

СООБЩЕНИЯ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ZIZIPHORA CLINOPODIOIDES*
(LAMIACEAE) НА ГРАНИЦЕ АРЕАЛА В РЕСПУБЛИКЕ ХАКАСИЯ

© 2024 г. И. Н. Барсукова^{1, 2, *}, В. Н. Годин^{2, **}, В. А. Черемушкина^{2, ***},
А. Ю. Астащенко^{2, ****}, Г. Р. Денисова^{2, *****}, А. А. Гусева^{2, *****}

¹Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова
пр. Ленина, 90, Абакан, 655017, Россия

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотогорная, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: saphronovairina@mail.ru

**e-mail: godinvn@yandex.ru

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

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

*****e-mail: gulnoria@mail.ru

*****e-mail: guseva.sc@list.ru

Поступила в редакцию 12.02.2024 г.
Получена после доработки 12.04.2024 г.
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Изучено варьирование функциональных признаков полукустарничка *Ziziphora clinopodioides* и онтогенетического спектра четырех ценопопуляций на восточной границе распространения (Республика Хакасия). Выявлены экологические факторы, влияющие на функциональные признаки и соотношение особей разных онтогенетических состояний. Установлено, что нарушенные степи на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением представляют собой экологический оптимум данного вида. В этих условиях показатели большинства изученных функциональных признаков (число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, число генеративных побегов с паракладиями, число паракладиев, число цветков в паракладиях, число цветков в главном соцветии) достигают наибольших значений. В ненарушенных степях на супесчаных почвах с умеренным увлажнением *Z. clinopodioides* находится в неблагоприятных условиях и формирует особи с минимальными значениями функциональных признаков. Все исследованные ценопопуляции нормальные, полно- и неполночленные. Левосторонний и бимодальный онтогенетические спектры формируются в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением; в ненарушенной степи на супесчаной почве с умеренным увлажнением тип спектра бимодальный. Плотность особей зависит от степени задернованности сообщества и антропогенной нагрузки. При увеличении общего проективного покрытия и отсутствии антропогенного воздействия плотность особей уменьшается. Обсуждаются причины перестройки функциональных признаков и изменений в онтогенетическом спектре ценопопуляций *Z. clinopodioides* под влиянием разных экологических факторов на границе ареала.

Ключевые слова: функциональные признаки, экологические факторы, онтогенетический спектр, полукустарничек, краевые популяции, степи, *Ziziphora clinopodioides*

DOI: 10.31857/S0006813624060016, EDN: QAEFUI

Успешность реализации стратегии сохранения биоразнообразия во многом зависит от проведения разноплановых исследований в области популяционной экологии и биологии растений. В этой связи значительный интерес представляет изучение краевых популяций растений, поскольку любые экологические факторы, оказывающие на них негативное воздействие, могут привести к сокращению ареала вида. На сегодняшний день о растениях разных жизненных форм, исследованных

на границе своего распространения, накоплено немало сведений. Отмечено, что в сложившихся условиях обитания у видов наиболее ярко проявляются приспособительные реакции, отражающиеся в своеобразии внутренней организации и биологических особенностей (Abramova et al., 2013; Fardeeva et al., 2014; Cheryomyshkina et al., 2016; Denisova et al., 2018; Sandanov, Rosbakh, 2019; Kirillova, Kirillov, 2023 и др.). Несмотря на это изучению видов полукустарничковой биоморфы, занимающих промежуточное положение между древесными формами и травами, описанию их различных морфологических параметров и онтогенетической структуры популяций в зависимости от экологических условий мест обитания, в том числе и на границе ареала, уделено недостаточно внимания (Akhmedov et al., 2017; Talovskaya, Cheryomyshkina, 2018; Cheryomyshkina, Bobokalonov, 2020; Denisova et al., 2022; Astashenkov et al., 2023). Показано, что поливариантность онтогенеза полукустарничковой жизненной формы, способность разных типов побегов участвовать в построении многолетней основы куста, особенности ветвления, изменение длины побегов и размера листьев, степень развития придаточных корней и число рамет являются морфологическими адаптациями ряда полукустарничков к разнообразным условиям произрастания, таким как: особенности фитоценоза, характер субстрата, высотный градиент, степень антропогенного влияния и др. (Guseva, Cheryomyshkina, 2017; Talovskaya et al., 2018; Lashchinskii, Talovskaya, 2020; Yegorova, Suleimanova, 2021; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022).

Функциональные признаки — это морфологические, (эколого-) физиологические и репродуктивные признаки, которые влияют на приспособленность растений через их функции: рост, размножение и выживание. Изучение функциональных признаков у растений в разных местообитаниях позволяет оценить воздействие окружающей среды на организмы и их сообщества, а также выявить взаимосвязи между функционированием особей и компонентами среды, как биотическими, так и абиотическими. Они должны относительно просто измеряться согласно стандартизированным протоколам, а их внутривидовая изменчивость быть существенно меньше межвидовой (Cornelissen et al., 2003; Lavorel et al., 2007; Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016; Onipchenko et al., 2022).

В настоящее время предпринимаются попытки объединить функциональный и популяционно-онтогенетический подходы (Astashenkov et al., 2022). Функциональные признаки в этом случае используются как показатели, связанные с биологическими особенностями вида определенной жизненной формы. Анализ их внутри- и межпопуляционной изменчивости позволяет определить уровень их варьирования в разных эколого-фитоценологических условиях обитания, а описание популяционных особенностей — наиболее полно отразить жизнеспособность популяций. По этой причине исследование адаптивных особенностей видов и их популяционной организации с использованием анализа функциональных признаков особей и онтогенетической структуры их ценопопуляций — актуальная и первоочередная природоохранная задача (Cornelissen et al., 2003).

Ziziphora clinopodioides Lam. (зизифора пахучковидная) — моноцентрический симподиально нарастающий полукустарничек из семейства Lamiaceae, ксеропетрофит. Ареал вида — евро-азиатский, простирается от юга европейской части России до Монголии и Западного Китая. Северная граница ареала проходит по Нижнему Дону, южной части Уральских гор и югу Западной Сибири, на юге охватывает Пакистан, Сирию и Ливан. По территории Республики Хакасия проходит восточная граница распространения вида (Yuzepchuk, 1954; Rastitel'nyi pokrov..., 1976; Hedge, 1990; Doron'kin, 1997). На территории Алтае-Саянской горной области вид встречается в гумидном, семигумидном, семиаридном и аридном секторах горной лесостепи (классы *Festuca—Brometea*, *Cleistogenetea squarrosae*; порядки *Stipetalia sibiricae*, *Helictotrichetalia shelliani*). Отмечается на остепненных лугах, в луговых, тырсовых и тырсово-овсецовых степях (ассоциации: *Potentillo chrysanthae—Dactyletum glomeratae*, *Sileno repentis—Caricetum pediformis*, *Violo dissectae—Achnatheretum sibiricae*, *Fragario viridis—Stipetum capillatae*, *Artemisio glaucae—Caricetum pediformis*), а также в петрофитных вариантах разнотравно-дерновиннозлаковых и мелкoderновинно-стоповидноосоковых степей (ассоциации: *Carici pediformis—Spiraetum trilobatae*, *Kitagawio baicalensis—Cleistogenetum squarrosae*) (Makunina, 2016). Массово и обильно встречается при увлажнении от среднестепного до сухолугового, на довольно богатых и богатых почвах (Tsatsenkin, 1967).

Популяционно-онтогенетические исследования *Z. clinopodioides* единичны. В. А. Черемушкиной с соавторами (Cheryomushkina et al., 2002) описан онтогенез особей на материале, собранном в Горном Алтае. В интродукционном эксперименте, проведенном на территории Хакасии, установлены сроки наступления основных фенологических фаз развития и их зависимость от экологических факторов (Kravtsova, 2019). Остальные работы посвящены изучению биологически активных веществ и лекарственных свойств, анатомических и морфологических особенностей листьев и пылевых зерен, а также генетической изменчивости *Z. clinopodioides* (Korolyuk et al., 2002; Keshavarzi et al., 2008; Vodolazova et al., 2011; Hazrati et al., 2020; Tabaripour et al., 2020).

Изучение функциональных признаков *Z. clinopodioides* и структуры ее ценопопуляций в Хакасии ранее не проводилось. В связи с этим остаются невыясненными механизмы устойчивого развития популяций вида, способствующие успешному существованию на восточной границе ареала. Исследование позволит раскрыть особенности адаптации особей в разных эколого-фитоценологических условиях и оценить состояние популяций.

Исходя из экологических и биологических особенностей вида, мы предполагаем, что на функциональные признаки *Z. clinopodioides* могут оказывать влияние такие факторы окружающей среды, как: подвижность субстрата, содержание песка и камней в почве, увлажнение, антропогенное воздействие; на тип онтогенетического спектра — моховый покров, свободный субстрат, содержание песка и камней в почве, увлажнение, антропогенное воздействие.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Места сбора материала. Материал собран в Аскизском районе Республики Хакасия в 2022–2023 гг. в четырех ценопопуляциях (ЦП), расположенных в настоящих и луговых степях лесостепного пояса.

Погодные условия района исследования определяются фоновым эффектом, развивающимся на восточных подветренных склонах Кузнецкого Алатау и Абаканского хребта. При удалении от их осевых частей на восток и снижении абсолютных высот уменьшается количество осадков и повышается температура воздуха. Средняя температура июля в Хакасской лесостепи — 17.7°C,

января — -18.3°C, годовое количество осадков — 350–500 мм в год (Rastitel'nyi pokrov..., 1976).

Описание фитоценозов выполняли по общепринятым методам (Korchagin, 1964). Нарушенность сообществ определяли по участию сорных видов (Yershova, 1995). Латинские названия растений приведены по данным World Flora Online (worldfloraonline.org).

Освещенность на уровне особей вида оценена с помощью цифрового люксметра Benetech GM1010 при устойчивых погодных условиях: ясно, малооблачно, безветренно или слабый ветер. Измерения проводили разово в промежутки с 12.00 до 13.00 по местному времени, что соответствовало наибольшей высоте солнца. В пределах фитоценоза закладывали трансекты длиной 10–15 м и разбивали их на учетные площадки размером 1 м². Показания прибора снимали на каждой площадке с 5-ти точек (4 — по углам, 1 — в центре) и рассчитывали среднюю арифметическую.

Отбор грунта, его упаковку и хранение проводили согласно Межгосударственному стандарту ГОСТ 12071–2014 (Mezhgosudarstvennyi..., 2015). Определение гранулометрического состава и влажности образцов выполнено в лабораториях Государственной станции агрохимической службы “Минусинская” (ФГБУ ГСАС “Минусинская”) по Межгосударственным стандартам ГОСТ 12536–2014 и ГОСТ 5180–2015 (Mezhgosudarstvennyi..., 2016, 2019). Название почвы по гранулометрическому составу приведено согласно представлениям Н. А. Качинского (Kachinskii, 1958).

ЦП 1 изучена в окрестностях с. Казановка в межгорной седловине в закустаренной осоково-разнотравной луговой степи с моховым покровом. Проективное покрытие мха (*Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.) достигает 25–27%, на долю кустарникового яруса, представленного *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Spiraea hypericifolia* L., *Scutellaria supina* L. приходится 30–32%, покрытие травостоя — 25%. Среди трав доминируют и содоминируют *Fragaria viridis* Weston и *Carex pediformis* C. A. Mey соответственно. Проективное покрытие (ПП) *Z. clinopodioides* — 5–6%. На свободный субстрат, полностью лишенный растительности, приходится 3–6%, на камни — 5–7%. Освещенность — (24900 ± 1150) Лк (здесь и далее — среднее значение ± ошибка среднего значения). Суммарное содержание в почве фракции среднего и мелкого песка составляло 90.3%, физической глины — 6.1%. Влажность

почвенного субстрата — 20.9%. ЦП подвержена сильному антропогенному воздействию в виде выпаса крупного и мелкого рогатого скота.

ЦП 2 изучена в окрестностях с. Казановка по южному склону ложбины в разнотравно-стоповидноосоковой настоящей крупнодерновинной степи с *Caragana pygmaea*, *Spiraea hypericifolia* и *Artemisia gmelinii* Weber ex Stechm. На долю кустарников и полукустарничков приходится 13%, травостоя — 45%, ПП *Z. clinopodioides* — 3–4%. Среди травяного яруса преобладают *Carex pediformis*, *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Stipa capillata* L., *Potentilla acaulis* L. Процент открытых почвенных участков — 16%, камней — 15%. Освещенность — (92100 ± 4240) Лк. Суммарное содержание фракции среднего и мелкого песка — 78.2%, физической глины — 10.2%. Влажность почвенного субстрата — 11.2%. Антропогенное влияние сильное (выпас).

ЦП 3 исследована в окрестностях с. Бирикчуль на щебнисто-каменистом осыпном (подвижный субстрат) южном склоне холма (угол уклона 45–50°) в злаково-разнотравной луговой степи. Проективное покрытие полукустарничков и кустарничков (*Scutellaria supina*, *Thymus petraeus* Serg.) составляет 20–22%, травяного яруса (*Potentilla longifolia* D.F.K.Schltl., *Festuca valesiaca*, *Galium verum* L.) — 30–32%. ПП мха *Rhytidium rugosum* — 4–5%, ПП *Z. clinopodioides* — 5–6%. На долю свободного субстрата приходится 2–3%, камней — 25–26%. Освещенность — (99100 ± 7120) Лк. Суммарное содержание фракции среднего и мелкого песка — 85.1%, физической глины — 5.6%. Влажность почвенного

субстрата — 12.2%. Антропогенное воздействие слабое (вытаптывание людьми).

ЦП 4 изучена в окрестностях с. Кызлас на юго-восточном склоне холма (угол уклона 10°) в закустаренной стоповидноосоково-злаковой луговой степи. На долю кустарникового яруса (*Spiraea hypericifolia*, *Caragana pygmaea*, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt., *Artemisia gmelinii*) приходится 20%, при этом доминирует *Artemisia gmelinii* — 15%. Проективное покрытие травостоя (*Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii* Roshev., *Poa alpina* L., *Carex pediformis*) — 65–67%, ПП *Z. clinopodioides* — 2–3%. Свободный субстрат — 2–3%, камни — менее 1%. Освещенность — (86100 ± 4820) Лк. Суммарное содержание фракции среднего и мелкого песка — 59.6%, физической глины — 15.8%. Влажность почвенного субстрата — 47.7%. Антропогенное воздействие отсутствует.

Краткая характеристика экологических параметров представлена в табл. 1.

Отбор образцов растений для анализа функциональных признаков. Для проведения биометрических измерений в ЦП взяты по 25 взрослых особей. Отнесение их к зрелому генеративному состоянию проводили на основе ранее опубликованных данных (Cherjomushkina et al., 2002). Исходя из особенностей биологии *Z. clinopodioides* полукустарничковой жизненной формы выбрано 13 организменных признаков: число составных скелетных осей (шт.) и их длина (см), число генеративных и вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось (шт.), длина генеративного

Таблица 1. Экологические факторы местообитаний *Ziziphora clinopodioides*

Table 1. Ecological factors of *Ziziphora clinopodioides* habitats

Номер ЦП CP number	A*	B	C	D	E	F	G	H
1	1	2	2	1	1	2	2	1
2	2	2	1	1	1	1	2	1
3	1	1	2	1	1	1	2	1
4	2	2	2	2	2	1	1	2

Примечание: ЦП — ценопопуляции. * **A** — моховый покров: 1 — есть, 2 — нет; **B** — подвижность субстрата: 1 — есть, 2 — нет; **C** — свободный субстрат: 1 — есть, 2 — нет; **D** — почва по гранулометрическому составу (содержание песка): 1 — песчаная, 2 — супесчаная; **E** — камни: 1 — есть, 2 — нет; **F** — освещенность: 1 — сильная, 2 — слабая; **G** — увлажнение: 1 — умеренное (25–50%), 2 — низкое (менее 25%); **H** — антропогенное воздействие: 1 — есть, 2 — нет.

Note: CP — coenopopulations. * **Moss cover (A):** 1 — yes, 2 — no. **Substrate mobility (B):** 1 — yes, 2 — no. **Free substrate (C):** 1 — yes, 2 — no. **Soil according to granulometric composition (sand content) (D):** 1 — sandy, 2 — sandy loam. **Stones (E):** 1 — yes, 2 — no. **Illumination (F):** 1 — strong, 2 — weak. **Humidification (G):** 1 — moderate (25–50%), 2 — low (less than 25%). **Anthropogenic impact (H):** 1 — yes, 2 — no.

и вегетативного побегов (см), число генеративных побегов с паракладиями (шт.), число паракладиев (шт.), число цветков в паракладиях (шт.), число цветков в главном соцветии (шт.), масса главного соцветия (мг), длина ксилоподия (см), биомасса особи (г).

Для анализа биометрических значений у каждой особи исследовали все генеративные и вегетативные побеги с наиболее развитыми структурными элементами. Длину генеративного побега измеряли от его базальной части до верхнего метамера соцветия, вегетативного — до верхушечной почки. Значение числа и длины составных скелетных осей получены в результате прямого подсчета многолетних сохранившихся частей. Данные биомассы особей включали надземные и подземные органы растений.

Отбор образцов растений для анализа онтогенетической структуры ценопопуляций. В целях изучения онтогенетической структуры ЦП использовали общепринятые методы (Tsenopopulyatsii..., 1976, 1988; Zaugol'nova, 1994). Во всех ЦП закладывали трансекты длиной 10–15 м и разбивали их на учетные площадки размером 1 м². За счетную единицу была принята особь семенного происхождения. На основе онтогенеза вида, описанного В. А. Черемушкиной с соавторами (Cheryomushkina et al., 2002), 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*).

В работе применяли следующие демографические показатели: индекс возобновления (*I*_в) — отношение числа прегенеративных особей к сумме особей всех состояний (Kovalenko, 2005); индекс старения (*I*_{ст}) — отношение числа старых особей к сумме особей всех состояний (Glotov, 1998); индекс возрастности и эффективности ценопопуляции (Uranov, 1975; Zhivotovskii, 2001). Для определения типа популяций использовали классификацию “дельта-омега” (Zhivotovskii, 2001). При расчете экологической плотности учитывали число особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1975).

Статистический анализ. Статистическая обработка результатов выполнена с использованием программного пакета Statistica 10 (StatSoft Inc., OK, USA). Количественные данные проверены на нормальность распределения с помощью теста Шапиро–Уилка (*W*). Значения большинства

организменных признаков значительно отличались от нормального распределения (*W* — от 0.83 до 0.95, уровень значимости *p* < 0.05). В связи с этим в целях определения статистически значимых межпопуляционных различий признаков применяли непараметрический критерий Краскела–Уоллиса (*H*) (уровень значимости *p* < 0.05). Для изучения наборов полученных данных в графическом виде строили диаграммы размаха. Зависимость между плотностью особей в ЦП и экологическими факторами определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (*r*). Для ординации ЦП по организменным характеристикам использовали метод главных компонент. Перед определением главных компонент проводили нормировку организменных признаков. Сходство ЦП по онтогенетическому спектру определяли по критерию *R* и критерию идентичности популяций (*I*), предложенных Л. А. Животовским (Zhivotovskii, 1979). Для оценки степени влияния экологических факторов на организменные признаки особей и соотношение онтогенетических групп в ЦП использовали однофакторный дисперсионный анализ. При выявлении существенного влияния экологических факторов на изучаемые параметры оценку различий между выборками проводили с помощью критерия Манна–Уитни (*U*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ординация ценопопуляций

Взрослые особи *Z. clinopodioides* на территории Хакасии представляют собой кусты, состоящие из симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, образованных дициклическими побегами формирования возрастающих порядков (*n* + 1) и их системами, отмирающими до базальной части в конце вегетационного сезона. Новые побеги формирования и скелетные оси образуются из спящих почек базальной части скелетных осей и ксилоподия. Корневая система смешанная, представлена главным и придаточными корнями.

Онтогенез полный. Продолжительность жизни *Z. clinopodioides* 18–20 лет. Сравнение значений организменных признаков зрелых генеративных особей *Z. clinopodioides* в ЦП с использованием рангового дисперсионного анализа (непараметрический критерий Краскела–Уоллиса) позволило обнаружить статистически значимые межпопуляционные различия (уровень статистической

значимости < 0.05) по следующим показателям: “длина составных скелетных осей”, “число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось”, “длина вегетативного побега”, “число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков в паракладиях”, “число цветков в главном соцветии”, “длина ксилоподия” и “биомасса особи”. Пределы варьирования H — от 14.9 до 55.8, при p — от 0.0001 до 0.0019. Эти функциональные признаки нами выбраны как наиболее информативные, далее они будут использоваться при морфологическом анализе *Z. clinopodioides* в разных эколого-ценотических условиях.

Для остальных признаков (“число составных скелетных осей”, “число генеративных побегов на 1 составную скелетную ось”, “длина генеративного побега”, “масса главного соцветия”) значимые межпопуляционные различия не выявлены (H — от 1.6 до 6.5, при p — от 0.09 до 0.66).

Первые две главные компоненты объясняют 97% изменчивости функциональных признаков по всем изученным ЦП (рис. 1а). Первая главная компонента ($F_1 = 62\%$ дисперсии) положительно

коррелирует с числом вегетативных и генеративных побегов с паракладиями, числом паракладиев, числом цветков в паракладиях и главном соцветии, отрицательная корреляция наблюдается с длиной вегетативных побегов (рис. 1б). По первой главной компоненте ЦП четко разделились на две группы: в ЦП 1, 2, 3 отмечено наличие камней, а в ЦП 4 камни практически отсутствовали. Вторая главная компонента ($F_2 = 35\%$ дисперсии) положительно коррелирует с длиной составных скелетных осей, длиной ксилоподия и биомассой растений. По второй главной компоненте также выделяется две группы ЦП: ЦП 1, 2 и 4 изучены на неподвижном субстрате, ЦП 3 — на подвижном.

Однофакторный дисперсионный анализ. Дисперсионный анализ показал, что на функциональные признаки *Z. clinopodioides*, которые тесно связаны с первой главной компонентой, оказывают положительное влияние такие экологические факторы, как: гранулометрический состав почвы (содержание песка), камни, увлажнение; отрицательное — антропогенная нагрузка (табл. 2). По характеру их воздействия изученные ЦП распределились

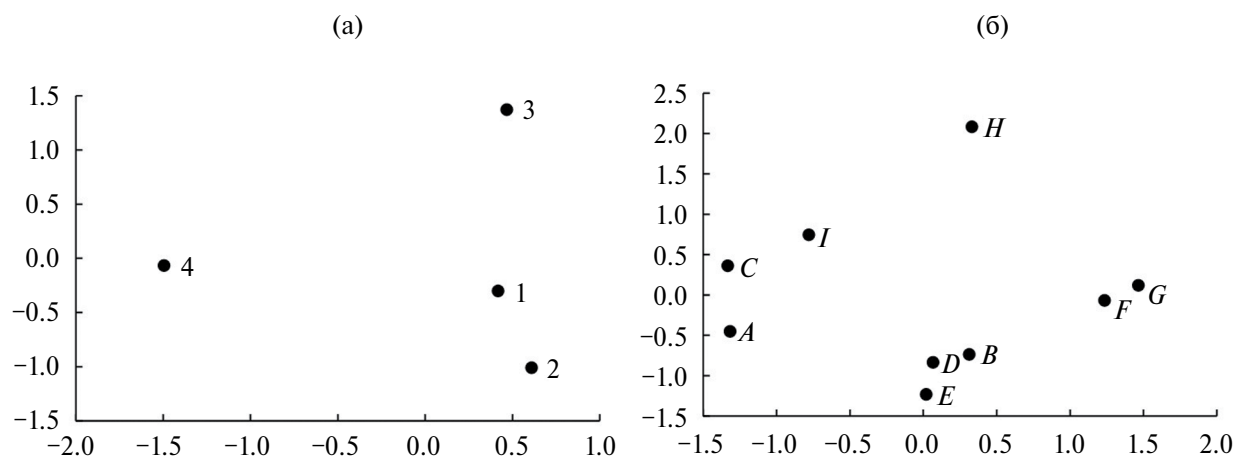


Рис. 1. Распределение ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides* в плоскости главных компонент (а) и факторная структура изменчивости признаков (б).

По оси X — первая главная компонента (фактор 1), по оси Y — вторая главная компонента (фактор 2). A — длина составной скелетной оси, см; B — число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, шт.; C — длина вегетативного побега, см; D — число генеративных побегов с паракладиями, шт.; E — число паракладиев, шт.; F — число цветков в паракладиях, шт.; G — число цветков в главном соцветии, шт.; H — длина ксилоподия, см; I — биомасса особи, г. ЦП 1–4 — номера ценопопуляций.

Fig. 1. Distribution of *Ziziphora clinopodioides* populations in the principal component plane (a) and the factor structure of characters variability (b).

X -axis: first principal component (factor 1), Y -axis: second principal component (factor 2). A — composite skeletal axis length, cm; B — number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis; C — vegetative shoot length, cm; D — number of generative shoots with paracladia; E — number of paracladia; F — number of flowers in paracladia; G — number of flowers in the main inflorescence; H — xylopodium length, cm; I — individual biomass, g. 1–4 — population numbers.

на две группы: ЦП 1–3 расположены в составе нарушенных степей на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением и ЦП 4 – в ненарушенной степи на супесчаных почвах с умеренным увлажнением.

Большинство функциональных признаков (“число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось”, “число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков в паракладиях”, “число цветков в главном

соцветии”) достигают в степях, развивающихся на песчаных почвах (содержание песка – 78.2–90.3%; физической глины – 5.6–10.2%) с наличием камней (5–26%) и низким увлажнением (менее 25%), наибольших значений при отрицательном антропогенном влиянии. Таким образом, подобные условия относятся к экологическому оптимуму обитания данного вида.

Противоположное положение занимают особи в ЦП 4. При снижении содержания камней и песка

Таблица 2. Оценка степени влияния экологических факторов на функциональные признаки *Ziziphora clinopodioides*

Table 2. Assessment of the degree of influence of environmental factors on the functional traits of *Ziziphora clinopodioides*

Функциональный признак Functional character	Доля влияния экологических факторов и значимость Share of influence of environmental factors and significance				
	Подвижность субстрата Substrate mobility	Почва по гранулометрическому составу (содержание песка) Soil according to granulometric composition (sand content)	Камни Stones	Увлажнение Moisture	Антропогенное воздействие Anthropogenic impact
	<i>F</i> */ <i>p</i>	<i>F</i> / <i>p</i>	<i>F</i> / <i>p</i>	<i>F</i> / <i>p</i>	<i>F</i> / <i>p</i>
Длина составной скелетной оси, см Composite skeletal axis length, cm	66.5/0.00	—**	—	—	—
Число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, шт. Number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis, pcs.	—	25.0/0.00	25.0/0.00	25.0/0.00	25.0/0.00
Длина вегетативного побега, см Vegetative shoot length, cm	—	40.0/0.00	40.0/0.00	40.0/0.00	40.0/0.00
Число генеративных побегов с паракладиями, шт. Number of generative shoots with paracladia, pcs.	—	20.9/0.00	20.9/0.00	20.9/0.00	20.9/0.00
Число паракладиев, шт. Number of paracladia, pcs.	—	26.6/0.00	26.6/0.00	26.6/0.00	26.6/0.00
Число цветков в паракладиях, шт. Number of flowers in paracladia, pcs.	—	29.7/0.00	29.7/0.00	29.7/0.00	29.7/0.00
Число цветков в главном соцветии, шт. Number of flowers in the main inflorescence, pcs.	—	14.9/0.00	14.9/0.00	14.9/0.00	14.9/0.00
Длина ксилоподия, см Xylopodium length, cm	18.4/0.00	—	—	—	—
Биомасса особи, г Individual biomass, g	35.5/0.00	—	—	—	—

Примечание: **F* – значение критерия Фишера; *p* – уровень значимости; ** – значимые различия отсутствуют.

Note: **F* – Fisher test value; *p* – significance level; ** – no significant differences.

(59.6%) в условиях умеренного увлажнения (25–50%) и отсутствия антропогенного воздействия значения признаков, тесно связанных с первой главной компонентой, минимальны. Несмотря на это, “длина вегетативного побега” у особей ЦП 4, наоборот, характеризуется максимальными значениями (до 15.7 см). Дело в том, что увлажнение, сохраняющееся в почве благодаря увеличению содержания физической глины (15.8%), а также отсутствие антропогенного влияния положительно отражаются на показателях признака (рис. 2). В трудах ряда исследователей показано, что недостаток влажности отрицательно сказывается на длине побегов, продолжительности существования скелетных осей растений разных жизненных форм (Gulis, 2008; Kishchenko, 2017; Zakharenko, Sevast'yanov, 2021; Cheryomushkina et al., 2022).

Согласно данным однофакторного дисперсионного анализа на функциональные признаки, коррелирующие со второй главной компонентой, значительное влияние оказывает только один фактор — подвижность субстрата (см. табл. 2). По данному экологическому фактору ЦП распределяются на две группы: ЦП 1, 2 и 4 изучены на неподвижном, а ЦП 3 — на подвижном субстрате. В условиях подвижного субстрата (щебнисто-каменистая осыпь) длина составной скелетной оси, длина ксилоподия увеличиваются за счет полегания скелетных осей и разрастания ксилоподия. Осыпи представляют собой не очень благоприятную среду для развития растений. Основными ограничивающими факторами здесь выступают подвижность субстрата, отсутствие почвенного покрова и глубокое расположение мелкозема, водный режим и т.д. (Dzhuraev, 1975; Kosiński, 1994). Для обитания в таких условиях растения вырабатывают такие адаптации, как: эффективные способы распространения семян, способность к быстрому отрастанию после засыпания, засухоустойчивость, различные формы роста и т.д. (Kosiński, 1994). В случае *Z. clinopodioides* на осыпи (ЦП 3) у особей развиваются длинный ксилоподий (до 4.2 см) и составные скелетные оси (до 18.1 см), состоящие из ежегодно полегающих годовых приростов дициклических генеративных побегов и, как следствие, значительная биомасса. В местах соприкосновения осей с субстратом образуются тонкие придаточные корни, обеспечивающие закрепление особей на осыпных склонах. Базальные части скелетных осей, сохраняющиеся после отмирания их надземных структур, часто

засыпает щебнисто-каменистым субстратом, что обеспечивает защиту и сохранение большого числа спящих почек, которые активно развиваются, и число побегов увеличивается. Подобные особенности развития полукустарничков других видов в условиях склонов или на подвижных субстратах отмечены ранее (Talovskaya et al., 2017; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022).

На неподвижном субстрате значения этих функциональных признаков средние (ЦП 1, 4) и минимальные (ЦП 2) (рис. 3). Влияние остальных экологических факторов (см. табл. 1) на морфологические признаки *Z. clinopodioides* не обнаружено.

Онтогенетическая структура ценопопуляций

Анализ онтогенетической структуры изученных ЦП показал, что все они нормальные, полные и неполночленные (в ЦП 2 отсутствуют особи ювенильного и имматурного состояний). Самоподдержание происходит семенным путем. Такие биологические особенности *Z. clinopodioides* как: высокая всхожесть семян (93–95%) (Bobokalonov, 2022), общая продолжительность начальных этапов онтогенеза ($j-v$) — от 4 до 5 лет, пребывание особей в молодом генеративном состоянии — 2–3 года, в зрелом генеративном — 8–10 лет, позволяют рассматривать левосторонний онтогенетический спектр в качестве характерного для данного вида. Низкая доля субсенильных и сенильных особей во всех ЦП определяется их быстрой гибелью. Партикуляция отсутствует.

Согласно показателю сходства Л. А. Животовского (Zhivotovskii, 1979) все изученные ЦП *Z. clinopodioides* значимо отличаются друг от друга (табл. 3).

Установлено два типа спектра: левосторонний (ЦП 2) и бимодальный (ЦП 1, 3, 4).

Однофакторный дисперсионный анализ. Дисперсионный анализ показал, что, как и в случае с функциональными признаками, связанными с первой главной компонентой, влияние на онтогенетическую структуру оказывают те же факторы окружающей среды (табл. 4). Отсутствие камней и антропогенного воздействия, низкое содержание песка в почве и умеренное увлажнение положительно влияют на долю особей начальных (j, v) этапов онтогенеза и отрицательно — на долю субсенильных особей. При увеличении

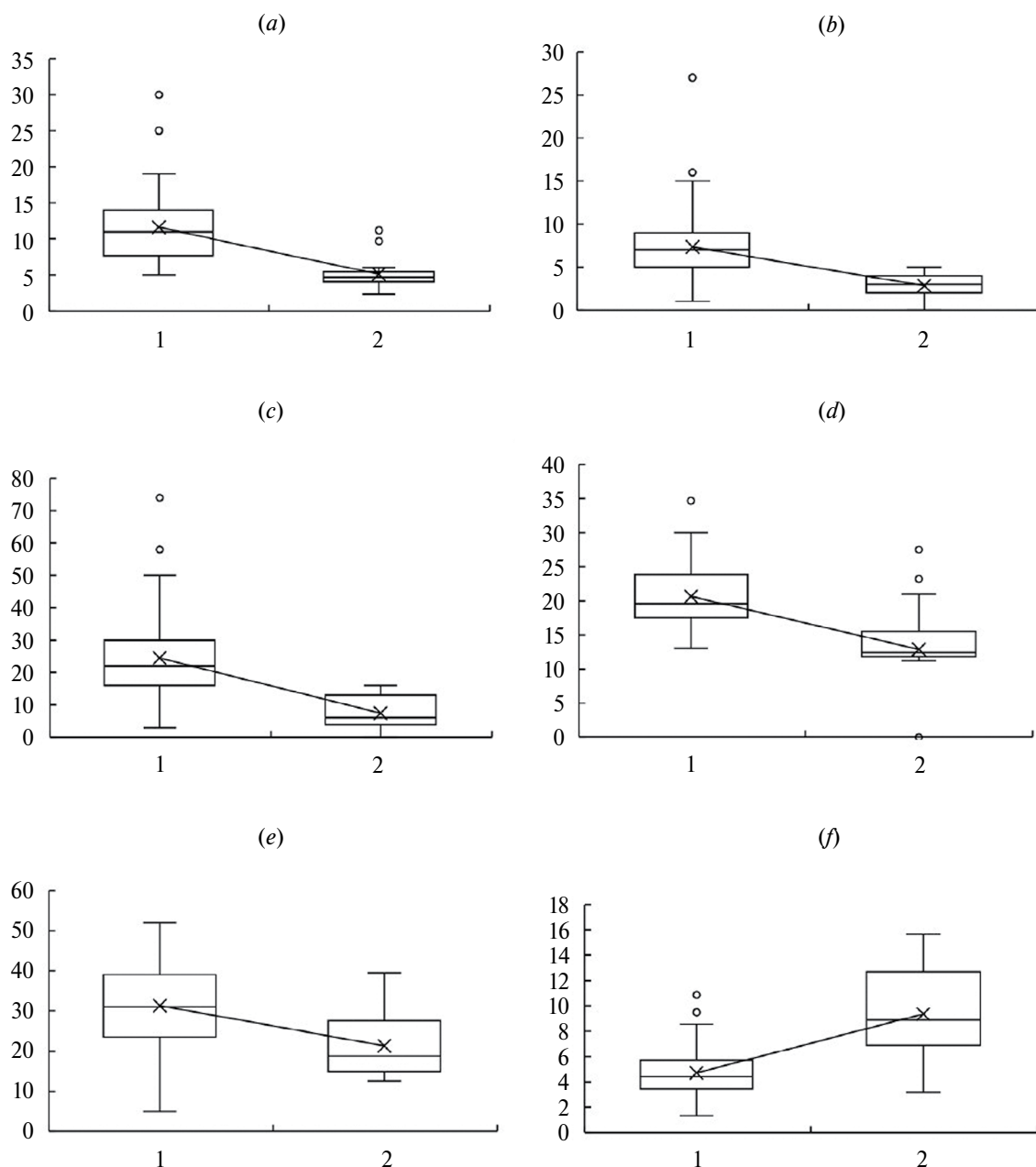


Рис. 2. Диаграммы размаха значений функциональных признаков, связанных с первой главной компонентой, в ценопопуляциях *Ziziphora clinopodioides*.

По оси X – 1 – нарушенные степи на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением (ЦП 1–3); 2 – ненарушенная степь на супесчаной почве с умеренным увлажнением (ЦП 4); по оси Y – размах значений функционального признака; a – число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, шт.; b – число генеративных побегов с парахладиями, шт.; c – число парахладиев, шт.; d – число цветков в парахладиях, шт.; e – число цветков в главном соцветии, шт.; f – длина вегетативного побега, см. Значения критерия Манна–Уитни (U) варьировали от 3.7 до 12.3 при $p < 0.05$.

Fig. 2. Diagrams of the range of values of functional characters associated with the first principal component in *Ziziphora clinopodioides* populations.

X -axis: 1 – disturbed steppes on sandy soils with the presence of stones and low moisture (CP 1–3); 2 – undisturbed steppe on sandy loam soil with moderate moisture (CP 4); Y -axis: the range of values of a functional character; a – number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis, pcs.; b – number of generative shoots with paracladia, pcs.; c – number of paracladia, pcs.; d – number of flowers in paracladia, pcs.; e – number of flowers in the main inflorescence, pcs.; f – vegetative shoot length, cm. Mann–Whitney test (U) values ranged from 3.7 to 12.3 with $p < 0.05$.

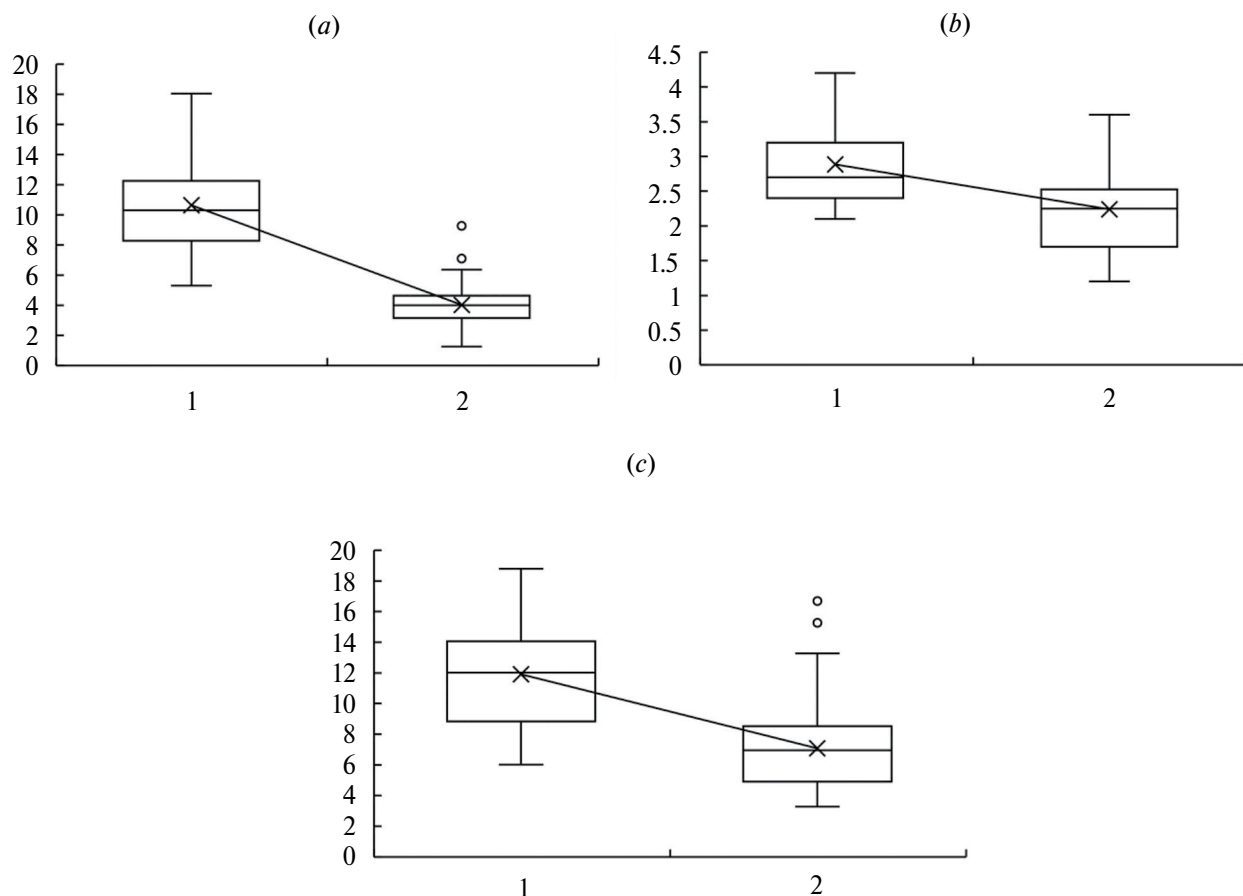


Рис. 3. Диаграммы размаха значений функциональных признаков, связанных со второй главной компонентой, в ценопопуляциях *Ziziphora clinopodioides*.

По оси X – 1 – подвижный субстрат (ЦП 3); 2 – неподвижный субстрат (ЦП 1, 2, 4); по оси Y – размах значений функционального признака; a – длина составной скелетной оси, см; b – длина ксилоподия, см; c – биомасса особи, г. Значения критерия Манна–Уитни (U) варьировали от 2.1 до 11.4 при $p < 0.05$.

Fig. 3. Diagrams of the range of values of functional characters associated with the second principal component in *Ziziphora clinopodioides* populations.

X -axis: 1 – mobile substrate (CP 3); 2 – stabile substrate (CP 1, 2, 4); Y -axis: the range of values of a functional character; a – composite skeletal axis length, cm; b – xylopodium length, cm; c – individual biomass, g. Mann–Whitney test (U) values ranged from 2.1 to 11.4 with $p < 0.05$.

антропогенной нагрузки и содержания камней отмечается уменьшение доли ювенильных и виргинильных особей и увеличение доли субсенильных растений. Кроме того, на средневозрастные генеративные растения положительное влияние оказывает снижение конкуренции со стороны сопутствующих видов и, как следствие, появление свободных от растительности участков почвенного субстрата. Развитый моховый покров способствует накоплению и сохранению старых генеративных особей (табл. 4). Влияние подвижности субстрата и освещенности на тип онтогенетического спектра не установлено.

В условиях нарушенных степей на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением в ценопопуляциях *Z. clinopodioides* формируются два типа онтогенетического спектра: левосторонний (ЦП 2) – с абсолютным максимумом на молодых генеративных особях (30.8%); бимодальный (ЦП 1, 3) – с абсолютным максимумом на старых генеративных (42.6–45.5%) и локальным – на молодых генеративных (22.2–26.3%) особях (рис. 4). Несмотря на хорошо развитую в таких условиях произрастания репродуктивную сферу особей (“число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков

в паракладиях”, “число цветков в главном соцветии”) антропогенное воздействие и песчаные почвы с недостаточным увлажнением (11.2–20.9%) отрицательно влияют на появление всходов и сохранение особей начальных этапов онтогенеза ($j-v$). Кроме того, каменистый субстрат затрудняет попадание семян в мелкозем и их прорастание. Все это приводит к низкой численности проростков и молодой фракции растений в ЦП. Индекс возобновления в этих ЦП низкий и варьирует от 0.025 до 0.11 (табл. 5). В отдельные годы, в результате регулярных осадков и снижения антропогенного влияния, напротив, особи начальных этапов онтогенеза ($j-v$) хорошо сохраняются, что и объясняет абсолютный и локальный максимумы на молодом генеративном состоянии в ЦП 1–3.

В ненарушенной степи на супесчаной почве с умеренным увлажнением также формируется бимодальный онтогенетический спектр (ЦП 4). При этом абсолютный максимум приходится на особи виргинильного (27.8%) и старого генеративного (23.6%) состояний (рис. 4). Сложившиеся

Таблица 3. Показатели сходства ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides*

Table 3. Indices of similarity of *Ziziphora clinopodioides* populations

Номер ЦП CP number	2	3	4
1	$R^* = 0.94$ $I^{**} = 62.0$	$R = 0.98$ $I = 24.23$	$R = 0.94$ $I = 57.38$
2	—	$R = 0.95$ $I = 52.84$	$R = 0.88$ $I = 118.67$
3	—	—	$R = 0.87$ $I = 125.29$

Примечание: R^* — показатель сходства; I^{**} — критерий идентичности; $p = 0.0001$.

Note: R^* — similarity index; I^{**} — identity criterion; $p = 0.0001$.

условия произрастания даже при минимальных значениях функциональных признаков особей, тесно связанных с первой главной компонентой, оказывают положительное влияние на долю особей прегенеративного периода, что выражается в увеличении индекса возобновления ($I_b = 0.33$).

Таблица 4. Оценка степени влияния экологических факторов на соотношение онтогенетических групп в ценопопуляциях *Ziziphora clinopodioides*

Table 4. Assessment of the degree of influence of environmental factors on the ratio of ontogenetic groups of *Ziziphora clinopodioides* populations

Онтогенетическая группа Ontogenetic group	Доля влияния экологических факторов и значимость The share of influence of environmental factors and significance					
	Моховый покров Moss cover	Свободный субстрат Exposed substrate	Почва по гранулометрическому составу (содержание песка) Soil according to granulometric composition (sand content)	Камни Stones	Увлажнение Moisture	Антропогенное воздействие Anthropogenic impact
	F^*/p	F/p	F/p	F/p	F/p	F/p
j	—**	—	97.5/0.01	97.5/0.01	97.5/0.01	97.5/0.01
im	—	—	—	—	—	—
v	—	—	93.3/0.03	93.3/0.03	93.3/0.03	93.3/0.03
g_1	—	—	—	—	—	—
g_2	—	98.8/0.00	—	—	—	—
g_3	99.0/0.00	—	—	—	—	—
ss	—	—	91.8/0.04	91.8/0.04	91.8/0.04	91.8/0.04
s	—	—	—	—	—	—

Примечание: F^* — значение критерия Фишера; p — уровень значимости; ** — значимые различия отсутствуют. Онтогенетическое состояние: j — ювенильное; im — имматурное; v — виргинильное; g_1 — молодое генеративное; g_2 — зрелое генеративное; g_3 — старое генеративное; ss — субсильное; s — сильное.

Note: F^* — Fisher test value; p — significance level; ** — no significant differences. j — juvenile; im — immature; v — virginal; g_1 — young generative; g_2 — mature generative; g_3 — old generative; ss — subsenile; s — senile.

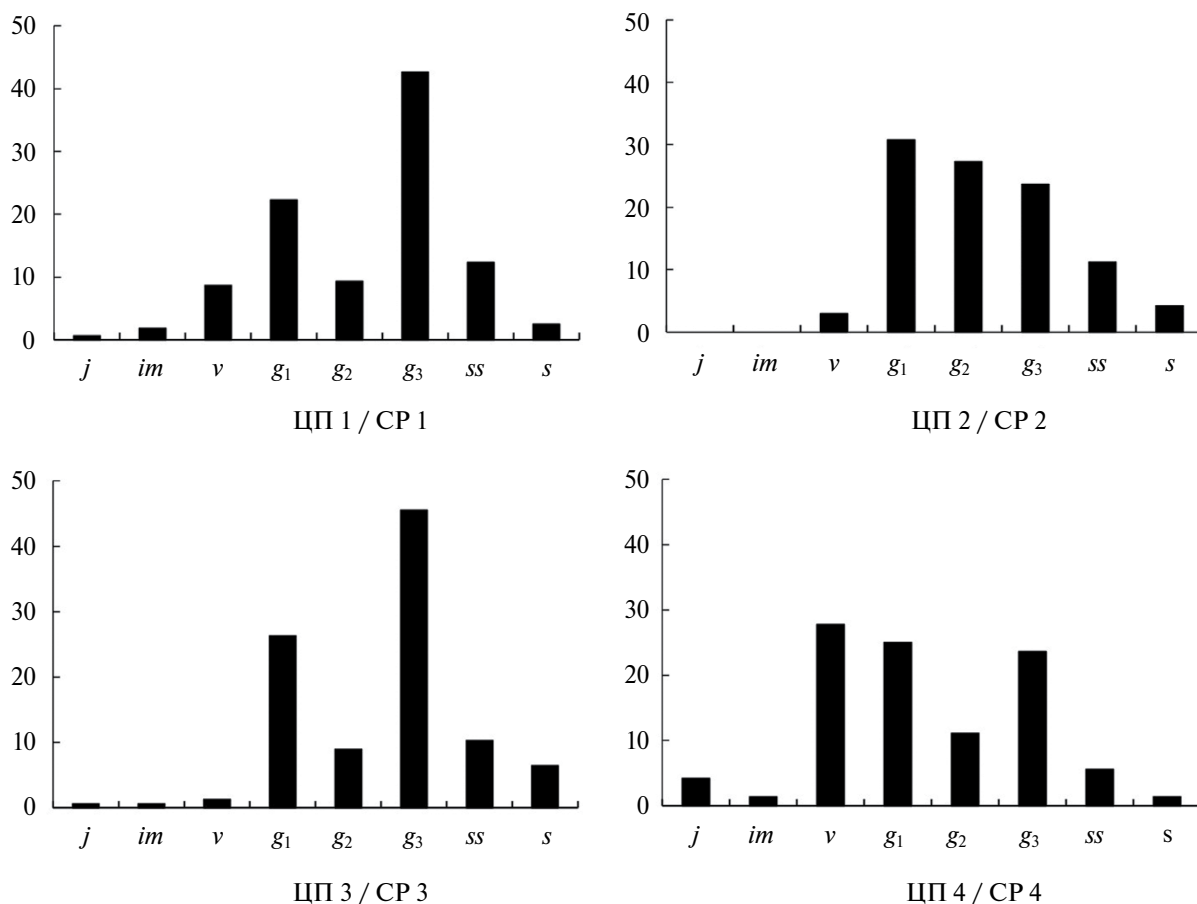


Рис. 4. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides*.

По оси X — онтогенетические состояния; по оси Y — доля особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях, %. ЦП 1–4 — номера ценопопуляций.

Fig. 4. Ontogenetic spectra of *Ziziphora clinopodioides* populations.

X-axis: ontogenetic states; Y-axis: share of individuals of different ontogenetic states in populations, %. CP 1–4 — population numbers.

Как отмечено выше, низкая доля зрелых и высокая — старых генеративных особей наблюдаются в ЦП 1, 3 и 4. В результате значительного общего проективного покрытия со стороны кустарникового (*Caragana pygmaea*, *Spiraea hypericifolia*, *Scutellaria supina*, *Artemisia gmelinii* и др.) и/или травяного (*Fragaria viridis*, *Potentilla longifolia*, *Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii* и др.) ярусов и, как следствие, низкого процента открытых почвенных участков происходит ускорение темпов развития зрелых растений, а также накопление большого числа отмерших скелетных осей в кустах взрослых особей и их быстрый переход в старое генеративное состояние. Накопление особей *Z. clinopodioides* старого генеративного состояния связано с моховым покровом, хорошо развитым в ЦП 1 и 3; при его отсутствии доля этих особей не превышает 23.6% (ЦП 4). Противоположная ситуация складывается

в ЦП 2. В ней при снижении общего проективного покрытия и появлении свободного субстрата (16%) темпы развития зрелых генеративных растений замедляются и особи постепенно переходят в следующие состояния.

Особи постгенеративной фракции (ss–s) во всех изученных ЦП обычно быстро стареют и погибают. Однако в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением (ЦП 1–3) доля субсенильных (10.2–12.3%) и сенильных (2.5–6.4%) растений выше, чем в ненарушенных степях на супесчаных почвах с умеренным увлажнением (ЦП 4) (ss — 5.6%, s — 1.4%). Индекс старения в ЦП 1–3 изменяется в пределах от 0.39 до 0.62, в ЦП 4 составляет 0.30.

Показатели возрастности и эффективности в изученных ЦП изменяются от 0.38 до 0.59 и от 0.64

Таблица 5. Демографические показатели ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides*

Table 5. Demographic indices of *Ziziphora clinopodioides* populations

Номер ЦП CP number	I_b	I_{ct}	Плотность, особь/м ² Density, individuals/m ²	ω	Δ	Тип ЦП CP type
1	0.11	0.57	10.8 ± 1.26**	0.68	0.54	Переходная Transitional
2	0.03	0.39	9.38 ± 1.50	0.76	0.52	Зрелая Mature
3	0.025	0.62	9.75 ± 1.88	0.70	0.59	Стареющая Aging
4	0.33	0.30	6.54 ± 1.84	0.64	0.38	Переходная Transitional

Примечание: I_b — индекс возобновления; I_{ct} — индекс старения; ω — индекс эффективности; Δ — индекс возрастности; тип ЦП по классификации Л. А. Животовского (2001); ** — среднее значение ± ошибка среднего значения.

Note: I_b — renewal index; I_{ct} — aging index; ω — efficiency index; Δ — age index; CP type according to L.A. Zhivotovsky's classification (2001); ** — average value ± average error.

до 0.76 соответственно (см. табл. 5). По классификации “дельта-омега” ЦП разделились на три группы: ЦП 1 и 4 — переходные, ЦП 2 — зрелая, ЦП 3 — стареющая. Распределение особей по площадкам варьирует в широких пределах (ЦП 1 — от 2 до 20 особей/м²; ЦП 2 — от 4 до 22 особей/м²; ЦП 3 — от 1 до 28 особей/м²; ЦП 4 — от 1 до 15 особей/м²). Плотность особей в ЦП находится в прямой зависимости от задернованности сообщества ($r = 0.99$, $p < 0.05$) и в обратной — от антропогенной нагрузки ($r = -0.77$, $p < 0.05$). При увеличении общего проективного покрытия и отсутствии антропогенного воздействия плотность особей уменьшается. Так, например, в ЦП 1 при покрытии травостоя 25% и сильным антропогенном влиянии плотность достигает 10.8 особей/м², тогда как в ЦП 4 при проективном покрытии травостоя 65–67% и отсутствии антропогенной нагрузки значение плотности не превышает 6.54 особи/м² (табл. 5).

Таким образом, изучение онтогенетической структуры ЦП *Z. clinopodioides* показало динамичность распределения онтогенетических групп и, как правило, несовпадение конкретных онтогенетических спектров с характерным левосторонним, что свидетельствует о неустойчивом их состоянии на границе ареала. Причина заключается в реагировании особей вида на изменение экологических условий произрастания. Моховый покров, свободный субстрат, содержание песка и камней в почве, увлажнение и антропогенное воздействие приводят к изменению онтогенетического

спектра — появлению максимума на старой генеративной группе. Однако такие варианты развития ценопопуляций можно рассматривать как их временное состояние, на что указывает значительная доля в ЦП 1 и 3 молодых генеративных, а в ЦП 4 — виргинильных растений.

Несовпадение онтогенетических спектров с характерным у растений полукустарничковой жизненной формы также отмечается в ряде работ. Исследователи указывают, что на изменение спектра оказывают влияние условия произрастания (наличие/отсутствие свободного субстрата, особенности фитоценотической обстановки, антропогенное воздействие, погодные условия (солнечная инсоляция, осадки, ветер)) и особенности онтогенеза (пропуски онтогенетических состояний, изменения темпов развития особей, соотношение семенного и вегетативного размножения в поддержании популяций) (Kolegova et al., 2013; Prokop'ev et al., 2016; Guseva, Cheryomushkina, 2017; Akhmedov et al., 2017; Mustafina et al., 2021; Talovskaya, Cheryomyshkina, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены экологические факторы, оказывающие влияние на функциональные признаки и онтогенетическую структуру ценопопуляций полукустарничка *Z. clinopodioides* на восточной границе ареала в Республике Хакасия. Гранулометрический состав почвы (содержание песка), камни

и увлажнение оказывают положительное влияние на большинство однолетних побеговых структур *Z. clinopodioides* (“число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось”, “число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков в паракладиях”, “число цветков в главном соцветии”); антропогенная нагрузка, напротив, отрицательное. Вследствие этого в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением функциональные признаки достигают наибольших значений. В лишённых камней сообществах на супесчаных почвах число побегов и степень развития их репродуктивной сферы, наоборот, снижаются несмотря на условия умеренного увлажнения и отсутствие антропогенного влияния. На многолетние побеговые структуры *Z. clinopodioides* (“длина составной скелетной оси”, “длина ксилоподия”, “биомасса особи”) положительное влияние оказывает только подвижность субстрата, приводящая к увеличению значений функциональных признаков. Изменение у особей *Z. clinopodioides* параметров длины составной скелетной оси и ксилоподия, числа вегетативных и генеративных побегов с паракладиями, числа паракладиев и цветков в них, числа цветков в главном соцветии, биомассы особей выступает механизмом морфологической адаптации к экологическим условиям произрастания на границе распространения в Республике Хакасия.

Установлено, что на соотношение особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях *Z. clinopodioides* влияние также оказывают соответствующие экологические факторы. Так, в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением формируются два типа онтогенетического спектра: левосторонний — с максимумом на молодых генеративных особях и бимодальный с максимумами на молодых и старых генеративных особях; в ненарушенной степи на супесчаной почве с умеренным увлажнением онтогенетический спектр бимодальный с максимумами на виргинильных и старых генеративных растениях. Доля особей начальных (*j-v*) и конечных (*ss*) этапов онтогенеза связана с действием тех же экологических факторов, от которых зависит и развитие однолетних побеговых структур. Отсутствие камней и антропогенного воздействия, низкое содержание песка в почве и умеренное увлажнение способствуют увеличению числа ювенильных и виргинильных особей и, напротив, отрицательно сказываются на доле

особей в субсенильном онтогенетическом состоянии. Увеличение доли средневозрастных генеративных растений связано с наличием свободного субстрата, приводящего к изменению темпов развития зрелых особей. Развитие мохового покрова приводит к накоплению старых генеративных растений. ЦП 1 и 4 по классификации “дельта-омега” относятся к переходным, ЦП 2 — зрелая, ЦП 3 — стареющая. Плотность особей зависит от степени задернованности сообщества и антропогенной нагрузки. При увеличении общего проективного покрытия и отсутствии антропогенного воздействия плотность особей уменьшается.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность ФГБУ ГСАС “Минусинская” (Красноярский край, г. Минусинск) за определение гранулометрического состава и влажности почвенных образцов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramova et al.] 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. 4: 551–563.
- [Akhmedov et al.] Ахмедов А.К., Черемушкина В.А., Шомуродов Х.Ф. 2017. Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Lagochilus inebrians* в Узбекистане. — Вестн. Оренб. гос. ун-в. 206(6): 63–70.
- [Astashenkov et al.] Асташенков А.Ю., Годин В.Н., Черемушкина В.А., Таловская Е.Б. 2022. Анализ функциональных признаков и структура их связей в ценопопуляциях *Panzerina lanata* (Lamiaceae). — Бот. журн. 107(6): 544–560.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622060047>
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Boboev M.T. 2023. The population structure of *Nepeta pamirensis* at different altitudes in the Pamirs (Tajikistan). — Plant Science Today. 11(1): 281–287.
<https://doi.org/10.14719/pst.2630>
- [Bobokalonov] Бобокалонов К.А. 2022. Биоморфология видов рода *Ziziphora* L. и структура их ценопопуляций в Таджикистане: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Новосибирск. 18 с.
- [Cheryomushkina et al.] Черемушкина В.А., Каулинь А.Г., Голубева Д.В. 2002. Онтогенез зизифоры пахучковидной (*Ziziphora clinopodioides* Lam.). — В кн.: Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. 3. Йошкар-Ола. С. 51–55.

- [Cheryomyshkina et al.] Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А., Денисова Г.Р. 2016. Эколого-ценогическая характеристика, структура ценопопуляций и онтогенез *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) в Туве. — Раст. ресурсы. 52(3): 381–396.
- [Cheryomyshkina, Bobokalonov] Черемушкина В.А., Бобокалоннов К.А. 2020. Жизненная форма, онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Ziziphora suffruticosa* в Таджикистане. — Раст. мир Азиат. России. 38(2): 25–33.
[https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-2\(25-33\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-2(25-33))
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A., Talovskaya E.B., Astashenkov A.Yu. 2022. Dwarf subshrub morphological structure variety in species of the genus *Scutellaria* (Lamiaceae) under different growing conditions. — Taiwan. 67(1): 146–154.
<https://doi.org/10.6165/tai.2022.67.146>
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., ..., Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. — Austral. J. Bot. 51(4): 335–380.
<https://doi.org/10.1071/BT02124>
- [Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Таловская Е.Б. 2018. Онторморфогенез и оценка состояния ценопопуляций *Dracocephalum argunense* (Lamiaceae) на границе ареала. — Бот. журн. 103(4): 427–440.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618040014>
- [Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Таловская Е.Б. 2022. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций *Dracocephalum fruticulosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) в Туве. — Поволж. экол. журн. 3: 255–267.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>
- [Doron'kin] Доронькин В.М. 1997. *Ziziphora* L. — Зизифора. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 202–203.
- [Dzhuraev] Джураев А.Д. 1975. Биолого-экологические группы и жизненные формы растительности первичных осыпей Гиссарского хребта. — В кн.: Вопросы интродукции и биологии растений. Душанбе. С. 38–50.
- [Fardeeva et al.] Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А. 2014. Пространственно-онтогенетическая структура ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) близ южной границы ареала (Республика Татарстан). — Раст. ресурсы. 50(3): 376–397.
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. 2016. Plant Functional Diversity. Oxford. 231 p.
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. — В сб.: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- [Gulis] Гулис А.Л. 2008. Влияние степени увлажнения субстрата на рост и развитие некоторых представителей рода *Rhododendron* L. — Бюлл. Никит. бот. сада. 97: 22–25.
- [Guseva, Cheryomyshkina] Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2017. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 122(2): 68–77.
- Hazrati S., Govahi M., Sedaghat M., Beyraghdar Kashkooli A. 2020. A comparative study of essential oil profile, antibacterial and antioxidant activities of two cultivated *Ziziphora* species (*Z. clinopodioides* and *Z. tenuior*). — Industr. Crops Prod. 157: 112942.
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112942>
- Hedge I.C. 1990. *Ziziphora* L. — In: Flora of Pakistan. 192. P. 224.
- [Kachinskii] Качинский Н.А. 1958. Механический и микроагрегатный состав почвы, методы его изучения. М. 192 с.
- Keshavarzi M., Jahandideh R., Nazem Bokae Z. 2008. Morphological and anatomical studies on *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Labiatae). — Pakistan J. Biol. Sci. 11(23): 2599–2605.
<https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.2599.2605>
- [Kirillova, Kirillov] Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2023. Жизнь на краю ареала: сравнительное изучение центральных и краевых популяций *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) на европейском северо-востоке России. — Вестн. Моск. унив. 78(2): 95–101.
<https://doi.org/10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-9>
- [Kishchenko] Кищенко И.Т. 2017. Сезонный рост и развитие *Juniperus communis* L. в таежной зоне. — Лесн. журн. 3: 31–39.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.3.31>
- [Kolegova et al.] Колегова Е.Б., Черемушкина В.А., Макунина Н.И., Быструшкин А.Г. 2013. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) на Южном Урале и на Алтае. — Раст. ресурсы. 3: 341–352.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 39–62.
- [Korolyuk et al.] Корольюк Е.А., Кениг В., Ткачев А.В. 2002. Состав эфирного масла зизифоры паучковидной (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) из Алтайского края и Республики Алтай. — Химия раст. сырья. 1: 49–52.
- Kosiński M. 1994. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie. — Wiad. Bot. 38(3–4): 45–52.
- [Kovalenko] Коваленко И.М. 2005. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Віталітетна структура. — Україн. бот. журн. 62(5): 707–714.
- [Kravtsova] Кравцова Л.П. 2019. Изучение фенологических особенностей лекарственных растений семейства Lamiaceae Lindl. при интродукции в Хакасии. — Вестн. Тверск. гос. унив. 55(3): 123–129.
<https://doi.org/10.26456/vtbiol04>
- [Lashchinskii, Talovskaya] Лашинский Н.Н., Таловская Е.Б. 2020. Характеристика популяции *Thymus*

- reverdattoanus* (Lamiaceae) на юге ареала (Надымский район, Ямало-Ненецкий автономный округ). — Бот. журн. 105(7): 687–696.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620070054>
- Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C. 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? — *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. P. 149–164.
- [Makunina] Макунина Н.И. 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с.
- [Mezhgosudarstvennyi...] Межгосударственный стандарт. 2015. ГОСТ 12071–2014. Грунты. Отбор, упаковка, транспортирование и хранение образцов. М. 10 с.
- [Mezhgosudarstvennyi...] Межгосударственный стандарт. 2016. ГОСТ 5180–2015. Грунты. Методы лабораторного определения физических характеристик. М. 23 с.
- [Mezhgosudarstvennyi...] Межгосударственный стандарт. 2019. ГОСТ 12536–2014. Грунты. Методы лабораторного определения гранулометрического (зернового) и микроагрегатного состава. М. 20 с.
- [Mustafina et al.] Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Каримова О.А. 2021. Экология и структура ценопопуляций *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) в Предуралье и Западном Казахстане. — Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 126(4): 22–36.
- [Odum] Одум Ю. 1975. Основы экологии. М. 740 с.
- [Onipchenko et al.] Онопченко В.Г., Дудова К.В., Гулов Д.М., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г. 2022. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ. — Журн. общ. биол. 83(2): 127–137.
<https://doi.org/10.31857/S004445962202004X>
- [Prokor'ev et al.] Прокопьев А.С., Катаева Т.Н., Мачкин Е.Ю. 2016. Характеристика ценопопуляций *Thymus jensiseensis* и *T. marschallianus* (Lamiaceae) на юге Томской области. — Раст. ресурсы. 52(2): 239–254.
- [Rastitel'nyi pokrov...] Растительный покров Хакасии. 1976. Новосибирск. 423 с.
- [Sandanov, Rosbakh] Санданов Д.В., Росбах С. 2019. Демографическая структура ценопопуляций *Scutellaria baicalensis* Georgi в связи с климатическими градиентами и локальными факторами. — Экология. 3: 236–239.
<https://doi.org/10.1134/S0367059719030168>
- Tabaripour R., Sheidai M., Mehdi Talebi S., Noormohammadi Z. 2020. Population genetic and phylo-geographic analyses of *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Lamiaceae), “kakuti-e kuhi”: An attempt to delimit its subspecies. — *Caryologia*. 73(2): 99–110.
<https://doi.org/10.13128/caryologia-573>
- [Talovskaya, Cheryomushkina] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А. 2018. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане. — Раст. мир Азии. России. 31(3): 61–65.
[https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). — *Botany*. 100(6): 499–508.
<https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>
- [Talovskaya et al.] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Астащенко А.Ю., Гусева А.А. 2017. Морфологическая адаптация *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане. — Бот. журн. 102(9): 1232–1248.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617090034>
- [Talovskaya et al.] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Денисова Г.Р. 2018. Морфологическая адаптация видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Якутии. — Сиб. экол. журн. 6: 736–749.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20180608>
- [Tsatsenkin] Цаценкин И.А. 1967. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе. 226 с.
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 182 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! — *Oikos*. 116: 882–892.
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- [Vodolazova et al.] Водолазова С.В., Мяделец М.А., Карпова М.Р., Саранчина Ю.В. 2011. Антимикробная активность эфирных масел и водных извлечений из лекарственных растений Хакасии. — Сиб. мед. журн. 26(2): 54–58.
- WFO: World Flora Online. 2024.
<http://www.worldfloraonline.org>. (Accessed 09.01.2024).
- [Yegorova, Suleimanova] Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н. 2021. Виталитет и жизнеспособность *Rubus arcticus* L. (Rosaceae) вблизи южной границы ареала в пределах Кировской области. — Вестн. Сев.-Вост. федер. ун-в. 84(4): 5–14.
- [Yershova] Ершова Э.А. 1995. Антропогенная динамика растительности юга средней Сибири. Препринт. Новосибирск. 27 с.
- [Yuzepchuk] Юзепчук С.В. 1954. Зизифора — *Ziziphora* L. — В кн.: Флора СССР. Т. XXI. М.; Л. С. 398–399.
- [Zakharenko, Sevast'yanov] Захаренко Г.С., Севастьянов В.Е. 2021. Влияние погодно-климатических условий на развитие вегетативных побегов и генеративных органов у кедра ливанского (*Cedrus libani* A. Rich.) в Крыму. — Экосистемы. 27: 128–138.
<https://doi.org/10.37279/2414-4738-2021-27-128-138>
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.

[Zhivotovskii] Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол. 40(4): 587–602.

[Zhivotovskii] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 1: 3–7.

FUNCTIONAL CHARACTERS AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF POPULATIONS OF *ZIZIPHORA CLINOPODIOIDES* (LAMIACEAE) AT THE RANGE BORDER (REPUBLIC OF KHAKASIA)

I. N. Barsukova^{1, 2, *}, V. N. Godin^{2, **}, V. A. Cheryomushkina^{2, ***}, A. Yu. Astashenkov^{2, ****}, G. R. Denisova^{2, *****}, A. A. Guseva^{2, *****}

¹Khakassian State University named after N. F. Katanov
Lenin Ave., 90, Abakan, 655017, Russia

²Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

*e-mail: saphronovairina@mail.ru

**e-mail: godinvn@yandex.ru

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

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

*****e-mail: gulnoria@mail.ru

*****e-mail: guseva.sc@list.ru

The object of this study is a characteristic subshrub of Khakasia, *Ziziphora clinopodioides* (Lamiaceae). The study of functional traits and the structure of the *Z. clinopodioides* populations at the eastern limit of its distribution (Republic of Khakasia) has been carried out for the first time. The materials were collected in 2022–2023 in true and meadow steppes of the forest-steppe belt. Environmental factors influencing functional traits and the ratio of individuals of different ontogenetic states have been identified. It has been established that disturbed steppes on sandy soils with the presence of stones and low moisture represent the ecological optimum for this species. Under these conditions, the indices of most of the studied functional traits (the number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis, the number of generative shoots with paracladia, the number of paracladia, the number of flowers in paracladia, the number of flowers in the main inflorescence) reach the highest values. In undisturbed steppes on sandy loam soils with moderate moisture, *Z. clinopodioides* is in unfavorable conditions, and develops individuals with minimal values of functional traits. All the studied populations are normal, complete or incomplete. Left-sided and bimodal ontogenetic spectra are formed in disturbed steppes on sandy soils with the presence of stones and low moisture; in the undisturbed steppe on sandy loam soil with moderate moisture, the spectrum type is bimodal. The density of individuals depends on the degree of sodding in the community and anthropogenic load. With an increase in the total projective cover and in the absence of anthropogenic impact, the density of individuals decreases. The causes of restructuring of functional characters and changes in the ontogenetic spectrum of populations of *Z. clinopodioides* under the influence of various environmental factors at the range border are discussed.

Keywords: functional characters, environmental factors, ontogenetic spectrum, subshrub, edge populations, steppes, *Ziziphora clinopodioides*

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to the FSBI GSAS “Minusinskaya” (Krasnoyarsk Territory, Minusinsk) for determining the granulometric composition and moisture content of soil samples.

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

Abramova L.M., Karimova O.A., Andreeva I.Z. 2013. К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) на северной гранитной ареале (Республика Башкортостан) [On ecology and biology of *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) at the Northern Boundary of the Range (Republic of Bashkortostan)]. — Сибирский экологический журнал. 4: 551–563 (In Russ.).

- Akhmedov A.K., Cheryomushkina V.A., Shomurodov H.F. 2017. Ontogenez i ontogeneticheskaya struktura cenopopulyatsii *Lagochilus inebrians* v Uzbekistane [Ontogenesis and ontogenetic structure of *Lagochilus inebrians* coenopopulations in Uzbekistan]. — Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta. 206(6): 63–70 (In Russ.).
- Astashenkov A.Yu., Godin V.N., Cheryomushkina V.A., Talovskaya E.B. 2022. Analiz funktsional'nykh priznakov i struktura ikh svyazei v cenopopulyatsiyakh *Panzerina lanata* (Lamiaceae) [Analysis of functional traits and the structure of their relationships in the coenopopulations of *Panzerina lanata* (Lamiaceae)]. — Bot. Zhurn. 107(6): 544–560 (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/S0006813622060047
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Boboev M.T. 2023. The population structure of *Nepeta pamirensis* at different altitudes in the Pamirs (Tajikistan). — Plant Science Today. 11(1): 281–287.
https://doi.org/10.14719/pst.2630
- Bobokalonov K.A. 2022. Biomorfologiya vidov roda *Ziziphora* L. i struktura ikh cenopopulyatsii v Tadzhikistane [Biomorphology of species of the genus *Ziziphora* L. and the structure of their coenopopulations in Tajikistan]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Novosibirsk. 18 p. (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Kaulin' A.G., Golubeva D.V. 2002. Ontogenez zizifory pakhuchkovidnoi (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) [Ontogenesis of ziziphora odoriferous (*Ziziphora clinopodioides* Lam.)]. — In: Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii. Uchebnoe posobie. T. 3. Ioshkar-Ola. P. 51–55 (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A., Denisova G.R. 2016. Ekologo-tsenoticheskaya kharakteristika, struktura tsenopopulyatsii i ontogenez *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) v Tuve [Environmental and phytocoenotical characteristics, structure of coenopopulations and ontogeny of *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) in Tuva]. — Rastitel'nye resursy. 52(3): 381–396 (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Bobokalonov K.A. 2020. Zhiznennaya forma, ontogenez i ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsii *Ziziphora suffruticosa* v Tadzhikistane [Life form, ontogenesis and ontogenetic structure of *Ziziphora suffruticosa* coenopopulations in Tajikistan]. — Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii. 38(2): 25–33 (In Russ.).
https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-2(25-33)
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A., Talovskaya E.B., Astashenkov A.Yu. 2022. Dwarf subshrub morphological structure variety in species of the genus *Scutellaria* (Lamiaceae) under different growing conditions. — Taiwan. 67(1): 146–154.
https://doi.org/10.6165/tai.2022.67.146
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., ..., Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. — Austral. J. Bot. 51(4): 335–380.
https://doi.org/10.1071/BT02124
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2018. Ontomorfogenez i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii *Dracocephalum argunense* (Lamiaceae) na granitse areala [Ontomorphogenesis and assessment of state of *Dracocephalum argunense* (Lamiaceae) coenopopulations on the border of its range]. — Bot. Zhurn. 103(4): 427–440 (In Russ.).
https://doi.org/10.1134/S0006813618040014
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2022. Dinamika ontogeneticheskoi struktury tsenopopulyatsii *Dracocephalum fruticulosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) v Tuve [Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticulosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) in Tuva]. — Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 3: 255–267 (In Russ.).
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267
- Doron'kin V.M. 1997. *Ziziphora* L. — Zizifora. — In: Flora Sibiri. T. 11. Novosibirsk. P. 202–203 (In Russ.).
- Dzhuraev A.D. 1975. Biologo-ekologicheskie gruppy i zhiznennyye formy rastitel'nosti pervichnykh osyppei Gissarskogo khrebtta [Biological-ecological groups and life forms of vegetation of primary screes of the Gissar ridge]. — In: Voprosy introduksii i biologii rastenii. Dushanbe. P. 38–50 (In Russ.).
- Fardeeva M.B., Islamova G.R., Chizhikova N.A. 2014. Prostranstvenno-ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsii *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) bliz yuzhnoy granitsy areala (Respublika Tatarstan) [Spatial and ontogenetic structure of coenopopulations of *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) on the southern border of the area (Tatarstan Republic)]. — Rastitel'nye resursy. 50(3): 376–397 (In Russ.).
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. 2016. Plant Functional Diversity. Oxford. 231 p.
- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii [On assessing the parameters of the age structure of plant populations]. — In: Zhizn' populyatsii v geterogennoy srede. Ch. 1. Ioshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Gulis A.L. 2008. Vliyanie stepeni uvlazhneniya substrata na rost i razvitiye nekotorykh predstavitelei roda *Rhododendron* L. [The influence of the degree of substrate moisture on the growth and development of some representatives of the genus *Rhododendron* L.]. — Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada. 97: 22–25 (In Russ.).
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2017. Morfogenez i sostoyanie tsenopopulyatsii endemichnogo vida *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae) [Morphogenesis and state of coenopopulations of the endemic species *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae)]. — Byulleten' MOIP. Otdelenie Biologii. 122(2): 68–77 (In Russ.).
- Hazrati S., Govahi M., Sedaghat M., Beyraghdar Kashkooli A. 2020. A comparative study of essential oil profile, antibacterial and antioxidant activities of two cultivated *Ziziphora* species (*Z. clinopodioides* and *Z. tenuior*). — Industr. Crops Prod. 157: 112942. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112942
- Hedge I.C. 1990. *Ziziphora* L. — In: Flora of Pakistan. 192. P. 224.
- Kachinskii N.A. 1958. Mekhanicheskii i mikroagregatnyi sostav pochvy, metody ego izucheniya [Mechanical and

- microaggregate composition of soil, methods of studying it]. Moscow. 192 p. (In Russ.).
- Keshavarzi M., Jahandideh R., Nazem Bokaei Z. 2008. Morphological and anatomical studies on *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Labiatae). — Pakistan J. Biol. Sci. 11(23): 2599–2605. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.2599.2605>
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2023. Zhizn' na krayu areala: sravnitel'noe izuchenie tsentral'nykh i kraevykh populyatsii *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) na evropeiskom severo-vostoke Rossii [Living at the edge: a comparative study of the central and marginal populations of *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in European Northeast of Russia]. — Vestnik Moskovskogo universiteta. 78(2): 95–101 (In Russ.). <https://doi.org/10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-9>
- Kishchenko I.T. 2017. Sezonnyi rost i razvitiye *Juniperus communis* L. v taezhnoi zone [Seasonal Growth and Development of *Juniperus communis* L. in the Taiga Zone]. — Lesnoi zhurnal. 3: 31–39 (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.3.31>
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A., Makunina N.I., Bystrushkin A.G. 2013. Ontogeneticheskaya struktura i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) na Yuzhnom Urale i na Altae [Ontogenetic structure and status assessment of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) coenopopulations in South Ural and Altai]. — Rastitel'nye resursy. 3: 341–352. (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1964. Vidovoi (floristicheskii) sostav rastitel'nykh soobshchestv i metody ego izucheniya [Species (floristic) composition of plant communities and methods for studying it]. — In: Poleyaya geobotanika. T. 3. Moscow; Leningrad. P. 39–62 (In Russ.).
- Korolyuk Ye.A., Kenig V., Tkachev A.V. 2002. Sostav efirnogo masla zizifory pakhuchkovidnoi (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) iz Altaiskogo kraia i Respubliki Altai [Composition of *Ziziphora* essential oil (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) from the Altai region and the Republic of Altai]. — Khimiya rastitel'nogo syr'ya. 1: 49–52 (In Russ.).
- Kosiński M. 1994. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie. — Wiad. Bot. 38(3–4): 45–52.
- Kovalenko I.M. 2005. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Віталітетна структура. — Україн. бот. журн. 62(5): 707–714 (In Ukr.).
- Kravtsova L.P. 2019. Izuchenie fenologicheskikh osobennostei lekarstvennykh rastenii semeistva *Lamiaceae* Lindl. pri introduktsii v Khakasii [The study of phenological characteristics of medicinal plants of the family Lamiaceae Lindl. introduced in the Republic of Khakassia]. — Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. 55(3): 123–129 (In Russ.). <https://doi.org/10.26456/vtbio104>
- Lashchinskii N.N., Talovskaya E.B. 2020. Kharakteristika populyatsii *Thymus reverdattoanus* (Lamiaceae) na yuge areala (Nadymskii raion, Yamalo-Nenetskii avtonomnyi okrug) [Characteristics of *Thymus reverdattoanus* (Lamiaceae) population in the south of its range (Nadym district, Yamal-Nenets autonomous area)]. — Bot. Zhurn. 105(7): 687–696 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620070054>
- Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C. 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? — Terrestrial Ecosystems in a Changing World. P. 149–164.
- Makunina N.I. 2016. Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoi ravniny i Altae-Sayanskoi gornoj oblasti [The forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altai-Sayan mountain region]. Novosibirsk. 183 p. (In Russ.).
- Mezhgosudarstvennyi standart. 2015. GOST 12071–2014. Grunty. Otbor, upakovka, transportirovanie i khranenie obraztsov [Interstate standard. 2015. GOST 12071–2014. Soils. Selection, packaging, transportation and storage of samples]. Moscow. 10 p. (In Russ.).
- Mezhgosudarstvennyi standart. 2016. GOST 5180–2015. Grunty. Metody laboratornogo opredeleniya fizicheskikh kharakteristika [Interstate standard. 2016. GOST 5180–2015. Soils. Methods for laboratory determination of physical characteristics]. Moscow. 23 p. (In Russ.).
- Mezhgosudarstvennyi standart. 2019. GOST 12536–2014. Grunty. Metody laboratornogo opredeleniya granulometricheskogo (zernovogo) i mikroagregatnogo sostava [Interstate standard. 2019. GOST 12536–2014. Soils. Methods for laboratory determination of granulometric (grain) and microaggregate composition]. Moscow. 20 p. (In Russ.).
- Mustafina A.N., Abramova L.M., Golovanov Ya.M., Karimova O.A. 2021. Ekologiya i struktura tsenopopulyatsii *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) v Predural'e i Zapadnom Kazakhstane [Ecology and structure of coenopopulations of *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) in the Cis-Urals and Western Kazakhstan]. — Byulleten' MOIP. Otdelenie Biologii. 126(4): 22–36 (In Russ.).
- Odum Yu. 1975. Osnovy ehkologii [Basics of ecology]. Moscow. 740 p. (In Russ.).
- Onipchenko V.G., Dudova K.V., Gulov D.M., Akhmetzhanova A.A., Tekeev D.K., Elumeeva T.G. 2022. Funktsional'nye priznaki list'ev rastenii vazhny dlya formirovaniya sostava al'piiskikh rastitel'nykh soobshchestv [Leaf functional traits are important for the formation of alpine plant communities' composition]. — Zhurnal obshchey biologii. 83(2): 127–137 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S004445962202004X>
- Prokop'ev A.S., Kataeva T.N., Machkinis E.Yu. 2016. Kharakteristika tsenopopulyatsii *Thymus jensisensis* u *T. marschallianus* (Lamiaceae) na yuge Tomskoi oblasti [Coenopopulation characteristics of *Thymus jensisensis* and *T. marschallianus* (Lamiaceae) in the south of Tomsk region]. — Rastitel'nye resursy. 52(2): 239–254 (In Russ.).
- Rastitel'nyi pokrov Khakasii [Vegetation cover of Khakassia]. 1976. Novosibirsk. 423 p. (In Russ.).
- Sandanov D.V., Rosbakh S. 2019. Demograficheskaya struktura tsenopopulyatsii *Scutellaria baicalensis* Georgi v svyazi s

- klimaticheskimi gradientami i lokal'nymi faktorami [Demographic structure of coenopopulations of *Scutellaria baicalensis* Georgi in connection with climatic gradients and local factors]. — *Ekologiya*. 3: 236–239 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0367059719030168>
- Tabaripour R., Sheidai M., Mehdi Talebi S., Noormohammadi Z. 2020. Population genetic and phylo-geographic analyses of *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Lamiaceae), “kakuti-e kuhi”: An attempt to delimit its subspecies. — *Caryologia*. 73(2): 99–110. <https://doi.org/10.13128/caryologia-573>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A. 2017. Morfologicheskaya adaptatsiya *Thymus roseus* (Lamiaceae) v Vostochnom Kazakhstane [Morphological adaptation of *Thymus roseus* (Lamiaceae) in the East Kazakhstan]. — *Bot. Zhurn.* 102(9): 1232–1248 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813617090034>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Denisova G.R. 2018. Morfologicheskaya adaptatsiya vidov roda *Thymus* (Lamiaceae) v Yakutii [Morphological adaptation of *Thymus* (Lamiaceae) species in Yakutia]. — *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 6: 736–749 (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SEJ20180608>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2018. Ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsii *Thymus roseus* (Lamiaceae) v Vostochnom Kazakhstane [Ontogenetic structure of *Thymus roseus* (Lamiaceae) coenopopulations in the East Kazakhstan]. — *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii*. 31(3): 61–65 (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). — *Botany*. 100(6): 499–508. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>
- Tsatsenkin I.A. 1967. Ekologicheskie shkaly dlya rastenii pastbishch i senokosov gornyykh i ravninnykh raionov Srednei Azii, Altaya i Urala [Ecological scales for plants of pastures and hayfields in mountainous and lowland regions of Central Asia, Altai and the Urals]. Dushanbe. 226 p. (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rastenii (oчерki populyatsionnoi biologii) [Coenopopulations of plants (essays on population biology)]. 1988. Moscow. 182 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocoeno-population as a function of time and energy wave processes]. — *Biologicheskie nauki*. 2: 7–34 (In Russ.).
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! — *Oikos*. 116: 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Vodolazova S.V., Myadelets M.A., Karpova M.R., Saranchina Yu.V. 2011. Antimikrobnaya aktivnost' efirnykh masel i vodnykh izvlechenii iz lekarstvennykh rastenii Khakasii [Antimicrobial activity of volatile oils and water extracts from medicinal herbs of Khakasia]. — *Sibirskii meditsinskii zhurnal*. 26(2): 54–58 (In Russ.).
- WFO: World Flora Online. 2024. <http://www.worldfloraonline.org>. (Accessed 09.01.2024)
- Yegorova N.Yu., Suleimanova V.N. 2021. Vitalitet i zhiznennost' *Rubus arcticus* L. (Rosaceae) vblizi yuzhnoi granitsy areala v predelakh Kirovskoy oblasti [Vitality of *Rubus arcticus* L. (Rosaceae) near the southern border of the range within the Kirov region]. — *Vestnik Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta*. 84(4): 5–14 (In Russ.).
- Yershova E.A. 1995. Antropogennaya dinamika rastitel'nosti yuga sredney Sibiri [Anthropogenic dynamics of vegetation in the south of Central Siberia]. Preprint. Novosibirsk. 27 p. (In Russ.).
- Yuzepchuk S.V. 1954. Zizifora — *Ziziphora* L. — In: Flora SSSR. T. XXI. Moscow; Leningrad. P. 398–399 (In Russ.).
- Zaharenko G.S., Sevast'yanov V.E. 2021. Vliyanie pogodno-klimaticheskikh uslovii na razvitie vegetativnykh pobegov i generativnykh organov u kedra livanskogo (*Cedrus libani* A. Rich.) v Krymu [Influence of weather and climatic conditions on the development of vegetative shoots and generative organs of the Lebanese cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) in Crimea]. — *Ekosistemy*. 27: 128–138 (In Russ.). <https://doi.org/10.37279/2414-4738-2021-27-128-138>
- Zaugol'nova L.B. 1994. Struktura populyatsii semennykh rastenii i problemy ikh monitoringa [Structure of seed plant population and related monitoring problems]: Abstr. Doct. Diss. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovskii L.A. 1979. Pokazatel' skhodstva populyatsii po polimorfnykh priznakam [Indicator of similarity of populations by polymorphic traits]. — *Zhurn. obshchey biologii*. 40(4): 587–602 (In Russ.).
- Zhivotovskii L.A. 2001. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii rastenii [Ontogenetic states, effective densities and classification of plant populations]. — *Ekologiya*. 1: 3–7 (In Russ.).