦП (Нарын 3) – зреющая и одна ЦП (Нарын 1) зрелая (см. табл. 2).

Важными популяционными параметрами, характеризующими интенсивность самоподдержания популяций и степень их старения, являются индекс возобновления и индекс старения. В молодых популяциях Сангилен 1 и Сангилен 4 индекс восстановления был наиболее высоким (от 0.57 до 0.59).

Показатель экологической плотности ценопопуляций колеблется достаточно сильно (от 1.2 до 13.3 особей на 1 м²). Это связано с различиями в эколого-ценотических условиях обитания в ненарушенных и нарушенных местообитаниях. По-

казатель эффективной плотности популяции варьирует в меньших пределах (от 0.8 до 5.9 особей на 1 м²), что свидетельствует о наличии во всех изученных ценопопуляциях стабильной генеративной фракции.

Виталитетная структура популяций быстрее реагирует на изменение условий среды, чем онтогенетическая (Шманова, Кричфалуший, 1995). Виталитетная структура отражает гетерогенность особей в пределах определенной возрастной группы и в комплексе с оценкой демографической структуры дает полное представление о состоянии вида в диапазоне эколого-ценотических условий (Злобин и др., 2013). В качестве объектов виталитетного анализа использовали растения среднего возрастного генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на самоподдержание ценопопуляций.

Жизненность (виталитет) ЦП меняется в разных экологических условиях. Изученные ценопопуляции *H. sangilense* относятся к трем классам виталитета: четыре из них депрессивные, одна равновесная и две процветающие (табл. 3). Преобладание особей высшего класса отмечено в двух ЦП – Нарын 2 и Нарын 3, индекс качества популяций здесь максимален и составляет 0.43. Эти популяции приурочены к сообществам *Betula fruticosa*, формирующимся после пожара в пойме р. Нарын. Ценопопуляция Нарын 1 относится к равновесному типу. Четыре исследованные ЦП относятся к депрессивному типу, качество популяции составляет 0.06–0.13. Наибольшая доля растений с низким виталитетом отмечена в ЦП Сангилен 1 и Сангилен 2 (0.06 и 0.07). В этих эколого-ценотических условиях (кобрезиевников и дриадовых тундр) рост особей *H. sangilense* значительно замедляется вследствие высокой межвидовой конкуренции в условиях высокогорий. Также был проведен кластерный анализ следующих

Таблица 3

Распределение особей *H. sangilense* по классам виталитетаDistribution of *H. sangilense* individuals by vitality classes

Ценопопуляция	Относительная частота размерных классов			Качество популяции, Q	Виталитетный тип
	a	b	c		
Нарын 1	0.16	0.46	0.23	0.31	Равновесная
Нарын 2	0.34	0.51	0.15	0.43	Процветающая
Нарын 3	0.32	0.54	0.14	0.43	Процветающая
Сангилен 1	0	0.13	0.87	0.06	Депрессивная
Сангилен 2	0	0.14	0.86	0.07	Депрессивная
Сангилен 3	0.06	0.21	0.73	0.13	Депрессивная
Сангилен 4	0	0.22	0.78	0.11	Депрессивная

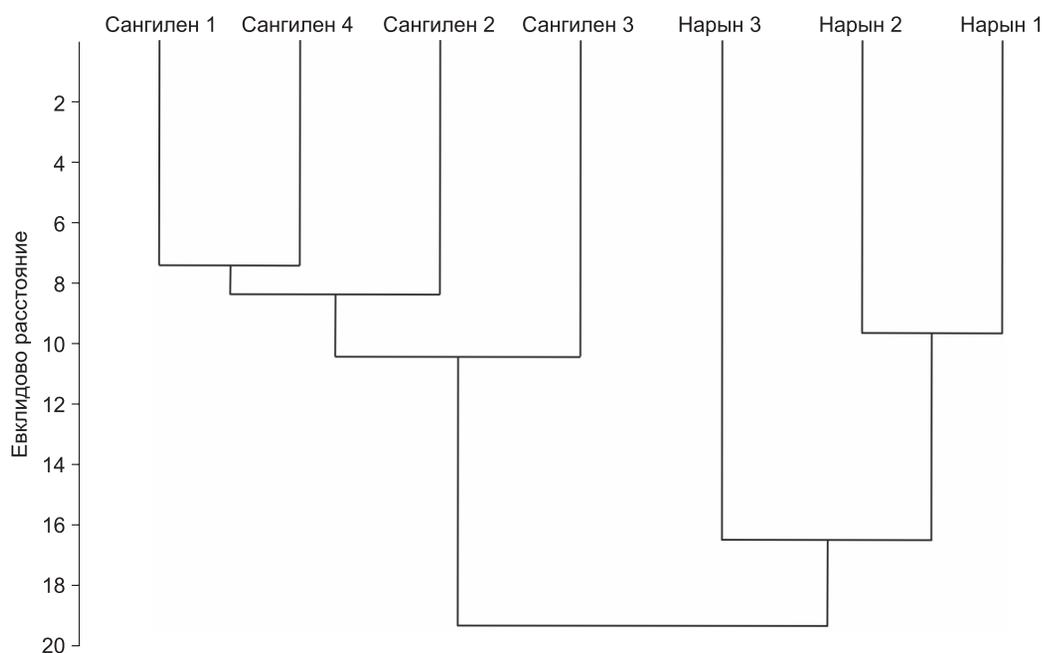


Рис. 4. Кластерный анализ морфологических признаков *H. sangilense*.

Fig. 4. Cluster analysis of morphological characters of *H. sangilense*.

морфологических признаков: диаметр каудекса, высота растения, число побегов на особь, число листьев на побег, число соцветий на побег, число цветков в соцветии, длина листа, длина и ширина листочка. Результаты анализа наглядно демонстрируют тот факт, что растения из сообществ лесного пояса габитуально значительно отличаются от растений из сообществ высокогорного пояса (рис. 4).

Для понимания того, насколько успешно идут процессы возобновления *H. sangilense* в условиях нагорья Сангилен, нами был проведен анализ его семенной продуктивности (табл. 4). Было установ-

лено, что в изученных популяциях значения потенциальной семенной продуктивности (ПСП) варьируют сильнее, чем показатели реальной семенной продуктивности (РСП). Так, ПСП в изученных ЦП изменялась от 4315 до 6963 семязачатков на растение, в то время как реальная семенная продуктивность составила 1163–1977 семян на особь. Одним из важных показателей семенной продуктивности служит число завязавшихся плодов, его можно рассматривать как первое производное от ПСП (Левина, 1981). Хотя далеко не все завязавшиеся плоды вызревают, процент завязавшихся плодов является важным показателем как

Таблица 4

Семенная продуктивность *H. sangilense*

Seed productivity of *H. sangilense*

Ценопопуляции	Параметры семенной продуктивности									
	ЧГП	ЧСГП	ЧЦС	ЧБС	ПЗБ, %	ЧСЗБ	ЧСБ	ПСП	РСП	ПС, %
Нарын 1	28.5 ± 2.1	1.5 ± 0.11	27.9 ± 1.4	14.2 ± 0.9	50.7	3.7 ± 0.1	2.7 ± 0.1	4315	1599	37.1
Нарын 2	34.2 ± 4.6	2.0 ± 0.14	24.9 ± 0.9	10.8 ± 0.9	43.2	4.1 ± 0.1	2.7 ± 0.2	6963	1977	28.4
Нарын 3	46.9 ± 3.9	1.3 ± 0.07	22.1 ± 0.8	8.5 ± 0.9	38.2	3.5 ± 0.1	2.3 ± 0.2	4631	1163	25.1

Примечание. ЧГП – число генеративных побегов на особь, ЧСГП – число соцветий на генеративный побег, ЧЦС – число цветков в соцветии, ЧБС – число бобов в соцветии, ПЗБ – процент завязавшихся бобов, ЧСЗБ – число семязачатков на боб, ЧСБ – число семян на боб, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, шт./особь, РСП – реальная семенная продуктивность, шт./особь, ПС – процент семенификации.

Note. ЧГП – number of generative shoots per individual, ЧСГП – number of inflorescences per generative shoot, ЧЦС – number of flowers per inflorescence, ЧБС – number of beans in the inflorescence, ПЗБ – percentage of set beans, ЧСЗБ – number of ovules per pod, ЧСБ – number of seeds per pod, ПСП – potential seed production; РСП – real seed productivity; ПС – percentage of percentage of seeds set.

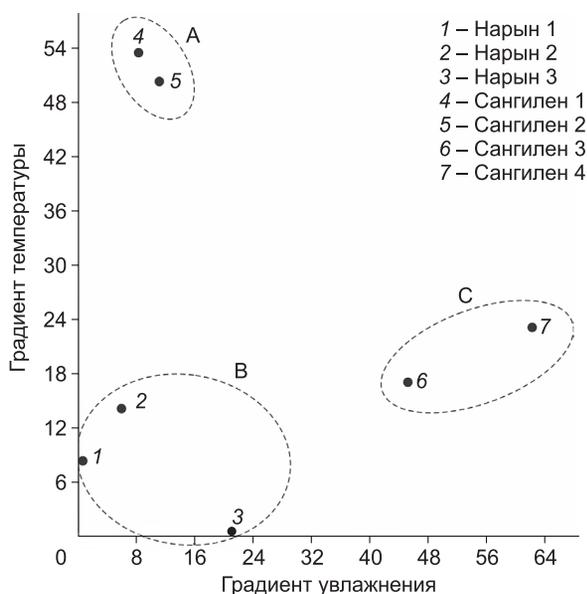


Рис. 5. DCA-ординация 7 ценоотических популяций *H. sangilense*.

А – ценопопуляции из кобрезиевников, В – ценопопуляции из зарослей *Betula fruticosa*, С – ценопопуляции из дриадовых тундр.

Fig. 5. DCA-ordination of 7 coenotic populations of *H. sangilense*.

А – coenopopulations from community with *Kobresia*, В – coenopopulations from *Betula fruticosa* thickets, С – coenopopulations from dryad tundras.

критерий достаточности опыления. Для растений из разных популяций число цветков в соцветии варьирует в среднем от 22.1 ± 0.8 до 27.9 ± 1.4 , при этом 38–51 % из них формируют бобы, что для суровых условий высокогорий является хорошим результатом.

Высокая потенциальная и достаточно высокая реальная семенная продуктивность особей формируется за счет большого числа генеративных побегов на растениях (до 47) и образования достаточно большого числа бобов на генеративном побеге (до 14).

Особи *H. sangilense* в изученных ценопопуляциях характеризовались довольно низким процентом семенификации 25.1–37.1. Низкий процент завязавшихся семян по сравнению с количеством семязачатков свидетельствует о неблагоприятных условиях для формирования полноценных семян. Высокая потенциальная и достаточно высокая реальная семенная продуктивность особей формируются за счет большого числа генеративных побегов на растениях (до 46.9 ± 3.9) и образования достаточно большого количества бобов на генеративном побеге (до 14.2 ± 0.9). Наличие большого числа проростков и молодых особей в большин-

стве ЦП (12.8–58.1 %) свидетельствует о регулярном семенном возобновлении в популяциях.

Развитие популяционной биологии выдвинуло задачу изучения закономерностей поведения растений и их популяций на эколого-ценотических градиентах. Градиентный анализ оказался наиболее адекватным инструментом для исследований такого рода (Злобин, 1996). К числу структурных и функциональных признаков, которые наиболее часто используются в градиентном анализе, относятся: численность особей в популяции; популяционная плотность; индексы, оценивающие онтогенетический и виталитетный состав популяций растений. В своей работе мы использовали следующие признаки: численность популяции, проективное покрытие вида, популяционная плотность, Δ Уранова, ω Животовского, виталитет ЦП (Q), средний вес растения, число генеративных побегов на особь. В результате проведенной DCA-ординации стало возможным выделить три группы ценоотических популяций на градиенте “температура–увлажнение”: первая группа – из кобрезиевников, вторая – из дриадовых тундр, и третья – из нарушенных местообитаний (рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа эколого-ценотической приуроченности *Hedysarum sangilense* в условиях высокогорного плато Сангилен (Юго-Восточная Тува) было установлено, что на исследованной территории вид относится к кобрезиевникам, дриадовым тундрам и кустарниковым зарослям, реже к разнотравным лиственничным лесам.

Во всех изученных ценопопуляциях высока доля генеративных особей (38.7–78.2 %), что с учетом показателей эффективной плотности (плотности генеративных растений на 1 m^2) от 2.2 до 5.9 ос./m^2 , позволяет говорить о наличии в изученных ценопопуляциях стабильной генеративной фракции. Значительная доля прегенеративных особей в большинстве ЦП (23.9–58.1 %) свидетельствует об интенсивном семенном возобновлении популяций и благоприятных условиях для выживания проростков и молодых особей. Доля особей постгенеративного периода невелика и колеблется от 0.9 до 12.6 %.

Таким образом, для популяций из ненарушенных местообитаний характерны как левосторонние, так и правосторонние спектры. Изменения в структуре изученных онтогенетических спектров *H. sangilense* зависят в основном от наличия антропогенного влияния. В фитоценозах, длительное время восстанавливающихся после пожаров и золотодобычи, в ценопопуляциях копеечника сангиленского формируются левосторонние онтогене-

тические спектры с максимумом на *g*-растениях. Высокая реальная семенная продуктивность и длительный генеративный период обеспечивают самоподдержание популяций *H. sangilense* в экстремальных условиях высокогорных растительных сообществ.

Можно заключить, что изученные ценопопуляции *H. sangilense* дефинитивные, в большинстве полночленные, с левосторонним типом спектра. В 5 из 7 изученных популяций преобладают генеративные особи (38.7–78.2 %), в двух популяциях (Сангилен 1 и Сангилен 4) максимум приходится на прегенеративные особи (52.5–58.1 %). Во всех популяциях отмечен низкий процент зрелых генеративных особей (5–17 %). Наиболее изменчиво число прегенеративных особей в ценопопуляциях, их доля составляет от 12 до 58 %. Популяции неоднородны по виталитетной структуре, тип виталитетной структуры меняется от процветающей до депрессивной.

Благодарности. Исследования выполнены в рамках государственного задания № АААА-А21-121011100007-6 Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Артемов И.А. 2012.** Ключевые ботанические территории в Республике Тыва. *Растительный мир Азиатской России*. 1(9):60-71. [Artemov I.A. 2012. Important plant areas in the Tuva Republic. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 1(9):60-71. (in Russian)]
- Вайнагий И.В. 1974.** О методике изучения семенной продуктивности растений. *Ботанический журнал*. 59(6):826-831. [Vainagiy I.V. 1974. About the method of studying seed productivity of plants. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 59(6):826-831. (in Russian)]
- Воскресенский С.С. 1962.** Геоморфология Сибири. М. 352 с. [Voskresenskiy S.S. 1962. Geomorphology of Siberia. Moscow. 352 p. (in Russian)]
- Глотов Н.В. 1998.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. В: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Под ред. Л.А. Жуковой и др. Йошкар-Ола. 146-149. [Glotov N.V. 1998. On the estimation of the parameters of the age structure of plant populations. In: Zhukova L.A. et al. (Eds.). Life of populations in a heterogeneous environment. Yoshkar-Ola. 146-149. (in Russian)]
- Губанов И.А. 1996.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М. 136 с. [Gubanov I.A. 1996. Synopsis of the flora of Outer Mongolia (vascular plants). Moscow. 136 p. (in Russian)]
- Животовский Л.А. 2001.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. *Экология*. 1:3-7. [Zhitovskiy L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. *Ekologia = Russian Journal of Ecology* 1:3-7. (in Russian)]
- Зайцев Г.Н. 1990.** Математика в экспериментальной ботанике. М. 296 с. [Zaitsev G.N. 1990. Mathematics in experimental botany. Moscow. 296 p. (in Russian)]
- Зибзеев Е.Г., Игай Н.В., Басаргин Е.А. 2018.** Высокогорная растительность нагорья Сангилен: кобрезиевники, кустарничковые и кустарниковые тундры. *Turczaninowia*. 21(1):81-112. [Zibzeev E.G., Igay N.V., Basargin E.A. 2018. High-mountain vegetation of the Sangilen Plateau: cobresia grasslands, shrub and dwarf shrub tundra. *Turczaninowia*. 21(1):81-112. (in Russian)]
- Злобин Ю.А. 1984.** Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток. 60 с. [Zlobin Yu.A. 1984. Coenopopulation analysis in phytocenology. Vladivostok. 60 p. (in Russian)]
- Злобин Ю.А. 1989.** Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. *Ботанический журнал*. 74(6):769-780. [Zlobin Yu.A. 1989. Theory and practice of assessing the vital composition of plant coenopopulations. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 74(6):769-780. (in Russian)]
- Злобин Ю.А. 1996.** Структура фитопопуляций. *Успехи современной биологии*. 116(2):133-146. [Zlobin Yu.A. 1996. Structure of phytopopulations. *Uspekhi Sovremennoj Biologii = Bulletin Reviews Biology*. 116(2):133-146. (in Russian)]
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы. 439 с. [Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimentko A.A. 2013. Populations of rare plant species: theoretical foundations and research methods. Sumy. 439 p. (in Russian)]
- История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока.** Алтай-Саянская горная область. 1969. Под ред. В.В. Вдовина, С.А. Стрелкова. М. 412 с. [Vdovin V.V., Strelkov S.A. (Eds.). 1969. The history of the development of the relief of Siberia and the Far East. Altai-Sayan mountainous region]. Moscow. 412 p. (in Russian)]
- Красноборов И.М., Тимохина С.А. 1975.** Новый вид *Hedysarum* L. из Тувинской АССР. *Новости систематики высших растений*. 12:234-237. [Krasnoborov I.M., Timokhina S.A. 1975. New species *Hedysarum* L. from the Tuva ASSR. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rastenii = Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 12:234-237. (in Russian)]
- Куминова А.В. 1985.** Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Отв. ред. И.Ю. Коропачинский. Новосибирск. 256 с. [Kuminova A.V. 1985. Vegetation cover and natural forage lands of the Tuva ASSR. Koropachinskiy I.Yu. (Ed.). Novosibirsk. 256 p. (in Russian)]

- Левина Р.Е. 1981.** Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М. 96 с. [Levina R.E. 1981. Reproductive biology of seed plants. Moscow. 96 p. (in Russian)]
- Научно-прикладной справочник по климату СССР (Красноярский край, Тувинская АССР). 1990.** Сер. 3. Часть 1-6. Вып. 21. Книга 1. Л. 312 с. [Scientific and applied reference book on the climate of the USSR (Krasnoyarsk Territory, Tuva ASSR). 1990. Ser. 3. Part 1-6. Iss. 21. Book 1. Leningrad. 312 p. (in Russian)]
- Одум Ю. 1986.** Экология. Т. 2. М. 209 с. [Odum Yu. 1986. Ecology. Vol. 2. Moscow. 209 p. (in Russian)]
- Полевая геоботаника. 1964.** Под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. Т. 3. М. 530 с. [Lavrenko E.M., Korchagin A.A. (Eds.). 1964. Field Geobotany. Vol. 3. Moscow. 530 p. (in Russian)]
- Попова Н.А. 1988.** Онтогенез и возрастной состав популяций *Hedysarum minussinense* В. Fedtsch. *Бюллетень Главного Ботанического сада АН СССР*. 149:79-84. [Popova N.A. 1988. Ontogeny and age composition of populations of *Hedysarum minussinense* В. Fedtsch. *Byulleten' Glavnogo Botanicheskogo Sada AN SSSR = Bulletin of the Main Botanical Garden of the USSR Academy of Sciences*. 149:79-84. (in Russian)]
- Работнов Т.А. 1950.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. В: Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. Под ред. Е.М. Лавренко и др. М. 74-79. [Rabotnov T.A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. In: Lavrenko E.M. et al. (Eds.). Proceedings of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR. Ser. 3. Geobotany. Iss. 6. Moscow. 74-79. (in Russian)]
- Редкие и исчезающие растения Сибири. 1980.** Отв. ред. Л.И. Малышев, К.А. Соболевская. Новосибирск. 223 с. [Malyshev L.I., Sobolevskaya K.A. (Eds.). 1980. Rare and endangered plants of Siberia. Novosibirsk. 223 p. (in Russian)]
- Седельников В.П. 1988.** Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 220 с. [Sedel'nikov V.P. 1988. Alpine vegetation of the Altai-Sayan mountain region. Novosibirsk. 220 p. (in Russian)]
- Седельникова Н.В. 2001.** Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск. 189 с. [Sedel'nikova N.V. 2001. Lichens of the Western and Eastern Sayan. Novosibirsk. 189 p. (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. Age diversity of phytocenopopulations as the function of time and energetic wave processes. *Nauchnye Doklady Vyshej Shkoly. Biologicheskie Nauki = Scientific Reports of Higher School. Biological Sciences*. 2:7-34. (in Russian)]
- Флора Сибири. 1994.** Под ред. А.В. Положий, Л.И. Малышева. Т. 9. Новосибирск. 279 с. [Polozhij A.V., Malyshev L.I. (Eds.). 1994. Flora of Siberia. Vol. 9. Novosibirsk. 279 p. (in Russian)]
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976.** Отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М. 215 с. [Uranov A.A., Serebryakova T.I. (Eds.). 1976. Plant coenopopulations (basic concepts and structure). Moscow. 215 p. (in Russian)]
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988.** М. 182 с. [Coenopopulations of plants (essays on population biology). 1988. Moscow. 182 p. (in Russian)]
- Черепанов С.К. 1995.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с. [Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). St. Petersburg. 990 p. (in Russian)]
- Шманова И.В., Кричфалуший В.В. 1995.** Биоморфологическая и эколого-ценотическая характеристика *Allium ursinum* L. в Карпатах. *Растительные ресурсы*. 31(3):1-8. [Shmanova I.V., Krichfalushiy V.V. 1995. Biomorphological and ecological-cenotic characteristics of *Allium ursinum* L. in the Carpathians. *Rastitel'nye Resursy = Plant Resources*. 31(3):1-8. (in Russian)]
- Gunin P.D., Vostokova E.A., Dorofeyuk N.I., Tarasov P.E., Black C.C. 2013.** Vegetation Dynamics of Mongolia. USA. 240 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001.** PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologica Electronica*. 4:1-9.
- Ignatov M.C., Afonina O.M. 1992.** A check-list of mosses of the territory of the former USSR. *Arctoa*. 1-2: 1-87.
- Karnaukhova N.A. 2015.** Ontogenesis and Life-Forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 8(5):614-623. DOI 10.1134/S199542551505008X
- Reddish A., Green O., Blackmore C. 1996.** Sustainable development. In: Global Environmental Issue. Hodder & Stoughton. 238-280.

DEMOGRAPHIC STRUCTURE AND VITALITY OF COENOPOPULATIONS OF THE RARE SPECIES *HEDYSARUM SANGILENSE* IN THE CONDITIONS OF THE SANGILEN HIGHLANDS

Inessa Yu. Selyutina*, Elena S. Konichenko, Evgeny G. Zibzeev, Natalia V. Igay

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch RAS,
Novosibirsk, Russia; selyutina.inessa@mail.ru, zundukii@rambler.ru,
egzibzeev@gmail.com, mirta-12@mail.ru

The article presents the results of the analysis of the demographic structure of the coenotic populations of *Hedysarum sangilense* Krasnob. et Timoch. on the high-altitude Sangilen plateau (South-Eastern Tuva). The ecological-coenotic association, ontogenesis, ontogenetic and vital structure of 7 populations of this subendemic species were studied. It is established that in the studied territory the species is confined to the communities with *Kobresia* and dryad tundras within the alpine belt and to the shrubby thickets in the forest belt. Study of the demographic structure revealed that the majority of coenotic populations are characterized by left-sided age spectra with a predominance of juvenile, virginal and, most often, young generative plants. In conditions of disturbed phytocenoses (recovering from fires), left-sided spectra are formed with a maximum on generative young plants. Among the vitality of the types of populations of *H. sangilense* is dominated by depressive and equilibrium types. Sufficiently high real seed productivity and a long generative period ensure the self-maintenance of *H. sangilense* populations in the conditions of high-altitude plant communities of the Sangilen highlands.

Key words: *coenopopulation, Hedysarum sangilense, ontogenetic structure, rare species, subendemic, seed productivity, vitality.*

For citation: Selyutina I.Yu., Konichenko E.S., Zibzeev E.G., Igay N.V. 2023. Demographic structure and vitality of coenopopulations of the rare species *Hedysarum sangilense* in the conditions of the Sangilen highlands. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 16(2):117-129. DOI 10.15372/RMAR20230203

Acknowledgements. *The studies were performed in the framework of the state task of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA 21-121011290026-9.*

ORCID ID

I.Y. Selyutina 0000-0001-5032-2065

E.S. Konichenko 0000-0002-8282-6687

E.G. Zibzeev 0000-0002-7135-0724

N.V. Igay 0000-0001-8778-1732

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. Authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 20.12.2022

Принята к публикации / Accepted for publication 06.02.2023