

## Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) на юге Сибири

Е. Б. КОЛЕГОВА, В. А. ЧЕРЁМУШКИНА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолжская, 101  
E-mail: kolegova\_e@mail.ru, cher.51@mail.ru

Статья поступила 08.05.2014

Принята к печати 26.06.2014

### АННОТАЦИЯ

Изучена онтогенетическая структура и проведена оценка состояния восьми ценопопуляций *Thymus mongolicus* на юге Сибири. Установлено, что изученные ценопопуляции имели левосторонний, центрированный и бимодальный типы спектра. Показано, что их оптимальное состояние достигается в настоящих петрофитных степях. В степях на подвижном субстрате и при действии выпаса оптимумы организма и популяции не совпадают.

**Ключевые слова:** *Thymus mongolicus*, ценопопуляция, онтогенетическая структура, оценка состояния, оптимум вида, Тува, Горный Алтай.

Изменение экологической обстановки вместе с возрастающим антропогенным действием приводит к сокращению растительных ресурсов. В связи с этим их сохранение, правильное использование и мониторинг состояния являются актуальными проблемами, которые в настоящее время приобретают глобальный характер [Leppig, White, 2006; Санданов, 2009; O'Mara, 2012]. Многие авторы разрабатывают прогностические модели состояния популяций растений при длительном действии разных факторов: выпас, деятельность человека [Sher et al., 2011; Hemrová et al., 2012]. Особое значение исследователи уделяют ресурсам и состоянию популяций лекарственных растений. В их число входят виды рода *Thymus* L., применяемые в официальной и народной медицинах.

Объектом исследования является тимьян монгольский – *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn. – вегетативно-полуподвижный кустарничек с ветвящимися ди- и трициклическими генеративными побегами. Взрослое растение представлено рыхлым кустом, состоящим из первичного и парциальных [Колегова, 2012]. По данным Н. М. Пяк [1991] онтогенез особей полный, сложный. Его длительность 14–16 лет, большую часть из которых (5–6 лет) особи находятся в средневозрастном генеративном состоянии. Вегетативное размножение начинается в молодом генеративном (иногда виргинильном) онтогенетическом состоянии и продолжается до старого генеративного. В степных сообществах с малым общим проективным покрытием или слабой задернованностью почвы у *T. mongolicus*

вегетативное размножение преобладает над семенным.

Вид встречается в степных растительных сообществах Сибири, северо-восточных районах Казахстана (от Саура и Тарбагатай до Джунгарского Алатау), Монголии, Амурской области и Приморского края [Клоков, 1954]. Условия произрастания *T. mongolicus* на юге Сибири характеризуются своеобразными природно-климатическими особенностями: интенсивными процессами выветривания, составом горных пород, суровостью гидротермического режима, наличием выпаса. Все это влияет на состояние природных ценопопуляций *T. mongolicus*, сведения о структуре которых практически отсутствуют. В литературе имеются только данные о запасах сырья и возрастном составе ценопопуляций сборного вида *T. serpyllum* L. s. l., к которому иногда относят и *T. mongolicus* [Суров и др., 1978; Худоногова, 2010].

Цель работы – изучение состояния ценопопуляций *T. mongolicus* на юге Сибири.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2007–2013 гг. на территории Горного Алтая и Тувы. Исследовано восемь ценопопуляций (ЦП) *T. mongolicus*. Их краткая характеристика дана в табл. 1.

Изучение онтогенетической структуры ЦП проводили по общепринятым методикам [Работнов, 1950; Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976; Животовский, 2001]. Онтогенетические состояния особей *T. mongolicus* выделены на основе описанного ранее онтогенеза [Пяк, 1991]. Состояние ценопопуляций оценено по организменным и популяционным признакам [Заугольнова, 1994]. В качестве организменных признаков выбраны диаметр и биомасса куста средневозрастной генеративной особи, число и длина генеративных побегов, длина симподиально нарастающей скелетной оси (СО); популяционных – экологическая плотность ЦП, биомасса особей на м<sup>2</sup>, доля подроста ( $j-v$ ), доля особей молодого и средневозрастного генеративного состояния ( $g_1-g_2$ ), доля старых особей ( $g_3-s$ ). Диапазон каждого признака разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале;

затем каждому классу присваивался балл; наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Результаты отображены в виде полигональных диаграмм.

При сравнении значений организменных признаков использовали значения с достоверными отличиями по  $t$ -критерию Стьюдента (при 95%-ном уровне значимости).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ геоботанических описаний сообществ с участием вида, материалов гербария NS (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск) и литературных данных показал, что основным местообитанием *T. mongolicus* на всем протяжении его ареала являются горные степи. По щебнистым склонам гор, на скалах особи вида образуют скопления и нередко доминируют в растительных сообществах. Вид постоянно присутствует в разных ассоциациях петрофитных степей. Наиболее часто встречается в кустарниковых сообществах северных и северо-западных верхних частей склонов (1700–1800 м над ур. м.). В таких сообществах выходы каменистых пород и крупные камни достигают 75 % покрытия от площади сообщества. Проективное покрытие кустарникового яруса может достигать 30 %, травяного – 70 % [Полякова, 2009]. Иногда вид встречается в условиях горно-таежного пояса, в сообществах островных экстразональных степей на конусах выноса рек или в нижней части восточных и южных склонов хребтов [Сафронов, Фишер, 2009].

Редко *T. mongolicus* растет в пырейных степях на песчаных массивах. Вид не участвует на начальных этапах зарастания песков, а появляется позднее, уже на стабилизированных участках. Основу травостоя в таких сообществах создают *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *A. cristatum* (L.) Beauv., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth и *Leymus racemosus* (Lam.), травостой изреженный, общее проективное покрытие не превышает 10 % [Самдан, Курбатская, 2011].

В сухих степях при длительном выпасе *T. mongolicus*, как правило, исчезает. Многолетние исследования А. Д. Самбуу [2005] показали, что в подгорных равнинных разно-

Характеристика ценопопуляций *T. mongolicus*

№ ЦП	Местонахождение ЦП	Сообщество/доминирующие виды	Характер субстрата	ОПП, %	ПП, %
1	Юго-Восточный Алтай, окрестности с. Кокоря, долина р. Кокоря, высота 1880 м над ур. м.	Закустаренная разнотравно-полынная настоящая петрофитная степь / <i>Myricaria bracteata</i> , <i>Salix ledebouriana</i> , <i>Artemisia santolinifolia</i> , <i>Lupinaster eximius</i> , <i>Leymus dasystachys</i>	Галечник	20	2
2	Юго-Восточный Алтай, окрестности с. Чеган-Узун, высокий участок поймы р. Аккая, высота 1767 м над ур. м.	Закустаренная разнотравно-сабельниковая настоящая петрофитная степь / <i>Caragana bungei</i> , <i>Salix ledebouriana</i> , <i>Comarum salesovianum</i> , <i>Artemisia rutifolia</i> , <i>Poa attenuata</i>	Песок с галькой	12	1
3	Центральный Алтай, устье р. Чуя, осыпной склон, угол уклона 18°, высота 831 м над ур. м.	Закустаренная полынно-пырейная настоящая петрофитная степь / <i>Spiraea trilobata</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Elytrigia gmelinii</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i>	Мелкозем с галькой	35	1
4	Юго-Восточный Алтай, хр. Жумалы-хыр, юго-восточный склон, верхняя часть, угол уклона 30°, высота 2276 м над ур. м.	Разнотравно-злаковая высокогорная петрофитная степь / <i>Helictotrichon altaica</i> , <i>Poa stepposa</i> , <i>Stipa glariosa</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Aster alpinus</i>	Мелкозем среди камней	20	1
5	Юго-Восточный Алтай, хр. Сайлюгем, северный макросклон, нижняя осыпная часть склона, угол уклона 2–5°, высота 2268 м над ур. м.	Закустаренная злаковая высокогорная петрофитная степь / <i>Pentaphylloides fruticosa</i> , <i>Helictotrichon altaica</i> , <i>Festuca krylovii</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>T. mongolicus</i>	Мелкозем с щебнем	60	5
6	Тува, окр. с. Черби, долина р. Теректиг-хем, верхняя терраса, высота 981 м над ур. м.	Закустаренная холоднополынно-ковыльная настоящая петрофитная степь / <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Stipa orientalis</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Elytrigia gmelinii</i> , <i>Carex supina</i>	Мелкозем с щебнем	35	2
7	Тува, пески Центральной Тувинской котловины, нижняя часть борта котла выдувания ветром, угол уклона 4°, высота 764 м над ур. м.	Закустаренная тимьяновая песчаная степь / <i>Caragana pygmaea</i> , <i>T. mongolicus</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Artemisia globosa</i> , <i>Stipa krylovii</i>	Песок	15	12
8	Тува, долина р. Нарын, южный склон холма, средняя часть, угол уклона 35°, высота 1900 м над ур. м.	Закустаренная овсецово-трагакантовая петрофитная степь / <i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Oxytropis tragacantoides</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i>	Щебень	55	3

П р и м е ч а н и е. ОПП – общее проективное покрытие травостоя, ПП – проективное покрытие *T. mongolicus*.

Распределение особей *T. mongolicus* по онтогенетическим группам

№ ЦП	Онтогенетические группы, %								ω	Δ	Тип ЦП
	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s			
1	15,6	58,3	8,3	5,7	9,2	2,9	0	0	0,31	0,12	Молодая
2	2,1	21,3	42,5	6,7	16,6	5,4	5,4	0	0,50	0,25	То же
3	0	1,6	12,7	44,1	19,8	13,5	8,3	0	0,74	0,41	Зрелая
4	0	0,4	13,1	24,3	25,1	25,1	11,2	0,8	0,74	0,50	То же
5	0	2,9	14,9	26,5	11,7	15,2	26,2	2,6	0,63	0,52	Переходная
6	0,3	0,8	24,2	38,8	13,9	14,7	6,5	0,8	0,69	0,38	То же
7	0,2	7,3	21,2	22,9	10,2	11,2	25,4	1,6	0,58	0,46	»
8	0	0,9	19,4	36,8	23,5	6,8	12,6	0	0,71	0,40	Зрелая

П р и м е ч а н и е. Онтогенетические группы особей: j – ювенильная, im – имматурная, v – виргинильная, g<sub>1</sub> – молодая генеративная, g<sub>2</sub> – зрелая генеративная, g<sub>3</sub> – старая генеративная, ss – субсенильная, s – сенильная; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; тип ценопопуляций по классификации Л. А. Животовского [2001].

травно-злаковых сухих степях на шестой год их восстановления *T. mongolicus* вновь появляется. С улучшением условий увлажнения вид появляется раньше, уже на третий год.

Кроме того, имеются сведения, что вид поднимается в субальпийский пояс. Здесь особи *T. mongolicus* не образуют сплошных скоплений, а встречаются единично по выходам горных пород, на галечниках [Ревушкин, 1988].

Большинство ЦП *T. mongolicus*, изученных в Республике Алтай и Тыва, нормальные неполноценные (ЦП 1–5, 8). В некоторых ЦП отсутствуют особи сенильного состояния, в других – особи ювенильного, субсенильного состояний (табл. 2). ЦП 6 и 7 полноценные. Онтогенетические спектры ЦП трех типов: левосторонний, бимодальный, центрированный.

Левосторонний тип онтогенетического спектра установлен в большинстве ценопопуляций (ЦП 1–3, 6, 8). Их местообитания приурочены к равнинным и горным петрофитным степям. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя в сообществах колеблется от 20 до 55 %. Проективное покрытие (ПП) вида не превышает 3 %. Левосторонний тип спектра динамичен по соотношению онтогенетических групп. Это связано с особенностями условий произрастания в конкретном местообитании. Так, в ЦП 1 максимум в спектре приходится на группу имматурных особей

(58,3 %). Данная ЦП расположена на галечнике в долине реки и имеет небольшое число генеративных особей (7 экз./м<sup>2</sup>). Их интенсивное и нерегулярное семенное размножение, низкое ОПП травостоя в сообществе (20 %) определяют пик в спектре на группе имматурных особей. Экологическая плотность 44,9 особи/м<sup>2</sup>. Впоследствии отмечается массовая гибель подроста. По классификации “дельта-омега” ЦП молодая.

В ЦП 2 максимум спектра приходится на группу виргинильных особей (42,5 %). Значительна доля и имматурных особей (21,3 %). Накопление подроста в этой ЦП также связано с интенсивным и нерегулярным семенным размножением и расположением на песчано-галечниковом субстрате в пойме реки. ОПП травостоя в сообществе составляет 12 %. Экологическая плотность – 48,0 особей/м<sup>2</sup>. По классификации “дельта-омега” ЦП также является молодой.

В ЦП 3, 6, 8 максимум в спектрах приходится на группу молодых генеративных особей. Такое сходство в спектрах обеспечивается разными факторами. Расположение ЦП 3 на осыпном каменистом склоне способствует образованию у особей большого числа придаточных корней, как в узлах годичных приростов скелетных осей, так и на междоузлиях. Как правило, особи не образуют сплошных скоплений. Их расположение подчинено характеру движения каменистого субстрата.

В связи с этим особи располагаются на расстоянии друг от друга. Экологическая плотность составляет 10,5 особей/м<sup>2</sup>. Механическое повреждение скелетных осей из-за движения субстрата способствует накоплению молодых генеративных особей в ЦП (44,1 %). Семенное возобновление практически отсутствует.

ЦП 8 также расположена на склоне на подвижном каменистом субстрате. Отличие заключается в том, что ЦП подвержена интенсивному выпасу, это увеличивает степень механического повреждения особей. В связи с этим в ЦП наряду с вегетативно возникшими молодыми генеративными особями (36,8 %) накапливаются особи субсенильного состояния (12,6 %). Семенное возобновление слабое. Появившиеся проростки не успевают перейти в ювенильное состояние и погибают. Однако экологическая плотность выше, чем в ЦП 3, и составляет 28,3 особи/м<sup>2</sup>.

В отличие от ЦП 3 и 8, ЦП 6 располагается на закрепленном щебнисто-каменистом субстрате на верхней террасе долины реки. При этом ЦП иногда засыпается обломочными камнями с горного склона южной экспозиции. Осыпание камней приводит к механическому повреждению скелетных осей и, как следствие, усилению партикуляции и отделению молодых генеративных особей, доля которых составляет 38,8 %. Наряду с вегетативным размножением самоподдержание ЦП осуществляется еще и незначительным семенным. В сообществе низкое ОПП – 35 % и имеются участки свободного субстрата. Экологическая плотность особей вида в данных условиях высокая – 88,3 особи/м<sup>2</sup>. По классификации “дельта-омега” ЦП 3 и 8 зрелые, ЦП 6 переходная к зрелой.

Бимодальный тип онтогенетического спектра установлен в ЦП 5 и 7. Максимумы в спектрах практически в равной степени приходятся на группы молодых генеративных и субсенильных особей. Также в ценопопуляциях отмечается высокая доля особей прегенеративного периода (см. табл. 2).

Формирование бимодального типа спектра ЦП происходит в разных местообитаниях. ЦП 5 изучена в условиях высокогорной петрофитной степи, в нижней части склона. Незначительный угол уклона (5°) и наличие дер-

новинных злаков тормозят подвижность субстрата. При ОПП 60 % ПП вида достигает 5 %. Экологическая плотность ЦП высокая и составляет 68,6 особей/м<sup>2</sup>. У особей *T. mongolicus* в условиях высокогорья увеличивается длительность средневозрастного генеративного состояния до 9 лет, что сказывается на интенсивности вегетативного размножения и увеличении доли особей этого состояния (26,5 %). Семенное возобновление в данных условиях нерегулярное. Местообитание подвержено интенсивному выпасу, что способствует усилению партикуляции с образованием старых особей, их количество практически совпадает с количеством молодых генеративных особей (26,2 %).

Аналогичное соотношение онтогенетических групп установлено в ЦП 7. В отличие от ЦП 5, местообитание ЦП 7, наоборот, приурочено к равнинной территории котловины, где в сообществе песчаной степи ОПП низкое – 15 %, а *T. mongolicus* является доминантом, ПП 12 %. В спектре максимум приходится на группы субсенильных и молодых генеративных особей. В условиях песчаной степи длительность средневозрастного состояния сокращается до 2–3 лет, что сказывается на длительности всего онтогенеза особи. На побегах и скелетных осях у особей развивается много придаточных корней. В результате партикулирует вся особь. Образуется большое число парциальных кустов, в основном находящихся в молодом генеративном состоянии. Это обеспечивает пик в левой части спектра на молодых генеративных особях (22,9 %). Часто вегетативное размножение начинается уже в виргинильном состоянии. В связи с этим количество особей виргинильного состояния в ЦП также велико и достигает 21,2 %. В условиях песчаной степи отмечается низкая жизнеспособность молодых особей. В первую очередь, это касается тех из них, которые развиваются вдали от материнского растения. Перевевание песка и недостаток влаги приводит к обнажению корневой системы и быстрой их гибели. Подвижность субстрата усиливает партикуляцию взрослых особей с отделением старых парциальных кустов, и абсолютный максимум спектра формируется в правой части на особях субсенильного состояния (25,4 %). Эколо-

Организменные и популяционные признаки *T. mongolicus*

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8
Организменные признаки особей $g_2$								
Диаметр особи, см	20,7*	19,1	18,1	17,8	17,2	18,3	20,2	15,3
Биомасса особи, г	3,1	3,4	2,9	4,2	2,3	4,2	4,3	2,2
Число генеративных побегов, шт.	34,7	21,4	23,0	21,6	12,2	25,5	26,6	15,6
Длина генеративных побегов, см	1,8	2,9	4,6	1,2	1,4	4,4	1,7	3,0
Длина скелетных осей, см	11,3	10,7	9,0	11,1	14,4	10,5	11,0	8,4
Популяционные признаки								
Биомасса особей/м <sup>2</sup> , г	14,1	37,5	10,0	14,7	42,5	42,5	80,1	15,1
Экологическая плотность, особей/м <sup>2</sup>	44,9	48,0	10,5	13,2	68,6	88,3	87,3	28,3
Доля j-v, %	82,2	65,9	14,3	13,5	17,8	25,3	28,7	20,3
Доля $g_1-g_2$ , %	14,9	23,3	63,9	50,2	38,2	52,7	33,1	60,3
Доля $g_3-s$ , %	2,9	10,8	21,8	37,1	44,0	22,0	38,2	19,4

\* Среднеарифметическое значение признака.

гическая плотность ЦП составляет 87,3 особи/м<sup>2</sup>.

ЦП 5 и 7 являются переходными. Увеличение субсенильных особей в ЦП вызвано внешними факторами: интенсивный выпас в ЦП 5 и песчаный субстрат в ЦП 7. В связи с этим бимодальный тип спектра ЦП следует рассматривать как временный вариант левостороннего.

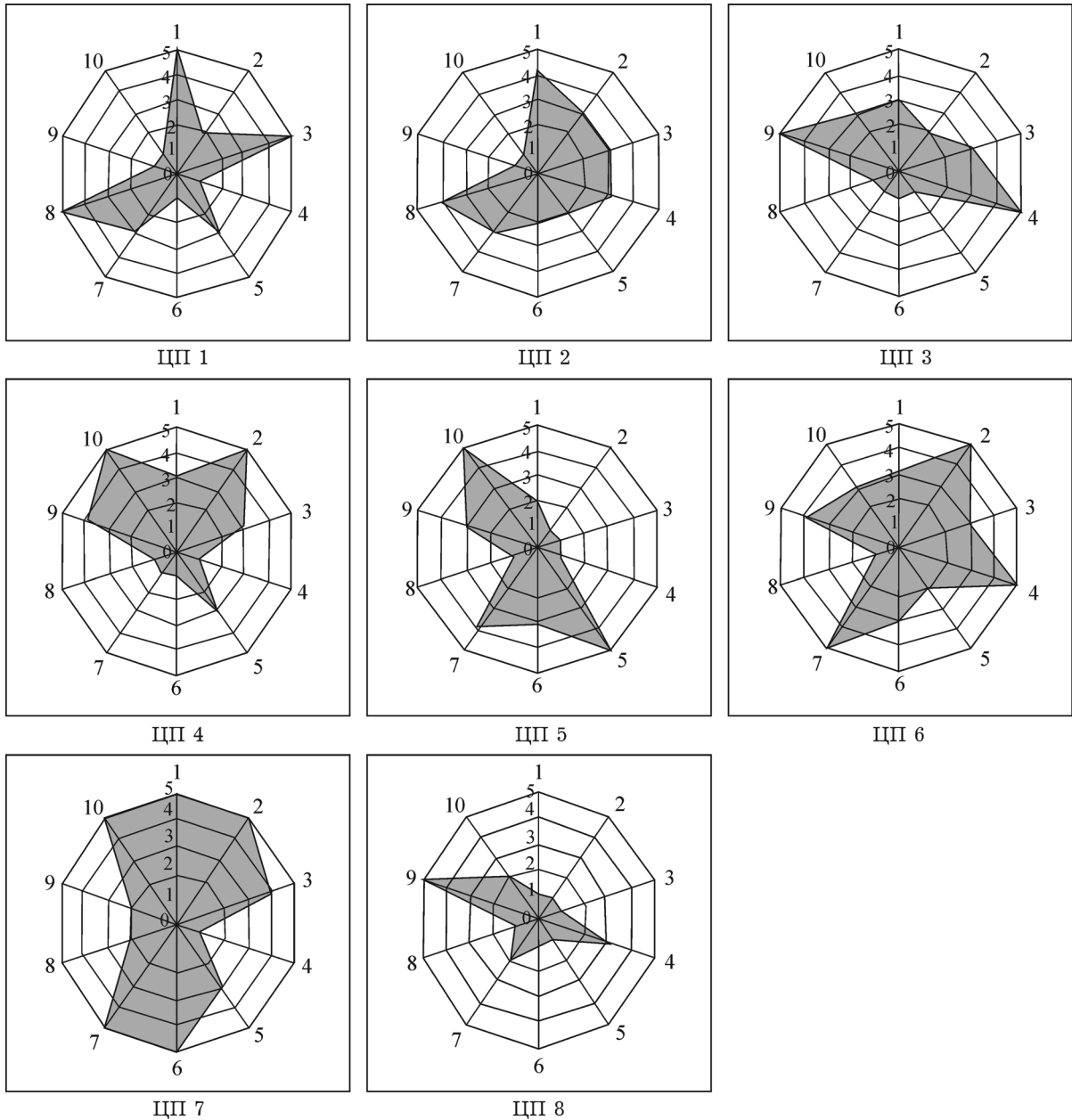
В условиях петрофитной высокогорной степи формируется и другой тип онтогенетического спектра – центрированный (ЦП 4). В ЦП преобладают особи среднеговозрастного генеративного состояния (25,1 %), чуть меньше особей молодого генеративного состояния (24,3 %). Отмечается высокая доля старых генеративных особей (25,1 %). В этих условиях у особей *T. mongolicus*, как и в ЦП 5, увеличивается длительность среднеговозрастного генеративного состояния. В то же время, низкое ОПП травостоя в сообществе (20 %), слабый выпас, относительная статичность субстрата способствуют накоплению в ЦП генеративных особей. Расположение особей контактное. Экологическая плотность составляет 13,2 особи/м<sup>2</sup>. Самоподдержание ЦП осуществляется преимущественно вегетативным способом.

Оценка состояния всех ценопопуляций по организменным признакам показала, что максимальные значения показателей достигаются в настоящей петрофитной (ЦП 6) и

песчаной (ЦП 7) степях (см. табл. 3, рисунок). В первом случае за счет максимальной длины генеративных побегов и массы особей, во втором – за счет большого числа генеративных побегов, массы и диаметра особей. У особей в ЦП 1–4 значения признаков снижаются, большинство из них средние, за исключением числа генеративных побегов у особей в ЦП 1 (до 91 шт./особь) и диаметра (до 33 см). Особи *T. mongolicus* представляют собой компактный куст, который интенсивно ветвится, и практически все побеги переходят к цветению. У особей в ЦП 3 в условиях подвижного субстрата максимального значения достигает другой признак – длина генеративных побегов – до 7,9 см. А увеличение длительности среднеговозрастного генеративного состояния особей в ЦП 4 способствует накоплению их биомассы и наибольшему значению признака.

У особей в остальных ценопопуляциях значения признаков резко снижаются: самые низкие установлены в ЦП 8.

Оценка состояния ценопопуляций по популяционным признакам показала, что их оптимум достигается в закустаренной холоднопопынно-ковыльной настоящей петрофитной степи (ЦП 6) за счет высоких показателей экологической плотности, доли среднеговозрастных генеративных и незначительного присутствия старых особей. Из-за интен-



Оценка состояния ценопопуляций *T. mongolicus* (в баллах).

Организменные признаки: 1 – диаметр средневозрастной генеративной особи; 2 – биомасса средневозрастной генеративной особи; 3 – число генеративных побегов; 4 – длина генеративных побегов; 5 – длина скелетной оси. Популяционные признаки: 6 – биомасса особей; 7 – экологическая плотность ЦП; 8 – доля  $j-v$ ; 9 – доля  $g_1-g_2$ ; 10 – доля  $g_3-s$

сивного выпаса в ЦП 5 и песчаного субстрата в ЦП 7 происходит увеличение количества старых особей, эти ценопопуляции не достигают оптимального состояния. В ЦП 3, 4 и 8 все показатели резко снижаются, кроме доли особей молодого и средневозрастного генеративных состояний (63,9 %, 50,2, 60,3 %

соответственно). В ЦП 4 доля старых особей выше, чем в остальных ( $g_3-s = 37,1\%$ ). В худшем состоянии находятся ЦП 1 и 2. В них преобладают прегенеративные особи, а особи молодого и средневозрастного генеративных состояний единичны, что отражается на биомассе ЦП.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованные на юге Сибири ценопопуляции *T. mongolicus* являются нормальными, большинство – неполночленными. В разнообразных условиях обитания в сообществах горного и высокогорного поясов на подвижном и статичном субстрате при слабом выпасе, ЦП являются молодыми, переходными к зрелым и зрелыми с левосторонним типом онтогенетического спектра. Зрелые ЦП с центрированным типом онтогенетического спектра формируются в условиях высокогорья, где у особей увеличивается длительность средневозрастного генеративного состояния. В песчаной степи и в сообществах при действии комплекса неблагоприятных факторов экотопа (высокая фитоценоотическая конкуренция, недостаток влаги, интенсивный выпас) формируется бимодальный тип онтогенетического спектра и переходные ЦП.

Оптимум состояния особей и ЦП на юге Сибири достигается в сообществах настоящей петрофитной степи на неподвижном субстрате. В тех же условиях, но на подвижном субстрате и при выпасе, значения организменных признаков выше популяционных. К условиям песчаной степи вид хорошо адаптируется и является доминирующим в сообществе, однако оптимума не достигает.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук А. Ю. Королюку, канд. биол. наук Н. И. Макуниной за помощь в описании сообществ.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 14-04-31531 мол\_а, № 12-04-10032к.

## ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Клоков М. В. Род 1299. Тимьян – *Thymus* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. С. 470–591.
- Колегова Е. Б. Жизненные формы видов рода *Thymus* L. в Республике Хакасия // Растительный мир и его охрана: мат-лы Междунар. науч. конф., посвящ. 80-летию Ин-та ботаники и фитоинтродукции. Алматы, 2012. С. 380–381.
- Полякова М. А. Ассоциации петрофитных степных сообществ из Алтае-Саянской горной области. III. Сообщества хребта Западный Танну-Ола (Тува) // Вестн. Новосиб. гос. ун-та. 2009. Т. 7, вып. 4. С. 50–56.
- Пяк Н. М. Онтогенез *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn. на юго-восточном Алтае // Растительные ресурсы. 1991. Т. 27, вып. 1. С. 82–88.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая / под ред. А. В. Положий. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с.
- Самбуу А. Д. Динамика видового состава в восстанавливающихся сухих степях Тувы // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: мат-лы I межрегион. науч.-практ. конф., посвящ. 5-летию организации Тигирекского заповедника. Труды ГПЗ “Тигирекский”. Барнаул: “Алтайские записки”, 2005. Вып. 1. С. 243–246.
- Самдан А. М., Курбатская С. С. Флора и растительность песчаных ландшафтов Тувы // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). СПб., 2011. Т. 1. С. 225–227.
- Санданов М. В. Жизненность особей и ценопопуляций *Sophora flavescens* Soland. // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 2, № 6. С. 891–898. [Sandanov D. V. 2009. Vitality of individuals and cenopopulations of *Sophora flavescens* Soland // Contemporary Problems of Ecol. 2009. Vol. 2, N 6. P. 576–580].
- Сафронов А. П., Фишер Е. Э. Пространственная организация степной растительности северо-западного Прибайкалья // Степи Северной Евразии: мат-лы V Междунар. симп. Оренбург: ИПК “Газпром-печать” ООО “Оренбурггазпромсервис”, 2009. С. 620–623.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А. и др. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 217 с.
- Суров Ю. П., Положий А. В., Выдрин С. Н., Курбатский В. И., Сахарова Н. А., Серых Г. И. Ресурсы растительного лекарственного сырья в Туве / под ред. А. В. Положий. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1978. 107 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Худоногова Е. Г. Возрастной состав и численность ценопопуляций тимьяна ползучего в Западном Прибайкалье // Сиб. вестн. с.-х. наук. 2010. № 5 (209). С. 46–51.
- Leppig G., White J. W. Conservation of peripheral plant population in California // *Madrono*. 2006. Vol. 53, N 3. P. 264–274.



Hemrova L., Cervenkova Z., Munzbergova Z. The effects of large herbivores on the landscape dynamics of a pe-rennial herb // Ann. Bot. 2012. Vol. 110, N 7. P. 1411–1421.

O'Mara F. P. The role of grasslands in food security and climate change // Ibid. P. 1263–1270.

Sher H., Elyemeni M., Khan A. R., Satir A. Assessment of local management practices on the population ecology of some medicinal plants in the coniferous forest of Northern Parts of Pakistan // Saudi Journ. Biol. Sci. 2011. Vol 18, N 2. P. 141–149.

## **Ontogenetic Structure and Assessment of State of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) Coenopopulations in South Siberia**

E. B. KOLEGOVA, V. A. CHERYOMUSHKINA

*Central Siberian Botanical Garden SB RAS  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101  
E-mail: kolegova\_e@mail.ru, cher.51@mail.ru*

Ontogenetic structure of eight *Thymus mongolicus* coenopopulations in Southern Siberia was studied and assessment of their state was done. It was established that the studied coenopopulations had left-hand, central and bimodal spectrum types. It was shown that the optimal state of coenopopulations was achieved in true petrophytic steppes. Organism optimum and population optimum did not coincide in the steppes on a moving substrate and under the influence of grazing.

**Key words:** *Thymus mongolicus*, coenopopulation, ontogenetic structure, assessment of state, optimum of the species, Tuva, Altai.