

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LIMONIUM GMELINII* (PLUMBAGINACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ ХАКАСИЯ

© 2023 г. И. Н. Барсукова^{1, *}, В. А. Черемушкина²

¹Хакасский государственный университет, им. Н.Ф. Катанова, г. Абакан, Россия

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

*e-mail: saphronovairina@mail.ru

Поступила в редакцию 14.04.2023 г.

После доработки 25.04.2023 г.

Принята к публикации 25.05.2023 г.

Изучена онтогенетическая структура и дана оценка состояния 4-х ценопопуляций галофита *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze (Plumbaginaceae) в Республике Хакасия. Установлено, что исследованные ценопопуляции развиваются устойчиво. В солонцеватой степи, в условиях низкого общего проективного покрытия и достаточного увлажнения, формируется левосторонний тип онтогенетического спектра; на слабозасоленном или почти незасоленном (массовая доля солей в сухой почве не превышала 0.03%) субстрате задернованных степных и луговых сообществ при разных режимах увлажнения — центрированный онтогенетический спектр. На основе комплекса организменных и популяционных признаков установлено, что своего оптимального состояния особи и ценопопуляции *L. gmelinii* достигают на слабозасоленных и практически незасоленных почвах в холоднополынно-злаковой и полынной настоящих степях. В условиях разнотравно-вейникового остепненного луга при слабом засолении, но сильном задернении и недостатке влаги, оптимум не наблюдается, уровень состояния ценопопуляции существенно снижается. При сильном засолении почвенного субстрата, слабой конкуренции со стороны сопутствующих видов и достаточном увлажнении сумма баллов организменных и популяционных признаков имеет среднее значение.

Ключевые слова: *Limonium gmelinii*, галофиты, онтогенетическая структура, состояние, засоленные местообитания, степные сообщества, луговые сообщества, Республика Хакасия

DOI: 10.31857/S0033994623030056, **EDN:** SAESYZ

Исследования биологии и популяционной организации отдельных видов растений на территории Республики Хакасия, проводятся долгое время [1–9]. Несмотря на это, растения засоленных местообитаний остаются практически не изученными в популяционно-онтогенетическом отношении. Учитывая, что виды галофитных сообществ выступают своеобразным индикатором “качества среды” и позволяют отследить процессы изменения экологической обстановки региона [10], изучение состояния их природных ценопопуляций крайне актуально и становится одним из решающих аспектов в сохранении биологического разнообразия.

Исследование посвящено изучению характерного галофита Хакасии из семейства Plumbaginaceae (Свинчатковые) — кермеку Гмелина *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze (рис. 1). Это многолетнее травянистое каудексообразующее поликарпическое растение с розеточной симподиальной моделью побегообразования [12]. Большая часть ареала *L. gmelinii* находится на территории России, где он занимает пространство от бассейна нижней

Волги на западе до Байкальской Сибири на востоке [13, 14]. Вне России произрастает в юго-восточной части Средней Европы, Казахстане, Кыргызстане, Западном Китае и Монголии [15, 16]. *L. gmelinii* — эугалофит, эвритопный вид, предпочитающий солончаковатые луга, берега соленых озер и морские побережья, засоленные понижения [14, 17, 18]. В Сибири наиболее часто встречается на галофитных вариантах солонцеватых остепненных лугов лесостепной зоны, в разнотравно-полынно-мелкодерновинных солонцеватых степях степной и южной части лесостепной зон. Входит в состав ассоциаций *Limonio gmelini*–*Phleetum phleoides* (*Artemisia nitrosa* Weber ex Stechm., *A. laciniata* Willd., *Limonium gmelinii*, *Puccinellia tenuissima* (Krecz.) Pavlov), *Limonio gmelini*–*Stipetum capillatae* (*Artemisia nitrosa*, *Limonium gmelinii*, *Puccinellia tenuissima*) [19]. Отмечен во флористически бедных сообществах ассоциации *Suaedetum corniculatae* Burzeva in Mirkin et al. 1992 (*Suaeda corniculata* (C. A. Mey.) Bunge, *Artemisia nitrosa*, *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Plantago salsa* Pall.) вокруг озер в виде небольших групп в местах выпаса

в депрессиях на лугово-солончаковых почвах и солончаках, а также на участках солончаков среди орошаемых лугов [20].

В литературе представлены сведения об анатомическом строении эпидермы листьев и стеблей *L. gmelinii* [21, 22], морфологической изменчивости надземных частей растения [23, 24], а также его биологически активных веществах [25, 26]. Описание жизненной формы и онтогенеза *L. gmelinii*, изучение онтогенетической структуры его ценопопуляций ранее было проведено в условиях Алтайского края А.Ю. Асташенковым и А.В. Гребенюком [12]. Сведения о структуре и состоянии ценопопуляций вида на территории Республики Хакасия отсутствуют.

Цель работы — изучение онтогенетической структуры и состояния ценопопуляций *L. gmelinii* в Республике Хакасия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В Усть-Абаканском и Алтайском р-нах Хакасии в 2022 г. было исследовано четыре ценопопуляции (ЦП) *L. gmelinii*. Согласно геоботаническому районированию республики, эти районы относятся к Приабаканскому степному и Койбальскому предгорно-степному округам провинции Минусинской котловины и характеризуются засушливым континентальным климатом (средняя температура июля 18.6 °С, января –20 °С) со среднегодовым количеством осадков от 250 до 350 мм [27]. Геоботанические описания сообществ выполняли по общепринятой методике [28]. Латинские названия видов растений приведены согласно сводке The Plant List [29]. Тип и степень засоленности почв определяли с помощью почвенной экспресс-лаборатории “Крисмас+”. Определение pH солевой почвенной вытяжки выполняли при помощи электронного pH метра Testo 206.

ЦП 1 — Усть-Абаканский р-н, окр. с. Капчалы, небольшое возвышение на берегу оз. Камышовое с юго-западной стороны. Кермеково-чиевая солонцеватая степь (*Stipa splendens* Trin., *Limonium gmelinii*). Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя — 40%, проективное покрытие (ПП) *L. gmelinii* — 10%, на долю открытых участков почвы приходилось до 45%. Тип засоления сульфатный (массовая доля сульфатов в сухой почве — 1.73%). Уровень pH почвенного раствора — 8.89 (щелочная среда).

ЦП 2 — Алтайский р-н, окр. с. Подсинее, выровненный участок в 25–50-ти м от проезжей части дороги. Разнотравно-вейниковый оstepенный луг (*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Limonium gmelinii*, *Achillea asiatica* Serg., *Linaria vulgaris* Mill). ОПП травостоя до 70%, ПП вида — 15%, открытые участки почвы — 16%. Почва слабозасоленная (массовая доля сульфатов, хлоридов и гид-



Рис. 1. *Limonium gmelinii* (автор фотографии: А.В. Гребенюк) [11].

Fig. 1. *Limonium gmelinii* (photo by A.V. Grebenjuk) [11].

рокарбонатов в сухой почве не более 0.12%), среда почвенного раствора слабощелочная (pH 7.36).

ЦП 3 — Усть-Абаканский р-н, окр. с. Московское, выровненный участок с небольшими понижениями в 1–1.5 км северо-западнее Хутора № 12. Холоднополюнно-злаковая настоящая степь (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Artemisia frigida* Willd.). ОПП травостоя — 65%, ПП вида — 15%, открытые участки почвы — 15%. Почва слабозасоленная (массовая доля сульфатов, хлоридов и гидрокарбонатов в сухой почве не превышала 0.10%), слабощелочная (pH 7.13).

ЦП 4 — Алтайский р-н, окр. д. Лукьяновка, в 100–150 м от оз. Малая Куринка. Полынная настоящая степь с доминированием *Artemisia frigida*. Вблизи растительного сообщества заросли *Spiraea hypericifolia* L. Изучаемый вид произрастал на открытом выровненном участке, его проективное покрытие не превышало 13%. ОПП травостоя — 50%, открытые участки почвы — 30%. Почвы практически незасоленные (массовая доля хлоридов, сульфатов и гидрокарбонатов в сухой почве не более 0.03%), среда почвенного раствора нейтральная (pH 6.97).

Структуру ценопопуляций изучали с использованием популяционно-онтогенетического подхода [30–36]. За счетную единицу принимали особь семенного происхождения. На основе сведений об онтогенезе *L. gmelinii*, представленных в работе А.Ю. Асташенкова и А.В. Гребенюка [12], выделены следующие онтогенетические состояния: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое генеративное (*g*₁), зрелое генеративное (*g*₂), старое генеративное (*g*₃), субсенильное (*ss*), сенильное (*s*). Онтогенетический спектр ЦП строили на основании данных, полученных с 10–17 площадок размером 1 м².

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП использовали общепринятые демографические показатели: индекс восстановления (*I*_в) — отношение числа особей прегенеративных онтогенетических состояний к числу особей генеративных состояний [36]; индекс генеративности (*I*_{ген}) — отношение числа особей генеративных состояний к сумме особей всех онтогенетических состояний [37]; индекс старения (*I*_{ст}) — отношение числа старых особей к сумме особей всех состояний [38]. Индекс возрастности определяли по формуле [32]:

$$\Delta = \frac{\sum_i m_i n_i}{N},$$

где m_i — возрастность особей i -го онтогенетического состояния, n_i — число особей i -го состояния, N — общее число особей в ценопопуляции; индекс эффективности [39] — по формуле:

$$\omega = \frac{\sum_i e_i n_i}{N},$$

где e_i — относительная эффективность потребления энергии особями i -го онтогенетического состояния, n_i — число особей i -го состояния, N — общее число особей в ценопопуляции.

Для определения типа ценопопуляций использовали классификацию “дельта–омега” Л.А. Животовского [39]. При расчете экологической плотности ЦП учитывали количество особей на единицу обитаемого пространства [40]. Для выявления межпопуляционных различий плотности ЦП применяли бутстреп-метод, а именно преобразование [38]:

$$X = \ln(n + 1),$$

где X — средняя плотность ценопопуляции, n — число растений на площадке.

Под эффективной плотностью ценопопуляций понимали число зрелых генеративных растений с нагрузкой на ресурсы среды, эквивалентной нагрузке ценопопуляции в целом. Для расчета эффективной плотности определяли сумму

эффективностей потребления энергии растениями разных онтогенетических состояний на единицу обитаемого пространства [39].

Состояние ЦП оценено по комплексу организменных и популяционных признаков согласно методике Л.Б. Заугольной [35]. В качестве организменных признаков были выбраны: число генеративных и вегетативных побегов (шт.), длина цветоноса (см), биомасса взрослой особи надземная и подземная (воздушно-сухая) (г), репродуктивное усилие (РУ) особи (%); в качестве популяционных признаков — доля особей прегенеративных состояний ($j-v$) (%), доля особей молодого и зрелого (g_1-g_2) генеративного состояний (%), общая биомасса особей (воздушно-сухая) на единицу площади (г/м²), плотность особей (экз./м²), эффективная плотность ценопопуляции (экз./м²). Все организменные параметры определяли у растений, находящихся в зрелом генеративном состоянии. Так как особи старого генеративного, субсенильного и сенильного состояний быстро погибают, эти онтогенетические группы не учитывали при оценке состояния ценопопуляций. Под репродуктивным усилием особи понимали долю массы генеративных органов от общей биомассы растений. При выборе признаков учитывались их информативность и сила корреляционного взаимодействия [41]. При проведении корреляционного анализа использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена [42].

Для общей оценки состояния ценопопуляций диапазон значений каждого признака разбивали на пять классов с присвоением балла; минимальный балл соответствовал минимальным показателям. Результаты представляли в виде лепестковой диаграмм. Состояние каждой исследованной ЦП оценивали на основе суммы баллов по каждому признаку. При сравнении величин организменных признаков достоверность различий определяли по t -критерию Стьюдента (95%-ный уровень значимости) [42].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ геоботанических описаний сообществ с участием *L. gmelinii*, гербарных коллекций Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, г. Москва (MSU), Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, г. Абакан (HGU) и литературных данных показал, что местообитания вида в Хакасии приурочены к засоленным почвам настоящих степей, остепненных и солончаковых лугов. Вид обладает довольно широкой экологической амплитудой и произрастает на почвах от практически незасоленных и слабозасоленных до солончаков, при среде поч-

венного раствора от нейтральной до щелочной (6.97–8.89). И.А. Цаценкин [43] также отмечал возможность произрастания вида в широком диапазоне эдафических условий: от особо бедных до сильносолончаковых почв.

У *L. gmelinii* на территории Хакасии, так же, как и в условиях Алтайского края [12], формируется компакнокустистая многоглавокаудексная жизненная форма (далее термины “биоморфа” и “жизненная форма” используются в качестве синонимов). При описании онтогенеза *L. gmelinii* установлено, что зрелые генеративные особи этой биоморфы представлены компактным разветвленным кустом. Побеги возобновления ди-, три- и полициклические. Они разворачиваются из почек последних метамеров розеточного побега или из почек предыдущего годовичного прироста. Нереализованные почки становятся спящими. Каудекс многоглавый компактный, состоит из системы симподиальных резидов разного порядка.

Онтогенез полный. Размножение особей осуществляется только семенным путем. Продолжительность их жизни не менее 20 лет. Однако в определенных условиях темпы развития меняются. Так, например, погодичная неустойчивость прибрежных экотопов и внезапный характер изменений режимов увлажнения и засоления приводят к значительному сокращению (до 2–5 лет) генеративного и отсутствию постгенеративного периодов. Продолжительность индивидуального развития в таких случаях не более 6–10 лет [12].

Исходя из биологических особенностей (быстрые темпы развития особей в прегенеративном и постгенеративном периодах, замедленные темпы развития в зрелом генеративном состоянии) и способа размножения вида, характерный онтогенетический спектр ЦП определяется нами как центрированный. Исследованные ЦП *L. gmelinii* по классификации Т.А. Работнова [31] относятся к нормальному типу, являются полночленными (ЦП 1) и неполночленными (ЦП 2–4). В неполночленных ЦП отсутствуют особи, находящиеся в ювенильном и/или субсенильном и сенильном состояниях. В зависимости от эколого-фитоценологических условий онтогенетическая структура ЦП *L. gmelinii* имеет различные варианты и отличается демографическими показателями.

В ЦП 1, изученной в условиях кермеково-чирковой солонцеватой степи на берегу озера, спектр левосторонний с абсолютным максимумом на особях виргинильного онтогенетического состояния (32.8%) (рис. 2). Периодические подтопления в весенний период приводят к низкому общему проективному покрытию травостоя (не превышает 40%) и разреженному расположению крупнотравянистого злака *Stipa splendens*. В условиях достаточного увлажнения на открытых участках почвы (до 45%) увеличивается вероятность появления

проростков, выживания ювенильных и имматурных особей вида и их последовательный переход в виргинильное онтогенетическое состояние. Индекс восстановления высокий ($I_v = 2.56$). Одновременно с этим повышенный уровень засоления и увлажнения вызывает быстрое старение и гибель взрослых особей *L. gmelinii* из-за процессов разложения подземной части, что находит отражение в онтогенетическом спектре, и, как следствие, определяет низкие значения индексов генеративности ($I_{ген} = 0.28$) и старения ($I_{ст} = 0.12$). Поскольку значительная доля растений не достигла зрелого генеративного состояния, индексы возрастности (Δ) и эффективности (ω) невысокие (0.24 и 0.42 соответственно). По классификации Л.А. Животовского “дельта–омега” [39] ЦП является молодой. Экологическая плотность в этих условиях – 18.2 экз./м². В ЦП особи распределены неравномерно – от 4 до 32 экз./м², что связано с расположением особей дерновинного злака *Stipa splendens*. Наибольшая плотность *L. gmelinii* наблюдается на незадернованных участках.

ЦП 2 сформировалась в сообществе разнотравно-вейникового остепненного луга, ЦП 3 и 4 – в условиях холоднопыльно-злаковой и пыльной настоящей степи. Общее проективное покрытие в этих сообществах варьировало от 50 до 70%, а проективное покрытие *L. gmelinii* не превышало 15%. ЦП 2–4 имеют абсолютный максимум на зрелых генеративных особях, доля которых составляет от 49 до 79% (рис. 2). Такой тип спектра обусловлен биологическими особенностями вида. Накопление особей в зрелом генеративном состоянии вызвано замедленными темпами их развития (время пребывания в зрелом генеративном состоянии может достигать 10 лет).

ЦП 2–4 по классификации “дельта–омега” относятся к зрелым: показатели возрастности и эффективности варьируют незначительно от 0.37 до 0.44 и от 0.79 до 0.91 соответственно. Индекс генеративности ($I_{ген} = 0.76–0.89$) гораздо выше, чем в ЦП 1, но участие прегенеративных особей ниже. Индекс восстановления не превышает 0.29. Отсутствие проростков, ювенильных и низкая доля имматурных особей *L. gmelinii* указывают на элиминацию этих групп и плохие условия для прорастания семян в предыдущие один–два года. На появление и развитие подростка неблагоприятное влияние оказывают эколого-фитоценологические условия. Так, на остепненном лугу в ЦП 2 появление всходов и развитие молодых растений *L. gmelinii* затруднено из-за доминирования *Calamagrostis purpurea* (до 20%) и накопления ветоши (до 14%).

Отрицательное влияние на развитие *L. gmelinii* оказывает недостаточное увлажнение. Так, в ЦП 4, изученной в пыльной настоящей степи, несмотря на наличие значительных по площади откры-

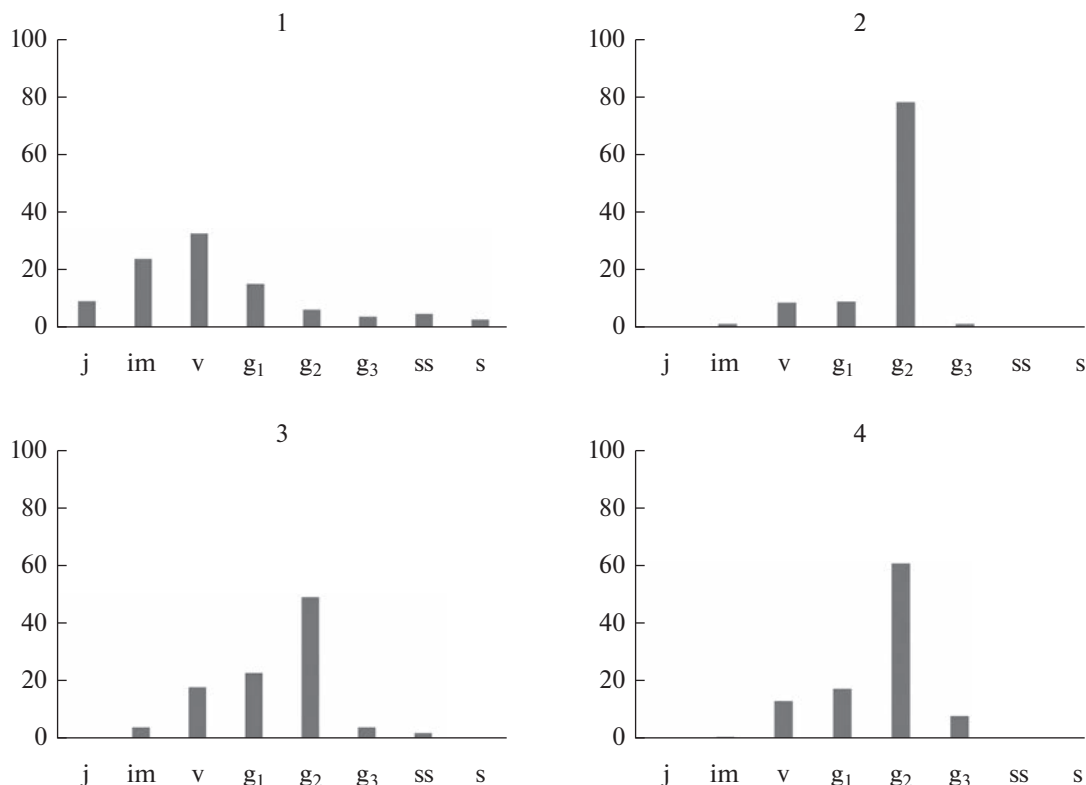


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Limonium gmelinii*. 1–4 – номер ценопопуляции. По горизонтали – онтогенетические состояния; по вертикали – доля особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях (%).
Fig. 2. Ontogenetic spectra of *Limonium gmelinii* coenopopulations. 1–4 – coenopopulation number. X-axis – ontogenetic states; y-axis – share of individuals of different ontogenetic states in coenopopulations (%).

тых участков почвы (до 30%), ювенильные и им-матурные особи единичны или совсем отсутствуют. При более благоприятных фитоценологических условиях, таких как снижение общего проективного покрытия и достаточное увлажнение, наблюдающееся в небольших понижениях (ЦП 3), доля имматурных особей *L. gmelinii* увеличивается. Некоторое накопление виргинильных и молодых генеративных растений *L. gmelinii* во всех ЦП связано с более длительным их развитием и последовательным переходом из одного состояния в другое. Быстрые темпы старения и отмирания особей в постгенеративном периоде часто приводят к пропуску онтогенетических состояний в правой части спектра, что отражается в пониженных значениях индекса старения (0.01–0.08).

Распределение особей *L. gmelinii* по площадкам так же, как и в ЦП 1, варьирует в широких пределах (ЦП 2 – от 3 до 24 экз./м²; ЦП 3 – от 6 до 24 экз./м²; ЦП 4 – от 7 до 29 экз./м²) и зависит от степени задернованности. При увеличении плотности злаков численность *L. gmelinii* снижается. Так, экологическая плотность в ЦП 2 уменьшается до 13.5 экз./м², в ЦП 3 – до 15.4 экз./м², а в ЦП 4 – до 15.2 экз./м². При этом в результате приведения

значений плотности по всем ЦП к нормальному распределению при помощи бутстреп-метода оказалось, что “генеральная” средняя плотность всех ЦП варьирует незначительно – от 2.6 до 2.7 особей на площадку.

Сравнение полученных данных, по онтогенетической структуре ЦП *L. gmelinii* с результатами А.Ю. Асташенкова и А.В. Гребенюка [12], позволило выявить различия в типах спектров. В Кулундинской степи Алтайского края вид произрастает в условиях повышенного засоления и формирует компактокустистую многоглавокаудексовую и рыхлокустистую плагиотропно-многоглавокаудексовую жизненные формы. Онтогенетические спектры ЦП компактокустистой многоглавокаудексовой жизненной формы полно- и неполночленные, центрированные, бимодальные и левосторонние. Центрированный тип спектра и его варианты формировались в задернованных степных сообществах на солонцеватых почвах. Абсолютный максимум приходился на особи зрелого генеративного онтогенетического состояния, при этом доля прегенеративной фракции в нем оставалась значительной. В случае бимодального типа спектра было отмечено два пика: абсолютный – на имматурных особях и локальный – на зрелых ге-

неративных особях. Левосторонний спектр, с максимумом на имматурных особях, формировался на открытых солончаках в условиях повышенного увлажнения. Как отмечают авторы, накопление зрелых генеративных особей в спектрах связано с замедленными темпами развития в этом состоянии. Численность молодых особей увеличивалась при хорошем семенном возобновлении, повышенном увлажнении и незначительной доле рыхлодерновинных злаков (*Puccinellia* cf. *tenuissima*). По классификации “дельта—омега” алтайские ЦП молодые и зреющие (из-за значительной доли молодых особей). В Хакасии исследования онтогенетической структуры ЦП *L. gmelinii* проведены в разных эколого-фитоценологических условиях и режимах засоления почв. Стоит отметить, что в кермеково-чиевой солонцеватой степи, в условиях повышенного засоления, низкой конкуренции со стороны сопутствующих видов и достаточного увлажнения, так же, как и в ЦП Кулундинской степи, формируется неполноценный левосторонний тип онтогенетического спектра. Однако абсолютный максимум в спектре приходится на виргинильные особи. Все остальные хакасские ЦП располагались в условиях высокого общего проективного покрытия и незначительного засоления. Как и в алтайских ЦП, изученных в условиях значительного задержания на солонцеватых почвах, тип их спектра был центрированным. Однако при формировании такого спектра в Хакасии доля имматурных, виргинильных и молодых генеративных растений не высока, что сдвигает тип ЦП в сторону зрелого. Таким образом, изменение режима засоления почвенного субстрата не сказывается на типе спектра. На его формирование оказывают влияние только биологические особенности *L. gmelinii*, проективное покрытие сопутствующих видов и условия увлажнения.

Онтогенетическая структура с абсолютным максимумом на зрелых генеративных особях складывается в ЦП и у ряда других стержнекорневых растений, произрастающих в засоленных местообитаниях: *Althaea officinalis* L. [44], *Matthiola frangrans* (Fisch.) Bunge [45] и др. Авторы также отмечают, что, как правило, большая часть старых особей быстро отмирает. Однако на сырых лугах при увеличении общего проективного покрытия в ЦП *Althaea officinalis*, в отличие от *L. gmelinii*, может формироваться правосторонний тип спектра с пиком на старых генеративных растениях, что вызвано замедлением темпов их развития в этих условиях. В ЦП *Limonium tomentellum* (Boiss.) Kuntze, розеточного каудексового поликарпического растения-галофита, онтогенетические спектры ЦП, в большинстве случаев, левосторонние с преобладанием виргинильных и/или молодых генеративных растений [46]. Как указывают исследователи, отсутствие ювенильных и/или имматурных растений в ЦП *Althaea officinalis*, *Matthiola frangrans* и

Limonium tomentellum типично и связано с особенностями семенного возобновления и экологическими условиями (характер и влажность субстрата, степень задержания и антропогенной нагрузки) мест произрастания.

На основе комплексного подхода, предложенного Л.Б. Заугольной [35], оценено состояние ЦП *L. gmelinii* в разных эколого-фитоценологических условиях. Оценка состояния ЦП по организменным признакам показала, что число генеративных побегов достигает высоких значений (4 и 5 баллов соответственно) у особей *L. gmelinii*, произрастающих в холоднопопынно-злаковой (ЦП 3) и полынной (ЦП 4) настоящих степях. На остепненных лугах при увеличении общего проективного покрытия (до 70%) и сокращении свободных участков почвы оценка этого показателя снижается до 3 баллов. В местообитаниях, характеризующихся повышенным засолением, число генеративных побегов минимально (1 балл) (табл. 1, 2; рис. 3). Признак “длина цветоноса” достигает наибольших значений (4 и 5 баллов) в условиях настоящих степей (ЦП 3 и 4), а минимальными показателями характеризуются особи ЦП 2. В кермеково-чиевой солонцеватой степи (ЦП 1) длина цветоносов имеет средние значения (3 балла).

В ЦП 2–4 *L. gmelinii* установлена тесная отрицательная связь ($r_s = -0.71, p < 0.05$) между числом вегетативных побегов и репродуктивным усилием. Максимальные значения (5 баллов) репродуктивного усилия отмечены в ЦП 2 и 4, при этом число вегетативных побегов в них минимально, оценка не превышает 2 баллов. В ЦП 3, напротив, при наиболее высоком значении числа вегетативных побегов (5 баллов), репродуктивное усилие соответствует 1 баллу (табл. 1, 2; рис. 3).

Как правило, в условиях сильного задержания (на долю *Calamagrostis purpurea* в ЦП 2 приходится около 20%) и, наоборот, при произрастании особей *L. gmelinii* на участках со значительным процентом открытой почвы, подверженных солнечной инсоляции (ЦП 4) и при недостатке влаги, вегетативные побеги практически не развиваются. Благодаря этому особям удается сохранить и направить все свои ресурсы на увеличение репродукции. В ЦП 1, несмотря на достаточное увлажнение и низкое общее проективное покрытие (40%), сильное засоление препятствует достижению максимальных значений репродуктивного усилия и числа вегетативных побегов (оценка не превышает 2 и 3 баллов соответственно).

Некоторые организменные признаки (“число генеративных побегов”, “число вегетативных побегов”, “длина цветоноса”) положительно коррелируют с биомассой особей *L. gmelinii* зрелого генеративного состояния. В благоприятных условиях обитания активно развиваются генеративные побеги, увеличивается длина цветоносов, что приво-

Таблица 1. Организменные и популяционные параметры *Limonium gmelinii*
Table 1. Organismic and population parameters of *Limonium gmelinii*

Признак Character	Ценопопуляции Coenopopulations			
	1	2	3	4
Организменные признаки зрелых генеративных особей (g_2) Organismal characters of a mature generative individual (g_2)				
Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs.	2.4 ± 0.1^1 2–4	2.8 ± 0.2 2–5	3.0 ± 0.1 2–5	3.1 ± 0.2 2–5
Число вегетативных побегов, шт. Number of vegetative shoots, pcs.	2.0 ± 0.3 0–5	1.6 ± 0.6 0–6	3.1 ± 0.6 0–9	1.2 ± 0.2 0–3
Длина цветоноса, см Length of the peduncle, cm	39.9 ± 0.7 35.7–44.4	36.1 ± 2.7 20.6–50.0	46.0 ± 2.5 27.0–65.5	43.1 ± 2.6 28.8–75.2
Биомасса взрослой особи (воздушно-сухая), г Biomass of an adult individual (air-dry), g	11.9 ± 1.2 14.3–30.8	9.3 ± 1.1 4.1–16.4	14.1 ± 1.2 7.2–25.0	12.8 ± 0.7 6.7–19.0
Репродуктивное усилие, % Reproductive effort, %	29.1 ± 1.9 19.4–45.6	33.9 ± 5.2 11.6–53.5	28.8 ± 2.7 12.1–59.1	33.7 ± 2.0 13.2–47.2
Популяционные признаки Population characters				
Доля особей прегенеративных состояний ($j-v$), % Proportion of individuals in the pregenerative states ($j-v$), %	66.2	10.3	21.8	13.6
Доля особей молодого и зрелого генеративного состояний (g_1-g_2), % Proportion of individuals of young and mature generative states (g_1-g_2), %	21.8	88.2	72.1	78.4
Общая биомасса особей (воздушно-сухая), г/м ² Total biomass of individuals (air-dry), g/m ²	93.3 ± 24.5 13.6–204.3	48.6 ± 5.4 4.1–78.6	74.9 ± 10.3 19.5–127.4	60.0 ± 15.5 12.7–244.4
Плотность особей, экз./м ² Density of ind./m ²	18.2 ± 3.1 4–32	13.5 ± 1.6 3–24	15.4 ± 1.7 6–24	15.2 ± 1.8 7–29
Эффективная плотность ценопопуляции, экз./м ² Effective density of coenopopulation, ind./m ²	1.4	8.5	4.6	6.1

Примечание. ¹ Данные приведены в виде $M \pm m/\text{min} - \text{max}$. M – среднее арифметическое значение признака; m – ошибка среднего арифметического; min–max – минимальное–максимальное значение признака.
 Note. ¹ The data are given as $M \pm m/\text{min} - \text{max}$. M – arithmetic mean value of the character; m – error of the arithmetic mean; min–max – minimum–maximum value of the character.

дит к возрастанию биомассы. Так, в ЦП 3 и 4 этот показатель достигает соответственно максимальных (5 баллов) и высоких (4 балла) значений. В сильно засоленном местообитании масса особей *L. gmelinii* также высокая (4 балла), что достигается благодаря числу вегетативных побегов (3 балла) и длине цветоносов (3 балла). При значительном задержании и недостатке влаги (ЦП 2) биомасса у особей имеет оценку 1 балл.

Общая оценка состояния ЦП *L. gmelinii* по организменным признакам показала, что максимальные суммарные значения (20 и 19 баллов соответственно) наблюдаются в холоднополюнно-злаковой (ЦП 3) и полынной (ЦП 4) настоящих степях на слабозасоленных и почти незасоленных почвах. В первом случае за счет числа генератив-

ных и вегетативных побегов, длины цветоносов и биомассы взрослых особей, а во втором – за счет числа генеративных побегов, длины цветоносов, биомассы взрослых особей и репродуктивного усилия. У особей *L. gmelinii* в ЦП 2, изученной на разнотравно-вейниковом остепненном лугу на слабозасоленном субстрате, значения организменных показателей снижаются за исключением репродуктивного усилия (33.9%). В условиях сильного засоления (доля сульфатов в сухой почве 1.73%) организменные признаки зрелых генеративных особей имеют промежуточные величины (общая оценка 13 баллов).

Анализ состояния ЦП *L. gmelinii* по популяционным параметрам показал, что доля прегенеративных ($j-v$) и генеративных (g_1-g_2) особей зави-

Таблица 2. Балловые оценки организменных и популяционных параметров *Limonium gmelinii*
Table 2. Scoring of organismal and population parameters of *Limonium gmelinii*

Признак Character	Баллы Score				
	I	II	III	IV	V
	Организменные признаки зрелых генеративных особей (g_2) Organismal characters of a mature generative individual (g_2)				
Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs.	≤ 2.4	2.5–2.6	2.7–2.8	2.9–3.0	3.1–3.2
Число вегетативных побегов, шт. Number of vegetative shoots, pcs.	≤ 1.2	1.3–1.7	1.8–2.1	2.2–2.6	2.7–3.1
Длина цветоноса, см Length of the peduncle, cm	≤ 36.1	36.2–38.6	38.7–41.1	41.2–43.6	43.7–46.1
Биомасса взрослой особи (воздушно-сухая), г Biomass of an adult individual (air-dry), g	≤ 9.3	9.4–10.5	10.6–11.7	11.8–12.9	13.0–14.1
Репродуктивное усилие, % Reproductive effort, %	≤ 28.8	28.9–30.1	30.2–31.4	31.5–32.7	32.8–34.0
Популяционные признаки Population characters					
Доля особей прегенеративных состояний ($j-v$), % Proportion of individuals in the pregenerative states ($j-v$), %	≤ 10.3	10.4–24.3	24.4–38.3	38.4–52.3	52.4–66.3
Доля особей молодого и зрелого генеративного состояний (g_1-g_2), % Proportion of individuals of young and mature generative states (g_1-g_2), %	≤ 21.8	21.9–38.4	38.5–55.0	55.1–71.6	71.7–88.2
Общая биомасса особей (воздушно-сухая), г/м ² Total biomass of individuals (air-dry, g/m ²)	≤ 48.6	48.7–59.8	59.9–71.0	71.1–82.2	82.3–93.4
Плотность особей, экз./м ² Density of individuals, ind./m ²	≤ 13.5	13.6–14.7	14.8–15.9	16.0–17.1	17.2–18.3
Эффективная плотность ценопопуляции, экз./м ² Effective density of coenopopulation, ind./m ²	≤ 1.4	1.5–3.2	3.3–5.0	5.1–6.8	6.9–8.6

сит от эколого-фитоценологических и погодных условий, а также от особенностей индивидуального развития *L. gmelinii*. Максимальные значения доли генеративной фракции (5 баллов) отмечены в ЦП 2–4, при этом доля прегенеративных особей в них составляет от 1 до 2 баллов. В ЦП 1, напротив, при минимальном показателе участия молодых и зрелых генеративных растений, доля прегенеративной фракции максимальна. Накопление подростов в ЦП вызвано хорошим семенным возобновлением и сохранением молодых особей в условиях достаточного увлажнения и низкой конкуренции (ОПП – 40%). В ЦП 3 и 4 доля особей в прегенеративных онтогенетических состояниях достигает 2 баллов за счет растений имматурного и

виргинильного или виргинильного состояний соответственно. Накопление последних происходит в результате последовательного перехода растений из одного состояния в другое, а также увеличения времени нахождения в этом состоянии. На появление и сохранение особей в имматурном онтогенетическом состоянии влияние оказывают условия местообитания. Так, в ЦП 3 они выживают благодаря сохранению в течение некоторого времени влаги в небольших понижениях. В ЦП 4, напротив, недостаточное увлажнение оказывает отрицательное воздействие на подрост. В ЦП 2 доля прегенеративной фракции минимальна и оценка не поднимается выше 1 балла. Сообщество, в котором была изучена ЦП 2, отличается

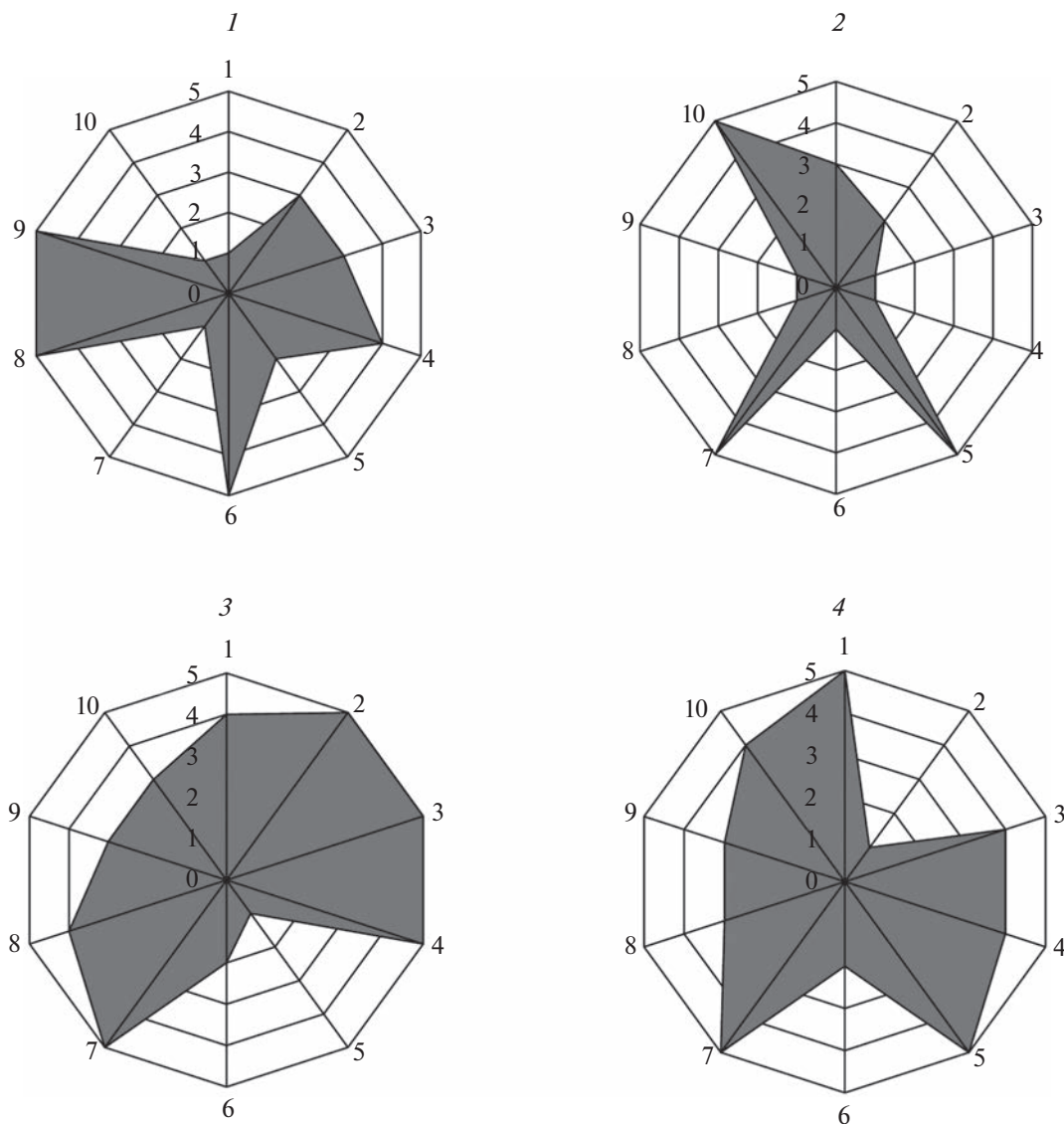


Рис. 3. Оценка состояния ценопопуляций *Limonium gmelinii* (в баллах). 1–4 – номер ценопопуляции. Организменные признаки: 1 – число генеративных побегов; 2 – число вегетативных побегов; 3 – длина цветоноса; 4 – биомасса взрослой особи (воздушно-сухая); 5 – репродуктивное усилие. Популяционные признаки: 6 – доля особей прегенеративных состояний ($j-v$); 7 – молодого и зрелого генеративного состояний (g_1-g_2); 8 – общая биомасса особей (воздушно-сухая) на единицу площади; 9 – плотность особей; 10 – эффективная плотность ценопопуляции. 1–5 – баллы.

Fig. 3. Assessment of *Limonium gmelinii* coenopopulations status (score). 1–4 – coenopopulation number. Organismal characters: 1 – number of generative shoots; 2 – number of vegetative shoots; 3 – length of the peduncle; 4 – biomass of an adult individual (air-dry); 5 – reproductive effort. Population characters: 6 – Proportion of individuals in the pregenerative states ($j-v$); 7 – Proportion of individuals of young and mature generative states (g_1-g_2); 8 – total biomass of individuals (air-dry) per unit area; 9 – density of individuals; 10 – effective density of coenopopulation. 1–5 – score.

высоким процентом участия злака *Calamagrostis purpurea* и накоплением ветоши, что отрицательно сказывается на семенном возобновлении и приводит молодые особи *L. gmelinii* к гибели.

Накопление общей биомассы *L. gmelinii* в ценопопуляции выступает одним из важных показателей, который отражает благоприятность условий обитания растений. В ЦП 1 признак “общая биомасса особей (воздушно-сухая) на единицу площа-

ди” положительно коррелирует с долей особей прегенеративной ($r_s = 0.79, p < 0.05$) и генеративной ($r_s = 0.68, p < 0.05$) фракций, а в ЦП 2–4 только с долей особей генеративной фракции ($r_s = 0.77, p < 0.05$). Максимальных значений (3–5 баллов) этот популяционный признак достигает в настоящих степях: как в условиях сильного (ЦП 1), так и в условиях слабого (ЦП 3, 4) засоления. Минимальный балл отмечен для остепненного луга

(ЦП 2), на котором произрастали, в основном, только молодые и зрелые генеративные мало-мощные особи.

Плотность особей *L. gmelinii* зависит от эколого-фитоценотического окружения. Так, высокие значения общего проективного покрытия травостоя и степени задернованности отрицательно сказываются на появлении и развитии особей прегенеративного состояния и, как следствие, понижают плотность. В ЦП 1 *L. gmelinii* этот показатель достигает 5-ти баллов, в основном, за счет доли подроста (66.2%), который развивается на открытых участках почвы. В ЦП 2, напротив, из-за сильной задернованности показатель плотности минимален (1 балл). В ЦП 3 и 4 плотность характеризуется средними значениями, ее оценка не поднимается выше 3 баллов.

Нагрузка конкретной ЦП на энергетические ресурсы окружающей среды зависит не только от показателей плотности особей, но и от соотношения в ЦП растений, относящихся к различным онтогенетическим состояниям. Это связано с тем, что на разных этапах своего индивидуального развития растения потребляют ресурсы среды различными темпами. Высоких и средних значений (3–5 баллов) показатель “доля особей g_1 – g_2 ” достигает в условиях остепненного луга (ЦП 2), холоднопопынно-злаковой (ЦП 3) и попынной (ЦП 4) настоящих степей, где доля растений, находящихся в генеративном онтогенетическом состоянии, максимальна. При уменьшении последней, эффективная плотность снижается до минимальных значений (ЦП 1). Таким образом, более высокую нагрузку на энергетические ресурсы среды оказывают ЦП 2–4, а минимальную – ЦП 1, несмотря на то, что значения экологической плотности последней самые высокие (18.2 экз./м²).

Оценка состояния исследованных ЦП по популяционным признакам показала, что она достигает максимальных значений (17 баллов) в холоднопопынно-злаковой и попынной настоящих степях. Это связано с преобладанием в этих ЦП особей в генеративном онтогенетическом состоянии (g_1 – g_2), высокими и средними показателями общей биомассы, эффективной плотности ЦП и плотности особей. Состояние ЦП 1, изученной в условиях кермеково-чиевой солонцеватой степи на сильнозасоленной почве, по популяционным признакам оценивается в 17 баллов, что связано с наличием максимального количества особей в прегенеративном онтогенетическом состоянии (j – v), величинами общей биомассы и плотности особей. ЦП 2 имеет более низкую оценку состояния (13 баллов). В ней преобладают молодые и зрелые генеративные особи, которые из-за сильной задернованности и недостатка влаги характеризуются низкими организменными показателями,

что существенным образом отражается на массе растений и плотности особей.

Результаты, полученные при оценке состояния ЦП *L. gmelinii* по организменным и популяционным признакам, согласуются с точкой зрения Н.И. Акжигитовой [47] о том, что эугалофиты хорошо приспособлены к сильнозасоленным почвам, тем не менее в сообществах при меньшей засоленности субстрата они развиваются лучше.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение 4-х ценопопуляций *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze (Plumbaginaceae) на территории Республики Хакасия показало, что все они относятся к нормальным, являются полночленными и неполночленными. Левосторонний тип онтогенетического спектра (ЦП 1) формируется в солонцеватой степи в условиях низкого общего проективного покрытия травостоя и достаточного увлажнения; центрированный спектр (ЦП 2–4) – на слабозасоленном или почти незасоленном субстрате задернованных степных и луговых сообществ при разных режимах увлажнения. Результаты исследования онтогенетической структуры ЦП *L. gmelinii* свидетельствуют об устойчивом типе их развития. Типы онтогенетических спектров в большинстве случаев соответствуют спектрам стержнекорневых растений засоленных местообитаний, в которых абсолютный максимум приходится на особи, находящиеся в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии. На изменение онтогенетической структуры и появление максимумов в онтогенетическом спектре на прегенеративных особях оказывают влияние конкретные эколого-фитоценотические условия и успешность семенного возобновления. Демографические показатели варьируют в широких пределах. ЦП 2–4 по классификации “дельта–омега” относятся к зрелым, ценопопуляция 1 – к молодой. Плотность особей зависит от эколого-фитоценотического окружения. Максимальные значения плотности установлены на достаточно увлажненных местообитаниях с низким общим проективным покрытием травостоя, минимальные – в фитоценозах с высоким задернованием, накоплением ветоши и недостаточным увлажнением.

Оптimum состояния особей и ценопопуляций *L. gmelinii* отмечается на слабозасоленных и практически незасоленных почвах в холоднопопынно-злаковой и попынной настоящих степях Хакасии. В этих сообществах формируется мощная надземная часть растений и высокая плотность особей. В условиях разнотравно-вейникового остепненного луга при слабом засолении, но сильном задерновании и недостатке влаги, optimum не наблюдается. Однако это можно рассматривать как временное состояние, так как репродуктивное усилие и доля

БЛАГОДАРНОСТИ

молодых и зрелых генеративных особей имеют максимальные значения. При сильном засолении почвенного субстрата, слабой конкуренции со стороны сопутствующих видов и достаточном увлажнении сумма баллов организменных и популяционных признаков достигает среднего значения.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 22-17-20012 <https://rscf.ru/project/22-17-20012/> при паритетной финансовой поддержке Правительства Республики Хакасия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гонтарь Э.М., Курочкина Н.Ю. 2005. Возрастная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* (Clusiaceae), *Polemonium caeruleum* (Polemoniaceae) и *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в Хакасии, на Алтае и в Восточном Казахстане. — Раст. ресурсы. 41(2): 17–28. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9150184>
2. Водолазова С.В., Черемушкина В.А., Колегова Е.Б., Мяделец М.А. 2010. Онтогенез, структура ценопопуляций и эколого-ценотическая характеристика *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) в Хакасии. — Раст. ресурсы. 46(1): 3–16. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17020773>
3. Леонова Т.В., Черемушкина В.А., Водолазова С.В. 2010. Онтогенетическая структура популяций *Coluria geoides* (Rosaceae) в разных эколого-ценотических условиях в Хакасии. — Раст. ресурсы. 46(2): 24–32. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17028758>
4. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. 2015. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus jensseensis* (Lamiaceae) на юге Сибири. — Раст. ресурсы. 51(1): 60–69. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22740096>
5. Карнаухова Н.А. 2015. Онтогенез и жизненные формы видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири. — Сиб. экол. журнал. 22(5): 743–755. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150508>
6. Шурупова М.Н. 2018. Структура ценопопуляций и онтогенез *Saussurea baicalensis* (Asteraceae) в Кузнецком Алатау (Хакасия). — Бот. журн. 103(5): 616–630. <https://doi.org/10.1134/S0006813618050046>
7. Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Барсукова И.Н. 2020. Архитектура кустарничка *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в условиях Южной Сибири. — Сиб. экол. журнал. 27(1): 107–117. <https://doi.org/10.15372/SEJ20200108>
8. Черемушкина В.А., Гусева А.А., Макунина Н.И., Асташенков А.Ю., Денисова Г.Р. 2020. Фитоценотическая характеристика, онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) в Сибири. — Раст. ресурсы. 56(2): 138–150. <https://doi.org/10.31857/S003399462002003X>
9. Карнаухова Н.А., Сыева С.Я. 2022. Состояние ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) в Горном Алтае и Хакасии. — Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 3: 31–43. <https://doi.org/10.26897/0021-342X-2022-3-31-43>
10. Юрицына Н.А. 2016. Особенности растительности засоленных экотопов юго-востока Европы и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Тольятти. 36 с.
11. *Limonium gmelinii*. <https://www.plantarium.ru/page/image/id/268405.html>
12. Асташенков А.Ю., Гребенюк А.В. 2017. Морфологическая адаптация особей и онтогенетическая структура ценопопуляций *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae) в условиях Кулундинской степи (Алтайский край). — Бот. журн. 102(8): 1136–1149. <https://doi.org/10.1134/S0006813617080063>
13. Линчевский И.А. 1952. *Limonium* Mill. — Кермек. — В кн.: Флора СССР. М.; Л. Т. XVIII. С. 411–467.
14. Ковтонюк Н.К. 1997. *Limonium* Miller — Кермек. — В кн.: Флора Сибири. Pyrolaceae — Lamiaceae (Labiatae). Новосибирск. Т. II. С. 50–56.
15. Pignatti S. 1972. *Limonium* Miller. — In: Flora Europaea. V. 3: Diapensiaceae to Myoporaceae. Cambridge. P. 38–50.
16. Peng T.H., Kamelin R.V. 1996. Plumbaginaceae. — In: Flora of China. V. 15. P. 190–204. <http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume15/Plumbaginaceae.published.pdf>
17. Клещева Е.А. 2010. Индикационные особенности растений юга Сибири по отношению к фактору увлажнения почвы. — Экология. 6: 425–431. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15524526>
18. Grigore M.N., Toma C. 2014. Integrative ecological notes on halophytes from “Valea Ilenei” (Iași) nature reserve. — Mem. Sci. Sect. Rom. Acad. 37: 19–36. http://mss.academiaromana-is.ro/mem_sc_st_2014/2_Grigore.pdf
19. Королук А.Ю. 2014. Сообщества класса *Festuco–Brometea* на территории Западно-Сибирской равнины. — Раст. России. 25: 45–70. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.25.45>
20. Лебедева С.А., Гречушкина Н.А., Лебедев Е.А. 2012. Растительные сообщества союза Camphorosmo–Suaedion corniculatae юга Минусинской котловины. — Известия Самарского научного центра РАН. 1(4). http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2012/2012_1_1054_1057.pdf

21. Daraban I.-N., Mihali C.V., Turcuş V., Ardelean A., Arsene G.-G. 2013. ESEM and EDAX observations on leaf and stem epidermal structures (stomata and salt glands) in *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze. — Ann. Romanian Soc. Cell Biol. 18(1): 123–130.
22. Zorić L.N., Anačkov G.T., Karanović D.S., Luković J.Ž. 2013. Leaf structural adaptations of two *Limonium* Miller (Plumbaginales, Plumbaginaceae) taxa. — Zbornik Matice srpske za prirodne nauke. 125: 43–54. <https://doi.org/10.2298/ZMSPN1325043Z>
23. Vestek A., Knežević J., Janjić Đ., Rat M., Anačkov G. 2016. *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze in Serbia and Republic of Macedonia: analysis of morphological variability. — Biologia Serbica. 38(1): 3–11. <https://doi.org/10.5281/zenodo.48467>
24. Malekmohammadi M., Lack H.W., Lomonosova M., Akhane H. 2017. The discovery, naming and typification of *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae). — Willdenowia. 47(2): 99–106. <https://doi.org/10.3372/wi.47.47201>
25. Мовсумов И.С., Гараев Э.А. 2012. Компонентный состав и биологическая активность видов рода *Limonium* (Limonaceae). — Раст. ресурсы. 48(2): 288–293. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17775357>
26. Ловинская А.В., Колумбаева С.Ж., Шалахметова Т.М., Марсова М.В., Абилов С.К. 2017. Антигенотоксическая активность биологически активных веществ в экстрактах *Inula britannica* и *Limonium gmelinii*. — Генетика. 53(12): 1393–1401. <https://doi.org/10.7868/S0016675817120086>
27. Куминова А.В., Маскаев Ю.М. 1976. Геоботаническое районирование. — В кн.: Растительный покров Хакасии. Новосибирск. С. 309–367.
28. Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л. Т. 3. С. 39–62.
29. The Plant List. <http://www.theplantlist.org/>
30. Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР. 3(6): 7–196.
31. Работнов Т.А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — Проблемы ботаники. 1: 465–483.
32. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
33. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
34. Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
35. Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Дис. ...д-ра биол. наук в форме научного доклада. СПб. 70 с.
36. Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
37. Коваленко І.М. 2005. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Віталітетна структура. — Український ботанічний журнал. 62(5): 707–714. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/163446>
38. Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. — В сб.: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола. Ч. 1. С. 146–149.
39. Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 1: 3–7. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=49956840>
40. Одум Ю. 1975. Основы экологии. М. 740 с.
41. Злобин Ю.А. 1989. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань. 147 с.
42. Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М. 462 с.
43. Паценкин И.А. 1967. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе. 225 с.
44. Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. 2013. К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) на северной границе ареала (Республика Башкортостан). — Сиб. экол. журн. 20(4): 551–563. https://sibran.ru/journals/issue.php?ID=150215&ARTICLE_ID=150226
45. Каримова О.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. 2017. Анализ современного состояния популяций редких видов растений памятника природы Троицкие меловые горы (Оренбургская область). — Аридные экосистемы. 23(1(70)): 51–59. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29102377>
46. Чистякова А.А., Кармишина Т.М., Уварова О.Б. 2012. Онтогенез и популяционная экология некоторых галофильных растений Пензенской лесостепи. — Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. Естественные науки. 29: 103–111. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18274631>
47. Акжигитова Н.И. 1982. Галофитная растительность Средней Азии и ее индикаторные свойства. Ташкент. 190 с.

State of *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae) Coenopopulations in the Republic of Khakassia

I. N. Barsukova^{a, *}, V. A. Cheryomushkina^b

^aKatanov Khakass State University, Abakan, Russia

^bCentral Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

*e-mail: saphronovairina@mail.ru

Abstract—The study is focused on the characteristic halophyte of Khakassia — *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze (Plumbaginaceae). There is no information on the structure and assessment of the state of the coenopopulations of *L. gmelinii* in Khakassia. The materials were collected in 2022 from steppe and meadow plant communities with varying degrees of salinity. It was found that *L. gmelinii* coenopopulations are stable. The studied coenopopulations are normal, complete and incomplete. The left-sided type of the ontogenetic spectrum is formed in the alkaline steppe with low total projective cover and sufficient moisture; centered — on slightly saline or almost non-saline substrate of grass-covered steppe and meadow communities under different moisture regimes. The change in the ontogenetic structure and an increase in the undergrowth are associated with seed renewal and ecological and phytocenotic conditions of habitats. The density of individuals depends on the ecological and phytocenotic environment. The maximum total score of organismal and populational characters in *Limonium gmelinii* individuals was observed on slightly saline and practically non-saline soils in the cold sagebrush-grass and sagebrush real steppes of Khakassia. On the steppe meadows with low salinity, extensive grass cover and lack of moisture, the species does not reach the optimum. On highly saline soils, under low competition from related species and sufficient moisture, the total score of organismal and population characters reaches an average value.

Keywords: *Limonium gmelinii*, halophytes, ontogenetic structure, ontogenetic spectrum, saline habitats, steppe communities, meadow communities, Republic of Hakassia

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by the Russian Science Foundation grant 22-17-20012 <https://rscf.ru/project/22-17-20012/> with matched financial support from the Government of the Republic of Khakassia.

REFERENCES

1. Gontar E.M., Kurochkina N.Yu. 2005. [Age structure of coenopopulations of *Hypericum perforatum* (Clusiaceae), *Polemonium caeruleum* (Polemoniaceae) and *Primula macrocalyx* (Primulaceae) in Khakassia, Altai and Eastern Kazakhstan]. — Rastitelnye resursy. 41(2): 17–28. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9150184> (In Russian)
2. Vodolazova C.V., Cheryomushkina V.A., Kolegova E.B., Myadelets M.A. 2010. Ontogenesis, structure of coenopopulations and ecological-coenotic characteristics of *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) in Khakassia. — Rastitelnye resursy. 46(1): 3–16. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17020773> (In Russian)
3. Leonova T.V., Cheryomushkina V.A., Vodolazova S.V. 2010. Ontogenetic structure of *Coluria geoides* (Rosaceae) populations under different ecological-coenotic conditions in Khakassia. — Rastitelnye resursy. 46(2): 24–32. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17028758> (In Russian)
4. Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2015. Ontogenetic structure of *Thymus jensenseensis* (Lamiaceae) coenopopulations in the South Siberia. — Rastitelnye resursy. 51(1): 60–69. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22740096> (In Russian)
5. Karnaukhova N.A. 2015. Ontogenesis and life forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South Siberia. — Cont. Probl. Ecol. 8(5): 614–623. <http://doi.org/10.1134/S199542551505008X> (In Russian)
6. Shurupova M.N. 2018. Coenopopulation structure and ontogenesis of *Saussurea baicalensis* (Asteraceae) in Kuznetsk Alatau (Khakassia). — Botanicheskij zhurnal. 103(5): 616–630. <http://doi.org/10.1134/S0006813618050046> (In Russian)
7. Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Barsukova I.N. 2020. Architecture of the dwarf shrub *Thymus petraeus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia. — Cont. Probl. Ecol. 13(1): 85–94. <http://doi.org/10.1134/S1995425520010102>
8. Cheryomushkina V.A., Guseva A.A., Makunina N.I., Astashenkov A.Yu., Denisova G.R. 2020. Phytocenotic characteristics, ontogenetic structure and assessment of the state of *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) coenopopulations in Siberia. — Rastitelnye resursy. 56(2): 138–150. <http://doi.org/10.31857/S003399462002003X> (In Russian)

9. *Karnaukhova N.A., Syeva S.Ya.* 2022. Status of coenopopulations of *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) in the Altai Mountains and Khakassia. — *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 3: 31–43. <http://doi.org/10.26897/0021-342X-2022-3-31-43> (In Russian)
10. *Yuritsyna N.A.* 2016. [Vegetation features of saline ecotopes in southeastern Europe and adjacent territories: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Tolyatti. 36 p. (In Russian)
11. *Limonium gmelinii*. <https://www.plantarium.ru/page/image/id/268405.html>
12. *Astashenkov A.Yu., Grebenjuk A.V.* 2017. Morphological adaptation of individuals and ontogenetic structure of *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae) coenopopulations in conditions of Kulunda steppe (Altay territory). — *Botanicheskij zhurnal*. 102(8): 1136–1149. <http://doi.org/10.1134/S0006813617080063> (In Russian)
13. *Linchevskij I.A.* 1952. *Limonium* Mill. — In: *Flora URSS*. Vol. XVIII. Moscow; Leningrad. P. 411–467. (In Russian)
14. *Kovtonyuk N.K.* 1997. *Limonium* Miller. — In: *Flora of Sibiriae*. T. 11. Pyrolaceae — Lamiaceae (Labiateae). Novosibirsk. P. 50–56. (In Russian)
15. *Pignatti S.* 1972. *Limonium* Miller. — In: *Flora Europaea*. V. 3: Diapensiaceae to Myoporaceae. Cambridge. P. 38–50.
16. *Peng T.H., Kamelin R.V.* 1996. Plumbaginaceae. — In: *Flora of China*. V. 15. P. 190–204. <http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume15/Plumbaginaceae.published.pdf>
17. *Kleshcheva E.A.* 2010. Indicator properties of Southern Siberian plants with respect to soil moisture. — *Russ. J. Ecol.* 41(6): 480–485. <http://doi.org/10.1134/S1067413610060044>
18. *Grigore M.N., Toma C.* 2014. Integrative ecological notes on halophytes from “Valea Ilenei” (Iași) nature reserve. — *Mem. Sci. Sect. Rom. Acad.* 37: 19–36. http://mss.academiaromana-is.ro/mem_sc_st_2014/2_Grigore.pdf
19. *Korolyuk A.Yu.* 2014. Plant communities of the class *Festuco–Brometea* in the West Siberian Plane. — *Rastitelnost' Rossii*. 25: 45–70. <https://doi.org/10.31111/vegus/2014.25.45> (In Russian)
20. *Lebedeva S.A., Grechushkina N.A., Lebedev E.A.* 2012. Communities of the Camphorosmo–Suaedion corniculatae from the southern part of the Minussinskaya basin. — *Izvestia RAS SamSC*. 1(4). http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2012/2012_1_1054_1057.pdf (In Russian)
21. *Daraban I.-N., Mihali C.V., Turcuș V., Ardelean A., Arsene G.-G.* 2013. ESEM and EDAX observations on leaf and stem epidermal structures (stomata and salt glands) in *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze. — *Ann. Romanian Soc. Cell Biol.* 18(1): 123–130.
22. *Zorić L.N., Anačkov G.T., Karanović D.S., Luković J.Ž.* 2013. Leaf structural adaptations of two *Limonium* Miller (Plumbaginales, Plumbaginaceae) taxa. — *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*. 125: 43–54. <http://doi.org/10.2298/ZMSPN1325043Z>
23. *Vestek A., Knežević J., Janjić Đ., Rat M., Anačkov G.* 2016. *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze in Serbia and Republic of Macedonia: analysis of morphological variability. — *Biologia Serbica*. 38(1): 3–11. <http://doi.org/10.5281/zenodo.48467>
24. *Malekmohammadi M., Lack H.W., Lomonosova M., Akhane H.* 2017. The discovery, naming and typification of *Limonium gmelinii* (Plumbaginaceae). — *Willdenowia*. 47(2): 99–106. <http://doi.org/10.3372/wi.47.47201>
25. *Movsumov I.S., Garaev E.A.* 2012. Compounds and biological activity of *Limonium* (Limoniaceae) species. — *Rastitelnye resursy*. 48(2): 288–293. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17775357> (In Russian)
26. *Lovinskaya A.V., Kolumbayeva S.Zh., Shalakhmetova T.M., Marsova M.V., Abilev S.K.* 2017. Antigenotoxic activity of biologically active substances from *Inula britannica* and *Limonium gmelinii*. — *Russ. J. Genet.* 53(12): 1311–1319. <http://doi.org/10.1134/S1022795417120080>
27. *Kuminova A.V., Maskaeu Yu.M.* 1976. [Geobotanical zoning]. — In: [Vegetation cover of Khakassia]. Novosibirsk. P. 309–367. (In Russian)
28. *Korchagin A.A.* 1964. [Species (floristic) composition of plant communities and the methods of its investigation]. — In: [Field geobotany]. V. 3. Moscow; Leningrad. P. 39–62. (In Russian)
29. *The Plant List*. <http://www.theplantlist.org/>
30. *Rabotnov T.A.* 1950. [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. — *Trudy BIN AN SSSR*. 3(6): 7–196. (In Russian)
31. *Rabotnov T.A.* 1950. [The problems of studying population composition for the purposes of phytocoenology]. — *Problemy botaniki*. 1: 465–483. (In Russian)
32. *Uranov A.A.* 1975. The age spectrum of coenopopulations as a function of time and energy wave processes. — *Biologicheskie nauki*. 2: 7–34. (In Russian)
33. [Plant coenopopulations: basic concepts and structure]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russian)
34. [Plant coenopopulations: essays on population biology]. 1988. Moscow. 184 p. (In Russian)
35. *Zaugolnova L.B.* 1994. [The structure of populations of seed plants and the problems of their monitoring: Dis. ... Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 70 p. (In Russian)
36. *Zhukova L.A.* 1995. [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russian)

37. *Kovalenko I.M.* 2005. The structure of populations, which dominant in ground layer of woody phytocenosis at national nature park Desnyansk-Starogutsky. I. Age structure. — Ukrainian botanical journal. 62(5): 707–714. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/163446> (In Ukrainian)
38. *Glotov N.V.* 1998. [On the estimation of the parameters of the age structure of plant populations]. — In: [Life of populations in heterogeneous environment]. Part 1. Yoshkar-Ola. P. 146–149. (In Russian)
39. *Zhivotovsky L.A.* 2001. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. — *Ekologiya*. 32(1): 1–5. <https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
40. *Odum Yu.* 1975. [Fundamentals of ecology]. Moscow. 740 p. (In Russian)
41. *Zlobin Yu.A.* 1989. [Principles and methods for studying coenotic populations of plants]. Kazan. 147 p. (In Russian)
42. *Glantz S.* 1999. [Biomedical statistics]. Moscow. 462 p. (In Russian)
43. *Tsatsenkin I.A.* 1967. [Ecological scales for plants of pastures and hayfields in alpine and plain regions of Central Asia, Altai and the Urals]. Dushanbe. 225 p. (In Russian)
44. *Abramova I.M., Karimova O.A., Andreeva I.Z.* 2013. On the ecology and biology of *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) at the northern boundary of its range (Republic of Bashkortostan) — *Cont. Probl. Ecol.* 6(4): 415–425. <https://doi.org/10.1134/S199542551304001X>
45. *Karimova O.A., Abramova L.M., Golovanov Ya.M.* 2017. Analysis of the current status of populations of rare plant species of nature monument Troicki chalk mountains (Orenburg region). — *Arid Ecosyst.* 7(1): 41–48. <https://doi.org/10.1134/S2079096117010073>
46. *Chistyakova A.A., Karmishina T.M., Uvarova O.B.* 2012. Developmental biology and population ecology of some of halophilic plants of the forest-steppe. — *Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo. Natural Sciences.* 29: 103–111. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18274631> (In Russian)
47. *Akzhigitova N.I.* 1982. [Halophyte vegetation of Central Asia and its indication properties]. Tashkent. 190 p. (In Russian)