

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRACOCEPHALUM PEREGRINUM* L. В СИБИРИ

Г.Р. ДЕНИСОВА, В.А. ЧЕРЕМУШКИНА

ONTOGENETIC STRUCTURE OF *DRACOCEPHALUM PEREGRINUM* L. COENOPOPULATIONS IN SIBERIA

G.R. DENISOVA, V.A. CHERYOMUSHKINA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: gulnoria@mail.ru; cher@csbg.nsc.ru

Изучение 12 ценопопуляций *Dracocephalum peregrinum* L. в разных эколого-фитоценологических условиях Сибири, показало зависимость онтогенетической структуры ЦП от условий обитания и степени нарушения сообществ. По демографическим показателям выявлено состояние ценопопуляций в районе исследований.

Ключевые слова: ценопопуляция, онтогенез, онтогенетические состояния, онтогенетическая структура.

Study of 12 *Dracocephalum peregrinum* L. coenopopulations in different ecological-phytocoenotic conditions of Siberia showed dependence of their ontogenetic structures on habitat conditions and degree of disturbance of communities. The status of coenopopulations in the study site was determined by demographic indices.

Key words: coenopopulation, ontogeny, ontogenetic states, ontogenetic structure.

Змееголовник иноземный — *Dracocephalum peregrinum* L. (семейство *Lamiaceae* Lindl.) — важный составляющий компонент, часто доминант или со-доминант травянистых сообществ аридных областей Сибири, является ценным кормовым, лекарственным и декоративным растением (Дикорастущие..., 2001).

D. peregrinum — безрозеточный, эусимподиальный, каудексовый травянистый многолетник (Нухимовский, 1997). Побеги возобновления моноциклические, разветвленные в базальной части. После отмирания первичного побега моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Почки возобновления формируются в пазухах семядольных и настоящих листьев. Высота растений 15–65 см. Синфлоресценция — метельчатый тирс, флоральной единицей которого является закрытый фрондозный тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев. Плод — ценобий, четырехкамерный.

Ареал вида — северо-азиатский (Куминова, 1960). Змееголовник иноземный- гемикриптофит, произрастает в степном поясе гор на каменистых и южных щебнистых склонах, осыпях, галечниках, в

опустыненных степях, в высокогорном поясе на скалах и каменистых россыпях Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, Китая, Монголии (Флора Сибири, 1997), также встречается в лесостепном поясе в луговых степях и на остепненных лугах (Геоботанические исследования..., 1987).

В луговых формациях Алтая и Тувы, по данным В.М. Ханминчуна (1985), частота встречаемости *D. peregrinum* достигает 80 % (*Allium altaicum* Pall. + *Agropyron cristatum* (L.) see Palisot + *D. peregrinum*). В иноземнозмееголовниковых петрофитных сообществах Тывы и Юго-Восточного Алтая *D. peregrinum* выступает доминантом (Нозирова, Черемушкина, 2004). В качимовых степях Тувы *D. peregrinum* является со-доминантом (*Gypsophila patrinii* Ser. in DC. + *Carex pediformis* С.А. Mey. + *Dracocephalum peregrinum* + *Poa botryoides*) (Зеленая книга Сибири, 1996). В тех сообществах, где обилие *D. peregrinum* не превышает sp-sol по шкале Друде, он является асектатором и создает аспект лишь во время цветения.

Анализ эколого-фитоценологических закономерностей распространения *D. peregrinum* в целом выявил явное его тяготение к степным сообществам аридных и семиаридных климатических секторов

горных систем. При этом характерной особенностью *D. peregrinum* является литофильный характер, что позволяет ему играть существенную фитоценологическую роль в петрофитных вариантах горных степей и в растительных группировках открытых скал и осыпей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в горных районах Тывы и Горного Алтая.

Онтогенез описан в типчаково-разнотравном петрофитном сообществе в окр. с. Джазатор в Юго-Восточном Алтае (Нозирова, 2004).

При описании онтогенеза использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950, Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Структуру ценопопуляций изучали методом трансект. Трансекты длиной по 10–15 м закладывали вдоль склона, они делились на площадки по 1 м². В каждой ценопопуляции заложено от 15 до 55 площадок по 1 м². При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном онтогенетическом спектре (Заугольнова, 1994). Онтогенетическую структуру ценопопуляций определяли как соотношение в ценопопуляции особей разных онтогенетических состояний. За счетную единицу в регенеративном и генера-

Структура ценопопуляций (ЦП) этого вида в природе ранее не изучалась.

Цель данной работы: изучить онтогенетическую структуру ценопопуляций этого вида в разных эколого-ценотических условиях обитания в Сибири.

тивном периодах принималась особь, в постгенеративном периоде — клон и партикула. Построение онтогенетических спектров проводилось по методике, изложенной в работе А.А. Уранова (1975). Ценопопуляции характеризовали по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001) с использованием следующих демографических показателей: экологическая плотность (Одум, 1986), эффективная экологическая плотность (Животовский, 2001).

Онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) *D. peregrinum* изучалась в различных вариантах луговых, степных и петрофитных сообществ. Всего в разных эколого-фитоценологических условиях Сибири исследовано 12 ЦП *D. peregrinum*. Общее проективное покрытие травостоя колебалось от 20 до 95 %. В большинстве сообществ *D. peregrinum* доминирует. Краткая характеристика изученных ценопопуляций дана в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение развития *D. peregrinum* в разных типах сообществ Тывы, Горного Алтая и Алтайского края, в Хакасии не выявило изменчивости его жизненной формы. Ход онтогенеза особей в изученных ценопопуляциях совпал с биоморфологическим «портретом» этого вида, описанным ранее Е.Л. Нухимовским (2002) на Курайском хребте Горного Алтая.

У особей *D. peregrinum* уже в ювенильном состоянии моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное (рисунок). Иматурные особи представлены кустом, состоящим из двух удлиненных побегов возобновления. В данном онтогенетическом состоянии в нижней и средней частях побегов возобновления начинается ветвление, формируются удлиненные побеги дополнения, отличающиеся по мощности от главного. За счет утолщения базальных частей побегов возобновления предыдущих лет, происходит формирование каудекса. К первому цветению особи представляют собой куст, состоящий из 1–2 осей возобновления,

каждая из которых образована системой побегов предыдущих лет. На оси развивается 2–4 побега, 1–2 из которых генеративные. Каудекс, как правило, одноглавый, иногда двуглавый. Число осей возобновления у средневозрастных генеративных растений увеличивается до 2–4. Число вегетативных побегов остается прежним, а число генеративных увеличивается до 4–6. Каудекс двуглавый. В старом генеративном состоянии происходит неполная партикуляция. Число глав каудекса увеличивается до 3–4. В субсенильном состоянии возможна полная дезинтеграция особей в результате старческой партикуляции и образование компактного клона, состоящего из 3–4 жизнеспособных особей. Сенильные особи представлены партикулой, на которой из спящих почек на живых участках каудекса развиваются 1–2 вегетативных побега.

Онтогенез особей *D. peregrinum* — полный, длится 33–45 лет, наиболее продолжительный период — генеративный (18–25 лет). Размножение осуществляется только семенным путем. Старческая

Краткая характеристика изученных ценопопуляций *Dracocephalum peregrinum*

ЦП	Местопроизрастание	ОПП, %	Название сообщества	Доминирующие виды
1	Алтайский край, Шебалинский р-н, окр. с. Беш-Озек, 3 км на север	95	Разнотравный остепненный луг	<i>Aconitum barbatum</i> Pers., <i>Poa transbaicalica</i> Roshev., <i>Bupleurum multinerve</i> DC., <i>Geranium pratense</i> L., <i>Stipa capillata</i> L., <i>Potentilla chrysantha</i> Trev.
2	Алтайский край, Шебалинский р-н, окр. с. Курзун, 2 км на восток. Крутизна склона 5°	70	Разнотравно-злаковый луг	<i>Stipa capillata</i> L., <i>Thymus serpyllum</i> , <i>Achnatherum confusum</i> Tzvelev, <i>Poa transbaicalica</i> Roshev., <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey., <i>Artemisia gmelinii</i> Web.
3	Респ. Тыва, Овюрский р-н, хр. Западный Танну-Ола, долина р. Теректиг, в 10 км от пос. Саглы на запад. Крутизна склона 5°	25–35	Разнотравно-злаково-мелкодерновинная каменистая степь	<i>Thalictrum foetidum</i> L., <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey., <i>Stipa glareosa</i> P. Smirn., <i>Artemisia frigida</i> Willd., <i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd.
4	Респ. Тыва, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чаган-Шибэту, пер. Коге-Дава. Крутизна склона 10–15°	25–30	Разнотравно-злаково-луговое сообщество	<i>Allium altaicum</i> Pall., <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd., <i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Panzeria canescens</i> Bunge, <i>Thalictrum foetidum</i> L.
5	Респ. Тыва, Эрзинский р-н, г. Хайыракан. Крутизна склона 15–20°	20–25	Разнотравно-караганно-житняковая каменистая степь	<i>Caragana bungei</i> Ledeb., <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Caragana pygmaea</i> L., <i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd., <i>Stipa glareosa</i> P. Smirn., <i>Ephedra monosperma</i> C.A. Mey.
6	Респ. Тыва, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, левый берег р. Алтыгемате. Крутизна склона 25°	35–40	Полынно-житняково-змееголовниковая каменистая степь	<i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd., <i>Panzeria canescens</i> Bunge, <i>Stipa glareosa</i> P. Smirn.
7	Респ. Тыва, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, правый берег р. Алтыгемате Крутизна склона 35°	40	Змееголовниково-злаковая каменистая степь	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers., <i>Poa botryoides</i> Trin. ex Griseb., <i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Festuca lenensis</i> Drob.
8	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, горный массив Талдуаир, левый приток р. Булузун. Крутизна склона 30°	25–30	Караганово-полынная каменистая степь	<i>Artemisia santolinifolia</i> Turcz ex Bess., <i>Panzeria canescens</i> (Bunge) Sojak, <i>Caragana bungei</i> Ledeb., <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Dracocephalum peregrinum</i>
9	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Чаган-Узун. Крутизна склона 5°	25–30	Типчаково-овсяницева каменистая степь	<i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers <i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Potentilla chrysantha</i> Trev, <i>Artemisia santolinifolia</i> Turcz ex Bess
10	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Джазатор морена в правобережье р. Джазатор. Крутизна склона 10°	25–30	Змееголовниково-полынная каменистая степь	<i>Artemisia santolinifolia</i> Turcz ex Bess, <i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Potentilla acaulis</i> L., <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey., <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin.
11	Респ. Тыва, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, долина левого притока р. Моген-Бурен. Крутизна склона 15–20°	20–25	Змееголовниково-полынная каменистая степь	<i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Artemisia frigida</i> Willd., <i>Artemisia santolinifolia</i> (Pamp.) Turcz. ex Krasch., <i>Orostachys spinosa</i> (L.) C.A. Mey., <i>Stellaria dichotoma</i> L.
12	Респ. Тыва, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, левый берег р. Устугемате. Крутизна склона 30–35°	45	Житняково-овсецовая каменистая степь	<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski, <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers., <i>Artemisia santolinifolia</i> (Pamp.) Turcz. ex Krasch., <i>Dracocephalum peregrinum</i> .

партикуляция в субсенильном состоянии не приводит к омоложению особей. Дочерние особи стареют одновременно с материнской. Большая часть партикул отмирает в том же онтогенетическом состоянии.

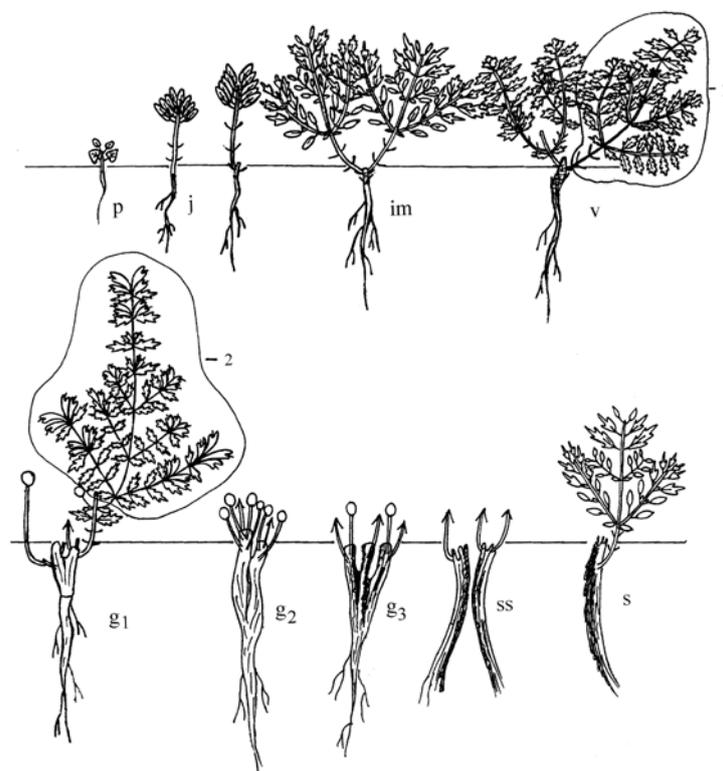
Все изученные ценопопуляции *D. peregrinum* нормальные, полночленные (по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969)).

Характерный онтогенетический спектр *D. peregrinum* правосторонний, он определяется: семенным способом самоподдержания ценопопуляций, слабым приживанием всходов, быстрым темпом развития особей в прегенеративном (9–12 лет), постгенеративном (6–7 лет) и длительным хо-

дом развития в старом генеративном состоянии за счет одревеснения каудекса и его медленного разрушения.

Онтогенетические спектры конкретных ЦП *D. peregrinum* представлены всеми типами спектров: бимодальным (ЦП № 1, 2), левосторонним (ЦП № 3), центрированным (ЦП № 4–7) и правосторонним (ЦП № 8–12) (табл. 2).

Онтогенетические спектры ЦП *D. peregrinum* в луговых и лугово-степных ценозах — бимодальные. Они (ЦП № 1 и 2) имеют два пика: на молодых генеративных (31.43 и 29.34 % соответственно) и старых генеративных особях (28.57 и 30.67 % соответственно). Высокое проективное покрытие



Онтогенез *Dracocephalum peregrinum* L.

1 — вегетативный побег с листьями имматурного типа (↑); 2 — генеративный побег (⇓).

j — ювенильное онтогенетическое состояние; im — имматурное онтогенетическое состояние; v — виргинильное онтогенетическое состояние; g1 — молодое генеративное состояние; g2 — зрелое генеративное состояние; g3 — старое генеративное состояние; ss — субсенильное онтогенетическое состояние; s — сенильное онтогенетическое состояние.

Таблица 2

Распределение особей по онтогенетическим группам в ценопопуляциях *Dracocephalum peregrinum* L.

№ ЦП	Онтогенетические состояния (%)							
	j	im	v	g1	g2	g3	ss	s
<i>Ценопопуляции с бимодальным спектром</i>								
ЦП 1	2.85	2.85	5.71	31.43	11.43	28.57	8.58	8.58
ЦП 2	1.33	1.33	4	29.34	26.66	30.67	5.34	1.33
<i>Ценопопуляции с левосторонним онтогенетическим спектром</i>								
ЦП 3	4.25	13.52	12.74	25.48	18.54	13.89	8.1	3.48
<i>Ценопопуляции с центрированным онтогенетическим спектром</i>								
ЦП 4	21.32	15.3	7.65	10.92	26.78	8.74	6.02	3.27
ЦП 5	0	4.97	14.9	19.26	27.95	15.54	13.66	3.72
ЦП 6	1.84	1.84	3.2	21.1	43.57	24.77	1.84	1.84
ЦП 7	7.74	3.86	3.86	16.42	41.54	21.26	3.86	1.46
<i>Ценопопуляции с правосторонним онтогенетическим спектром</i>								
ЦП 8	4.11	5.76	6.16	14.52	11.28	39.49	11.1	7.58
ЦП 9	2.32	4.86	4.66	8.04	6.76	31.92	22.2	19.24
ЦП 10	2.33	4.68	4.68	9.14	6.77	31.93	21.23	19.24
ЦП 11	1.37	1.82	2.72	26.82	29.54	33.64	2.72	1.37
ЦП 12	1.76	3.98	7.96	22.12	23.46	29.22	8.84	2.66

ЦП — ценопопуляция; j — ювенильное онтогенетическое состояние; im — имматурное онтогенетическое состояние; v — виргинильное онтогенетическое состояние; g1 — молодое генеративное состояние; g2 — зрелое генеративное состояние; g3 — старое генеративное состояние; ss — субсенильное онтогенетическое состояние; s — сенильное онтогенетическое состояние.

травостоя (ОПП 70–95 %) и задернованность почвы оказывают отрицательное влияние на семенное возобновление. Оно в таких ценозах ослаблено, возникший подрост медленно развивается под пологом высоких трав, что приводит к постепенному накоплению молодых генеративных особей. Однако, достигнув половой зрелости, растения не выдерживают конкуренции с особями других видов и быстро стареют, что способствует накоплению старых генеративных особей в ценопопуляции. По классификации «дельта-омега» ЦП № 1 — переходная, вероятно она пришла на смену стареющей, поскольку в спектре четко прослеживается 2 волны развития ценопопуляции с преобладанием молодых (42.84 %) и старых особей (45.73 %). Переходное состояние ценопопуляций в луговых ценозах при низкой приживаемости проростков и очень низкой экологической (0.88 шт./м²) и средней плотности говорит об их уязвимости и в дальнейшем может привести к выпадению вида из состава сообществ. Повторное обследование ЦП 1 через 4 года показало почти полное отсутствие особей *D. peregrinum* на разнотравном остепненном лугу. ЦП № 2 — зрелая, в ней преобладают генеративные особи. По особенностям распределения особей генеративного периода онтогенетический спектр данной ценопопуляции приближается к центрированному и, несмотря на низкую плотность особей, ЦП 2 относительно устойчива.

В разнотравно-злаковой мелкодерновинной каменистой степи (ЦП № 3) спектр — левосторонний, пик приходится на молодое генеративное состояние (25.48 %) (см. табл. 2). Левосторонний спектр формируется в ценозах, расположенных на склонах небольшой крутизны и подверженных значительной антропогенной нагрузке. Вследствие вытаптывания растительности, разрыхления почвы животными, образуются свободные участки, что способствует быстрому появлению подроста. А отсутствие или слабое движение субстрата позволяет молодым неокрепшим растениям выжить и постепенно накапливаться в ценопопуляции. При существенных колебаниях численности особей молодой фракции (J+IM+V), на ее долю приходится до 30 % всех растений в ценопопуляции. Рассчитанные показатели «дельты» и «омеги» отражают переходный характер ЦП № 3, что обусловлено наличием большой доли как молодых особей, так и старых (табл. 3).

Ценопопуляции, исследованные в каменистых степях Алтая и Тувы, разделились на две группы: ЦП с центрированным (ЦП № 4–7) и с правосторонним спектрами (ЦП № 8–12). Данные ЦП находятся на разных этапах развития.

Ценопопуляции с центрированным спектром (ЦП № 4–7) описаны в высокогорных степных сообществах, в них пик приходится на средневозрастные генеративные особи (см. табл. 2). Значительные колебания в распределении особей левой и правой частей спектров обуславливают разнообразие ценопопуляций по классификации «дельта-омега». Данные ценопопуляции разделились на три группы: ЦП № 4 — молодая ($\Delta = 0.33$; $\omega = 0.53$). Несмотря на то, что абсолютный максимум в спектре ЦП № 4 приходится на средневозрастные генеративные особи (26.78 %), суммарно в ней преобладают особи молодой фракции, включая молодые генеративные. Как и в ЦП 3, на увеличение доли подроста в этой ЦП оказывает влияние интенсивный выпас. ЦП № 6 и 7 из-за высокого содержания генеративных особей — зрелые ($\Delta = 0.46$ – 0.49 ; $\omega = 0.76$ – 0.82) (см. табл. 3). Доля подроста (J + IM + V) в них колеблется от 7 до 15 % (см. табл. 2), причем ювенильные особи составляют только половину или меньшую часть от молодой фракции. Очень близка к ЦП № 6 и 7 по состоянию ЦП № 5 по классификации «дельта-омега» — переходная, однако абсолютные значения этих показателей ($\Delta = 0.48$; $\omega = 0.69$) указывают на ее приближение к зрелым ценопопуляциям с преобладанием средневозрастных и небольшой долей подроста. Произрастание *D. peregrinum* на крутых каменистых склонах в высокогорных степях сказывается влияние на семенное самоподдержание ценопопуляций (семена периодически смываются и сдуваются) и приводит к интенсивной элиминации молодых особей, и как результат — к существенному уменьшению их доли в ценопопуляции.

В ЦП с правосторонним спектром (ЦП № 8–12) доминируют особи старого генеративного состояния. Ценопопуляции с правосторонними спектрами относятся к старым (ЦП № 9; ($\Delta = 0.67$; $\omega = 0.54$)), стареющим (ЦП № 10; ($\Delta = 0.61$; $\omega = 0.64$)) и зрелым (ЦП № 11.12; ($\Delta = 0.51$; $\omega = 0.72$ – 0.80)). Приближается к стареющей переходная ЦП № 8 ($\Delta = 0.52$; $\omega = 0.83$). В старой и стареющей ценопопуляциях происходит накопление особей старого генеративного состояния и растений постгенеративного периода, поскольку каменистость субстрата и весенние паводки приводят к элиминации особей на ранних этапах развития. Этим же объясняется невысокая экологическая плотность.

Плотность особей в изученных ценопопуляциях сильно варьирует и колеблется в среднем от 0.88 до 16 шт./м² (табл. 3). Максимальная плотность отмечена в ценопопуляциях высокогорных петрофитных степей Юго-Восточного Алтая, в высокогорных степях Тувы она в 1.5–2 раза ниже, наименьшая

Характеристика ценопопуляций *Dracoscephalum peregrinum* L.

№ ЦП	Демографические показатели			
	Δ	ω	Экологическая плотность, шт./м ²	Эффективная плотность
1	0.52	0.67	0.88	0.59
2	0.50	0.78	1.25	0.98
3	0.39	0.62	9.25	5.74
4	0.33	0.53	4.41	2.34
5	0.48	0.69	2.93	2.02
6	0.49	0.82	7.26	5.95
7	0.46	0.76	7.23	5.42
8	0.52	0.63	14.9	9.39
9	0.67	0.54	16	8.32
10	0.61	0.64	15.77	10.09
11	0.51	0.80	7.33	5.86
12	0.51	0.72	11.3	8.14

ЦП — ценопопуляция; Δ — индекс возрастности; ω — индекс эффективности.

встречается в ценопопуляциях луговых степей и остепненных лугов, где *D. peregrinum* предпочитает щебнисто-каменистые почвы. Соотношение между эффективной ($P_{эф.}$) и экологической плотностями в ЦП варьирует не очень сильно. Наименьшее различие между плотностями отмечено в зрелых ЦП (в 1.2 раза), так как в них накапливаются особи среднеговозрастного генеративного состояния. В молодой, старой и стареющей ценопопуляциях из-за большой доли прегенеративной и постгенеративной фракций экологическая плотность в 1.5 раза выше, чем эффективная.

Исследование ценопопуляций в разных эколого-ценотических условиях показало, что оптимальные экологические условия обитания для особей *D. peregrinum* те степные сообщества, в которых онтогенетические спектры ЦП близки к характерному. В то же время структура реальных спектров уклоняется от характерного. Это зависит от экологических условий обитания (характер и влажность субстрата, крутизна склона), степени пастбищной нагрузки, которые влияют на особенности прорастания семян и темпы развития особей в том или ином онтогенетическом состоянии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При анализе онтогенетических спектров ЦП *D. peregrinum* выявлены четыре типа спектров: левосторонний, бимодальный, правосторонний и центрированный. В нарушенных сообществах онтогенетические спектры ценопопуляций — левосторонние, в ненарушенных луговых ценозах — бимодальные, в степных петрофитных сообществах — центрированные и правосторонние.

Таким образом, структура ценопопуляций *D. peregrinum* определяется не только биологией вида, но и эколого-ценотическими условиями обитания.

Авторы выражают благодарность за помощь в описании сообществ д.б.н. А.Ю. Королюку, д.б.н. Н.Б. Ермакову, к.б.н. Н.И. Макуниной.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 08-04-00329-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири / Под ред. А.В. Куминовой. Новосибирск: Наука, 1987. 154 с.
- Дикорастущие полезные растения России / Под ред. А.Л. Буданцева, Е.Е. Лесновской. СПб., 2001. 663 с.
- 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.
- Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука, 1996. С. 351–352.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 449 с.

- Нозирова Г.Р. Онтогенез змееголовника иноземного (*Dracoscephalum peregrinum* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. Т. IV. С. 71–75.
- Нозирова Г.Р., Черемушкина В.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Dracoscephalum peregrinum* L. в горах юга Сибири // Методы популяционной биологии. Сборник материалов докладов VII Всероссийского популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С.156–158.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М., 2002. Т. 2. 859 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 209 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР; Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. № 2. С. 119–134.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 179.
- Ханминчун В.М. Сообщества *Allium altaicum* Pall. в Юго-Западной Туве и Юго-Восточном Алтае // Изв. СО АН СССР. Серия биологические науки. 1985. Т. 13. № 2. С. 29–35.
- Ценопопуляция растений: (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.