

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THYMUS MONGOLICUS* (LAMIACEAE) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

© 2023 г. Е. Б. Таловская^{1,2,*}, В. А. Черёмушкина^{1,**},
А. Ю. Астапенков^{1,2,***}, Н. И. Гордеева^{1,****}

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

²Новосибирский национальный исследовательский государственный университет,
ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: kolegova_e@mail.ru

**e-mail: cher.51@mail.ru

***e-mail: astal@bk.ru

****e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Поступила в редакцию 04.10.2022 г.

После доработки 11.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Представлены результаты исследования, целью которых явилось изучение особенностей развития и онтогенетической структуры ценопопуляций *Thymus mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания в Тыве. Выявлена поливариантность развития и адаптивные признаки природных ценопопуляций неявнополицентрического кустарничка *T. mongolicus*. Поливариантность развития особей проявляется в сокращении длительности онтогенеза или отдельных онтогенетических состояний, появлении вегетативного размножения и омоложении рамет. Установлено, что в условиях песчаной и высокогорной петрофитной степей происходят колебания доли молодых и старых особей, тип онтогенетического спектра бимодальный. В условиях остепненного лугового сообщества меняется тип онтогенетического спектра с бимодального на левосторонний и резко сокращается доля особей старого состояния. При анализе популяционных признаков в разные годы исследования описаны процессы старения и омоложения ценопопуляции. Изменение состояния ценопопуляций имеет флуктуационный характер и его следует рассматривать в качестве механизма адаптации, поддерживающего устойчивое состояние ценопопуляций *T. mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания.

Ключевые слова: биоморфа, ценопопуляция, онтогенетическая структура, условия обитания, *Thymus*

DOI: 10.31857/S0006813623010076, **EDN:** LOASXL

Применение концепции популяционной организации экосистем является ключевым в решении проблемы рационального природопользования (IPCC, 2014; Smirnova, Torgorova, 2016; Korotkov, 2017). Один из подходов концепции — изучение особенностей развития особей видов, их ценопопуляций и механизмов устойчивости на конкретной территории (Smirnova, 2010). Под устойчивостью здесь понимается способность ценопопуляции оставаться в состоянии, близком к равновесию, и возвращаться к нему после различных нарушений (Тсенорорупуляцсии..., 1988). Этот процесс может осуществляться за счет колебания ряда ценопопуляционных параметров: численность, онтогенетическая структура, проективное покрытие вида, биомасса (Harper, White, 1971; Zhukova, Zaugol'nova, 1985). Эти данные являются определяющими для понимания состояния

популяций и их пространственного размещения, особенностей взаимоотношений между разными видами, а также для моделирования реакции растительного покрова на изменение климата (Anthelme et al., 2014; Orlovsky et al., 2019; Das et al., 2020).

Интерес представляет изучение видов рода *Thymus* L., широко распространенных в разных условиях обитания в Азии. Один из них — тимьян монгольский *Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger — представитель горных петрофитных и песчаных сообществ Западной, Средней и Восточной Сибири, северо-восточных районов Казахстана, Монголии (Klokov, 1954; Revushkin, 1988; Samdan, Kurbatskaya, 2011).

T. mongolicus — неявнополицентрический кустарничек, с полегающими и укореняющимися

скелетными осями. Взрослое растение представляет собой куртину, состоящую из первичного и парциальных кустов (Talovskaya, Komarevtseva, 2021). Для *T. mongolicus* характерно сохранение главного корня в течение всего онтогенеза особи, слабое вегетативное разрастание, семенное и вегетативное размножение. Онтогенетическая структура *T. mongolicus* была изучена ранее в основном в сообществах петрофитных степей (Kolegova, Cheryomushkina, 2015). Анализ комплекса показателей (поливариантность развития, онтогенетическая структура, тип ценопопуляции и ее онтогенетический спектр, экологическая и средняя плотности и др.) *T. mongolicus* в зависимости от экологических и фитоценологических условий в конкретном местообитании не проводился. Поскольку для *T. mongolicus* характерна биоморфа, типичная для многих сибирских видов тимьянов (*T. altaicus* Klokov et Des.-Shost., *T. gobicus* Czern., *T. petraeus* Serg., *T. proximus* Serg., *T. schischkinii* Serg.), полученные результаты в дальнейшем можно использовать при изучении их популяционного поведения. Цель исследования – изучение особенностей развития и онтогенетической структуры ценопопуляций *Thymus mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания в Тыве.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2021 г., в разных эколого-ценотических условиях Тывы. Исследовано 3 ценопопуляции (ЦП). ЦП 1 – пески Центрально-Тувинской котловины, нижняя часть борта котла выдувания ветром, восточная экспозиция (51°34'55.6"N, 94°21'25.5"E). Закустаренная тимьяновая песчаная степь с *Caragana pygmaea* (L.) DC., *T. mongolicus*, *Artemisia obtusiloba* Ledeb., *A. tomentella* Trautv., *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *Stipa krylovii* Roshev. ЦП 2 – окр. с. Бельбей, правый берег р. Малый Енисей, субстрат – дерново-таежная почва (51°18'26.4"N, 95°50'45.7"E). Закустаренный разнотравно-злаковый остепненный луг с *Caragana pygmaea*, *Spiraea media* Schmidt, *T. mongolicus*, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., *Helictochloa hookeri* (Scribn.) Romero Zarco, *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Pulsatilla patens* (L.) Mill. среди листовично-мелколиственного леса. ЦП 3 – хребет Западный Танну-Ола, верхняя терраса р. Теректиг, осыпной каменистый склон восточной экспозиции, средняя часть склона, субстрат мелкоземисто-щебнистый, подвижный (50°31'55.6"N, 91°07'25.5"E). Овсецово-тонконоговая петрофитная высокогорная степь с *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilg., *Koeleria cristata*, *Stipa krylovii* Roshev., *Poa attenuata* Trin., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Artemisia*

stechmanniana Esser, *Aster alpinus* L., *Iris potaninii* Maxim.

Для анализа взаимосвязи популяционных показателей и эколого-ценотических условий обитания выбран ряд параметров: общее проективное покрытие травостоя (ОПП) и проективное покрытие вида (ПП) в процентах, рельеф (равнина, склон), крутизна склона, экспозиция склона, среднегодовые значения температуры воздуха и высоты снежного покрова, количество осадков и число дней с осадками (табл. 1). Высоту над уровнем моря определяли с помощью GPS (eTrex 10, Garmin). Для характеристики климатических параметров использовали WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) и данные сайта rp5.ru (https://rp5.ru/Погода_в_мире). Количество осадков и число дней с осадками учитывали в период вегетации *T. mongolicus* (с 01 апреля по 30 сентября). Средние значения климатических параметров даны за последние 10 лет, предшествующие году исследования.

Для изучения состояния ЦП *T. mongolicus* в разных условиях обитания выбраны следующие признаки: онтогенетическая структура ЦП, тип онтогенетического спектра ЦП, тип ЦП, экологическая и средняя плотность ЦП.

Изучение онтогенетической структуры ЦП проводили по общепринятым методикам (Уранов, 1975; Тсеноропуляцки..., 1976). В каждой ЦП закладывали трансекту шириной 1 м и длиной 5–10 м, трансекту разбивали на площадки по 1 м². В ЦП проанализировано от 5 до 10 площадок, на которых проводили учет особей каждого онтогенетического состояния. Выборка составила 826 особей (более 250 особей в каждой ЦП). В качестве счетной единицы у особей семенного происхождения (генеты) принимали: первичный побег, первичный куст, куртину; у особей вегетативного происхождения (раметы): парциальный куст и систему парциальных кустов. В зависимости от развития *T. mongolicus* в конкретном местообитании, в одном и том же онтогенетическом состоянии особи представляли собой разные счетные единицы (табл. 2). При определении длительности конкретного онтогенетического состояния и онтогенеза в целом, подсчитывали календарный возраст особей по годичным кольцам (Esau, 1977). Для этого делали поперечные срезы в основании скелетных осей и с помощью стереоскопического микроскопа “Carl Zeiss SteREO Discovery.V12” с камерой “AxioCam HRc” (Германия) проводили подсчет.

Онтогенетический спектр ЦП определен как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей (Тсеноропуляцки..., 1976). Для определения типа ЦП рассчитаны демографические показатели: индекс возрастности (“дельта”, Δ) и

Таблица 1. Характеристика местообитаний *Thymus mongolicus*
Table 1. Characteristics of *Thymus mongolicus* habitat

ЦП CP	Форма рельефа Topography	Крутизна склона, град. Slope steepness, degrees	Покрытие, % Cover, %			Высота, м над ур. м. Altitude, m a. s. l.	BIO	Prec	nPrec	SSS
			ОПП TPCD	ПП PCD	Свободная почва Bare soil					
1	склон slope	4	30	15	70	765	0.0	211.5	81.9	14.1
2	равнина plain	0	70	20	10	739	-1.9	288.2	76.4	23.6
3	склон slope	40	40	5	30	2423	-1.5	143.9	48.5	3.9

Примечание. ЦП – ценопопуляция; ОПП – общее проективное покрытие; ПП – проективное покрытие *Thymus mongolicus*; среднегодовые значения климатических параметров: BIO – температура, °C; Prec – количество осадков, мм; nPrec – количество дней с осадками; SSS – высота снежного покрова, см. Средние значения климатических параметров даны за 2012–2021 гг.

Note. CP – coenopopulation; TPCD – total projective cover of herbage; PCD – projective cover of *Thymus mongolicus*; average annual values of climate parameters: BIO – temperature, °C; Prec – precipitation, mm; nPrec – number of days with precipitation; SSS – height of snow cover, cm. The average values of climate parameters are given for the 2012–2021.

Таблица 2. Счетные единицы *Thymus mongolicus* в разных онтогенетических состояниях
Table 2. *Thymus mongolicus* individuals in different ontogenetic states

ЦП CP	Генеты/Genets			Раметы/Ramets	
	Первичный побег Primary shoot	Первичный куст Primary bush	Куртина Clump	Парциальный куст Partial bush	Система парциальных кустов System of partial bushes
1	j	<i>im, ss, s</i>	<i>v, g₁, g₂, g₃</i>	<i>im, ss, s</i>	<i>v, g₁, g₃</i>
2		<i>im, v, s</i>	<i>g₁, g₂, g₃</i>	<i>g₁, s</i>	<i>g₂, g₃</i>
3		<i>im, g₃, ss, s</i>	<i>v, g₁, g₂</i>	<i>im, v, g₁, g₃, ss, s</i>	<i>g₂</i>

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетические состояния: j – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – зрелое генеративное, *g₃* – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

Note. CP – coenopopulation; ontogenetic states: j – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g₁* – young generative, *g₂* – mature generative, *g₃* – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile.

эффективности (“омега”, ω) (Uranov, 1975; Zhivotovskiy, 2001). Тип ценопопуляции установлен по классификации “дельта-омега” (Zhivotovskiy, 2001). Экологическая плотность ценопопуляции рассчитана как число особей на единицу обитаемого пространства, средняя плотность – число особей на пространство, занятое всей ЦП (особь/м²) (Odum, 1986).

Для изучения взаимосвязей между признаками ценопопуляции (доля особей каждого онтогенетического состояния), условиями окружающей среды (рельеф, крутизна склона, экспозиция склона, климатические параметры), общим проективным покрытием травостоя и проективным покрытием вида применили метод непараметрического анализа, а именно коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s) ($n = 48$) (Siegel, Castellan, 1988).

Для оценки изменчивости признаков ценопопуляций в разные годы исследования была выбрана ЦП 1. Использован материал, собранный в

2012 и 2021 гг. При сравнении онтогенетической структуры ЦП учитывали экологическую и среднюю плотность ЦП в разные годы исследования, индекс старения (I_{CT}) (Glotov, 1998), индекс возрастности, индекс восстановления ЦП (I_B) (Zhukova, 1995) и коэффициент скорости развития ЦП (V_{Δ}) (Zhukova, Zaugol'nova, 1985). Рассчитано среднее значение всех признаков, для экологической и средней плотности рассчитан также коэффициент вариации, для индексов старения, возрастности и восстановления – доверительный интервал с $P = 0.95$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Онтогенетическая структура ценопопуляций. Исследование показало, что развитие особей *T. mongolicus* в изученных ЦП отличается от типичного развития особей тимьянов неявинопольноцентрической биоморфы (Talovskaya, Cheryomushkina, 2017). Выявлена поливариантность, ко-

Таблица 3. Распределение особей *Thymus mongolicus* по онтогенетическим группам и демографические показатели ценопопуляций
Table 3. Distribution of *Thymus mongolicus* individuals according to ontogenetic groups, and demographic indicators of coenopopulations

ЦП / CP	Онтогенетические группы, % Ontogenetic groups, %								$P_{\text{экол}}/P_{\text{экол}}$	$P_{\text{ср}}/P_{\text{авер}}$	ω	Δ	Тип ЦП Type of CP
	j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s					
1	3.1	8.7	21.2	44.1	5.0	14.6	2.9	0.4	13.5	10.9	0.63	0.34	Зреющая Maturing
2	7.5	4.8	25.8	43.9	12.3	4.7	—	0.9	19.4	15.3	0.63	0.25	Зреющая Maturing
3	—	16.1	26.3	25.4	2.9	2.9	17.1	9.3	40.8	14.6	0.48	0.38	Переходная Transitive

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; $P_{\text{экол}}$ – экологическая плотность, особь/м², $P_{\text{ср}}$ – средняя плотность, особь/м²; ω – индекс эффективности, Δ – индекс возрастности, тип ценопопуляции по классификации Л.А. Животовского (Zhivotovsky, 2001).

Note. CP – coenopopulation; ontogenetic states: j – juvenile, im – immature, v – virginal, g_1 – young generative, g_2 – mature generative, g_3 – old generative, ss – subsenile, s – senile; $P_{\text{экол}}$ – ecological density, ind./m², $P_{\text{авер}}$ – average density, ind./m², ω – efficiency index, Δ – age index, coenopopulation type according to L.A. Zhivotovsky's classification (Zhivotovsky, 2001).

торая связана с сокращением длительности онтогенеза и пропуском генеративных состояний.

В песчаной степи (ЦП 1) онтогенез особи длится не более 10 лет, самым продолжительным является зрелое генеративное состояние – 2–3 года. Скелетные оси и побеги интенсивно укореняются, образуя поверхностную корневую систему. В связи со специфическими условиями местообитания (перевывание песка и недостаточное увлажнение его верхнего слоя) в молодом генеративном состоянии происходит партикуляция и начинается вегетативное размножение, которое становится преобладающим. Образовавшиеся раметы омоложены до виргинильного (имматурного) состояния. У отделившихся рамет отмечается сокращение длительности онтогенеза, пропуск зрелого генеративного состояния.

На остепненном лугу (ЦП 2) на выровненном участке длительность онтогенеза особей достигает 16 лет, зрелое генеративное состояние длится 5–6 лет. Вегетативное размножение начинается в зрелом генеративном состоянии в результате нормальной партикуляции, связанной с пересыханием участков скелетных осей между первичным и парциальными кустами. Раметы неглубоко омоложены до молодого генеративного состояния. Высокое общее проективное покрытие травостоя препятствует укоренению и вегетативному разрастанию взрослых особей, поэтому в старом генеративном состоянии особи находятся 1–2 года и затем отмирают.

В петрофитном высокогорном сообществе на осыпном склоне (ЦП 3) в результате механического повреждения скелетных осей и особи в целом, партикуляция усиливается и уже в виргинильном состоянии особь переходит к вегетативному размножению. Степень омоложения

рамет – до имматурного состояния. В зрелом генеративном состоянии особь полностью распадается на разновозрастные партикулы, часть из которых быстро переходит в старое генеративное или субсенильное состояние. В развитии рамет отмечается пропуск зрелого и старого генеративного состояний. Продолжительность онтогенеза семенной особи 12 лет, зрелого генеративного состояния – 3 года.

По соотношению особей разных онтогенетических групп все изученные ЦП *T. mongolicus* нормальные, полночленные и неполночленные. В ЦП 2 отсутствуют особи субсенильного, в ЦП 3 – особи ювенильного состояний (табл. 3). Онтогенетические спектры ЦП двух типов: бимодальный и левосторонний.

В ЦП 1, расположенной в песчаной степи, выявлен специфический характер пространственного расположения *T. mongolicus*: формируются группы из разновозрастных особей. Эти группы не перекрываются между собой и имеют четкие границы. Расстояние между ними может достигать 2 м. Установлено, что молодые особи (j – g_1), развивающиеся внутри группы под пологом материнского растения, где удерживается почвенная влага, более жизнеспособны. Замечено, что у расположенных одиночно особей из-за перевывания песка и недостатка влаги происходит обнажение корневой системы и их гибель.

В ЦП 1 формируется бимодальный тип онтогенетического спектра с абсолютным максимумом на особях молодого генеративного состояния (44.1%). Также в ЦП 1 отмечается высокая доля прегенеративных особей (33.0%). Накопление молодых особей в ЦП связано с интенсивным вегетативным размножением. Преобладание молодых генеративных особей обуславливает высокое значение индекса эффективности ($\omega = 0.63$) и

зреющий тип ценопопуляции. Выявлена положительная корреляция между количеством молодых особей и факторами окружающей среды, т.е. их количество увеличивается при увеличении количества осадков в вегетационный сезон и высоты снежного покрова, а также при увеличении проективного покрытия травостоя ($r_s = 0.408$; $p < 0.05$). Вместе с этим, из-за увеличения проективного покрытия травостоя происходит накопление старых особей и формируется второй максимум в правой части спектра.

В ЦП 2, в условиях остепненного лугового сообщества при высоком общем проективном покрытии травостоя (до 70%), пространственное расположение особей вида равномерное, скопления не образуется. Формируется левосторонний тип онтогенетического спектра, с максимумом на группе молодых генеративных особей. По классификации “дельта-омега” ЦП зреющего типа. Накопление молодых генеративных особей осуществляется как семенным, так и вегетативным путем. Установлено, что на прорастание семян и развитие молодых растений благоприятно влияют условия обитания. Выявлена их положительная взаимосвязь с такими факторами как степень увлажнения ($r_s = 0.407$; $p < 0.05$), выровненный рельеф ($r_s = 0.369$; $p < 0.05$), высота снежного покрова ($r_s = 0.408$; $p < 0.05$), общее проективное покрытие травостоя ($r_s = 0.308$; $p < 0.05$). Эти же условия оказывают обратный эффект на особи старого состояния (g_3-s). Установлена обратная корреляция между количеством старых особей (g_3, s) и проективным покрытием ($r_s = -0.544$; $p < 0.05$), увлажнением и величиной снежного покрова ($r_s = -0.446$; $p < 0.05$), числом дней с осадками в течение вегетационного сезона ($r_s = -0.518$; $p < 0.05$). Быстрое отмирание старых особей обуславливает резкий спад в правой части спектра.

В ЦП 3, в петрофитном сообществе на крутом склоне (угол уклона 40°) с подвижным каменистым субстратом, так же как в ЦП 1, пространственное размещение особей групповое, но расстояние между группами меньше, до 40 см. Кроме этого, экологическая плотность ЦП 3 в 3 раза выше. Молодые особи сосредоточены внутри групп под пологом взрослых растений. Практически в равном количестве в ЦП 3 накапливаются виргинильные и молодые генеративные особи (26.3 и 25.4% соответственно). На долю виргинильных особей приходится абсолютный максимум спектра, локальный – на долю субсенильных (17.1%). Формируется бимодальный тип онтогенетического спектра. Такое распределение онтогенетических групп связано с: 1) ранней партикуляцией особей, приводящей к вегетативному размножению уже в виргинильном состоянии; 2) непродолжительным зрелым генеративным состоянием, которое завершается распадом куртины на

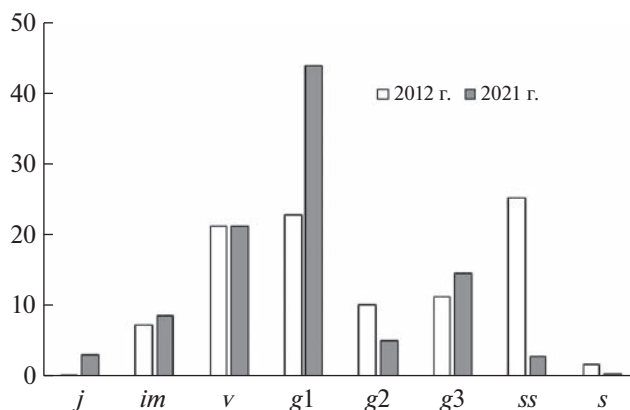


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляции 1 *Thymus mongolicus* в разные годы исследования. По оси X – онтогенетические состояния, по оси Y – количество особей на единицу площади, % от общего числа.

Fig. 1. Ontogenetic spectra of the *Thymus mongolicus* cenopopulation 1 in different years of the study. X-axis: ontogenetic states; Y-axis: number of plants per unit area, % of the total number.

быстро стареющие раметы. Статистический анализ показывает взаимосвязь крутизны склона и высокой доли особей вегетативного происхождения ($r_s = 0.544$; $p < 0.05$). Напротив, количество особей семенного происхождения находится в обратной зависимости от крутизны склона ($r_s = -0.408$; $p < 0.05$). Раметы характеризуются низкой жизнеспособностью, они быстро переходят в старое состояние. По классификации “дельта-омега” ЦП 3 переходного типа.

Изменение структуры и демографических показателей ценопопуляции в условиях песчаной степи за 10 лет. Сравнительный анализ данных, полученных в 2012 г. в ЦП 1 (Kolegova, Cheryomushkina, 2015), с современными данными показал незначительные изменения в распределении онтогенетических групп и сходство типов онтогенетических спектров (рис. 1).

Накопление молодых особей и подъем в спектрах в разные годы приходится на группу молодых генеративных особей. Во многом это обусловлено особенностями развития особей *T. mongolicus* в песчаных степях (интенсивное вегетативное размножение, омоложение рамет). Однако, абсолютный максимум ЦП в 2012 г. отмечен на группе субсенильных особей, которые за счет хорошо развитой корневой системы способны длительное время удерживаться в песчаном субстрате. Их накопление в ЦП (25.4% от всего количества) обусловило высокое значение индекса возрастности и переходный тип ЦП (табл. 4).

Увеличение общего проективного покрова травостоя (с 15% в 2012 г. до 30% в 2021 г.) свидетельствует о зарастании песков и их закреплении

Таблица 4. Демографические показатели ценопопуляции в разные годы исследования
Table 4. Demographic indicators of the coenopopulation in different years of the study

Год Year	$P_{\text{экол}}/P_{\text{экол}}$		$P_{\text{ср}}/P_{\text{ср}}$		$I_{\text{в}}/I_{\text{г}}$	$I_{\text{ст}}/I_{\text{а}}$	Δ	V_{Δ}
	М	V	М	V				
2012	87.3	51.6	78.6	64.5	0.66 ± 0.02	0.25 ± 0.05	0.45 ± 0.03	—
2021	13.5	100.6	10.9	120.8	0.81 ± 0.04	0.09 ± 0.04	0.34 ± 0.05	0.011

Примечание. $P_{\text{экол}}$ – экологическая плотность, особь/м², $P_{\text{ср}}$ – средняя плотность, особь/м², M – средняя арифметическая, V – коэффициент вариации, %, $I_{\text{в}}$ – индекс восстановления, $I_{\text{ст}}$ – индекс старения, Δ – индекс возрастности, V_{Δ} – коэффициент скорости развития ценопопуляции; для индексов $I_{\text{в}}$, $I_{\text{ст}}$ и Δ приведены среднее арифметическое значение и доверительный интервал.

Note. $P_{\text{экол}}$ – ecological density, ind./m², $P_{\text{ср}}$ – average density, ind./m², M – arithmetical average, V – coefficient of variation, %, $I_{\text{в}}$ – recovery index, $I_{\text{а}}$ – aging index, Δ – age index, V_{Δ} – the rate of population development, the average and standard deviation are given for indexes $I_{\text{в}}$, $I_{\text{а}}$ and Δ .

(рис. 2). Это благоприятно для молодых особей, абсолютный максимум формируется в левой части спектра. Незначительный подъем на группе старых генеративных (14.6%) и преобладание молодых (73.9%) особей, а также снижение индекса возрастности привело к изменению типа ЦП на зреющую в 2021 г.

Показатель коэффициента скорости развития ЦП 1 за 10 лет исследования ($V_{\Delta} = -0.011$) свидетельствует об ее омоложении в результате интенсивной партикуляции в молодом и зрелом генеративном состояниях. В ценопопуляции происходит накопление в основном молодых генеративных особей (как семенного, так и вегетативного происхождения) и подроста ($I_{\text{в}}$ до 0.81). Экологическая и средняя плотность ценопопуляции за время наблюдения снизилась в 7 раз. Сократилось количество старых особей в 2021 г., о чем свидетельствует индекс старения (табл. 4), а также количество зрелых генеративных особей (в 2012 г. – 10.2%, а в 2021 г. – 5.0%). Выявлена положительная связь между долей зрелых генеративных особей и экологической плотностью

ценопопуляции ($r_s = 0.834$; $p < 0.05$). Вместе с этим, в 2021 г. отмечается резкое колебание числа особей, как на отдельных площадках, так и во всей ценопопуляции, коэффициент вариации превышает 100%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение ценопопуляции как сложной системы, характеризующейся изменением организменных и популяционных параметров, позволяет выявить особенности популяционного поведения вида в разных эколого-ценотических условиях обитания (Zaugol'nova, 1994; Zhukova, 1995). Ранее нами установлено, что для неявиополицентрических видов тимьянов в сообществах петрофитных степей характерны следующие особенности развития: наличие семенного и вегетативного размножения; начало вегетативного размножения в зрелом генеративном состоянии; неглубокое омоложение рамет (до молодого генеративного состояния); длительное зрелое генеративное состояние; партикуляция в старом генеративном состоянии, что обуславливает накопление в ЦП

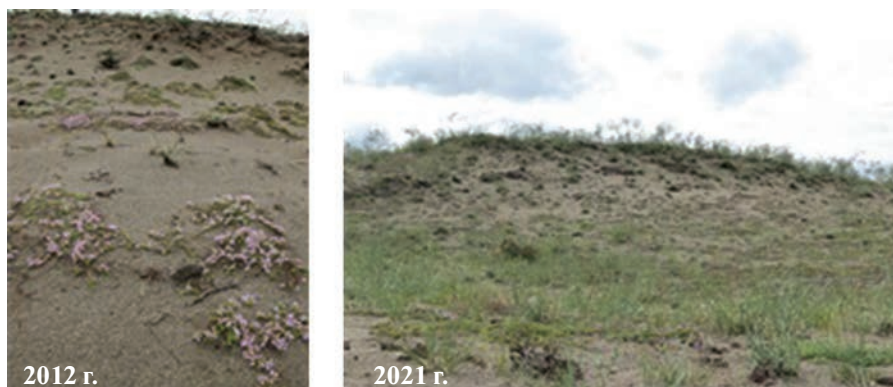


Рис. 2. Ценопопуляция *Thymus mongolicus* в песчаной степи (Центральная Тувинская котловина) в разные годы исследования (фото В.А. Черемушкиной (2012 г.), Е.Б. Таловской (2021 г.)).

Fig. 2. Coenopopulation of *Thymus mongolicus* in the sandy steppe (Central Tuva Depression) in different years of the study (photo of 2012 by Vera Cheryomushkina, that of 2021 by Evgeniya Talovskaya).

молодых и старых особей и бимодальность онтогенетического спектра (Talovskaya, Cheryomushkina, 2017).

Исследование показало, что адаптация особей *T. mongolicus* к разным эколого-ценотическим условиям выражается в поливариантности их развития. В ЦП 1 в песчаной степи онтогенез особей непродолжительный, отмечается выпадение зрелого генеративного состояния и ранняя партикуляция, приводящая к вегетативному размножению уже в виргинильном состоянии. Накопление молодых особей в песчаной степи происходит под пологом материнского растения и обусловлено благоприятным режимом увлажнения, накопление старых – конкуренцией за ресурсы среды. В ЦП 3 в условиях петрофитной высокогорной степи отмечается сходство онтогенеза, однако накопление молодых и старых особей обусловлено крутизной склона и усилением механического повреждения скелетных осей. Поливариантность развития особей в ЦП 1 и 3 способствует накоплению молодых и старых особей и сохранению бимодального типа онтогенетического спектра.

В ЦП 2 на остепненном лугу начальные этапы развития особей *T. mongolicus* соответствуют этапам, ранее описанным для неявнополицентрических тимьянов, при этом выявлены факторы, обуславливающие накопление молодых особей в ценопопуляции: увлажнение, выровненный рельеф, высота снежного покрова, общее проективное покрытие травостоя. Поливариантность развития особей в ЦП 2 выражается в сокращении длительности старого генеративного состояния и быстром отмирании старых особей. Флуктуационный характер развития ЦП 2 на остепненном лугу при высоком общем проективном покрытии травостоя определяется изменениями, при которых меняется тип онтогенетического спектра с бимодального на левосторонний и резко сокращается доля особей старого состояния.

Сравнение ряда демографических параметров ЦП 1 за 10 лет (2012–2021 гг.) показало, что ее онтогенетическая структура испытывает незначительные флуктуации, которые выражаются в чередовании процессов старения (в 2012 г.) и омоложения (в 2021 г.). Омоложение ценопопуляции в 2021 г. происходит за счет интенсивной партикуляции в молодом и зрелом генеративных состояниях и совпадает с более благоприятным режимом увлажнения. Выявленные черты не приводят к смене типа ценопопуляции и свидетельствуют об ее устойчивом состоянии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У особей *T. mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания в Тыве (Центрально-Тувинская котловина, берег р. Малый Енисей,

хребет Западный Танну-Ола) проявляется поливариантность развития, связанная с сокращением длительности онтогенеза или отдельными онтогенетическими состояниями, вегетативным размножением и омоложением рамет. Выявлены основные факторы экотопа, приводящие к возникновению поливариантности: в песчанной степи – режим увлажнения, в высокогорной петрофитной степи – крутизна склона. В ценопопуляциях происходят колебания доли молодых и старых особей, тип онтогенетического спектра бимодальный. На остепненном лугу поливариантность развития особей зависит от режима увлажнения и общего проективного покрытия травостоя. В ценопопуляции меняется тип онтогенетического спектра с бимодального на левосторонний и резко сокращается доля особей старого состояния. Изменения признаков ценопопуляций, обусловленные особенностями развития особей в конкретных условиях обитания, следует рассматривать в качестве организменных и популяционных механизмов адаптации, поддерживающих устойчивое состояние ценопопуляций *T. mongolicus* в условиях Тывы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9, а также в рамках проекта № FSUS-2021-0012 “Экосистемы травяных сосновых и мелколиственных лесов как регуляторы азотного и углеродного баланса в лесостепном ландшафте Западной Сибири”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. – *Frontiers in Plant Science*. 5: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- Das D.S., Rawat D.S., Maity D., Dash S.S., Sinha B.K. 2020. Species richness patterns of different life-forms along altitudinal gradients in the Great Himalayan National Park, Western Himalaya, India. – *Taiwania*. 65: 154–162. <https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.154>
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. Wiley. 550 p.
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. – *International Journal of Climatology*. 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. – В сб.: *Материалы II Всерос. популяцион. семинара “Жизнь популяций в гетерогенной среде”*. Йошкар-Ола. С. 146–149.

- Harper J.L., White J. 1971. The dynamics of plant populations. — In: Dynamics of populations proceedings of the advanced study institute on “Dynamics of numbers in populations”. Wageningen. P. 41–63.
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis report: contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Intergovernmental panel on climate change, Geneva, Switzerland. <https://www.ipcc.ch/report/ar5/>
- [Klokov] Клоков М.В. 1954. Род *Thymus* L. — Тимьян. — В кн.: Флора СССР. Т. 21. М., Л. С. 470–591.
- Korotkov V.N. 2017. Basic concepts and methods of restoration of natural forests in Eastern Europe. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-1>
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2015. Ontogenetic structure and assessment of state of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) coenopopulations in Southern Siberia. — Contemporary Problems of Ecology. 8 (2): 155–161. <https://doi.org/10.1134/S1995425515020079>
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. М. 2. 376 с.
- Orlovsky N.S., Zonn I.S., Kostianoy A.G., Zhiltsov S.S. 2019. Climate change and water resources in Central Asia. — The Herald of the Diplomatic Academy of the MFA of Russia. Russia and the World 1. P. 57–75.
- [Revushkin] Ревушкин А.С. 1988. Высокогорная флора Алтая. Томск. 320 с.
- gp5.ru. Погода в 243 странах мира. https://gp5.ru/Погода_в_мире (дата обращения: 03.03.2022).
- [Samdan, Kurbatskaya] Самдан А.М., Курбатская С.С. 2011. Флора и растительность песчаных ландшафтов Тывы. — В сб.: Матер. Всерос. конф. “Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы”. Санкт-Петербург. Т. 1. С. 225–227.
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York. 312 p.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 2010. Основные понятия экологии экосистем с позиции популяционной парадигмы. — В сб.: Матер. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием “Принципы и способы сохранения биоразнообразия”. Йошкар-Ола. С. 46–48.
- [Smirnova, Toropova] Смирнова О.В., Торопова Н.А. 2016. Потенциальная растительность и потенциальный экосистемный покров. — Успехи современной биологии. 136 (2): 199–211.
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2017. State of *Thymus* coenopopulations in the southern Siberia. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-4>
- Talovskaya E.B., Komarevtseva E.K. 2021. Morphogenesis of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia. — In: BIO Web Conf. “Problems of Industrial Botany of Industrially Developed Regions 2021”. 31. 00027. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213100027>
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 216 с.
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 216 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zhivotovsky] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б. 1985. Введение. — В кн.: Динамика ценопопуляций. М. С. 3–9.

STATE OF COENOPOPULATIONS OF *THYMUS MONGOLICUS* (LAMIACEAE) DEPENDING ON ENVIRONMENTAL CONDITIONS

E. B. Talovskaya^{a,b,#}, V. A. Cheryomushkina^{a,##}, A. Yu. Astashenkov^{a,b,###}, and N. I. Gordeeva^{a,####}

^aCentral Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

^bNovosibirsk National Research State University
Pirogova Str., 2, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]e-mail: kolegova_e@mail.ru

^{##}e-mail: cher.51@mail.ru

^{###}e-mail: astal@bk.ru

^{####}e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

The application of the concept of population organization of ecosystems is an integral part in assessing the state of plant populations, as well as in modeling the response of vegetation to climate change. In this regard, it is especially important to focus on the plant species which are widespread in different habitat conditions, the study of their populations will reveal the range of adaptive capabilities of the species at different levels of organization (organismic, populational). One of such species is *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., an implicitly polycentric dwarf shrub, widely distributed in different environmental conditions of Tuva. The aim of the work is to study the features of the development and ontogenetic structure of *T. mongolicus* coenopopulations in different environmental conditions of Tuva.

Three coenopopulations (CP) were studied: in a sandy steppe on a plain (51°34'55.6"N, 94°21'25.5"E), in a steppified meadow along the river bank (51°18'26.4"N, 95°50'45.7"E), in a petrophytic high-altitude steppe on a talus slope (50°31'55.6"N, 91°07'25.5"E). The polyvariance of individual development, the ontogenetic structure of CP, the type of the ontogenetic spectrum of CP, the type of CP, the ecological and average density of CP, demographic parameters (recovery index, aging index, efficiency and age indexes, the rate of population development) were analyzed (Uranov, 1975; Tsenopopulatsii..., 1976, 1988; Zhukova, 1995; Zhi-votovskiy, 2001). The variability of population traits in different years of the study (2012 and 2021) was analyzed in the CP in the sandy steppe. Spearman's correlogram was used to study the interrelationships between the traits of coenopopulations and environmental conditions.

In this research we revealed that a bimodal type of the ontogenetic spectrum with an absolute maximum on individuals of the young generative state (44.1%) is formed in the CP located in the sandy steppe. According to the peculiarities of the *T. mongolicus* development in the conditions of sandy steppes, the accumulation of individuals of a young generative state is associated with intensive vegetative reproduction. It was also revealed that their number increases with an increase in the amount of precipitation during the growing season, the height of the snow cover and the projective cover of the herbage. Due to increased competition for environmental resources, later on there is a rapid transition of young generative individuals to the old generative state, a second maximum is formed in the right part of the spectrum. The bimodal type of the ontogenetic spectrum is also formed in the CP located in the conditions of a petrophytic community on a steep slope (angle 40°) with a mobile rocky substrate. Virginal and young generative individuals accumulate in almost equal numbers (26.3% and 25.4%, respectively). Statistical analysis shows a relationship between the slope steepness and a high proportion of individuals of vegetative origin, and on the contrary, the number of individuals of seed origin is in inverse relation to the slope steepness. Ramets are characterized by low viability, they quickly pass into a subsenile state. In the CP in the conditions of a steppified meadow community, a left-sided type of the ontogenetic spectrum is formed. The maximum in the spectrum is accounted for young generative individuals. A strong positive relationship was revealed between the number of young individuals and such factors as the amount of precipitation during the growing season, leveled relief, static soil substrate, snow cover height, total projective cover of the herbage.

It is established that fluctuations occurring in different years in the CP located in the sandy steppe are expressed in the alternation of the processes of aging (in 2012) and rejuvenation (in 2021). The rejuvenation of the CP in 2021 occurs due to intensive particulation in young and mature generative states and coincides with a more favorable humidification regime. In addition, there is a decrease in ecological and average density due to a decrease in the proportion of old individuals over the past 10 years.

The revealed changes in the characteristics of coenopopulations due to the peculiarities of the development of individuals in specific habitat conditions should be considered as organismic and populational adaptation mechanisms that support the stable state of *T. mongolicus* coenopopulations in Tuva.

Keywords: biomorph, coenopopulation, ontogenetic structure, habitat conditions, *Thymus*

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out with the support from the project of the State Assignment of Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (No. AAAA21-121011290026-9), and partially with the support of the FSUS-2021-0012 project "Ecosystems of grassy pine and small-leaved forests as regulators of nitrogen and carbon balance in the forest-steppe landscape of Western Siberia".

REFERENCES

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. — *Frontiers in Plant Science*. 5: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- Das D.S., Rawat D.S., Maity D., Dash S.S., Sinha B.K. 2020. Species richness patterns of different life-forms along altitudinal gradients in the Great Himalayan National Park, Western Himalaya, India. — *Taiwania*. 65: 154–162. <https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.154>
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. Wiley. 550 p.
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. — *International Journal of Climatology*. 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On the assessment of the parameters of the age structure of plant populations]. — In: *Materials II Vseros. population. seminar "The life of populations in a heterogeneous environment"*. Yoshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Harper J.L., White J. 1971. The dynamics of plant populations. — In: *Dynamics of populations proceedings of the advanced study institute on "Dynamics of numbers in populations"*. Wageningen. P. 41–63.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis report: contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Intergovernmental panel on climate change, Geneva, Switzerland. <https://www.ipcc.ch/report/ar5/>
- Klokov M.V. 1954. Rod *Thymus* L. — Tim'yan [Genus *Thymus* L.]. — In: *Flora SSSR*. Vol. 21. Moscow; Leningrad. P. 470–590 (In Russ.).

- Korotkov V.N. 2017. Basic concepts and methods of restoration of natural forests in Eastern Europe. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-1>
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2015. Ontogenetic structure and assessment of state of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) coenopopulations in Southern Siberia. — Contemporary Problems of Ecology. 8 (2): 155–161. <https://doi.org/10.1134/S1995425515020079>
- Odum Yu. 1986. Ekologiya [Ecology]. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Orlovsky N.S., Zonn I.S., Kostianoy A.G., Zhiltsov S.S. 2019. Climate change and water resources in Central Asia. — The Herald of the Diplomatic Academy of the MFA of Russia. Russia and the World 1. P. 57–75.
- Revyshkin A.S. 1988. Vysokogornaya flora Altaya [Alpine flora of Altai]. Tomsk. 320 p. (In Russ.).
- Rp5.ru. Weather for 243 countries of the world. https://rp5.ru/Weather_in_the_world (accessed: 3 March 2022).
- Samdan A.M., Kurbatskaya S.S. 2011. Flora and vegetation of sandy landscape in Tuva. — In: Mater. vseros. konf. “Otechestvennaya geobotanika: osnovnye vekhi i perspektivy”. Sankt-Petersburg. Vol. 1. P. 225–227 (In Russ.).
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York. 312 p.
- Smirnova O.V. 2010. Osnovnye ponyatiya ekologii s pozitsii populyatsionnoy paradigmy [Basic concepts of ecosystem ecology from the perspective of the population paradigm.]. — In: Mater. IV vseros. nauch. konf. s mezhdunarodnym uchastiem “Principles and methods of biodiversity conservation”. Ioshkar-Ola. P. 46–48 (In Russ.).
- Smirnova O.V., Toropova N.A. 2016. Potential vegetation and potential ecosystem cover. — Uspekhi sovremennoy biologii. 136 (2): 199–211 (In Russ.).
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2017. State of *Thymus* coenopopulations in the southern Siberia. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-4>
- Talovskaya E.B., Komarevtseva E.K. 2021. Morphogenesis of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia. — In: BIO Web Conf. “Problems of Industrial Botany of Industrially Developed Regions 2021”. 31. 00027. <https://doi.org/10.1051/bio-conf/20213100027>
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plant (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plant (basic concepts and structure)]. 1988. Moscow. 182 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocoenopopulation as a function of time and energy wave processes]. — Biologicheskie nauki. 2: 7–34 (In Russ.).
- Zaugol’nova L.B. 1994. Struktura populyatsii semennykh rasteniy i problemy ikh monitoringa [Structure of seed plant population and related monitoring problems]: Abstr. Doct. Diss. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. — Russian Journal of Ecology. 1: 3–7 (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn’ rasteniy [Population life of plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Zaugol’nova L.B. 1985. Vvedenie [Introduction]. — In: Dinamika tsenopopulyatsii. Moscow. P. 3–9 (In Russ.).