

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THERMOPSIS MONGOLICA* (FABACEAE) В СТЕПЯХ РЕСПУБЛИКИ АЛТАЙ

© 2023 г. Н. А. Карнаухова^{1,*}, Г. К. Зверева^{2,**}, С. Я. Сыева^{3,***}

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

²Новосибирский государственный педагогический университет
ул. Вилюйская, 28, Новосибирск, 630126, Россия

³Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий
Научный городок, 35, Барнаул, 656910, Россия

*e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru, karninand@gmail.com

**e-mail: labsp@ngs.ru

***e-mail: serafima-altai@mail.ru

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 08.07.2023 г.

Принята к публикации 25.07.2023 г.

Проведены ценопопуляционные исследования *Thermopsis mongolica* Czefr. — ядовитого многолетнего травянистого растения с длинным корневищем, быстро распространяющегося в выпасаемых луговых и степных фитоценозах Республики Алтай. На пастбищах с постоянным выпасом термописис не поедается скотом и при снижении конкуренции со стороны других видов быстро разрастается и захватывает территорию за счет большого числа растущих корневищ. За счет вегетативного размножения в ценопопуляциях *T. mongolica* основной максимум принадлежит виргинильным раметам¹, второй — средневозрастным или старым генеративным. При увеличении антропогенной нагрузки доля виргинильных рамет и плотность ценопопуляции увеличиваются. В нарушенных выпасом скота сообществах с III стадией пастбищной дигрессии термописис содоминирует и создает аспект в травянистом ярусе. В таких ценопопуляциях плотность термописиса возрастает от 24.8 до 131.2 рамет на 1 м². Генеративные побеги при этом достигают максимальных морфометрических показателей, мощности и продуктивности. Постоянный выпас до полного сбоя (IV стадия) приводит к быстрому старению особей *T. mongolica* и накоплению старых рамет. В онтогенетических спектрах второй максимум перемещается на раметы постгенеративного периода. Из-за постоянного вытаптывания и уплотнения почвы плотность *T. mongolica* уменьшается до 6.5–4.6 рамет на 1 м². Таким образом, антропогенная нагрузка, которая не является катастрофической, приводит к ослаблению межвидовой конкуренции, что дает возможность *T. mongolica* быстро увеличить организменные и популяционные показатели и реализовать свои реактивные свойства.

Ключевые слова: *Thermopsis mongolica*, длиннокорневищное ядовитое растение, морфометрические показатели рамет, пастбищная дигрессия, структура ценопопуляций

DOI: 10.31857/S0006813623080033, **EDN:** JWDBJA

Деградикация степных пастбищных угодий нередко сопровождается увеличением обилия плохо поедаемых и несъедобных видов растений. Так, разрастание *Ceratocarpus arenarius* L. под влиянием интенсивного выпаса наблюдалось в сообществах настоящих степей Улуг-Хемской котловины Тувы (Gorshkova, 1983), Калмыкии (Dzharova, 2007), а также Урало-Илекского междуречья в пределах Оренбургской области (Gorchakovskiy, Ryabinina, 1981). На сильно сбитых участках до-

минантами переходных сообществ часто становятся полыни, в частности, в составе травостоя сухих степей Монголии и Тувы наблюдается увеличение участия *Artemisia frigida* Willd. (Gunin et al., 2009; Sambuu, Ayupova, 2016). В среднегорье Центрального Алтая при деградации пастбищ создаются условия для развития *Thermopsis mongolica* Czefr., хотя на территории Сибири этот вид внесен в Красные книги Тюменской (Krasnaya..., 2004), Омской (Krasnaya..., 2005) и Кемеровской (Krasnaya..., 2021) областей.

Thermopsis mongolica Czefr. (Fabaceae) — ядовитое многолетнее длиннокорневищное безрозе-

¹ Рамет (англ. gamet) — живой организм, образующийся в результате вегетативного размножения (Zhmylev et al., 2002. С. 116).

точное травянистое растение. Это южно-сибирско-центрально-азиатский степной вид, с ареалом, охватывающим Монголию и Джунгарию, юг Западной и Средней Сибири и Казахстан (Yakovlev, 1988; Kurbatskiy, 1994). Произрастает в степях, нередко солонцеватых, на остепненных лугах, по открытым каменистым склонам, песчаным берегам рек, озер, на залежах, в чиевниках, от 800 до 2500 м над ур. м.

Как отмечает В.И. Курбатский во “Флоре Сибири” (Kurbatskiy, 1994: 208), *T. mongolica* “близок к *T. lanceolata* R. Br., от которого отличается более узкими и длинными листочками и распространением”. По данным Е.А. Басаргина (Basargin, 2010), в сообществах луговых и настоящих степей, а также на засоленных лугах проективное покрытие *T. lanceolata* не превышает 1–5%, а наибольшее проективное покрытие (38–63%) наблюдается в сообществах, использующихся в качестве пастбищ. *T. lanceolata* произрастает на довольно богатых и засоленных почвах (11–17 ступени) и чаще всего встречается в сообществах с лугостепным и сухолуговым режимами увлажнения. По режиму увлажнения фитоценозы с *T. lanceolata* занимают 27 ступеней (от 43 до 69), оптимум увлажнения для этого вида равен значению 58, что находится в пределах сообществ остепненных лугов.

Онтогенез *T. lanceolata* описан Е.А. Басаргиным (Basargin, 2007), начиная с виргинильного онтогенетического состояния, т.к. особи семенного происхождения не были обнаружены и в природе изучался только онтогенез рамет. Сложный онтогенез, состоящий из сокращенного онтогенеза семенной особи и неполных онтогенезов парциальных образований, *Thermopsis lanceolata* ssp. *jacutica* (Czefr.) Schreter был изучен П.С. Егоровой (Yegorova, 2016) в культуре. Авторами показано, что полный онтогенез термописа ланцетного складывается из нескольких качественно различных этапов. Первый этап – развитие особи семенного происхождения из семени до начала вегетативного разрастания и образования куртины. Второй этап длится до начала вегетативного размножения и формирования клона. Третий этап, более длительный и сложный, – развитие ряда последовательных вегетативных поколений особей в клоне. Длительность онтогенеза рамет у *T. lanceolata* – около 14 лет.

T. mongolica широко встречается в степных районах Горного Алтая и Тувы. В Центрально-Тувинской котловине даже определяют запасы этого вида как лекарственного растительного сырья (Sambu, 2019). При изучении бобовых растений в среднегорьях Республики Алтай нами показано увеличение распространения этого вида на деградированных пастбищах (Zvereva et al., 2019),

при этом причины и особенности разрастания *T. mongolica* не изучены.

Эффективным методом исследования антропогенных воздействий на фитоценоз является анализ ценопопуляций. Как показано Л.Б. Заугольной (Zaugol'nova, 1977), под влиянием хозяйственной деятельности в ценопопуляциях (ЦП) меняется численность особей, их жизненное состояние и темпы развития, возрастной спектр ЦП, интенсивность семенного и вегетативного возобновлений. В результате этих процессов изменяются общая продуктивность ЦП и ценоза в целом, проективное покрытие видов, их количественные соотношения, что обычно является предметом изучения при хозяйственном воздействии на ценоз.

Цель работы – выявление особенностей устойчивости и причин разрастания *T. mongolica* в Республике Алтай при пастбищной дигрессии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение *Thermopsis mongolica* проводилось в сообществах естественных пастбищ среднегорий Республики Алтай (табл. 1). Мониторинг структуры ценопопуляций (ЦП) и морфометрических параметров проводился в 8 местообитаниях с 2017 по 2021 г., а в июле 2022 г. для сопоставления данных дополнительно все сообщества были исследованы одновременно. Номера ценопопуляций (ЦП) соответствуют номерам сообществ в таблице 1. Для сообществ приводятся следующие компоненты: список доминантов, общее проективное покрытие, проективное покрытие *T. mongolica*.

При определении пастбищной дигрессии использованы общепринятые методики (Gorshkova, 1983; Yershova, 1995). Различали 4 стадии пастбищной дигрессии (ПД): I – естественное состояние растительности при незначительном выпасе; II – начальные стадии угнетения травостоя при постоянном выпасе; III – угнетение травостоя при усиленном выпасе; IV – сбой (толока). При нерегулярной пастбищной нагрузке с различной интенсивностью в травостое возможны сочетания признаков разных стадий, в связи с чем нами выделялись промежуточные ступени дигрессии. Запасы надземной массы определяли методом укосов, размер учетной площадки составлял 0.25 м², повторность 10-кратная. В надземную фитомассу (НФМ) входит живая (зеленая) фитомасса (ЖНФМ) и надземная мортмасса (НММ) (Bazilevich, Titlyanova, 1978; Bazilevich, 1993). Зеленая фитомасса представляет совокупность живых надземных органов растений на определенной единице площади, надземная мортмасса – это мертвое растительное вещество (ветошь и подстилка).

Таблица 1. Сообщества и надземная масса деградированных пастбищ Республики Алтай с участием *Thermopsis mongolica*, 2017–2021 гг.**Table 1.** Communities and aboveground phytomass of degraded pastures of the Altai Republic with the participation of *Thermopsis mongolica*, 2017–2021

№	Сообщество/Community	Координаты, высота над ур.м./ Coordinates, altitude	ОПП		Стадия дигрессии/ Stage of digression	ЖНФМ		НМБ НМ <i>Thermopsis mongolica</i> АМЛ АМ <i>Thermopsis mongolica</i>
			ТПС PCT, %	ВПТ, см АНН HTS, cm		НММ LAPM АММ	АМЛ АМ	
Остепненный луг/ Steppified meadow								
1	Пятилистниково-термопсисово-злаковое кустарниково-Prairieweed-thermopsis-grass shrubby (<i>Dasiphora fruticosa</i> , <i>Thermopsis mongolica</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Phleum phleoides</i>)	50°49'07.28"N 84°55'00.37"E Н = 1111 м	$\frac{85 - 95}{5 - 8}$	$\frac{7 - 25}{25 - 35}$	III	20.5 ± 1.98 1.2 ± 0.06	6.9 ± 0.61 4.7 ± 0.22	
Настоящая степь/ True steppe								
2	Термопсисово-ковыльное/Thermopsis-feathergrass (<i>Stipa capillata</i> , <i>Thermopsis mongolica</i>)	50°57'00.34"N 85°01'09.15"E Н = 1107 м	$\frac{50 - 65}{10 - 15}$	$\frac{20 - 40}{20 - 35}$	II–III	14.0 ± 1.36 3.9 ± 0.19	4.2 ± 0.38 2.9 ± 0.17	
3	Полынно-ковыльно-термопсисовое/Sagebrush-feathergrass-thermopsis (<i>Artemisia frigida</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Thermopsis mongolica</i>)	50°56'43.21"N 84°57'39.03"E Н = 1084 м	$\frac{20 - 55}{15 - 40}$	$\frac{10 - 35}{15 - 35}$	III–IV	18.1 ± 1.54 4.7 ± 0.36	6.5 ± 0.59 5.9 ± 0.44	
4	Разнотравно-термопсисово-злаковое/Forbs-thermopsis-grass (<i>Bupleurum scorzoniferolium</i> , <i>Leontopodium ochroleucum</i> , <i>Thermopsis mongolica</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa capillata</i>)	50°46'28.83"N 84°56'10.26"E Н = 1213 м	$\frac{35 - 60}{15 - 25}$	$\frac{15 - 35}{15 - 38}$	III–IV	21.2 ± 2.07 1.5 ± 0.13	11.7 ± 1.05 8.2 ± 0.76	
5	Осоково-злаково-полынное/Sedge-grass-sagebrush (<i>Artemisia frigida</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Carex duriuscula</i>)	50°50'54.65"N 85°49'09.50"E Н = 1213 м	$\frac{45 - 55}{0 - 15}$	$\frac{5 - 15}{12 - 30}$	III–IV	15.0 ± 1.24 2.3 ± 0.21	4.2 ± 0.30 3.7 ± 0.19	
6	Копеечниково-полынно-злаковое/Weetvetch-sagebrush-grass (<i>Stipa capillata</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Hedysarum gmelinii</i>)	50°57'35.901"N 84°51'55.525"E Н = 1209 м	$\frac{40 - 60}{5 - 10}$	$\frac{10 - 25}{19 - 25}$	II–III	15.6 ± 1.06 2.6 ± 0.12	3.9 ± 0.25 2.7 ± 0.26	
7	Тонконогово-термопсисово-осоковое / Junegrass-thermopsis-sedge (<i>Carex duriuscula</i> , <i>Thermopsis mongolica</i> , <i>Koeleria pyramidata</i>)	50°41'57.244"N 84°56'21.650"E Н = 1274 м	$\frac{60 - 80}{10 - 50}$	$\frac{7 - 25}{16 - 29}$	III	25.5 ± 2.38 1.1 ± 0.08	9.8 ± 0.64 8.5 ± 0.42	
8	Лапчатково-термопсисово-тонконоговое / Quinefoil-thermopsis-Junegrass (<i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Thermopsis mongolica</i> , <i>Potentilla acaulis</i>)	50°56'08.812"N 84°57'18.778"E Н = 1080 м	$\frac{50 - 60}{20 - 30}$	$\frac{12 - 28}{15 - 30}$	III	27.1 ± 1.60 1.4 ± 0.12	11.6 ± 0.10 11.6 ± 0.10	

Примечания. ОПП – общее проективное покрытие; ППТ – проективное покрытие термопсиса; СВТ – средняя высота травостоя; ВПТ – высота побегов термопсиса; ЖНФМ – живая надземная фитомасса, ц/га возд. сух. массы; НММ – надземная мортмасса; НМБ – надземная масса бобовых, ц/га возд. сух. массы; НМ – надземная масса *Thermopsis mongolica*.

Note. ТРС – total projective cover; PCT – projective cover of thermopsis; АНН – average herbage height; HTS – height of thermopsis shoots; LAPM – live aboveground phytomass, center/hectare of air-dry mass; АММ – aboveground mortmass; АМЛ – aboveground mass of legumes, centner/hectare of air-dry mass; АМ – aboveground mass of *Thermopsis mongolica*.

Погодные условия в районе исследований были весьма разнообразны. Так, повышенной влажностью характеризовались сезоны вегетации 2017 и 2021 гг., в остальные годы отмечалась небольшая засушливость в весенне-раннелетний период. Особенно сильная весенняя засуха наблюдалась в 2022 году, когда за апрель и май выпадало осадков в 3 раза меньше нормы.

Флористический состав сообществ установлен по “Определителю растений Республики Алтай” (Opredelitel’..., 2012) и “Флоре Сибири” в 14 томах (Flora..., 1987–2003). Латинские названия растений даны в соответствии с базой данных World Flora Online (WFO, 2023). Определение семенной продуктивности *T. mongolica* проведено по разработкам И.В. Вайнагий (Vainagi, 1973), всхожесть семян проверялась в лабораторных условиях (Metody..., 1984).

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций *T. mongolica* проводили с использованием популяционно-онтогенетического и демографического подходов по общепринятым методикам (Rabotnov, 1950; Tsenopopulyatsii..., 1976, 1988; Zaugol’nova, 1994). Онтогенетический спектр описывался на основе учета 10–30 площадок размером 0.25–1 м² на трансектах, заложенных регулярным способом, число которых зависело от плотности парциальных образований вида. При этом учитывались описания онтогенетических состояний семенной особи, предложенные П.С. Егоровой (Yegorova, 2016), а парциальных образований (рамет) – Е.А. Басаргиным (Basargin, 2007, 2010). Согласно этим данным, в прегенеративном периоде онтогенеза особи семенного происхождения проходят следующие онтогенетические состояния: проростки (*p*), ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*). В виргинильном состоянии у термопсиса формируется полицентрическая система. В природных условиях процесс омоложения играет основную роль в самоподдержании ЦП длиннокорневищных видов. Роль семенного размножения незначительна. При изучении структуры ЦП за счетную единицу принимали рамету – элемент возобновления особи. Сбор материала осуществлялся внутри контура одного участка ассоциации в июне–июле 2017–2022 гг. в период цветения – начала плодоношения *T. mongolica*. В июле 2022 г. у 20–30 средневозрастных генеративных рамет во всех местообитаниях проведен одновременный учет морфометрических показателей.

Структуру ЦП вида анализировали путем составления онтогенетических спектров, представленных в виде диаграмм или таблицы (Tsenopopulyatsii..., 1976; Izucheniye..., 1986) и с использованием следующих демографических показателей: индекса возрастности (Uranov, 1975), индекса эффективности (Zhivotovskiy, 2001), индекса старения

(Glotov, 1998), индекса восстановления (Zhukova, 1987) и экологической плотности (Odum, 1986).

Экологическая плотность рассчитывалась (Odum, 1986), исходя из численности парциальных образований *T. mongolica* на единицу обитаемого пространства (экз. на кв. м.). Эффективная плотность (M_e) каждой ЦП изучаемого вида определялась как сумма эффективностей растений разных онтогенетических состояний на единице площади (Zhivotovskiy, 2001), выраженная в долях от энергетической эффективности средневозрастных растений этих популяций: $M_e = \omega \times M$ (произведение индекса эффективности на ее физическую плотность). Индекс восстановления I_B (Zhukova, 1987) и индекс старения I_{CT} (Glotov, 1998) вычислялись по формулам: $I_B = (M_j + M_{im} + M_v)/(M_g)$; $I_{CT} = (M_{ss} + M_s)/(M_j + M_{im} + M_v + M_g + M_{ss} + M_s)$.

При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном и базовом спектрах (Zaugol’nova, 1994). Базовый онтогенетический спектр вычислялся с помощью усреднения данных наиболее часто встречающихся спектров изученных ценопопуляций (Zaugol’nova, 1994).

Статистическая обработка данных проведена с использованием программ “MS Excel”, Snedecor (Sorokin, 2004) и Statistica 10. Различия между морфометрическими признаками определялись по критерию Стьюдента при уровне значимости $p < 0.05$. Влияние интенсивности пастбищной дигрессии на количественные показатели *T. mongolica* оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). В таблицах указаны средние значения и стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В степных сообществах Республики Алтай, широко используемых в качестве естественных пастбищ для сельскохозяйственных животных, часто встречаются заросли термопсиса монгольского с густотой стояния побегов до 120–160 шт./м² (Zvereva et al., 2019). Как правило, сельскохозяйственные животные воздерживаются от потребления ядовитого термопсиса, а случайное его поедание приводит к падежу скота, в то же время замечено, что при острой нехватке кормов происходит скусывание цветков этого растения.

Рассматриваемые пастбищные сообщества находятся под воздействием умеренного и интенсивного выпаса и характеризуются в основном разреженным травостоем, слабым накоплением подстилки и невысокой продуктивностью кормовых растений (табл. 1). При этом весовое участие бобового компонента в средние по погодным условиям годы достаточно высоко – 4–12 ц/га

возд.-сух. массы или 25–55% от живой НФМ, из которого 68–100% приходится на *T. mongolica*. В качестве дигрессионно устойчивых видов, кроме *T. mongolica*, на степных пастбищах отмечаются *Potentilla acaulis* L. и *Artemisia frigida*, сильное разрастание которых наблюдается на III стадии дигрессии. Увеличение присутствия *Carex duriuscula* С.А. Меу., сопровождаемое появлением оголенных участков почвы, мы относим к признакам IV стадии ПД. На остепненных лугах также отмечались многочисленные особи ядовитого длиннокорневищного растения *Aconitum krylovii* Steinb.

T. mongolica весьма засухоустойчив. При сопоставлении структуры фитомассы полынно-ковыльно-термопсисового сообщества в засушливом 2018 г. по сравнению с более влажным 2017 г. выяснилось, что на фоне снижения запасов живой НФМ в 2.6 раза масса бобовых растений сократилась лишь в 1.1 раза и была представлена только *T. mongolica*, высота побегов которого уменьшилась в 1.1 раза. К июлю 2022 г. из-за сильной весенней засухи и воздействия пастбищной нагрузки живая НФМ всех изученных сообществ сократилась в 1.8–2.4 раза, при этом масса термопсиса в основном сохранялась, а в отдельных ценозах даже возросла в 1.1–1.3 раза, средняя высота его побегов преимущественно уменьшилась в 1.3–1.7 раза, но немного повысилось проективное покрытие этого вида.

Редкие небольшие побеги *T. mongolica* выявлялись нами на начальных стадиях угнетения травостоя (I стадия ПД), например – в копеечниково-ковыльном сообществе (*Stipa capillata*, *Hedysarum gmelinii*) настоящей степи. При усилении пастбищной нагрузки наблюдается формирование отдельных небольших пятен из побегов *T. mongolica* разной плотности, что отмечалось нами в пятилистниково-термопсисово-злаковом кустарниковом сообществе остепненного луга. Чрезмерная пастбищная нагрузка приводит к резкому разрастанию *T. mongolica* и мозаичность травостоя увеличивается вплоть до образования монодоминантных травостоев на площадях размером от 0.3–0.5 до 0.8–1.0 га. Проективное покрытие этого вида возрастает до 30–50%, а густота стояния побегов изменяется от 4–10 до 130–160 шт./м². Из-за непопадаемости *T. mongolica* увеличивается нагрузка скота на оставшееся пространство пастбищ.

Захват территории происходит в результате интенсивного вегетативного размножения термопсиса и отсутствия конкуренции со стороны ослабленных кормовых растений. Так, в полынно-ковыльно-термопсисовом сообществе настоящей степи в 2017 г. нами отмечена инвазионная ЦП *T. mongolica*, представленная только виргинильными ракетами. Плотность их составила 72 и более на 1 м². Средняя высота побегов равнялась 25.9 см, максимальная – 38 см. В последую-

щие годы некоторые ракеты достигают генеративного состояния и в структуре ЦП возникает 1–2% молодых и средневозрастных генеративных рамет (рис. 1а). В дальнейшем их становится больше, появляются также старые и постоянно нарастают омоложенные парциальные побеги виргинильного состояния, формируется левосторонний онтогенетический спектр (рис. 1б). Так, в ЦП 2 в термопсисово-ковыльном сообществе в 2021 году насчитывалось 55.8% виргинильных, 35.9% генеративных рамет, большая часть из которых (19.8%) средневозрастные (рис. 1с). Такого типа левосторонние спектры с преобладанием виргинильных рамет и с небольшим подъемом на средневозрастных или старых генеративных ракетах характерны для ЦП *T. mongolica*. Среди изученных нами сообществ таких ЦП *T. mongolica* большинство, поэтому и усредненный, базовый онтогенетический спектр близок к характерному (рис. 1ф).

Исследования шести ЦП термопсиса, проведенные Е.А. Басаргиным (Basargin, 2010) на территории Республик Алтай, Тыва, Хакасия, Бурятия, в Алтайском крае и в Казахстане, показали, что характерный спектр *T. lanceolata* – бимодальный. Спектры конкретных ЦП двухвершинные, но второй пик принадлежит ракетами субсенильного состояния. Наши исследования показали, что накопление старых рамет происходит при чрезмерном выпасе животных, когда пастбища приближаются к IV стадии ПД. Это подтверждается наличием в ЦП большого числа квазисенильных рамет, выделенных Е.А. Басаргиным (Basargin, 2010) в постгенеративном периоде. Такую ЦП *T. mongolica* с преобладанием старых рамет (72.4%) мы обнаружили в осоково-злаково-полынном сообществе (рис. 1е). В ЦП 5 бимодальный, неполночленный онтогенетический спектр – с пиками на ракетами виргинильного и субсенильного состояний и отсутствием средневозрастных генеративных рамет. Это можно объяснить ускоренным старением взрослых генеративных рамет из-за чрезмерного выпаса, в результате чего, по состоянию корневищ, они все были отнесены к старым. Кроме того, при одновременном исследовании всех ЦП в 2022 г. выяснилось, что все они подвергались с 2017 г. интенсивному выпасу и второй максимум сдвинулся к старым генеративным или даже постгенеративным ракетами (в табл. 2 отмечено жирным шрифтом).

Использование классификации Л.А. Животовского (Zhivotovskiy, 2001) показало, что изученные ЦП *T. mongolica* относятся к двум типам: ЦП 5 старая, остальные относятся к молодым. Демографические показатели в ЦП 5 значительно отличаются от всех остальных: экологическая плотность (6.6 рамет на 1 м²), эффективная плотность (2.86), индекс восстановления (1.39) самые

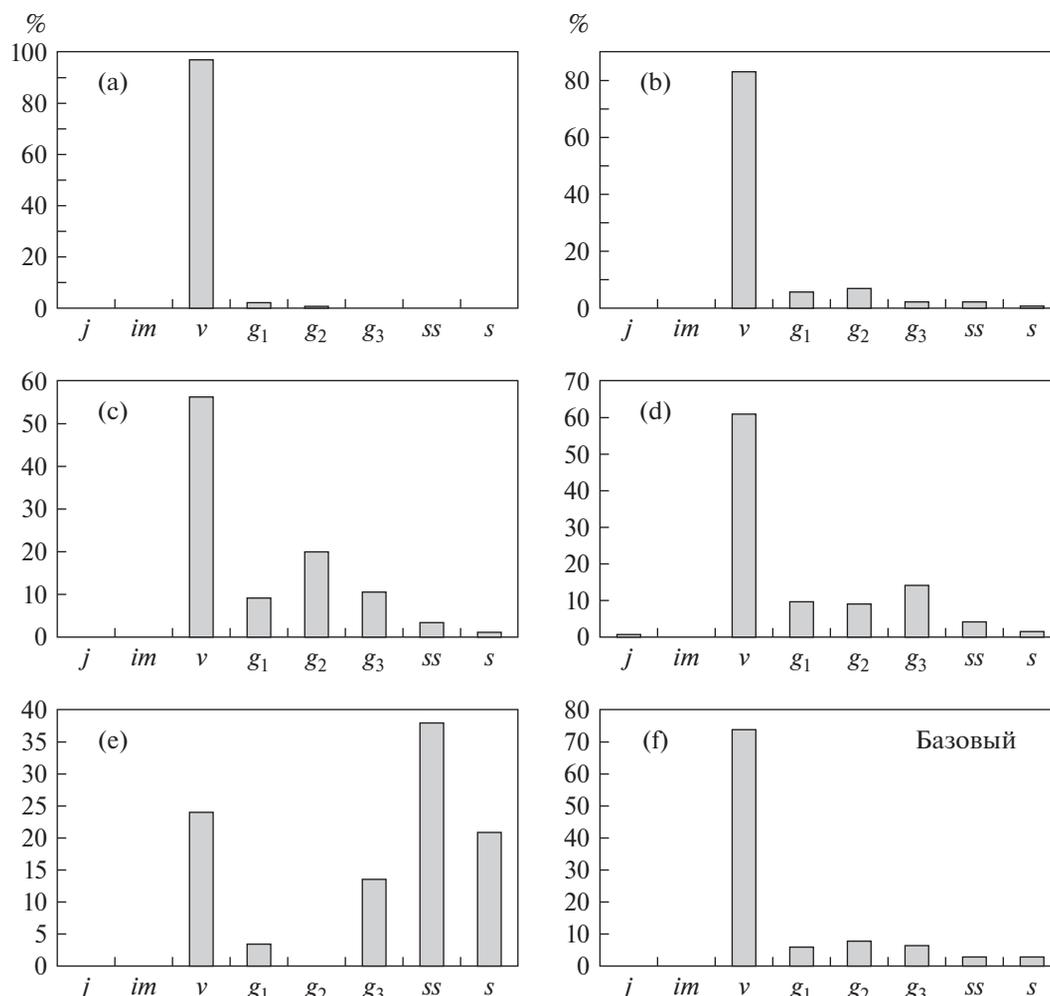


Рис. 1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thermopsis mongolica* при зарастании степных сообществ Республики Алтай: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – средневозрастное генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное онтогенетические состояния; а – в полынно-ковыльно-термопсисовом сообществе настоящей степи в 2018 году, б – в разнотравно-термопсисово-злаковом сообществе в 2021 году, с – в термопсисово-ковыльном сообществе в 2021 году (характерный онтогенетический спектр), д – в полынно-ковыльно-термопсисовом сообществе в 2022 г., е – в осоково-злаково-полынном сообществе в 2020 г., ф – базовый онтогенетический спектр.

Fig. 1. Ontogenetic structure of *Thermopsis mongolica* cenopopulations during overgrowth of steppe communities of the Altai Republic: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*₁ – young generative, *g*₂ – middle-aged generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile ontogenetic states; а – in a sagebrush-feathergrass-thermopsis community of a true steppe in 2018, б – in a forb-thermopsis-grass community in 2021, с – in a thermopsis-feathergrass community in 2021 (characteristic ontogenetic spectrum), д – in a sagebrush-feathergrass-thermopsis community in 2022, е – in a sedge-grass-sagebrush community in 2020, ф – basic ontogenetic spectrum.

низкие, а индекс старения самый высокий – 0.59 (табл. 2).

Семенное размножение *T. mongolica* затруднено, но иногда в благоприятных условиях встречаются особи семенного происхождения. Так, в полынно-ковыльно-термопсисовом сообществе, на котором в 2022 г. выпас не производился (ЦП 3) в июле 2022 г. после летних дождей нами обнаружены проростки и ювенильные особи семенного происхождения (рис. 1d). Энергия прорастания семян в этом местообитании за 3 дня составила

25%, лабораторная всхожесть (7 дней) – 75%, а реальная семенная продуктивность (РСП) была самая высокая из всех рассматриваемых ЦП – в среднем 187.7 семян на 1 рамету средневозрастного генеративного состояния (табл. 3). По нашим наблюдениям, сочные соцветия во время бутонизации и цветения хорошо поедаются животными, что может значительно влиять на показатели семенной продуктивности *T. mongolica* в выпасаемых сообществах.

Таблица 2. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thermopsis mongolica* в 2022 году (на рамету, %) и некоторые демографические показатели**Table 2.** Ontogenetic structure of *Thermopsis mongolica* cenopopulations in 2022 (by ramet, %) and some demographic parameters

№ ЦП/CP No	ПД/PD	ν	g_1	g_2	g_3	ss	s	M	M_e	I_B	I_{CT}
1	1) III	65.12	9.30	9.30	11.63	2.33	2.33	43.0	23.43	2.15	0.05
2	2) II–III	73.12	3.23	8.60	6.45	3.23	5.38	24.8	12.20	4.00	0.09
3	3) Заросли/Thickets	61.25	9.38	8.75	14.06	4.38	1.56	131.2	72.29	1.90	0.06
4	4) III–IV	72.48	6.42	3.67	5.50	4.59	7.34	43.6	20.36	4.65	0.12
5	5) IV	24.10	3.50	0.00	13.80	37.90	20.70	6.6	2.86	1.39	0.59
6	6) III–IV	83.78	0.68	1.35	1.35	6.08	6.76	29.6	12.40	24.78	0.13
7	7) III–IV	82.16	5.41	3.78	3.24	2.70	2.70	74.0	34.56	6.61	0.05
8	8) III–IV	89.45	2.34	1.95	2.34	1.95	1.95	78.8	34.99	13.49	0.04

Примечания. № ЦП – № ценопопуляции, ПД – стадия пастбищной дигрессии.

Онтогенетические состояния рамет: ν – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – средневозрастное генеративное, g_3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное. M – экологическая плотность (Odum, 1986); M_e – эффективная плотность (Zhivotovskiy, 2001); I_B – индекс восстановления (Zhukova, 1987); I_{CT} – индекс старения (Glotov, 1998).

Note. № CP – cenopopulation number, PD – pasture digression stage.

Ontogenetic states of ramets: ν – virginal, g_1 – young generative, g_2 – middle-aged generative, g_3 – old generative, ss – subsenile, s – senile. M – ecological density (Odum, 1986); M_e – effective density (Zhivotovskiy, 2001); I_B – recovery index (Zhukova, 1987); I_{CT} – aging index (Glotov, 1998).

Таблица 3. Морфометрические показатели *Thermopsis mongolica* в 2022 г. (на средневозрастную генеративную рамету) для уровня статистической значимости: $p \leq 0.05$ **Table 3.** Morphometric parameters of *Thermopsis mongolica* in 2022 (for the middle-aged generative ramet) for the level of statistical significance: $p \leq 0.05$

№ ЦП/CP	Фитомасса, г/ Phytomass, g	Высота побега, см/ Shoot height, cm	Длина листочка, см/ Leaflet length, cm	Число листьев/ Number of leaves	PCП/RSP
1	4.5 ± 0.4	21.8 ± 0.7	3.2 ± 0.1	8.3 ± 0.7	35.3
2	10.5 ± 0.7	23.1 ± 0.5	4.3 ± 0.2	37.8 ± 3.7	33.4
3	20.4 ± 0.9	34.2 ± 1.1	4.9 ± 0.1	27.1 ± 2.1	187.7
4	9.8 ± 0.9	23.4 ± 0.7	3.7 ± 0.1	22.1 ± 1.7	81.9
5	3.3 ± 0.4	19.8 ± 1.8	1.3 ± 0.1	9.9 ± 0.7	3.8
6	7.1 ± 1.2	20.9 ± 1.3	3.3 ± 0.1	19.9 ± 2.9	45.2
7	11.9 ± 1.2	25.9 ± 0.7	4.0 ± 0.1	22.6 ± 2.1	110.9
8	11.8 ± 1.0	24.0 ± 0.6	3.4 ± 0.1	27.4 ± 2.3	82.9

Примечание. № ЦП – номер ценопопуляции; PCП – реальная семенная продуктивность (число спелых семян).

Note. № CP – cenopopulation number, RSP – real seed productivity (number of ripe seeds).

Изучение количественных морфологических признаков *T. mongolica* одновременно во всех сообществах в июле 2022 г. показало, что растения характеризуются достаточно широкой амплитудой изменчивости. Средневозрастные генеративные раметы *T. mongolica* различались по сырой массе и числу листьев в 4.5 раза, по высоте побегов – в 1.7 раза, по числу сформированных междоузлий осевых побегов – в 2.6 раза, по длине листа и листочка – в 1.5 и 3.8 раза соответственно, а по числу боковых побегов – в 6 раз. Наиболее ощутимыми были колебания показателей семенной продуктивности по числу бобов и семян, что

привело к большой разнице значений PCП – от 3.8 до 187.7 семян на рамету. Максимальные значения надземной фитомассы и длины побега *T. mongolica* отмечаются в сообществах с высокой плотностью термописа: при наличии сплошных его зарослей в ЦП 3 (131 шт./м²), а также при усиленном выпасе (III–IV стадия ПД) в ЦП 8 (78.8 шт./м²), ЦП 7 (74.0 шт./м²), ЦП 4 (43.6 шт./м²) и в ЦП 1 (43.0 шт./м²).

Также эффективная плотность, зависящая не только от физической численности, но и от соотношения растений разных онтогенетических со-

Таблица 4. Влияние пастбищной нагрузки на морфометрические признаки рамет *Thermopsis mongolica* в деградированных сообществах Республики Алтай**Table 4.** Influence of pasture load on morphometric parameters of *Thermopsis mongolica* ramets in degraded communities of the Altai Republic

Вариант (Стадия дигрессии)/ Variant (Stage of digression)	Надземная масса, г/ Aboveground mass, g	Высота, см/ Height, cm	Число листьев на побеге/ Number of leaves per shoot	Длина листочка, см/ Leaflet length, cm
II–III (Контроль)/(Control)	9.7	22.9	37.8	4.3
III	4.6	21.3	8.3	3.2
III–IV	9.8	23.1	23.4	3.7
IV	3.3	20.8	9.9	1.3
Заросли <i>T. mongolica</i> / Thicket of <i>T. mongolica</i>	19.1	32.9	27.1	4.9
НСР ₀₅ (Наименьшая существенная разность)/ (Least significant difference)	1.9	2.4	5.3	0.3

стояний, показала, что нагрузка ЦП *T. mongolica* на энергетические ресурсы среды максимальные в ЦП 3, 7 и 8.

Проверка статистической значимости различий средних значений изучаемых морфометрических показателей с помощью *t*-критерия Стьюдента (уровень значимости $p < 0.05$) выявила наибольшее число достоверных различий между ЦП по надземной массе и высоте рамет, числу листьев и длине листочка (табл. 3). При группировании ценопопуляций по данным этих признаков в соответствии со стадиями дигрессии показаны значимые различия между контролем и остальными вариантами по числу листьев и длине листочка *T. mongolica*, а также между контролем и конечными степенями дигрессии по надземной массе побегов (табл. 4). Отметим, что отдельно выделили обширные заросли *T. mongolica*, сформировавшиеся в полынно-ковыльно-термопсиновом сообществе в 2022 г. (ЦП 3), в которых проективное покрытие термопсиса достигало 90–95%, а летнего выпаса не проводилось. При этом доля влияния степени сбитости пастбищ, как фактора, колебалась от 64.5% до 89.2%.

Таким образом, изучение *T. mongolica* при разной пастбищной нагрузке показало, что онтогенез рамет проходит в основном без пропусков онтогенетических состояний, также, как и у *T. lanceolata* (Basargin, 2010). Полицентрическая система образуется в виргинильном состоянии. Ценопопуляции *T. mongolica* неполночленные, их самоподдержание происходит за счет вегетативного размножения. Разное соотношение молодых и старых рамет и их плотность зависят от антропогенной нагрузки: при ее увеличении доля виргинильных рамет и плотность ценопопуляции увеличиваются. В нарушенных выпасом сообще-

ствах с III стадией пастбищной дигрессии термопсис часто содоминирует и создает аспект в травянистом ярусе. Антропогенное воздействие приводит к ослаблению межвидовой конкуренции и дает возможность *T. mongolica* максимально реализовать на освободившейся территории свои реактивные свойства, которые проявляются в повышении энергии жизнедеятельности (рост величин организменных признаков до высоких и средних) и полноты использования среды (рост величин популяционных признаков). Это позволяет определить стратегию данного вида в таких местообитаниях как реактивную.

В целом *T. mongolica*, как и *T. lanceolata*, проявляет толерантно-реактивную популяционную стратегию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Горном Алтае вегетативно подвижное (длиннокорневищное) растение *Thermopsis mongolica* часто встречается на деградированных вариантах лугов, луговых и настоящих степей, его доля в живой надземной фитомассе в средние по погодным условиям годы составляет 17–43%, а в сильно засушливые сезоны вегетации может достигать 64–88%. *T. mongolica* отличается хорошей засухоустойчивостью, не поедается скотом и при снижении конкуренции со стороны других видов быстро разрастается и захватывает территорию за счет большого числа растущих корневищ.

Распространение *T. mongolica* начинается на пастбищах с небольшой нагрузкой, когда его не поедают животные из-за ядовитости, что приводит к уменьшению конкуренции, быстрому разрастанию корневищ и захвату выпасаемого пространства. Плотность рамет *T. mongolica* на II ста-

дии пастбищной дигрессии составляет 18–30, затем увеличивается до 60–80 шт./м² и более. Установленный в ходе исследований характерный спектр *T. mongolica* – левосторонний. Спектры конкретных ценопопуляций *T. mongolica* двухвершинные, с основным пиком на раметах виргинильного состояния и небольшим подъемом на раметах средневозрастного или старого генеративного состояний. Постоянный выпас до полного сбоя (IV стадия пастбищной дигрессии) приводит к быстрому старению особей *T. mongolica* и накоплению постгенеративных рамет. Из-за постоянного вытаптывания и уплотнения почвы плотность ценопопуляций *T. mongolica* также снижается до 6.6–4.6 рамет на 1 м².

Таким образом, антропогенная нагрузка, не являющаяся катастрофической, приводит к ослаблению межвидовой конкуренции, что дает возможность *T. mongolica* максимально увеличить организменные и популяционные показатели и реализовать свои реактивные свойства. Разрастание его корневищ в условиях ослабления конкуренции приводит к быстрому захвату территории и распространению ядовитого *T. mongolica* в луговых и степных сообществах Республики Алтай. Появление и разрастание термопсиса в степных и луговых фитоценозах можно рассматривать как индикатор пастбищной дигрессии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту АААА-А21-121011290025-2; Новосибирского государственного педагогического университета № 01.980006331. Работа по сбору материала выполнена в рамках государственного задания Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий проект № АААА-А18-118011990105-0, при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Республики Алтай № 20-44-040002 р_а “Биологический потенциал, состояние и рациональное использование растений семейства Fabaceae на природных и сеяных кормовых угодьях Горного Алтая” № АААА-А20-120052990004-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Basargin] Басаргин Е.А. 2007. Онтогенез термопсиса ланцетовидного (*Thermopsis lanceolata* R. Br.). – В кн.: Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола. Т. 5. С. 236–239.
- [Basargin] Басаргин Е.А. 2010. Биоморфология некоторых длиннокорневищных видов растений и структура их ценопопуляций на юге Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.
- [Bazilevich] Базилевич Н.И. 1993. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М. 293 с.
- [Bazilevich, Titlyanova] Базилевич Н.И., Титлянова А.А. 1978. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М. 183 с.
- [Dzharova] Джапова Р.Р. 2007. Динамика растительного покрова Ергенинской возвышенности и Прикаспийской низменности в пределах Республики Калмыкия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 47 с.
- [Flora ...] Флора Сибири. Т. 1–14. 1987–2003. Новосибирск. 3500 с.
- [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.
- [Gorchakovskiy, Ryabinina] Горчаковский П.Л., Рябина З.Н. 1981. Степная растительность Урало-Илекского междуречья, ее антропогенная деградация и проблемы охраны. – Экология. 3: 9–23.
- [Gorshkova] Горшкова А.А. 1983. Основные черты пастбищной дигрессии в степных сообществах Сибири. – Сиб. вестн. с.-х. науки. 4: 51–54.
- [Gunin et al.] Гунин П.Д., Энх-Амгалан С., Ганболд Э., Данжалова Е.В., Баясгалан Д., Цэрэнханд Г., Голованов Д.Л., Петухов И.А., Дробышев Ю.И., Концов С.В., Бажа С.Н., Андреев А.В., Хадбаатар С., Ариунболд Э., Пурэвжав Г. 2009. Особенности деградации и опустынивания пастбищных экосистем Монголии (на примере Среднегобийского аймака). – Ботаникийн хурээлэнгийн эрдэм шинжилгээний бүтээл, Улаанбаатор (Труды Ин-та ботаники АН Монголии, Улан-Батор). 21: 104–128.
- [Izucheniyе...] Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. 1986. М. 74 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Кузбасса. Т. I. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2021. Кемерово. 240 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Омской области. 2005. Омск. 460 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. 2004. Екатеринбург. 496 с.
- [Kurbatskiy] Курбатский В.И. 1994. *Thermopsis* R. Br. – Термопсис. – В кн.: Флора Сибири. Т. 9. Новосибирск. С. 205–208.
- [Metody...] Методы определения всхожести. ГОСТ 12038-84. Межгосударственный стандарт. Семена сельскохозяйственных культур. 1984. 36 с.
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 209 с.
- [Opredelitel'...] Определитель растений Республики Алтай. 2012. Новосибирск. 701 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. – Проблемы ботаники. Т. 1. М. С. 465–483.
- [Sambuu] Самбуу А.Д. 2019. Лекарственные растения Республики Тыва и их значение. – Научное обозрение. Биологические науки. 3: 52–56.
- [Sambuu, Ayupova] Самбуу А.Д., Аюнова О.Д. 2016. Стадии пастбищной дигрессии в сухих степях Тувы. – Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 5 (2): 293–295.
- [Sorokin] Сорокин О.Д. 2004. Прикладная статистика на компьютере. Новосибирск. 162 с.

- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 215 с.
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- [Vainagiy] Вайнагий И.В. 1973. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. — Раст. ресурсы. 9 (2): 287–296.
- WFO: World Flora Online. 2023. <http://www.worldfloraonline.org> (Accessed 29.03.2023).
- [Yakovlev] Яковлев Г.П. Растения Центральной Азии. Вып. 8а. Бобовые. Ч. 1. Л. 1988. 125 с.
- [Yegorova] Егорова П.С. 2016. Особенности онтогенеза *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica* в Центральной Якутии в условиях интродукции. — Вестник КрасГАУ. 1 (112): 118–123.
- [Yershova] Ершова Э.А. 1995. Антропогенная динамика растительности юга Средней Сибири: Препринт. Новосибирск. 53 с.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1977. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз. — Бот. журн. 62 (12): 1767–1779.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zhivotovskiy] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhmylev et al.] Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. 2002. Биоморфология растений. Иллюстрированный словарь. М. 240 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1987. Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... док. биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- [Zvereva et al.] Зверева Г.К., Сыева С.Я., Карнаухова Н.А. 2019. Оценка состояния растительности на природных кормовых угодьях Горного Алтая. — Вестник НГАУ. 1 (50): 116–125. <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2019-50-1-116-125>

DYNAMICS OF *THERMOPSIS MONGOLICA* (FABACEAE) COENOPOPULATIONS IN THE STEPPES OF THE ALTAI REPUBLIC

N. A. Karnaukhova^{a,*,#}, G. K. Zvereva^{b,##}, and S. Ya. Syeva^{c,###}

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

^bNovosibirsk State Pedagogical University
Vilyuiskaya Str., 28, Novosibirsk, 630126, Russia

^cFederal Altai Scientific Center for Agrobiotechnology
Nauchny Gorodok, 35, Barnaul, 656910, Russia

*e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

##e-mail: labsp@ngs.ru

###e-mail: serafima-altai@mail.ru

Studies of *Thermopsis mongolica*, a poisonous perennial herbaceous plant with a long rhizome, which spreads rapidly in grazing meadow and steppe phytocenoses of the Altai Republic, were conducted. In permanently grazed pastures, the thermopsis is not eaten by cattle and, with reduced competition from other species, quickly spreads and invades the territory due to a large number of growing rhizomes. Due to vegetative propagation, the main maximum in *T. mongolica* cenopopulations is represented by virginal ramets, the second one by middle-aged or old generative ramets. With increasing anthropogenic pressure, the share of virginal ramets and the cenopopulation density increase. In the communities disturbed by cattle grazing with the stage III of pasture digression, thermopsis co-dominates and makes an aspect in the herbaceous layer. In such cenopopulations, the thermopsis density increases from 24.8 to 131.2 ramets per m². Generative shoots in this case reach the maximum morphometric parameters, power and productivity. Continuous grazing until complete failure (stage IV) leads to rapid aging of *T. mongolica* plants and accumulation of old ramets. In the ontogenetic spectra, the second maximum is shifted to the ramets of the postgenerative period. Due to constant trampling and soil compaction, the density of *T. mongolica* decreases to 6.5–4.6 ramets per m². Thus, the anthropogenic load, if not destructive, leads to weakening of interspecific competition, which enables *T. mongolica* to increase rapidly the organismal and population indices and to realize its reactive properties.

Keywords: *Thermopsis mongolica*, long-rhizomatous poisonous plant, morphometric parameters of ramets, pasture digression, structure of cenopopulations

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the

state assignments of the Central Siberian Botanical Garden of the SB RAS (project “Analysis of biodiversity, conserva-

tion and restoration of rare and resource plant species using experimental methods”, АААА-А21-121011290025-2), and of Novosibirsk State Pedagogical University (No. 01.980006331). The work on collecting the material was carried out within the framework of the state assignment of the Federal Altai Scientific Center of Agrobiotechnology (project No. АААА-А18-118011990105-0), with a partial support of the Russian Foundation for Basic Research and the Government of the Altai Republic No. 20-44-040002 r_a “Biological potential, state and rational use of plants of the Fabaceae family on natural and sown forage lands of the Altai Mountains” No. АААА-А20-120052990004-4.

REFERENCES

- Basargin Ye.A. 2007. Ontogenez termopsisa lantsetovidnogo (*Thermopsis lanceolata* R. Br.) [Ontogeny of lanceolate thermopsis (*Thermopsis lanceolata* R. Br.)]. — In: Ontogeneticheskiy atlas rasteniy. Vol. 5. Yoshkar-Ola. P. 236–239 (In Russ.).
- Basargin Ye.A. 2010. Biomorfologiya nekotorykh dlinnokornevishchnykh vidov rasteniy i struktura ikh tsenopopulyatsiy na yuge Sibiri [Biomorphology of some long-rhizome plant species and the structure of their cenopopulations in southern Siberia]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Novosibirsk. 16 p. (In Russ.).
- Bazilevich N.I. 1993. Biologicheskaya produktivnost' ekosistem Severnoy Yevrazii [Biological productivity of the ecosystems of Northern Eurasia]. Moscow. 293 p. (In Russ.).
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A. 1978. Metody izucheniya biologicheskogo krugovorota v razlichnykh prirodnykh zonakh [Methods for studying the biological cycle in various natural zones]. Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Dzhapova R.R. 2007. Dinamika rastitel'nogo pokrova Yergeninskoy vozvysheynosti i Prikaspiyskoy nizmennosti v predelakh Respubliki Kalmykiya [Dynamics of the vegetation cover of Ergeninsky Upland and the Caspian Lowland within the Republic of Kalmykia]: Abstr. Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 47 p. (In Russ.).
- Flora Sibiri. 1987–2003 [Flora of Siberia]. Vol. 1–14. Novosibirsk. 3500 p. (In Russ.).
- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy. [Estimation of the parameters of the age structure of plant populations]. — In: Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede. Vol. 1. Yoshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Gorchakovskiy P.L., Ryabinina Z.N. 1981. Stepnaya rastitel'nost' Uralo-Ilekskogo mezhdurech'ya, eye antropogennaya degradatsiya i problem okhrany [Steppe vegetation of the Ural-Ilek interfluvium, its anthropogenic degradation and protection problems]. — *Ekologiya*. 3: 9–23 (In Russ.).
- Gorshkova A.A. 1983. Osnovnyye cherty pastbishchnoy digressii v stepnykh soobshchestvakh Sibiri [The main features of pasture digression in the steppe communities of Siberia]. — *Sibirskiy vestnik s.-kh. nauki*. 4: 51–54 (In Russ.).
- Gunin P.D., Enkh-Amgalan S., Ganbold E., Danzhalova E.V., Bayasgalan D., Tserenkhand G., Golovanov D.L., Petukhov I.A., Drobyshev Yu.I., Kontsov S.V., Bazha S.N., Andreev A.V., Khadbaatar S., Ariunbold E., Purevzhav G. 2009. Osobennosti degradatsii opustynivaniya pastbishchnykh ekosistem Mongolii (na primere Srednegobiyskogo aymaka) [Features of degradation and desertification of pasture ecosystems in Mongolia (on the example of the Middle Gobi Aimag)]. — *Botanikiyn khureelengiy erdem shinzhilgeeniy buteel, Ulaanbaator* (Trudy Instituta botaniki AN Mongolii, Ulan-Bator). 21: 104–128 (In Russ.).
- Izucheniye struktury i vzaimootnosheniy tsenopopulyatsiy. 1986. [Study of the structure and relationships of cenopopulations]. Moscow. 74 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Tyumenskoy oblasti: Zhivotnyye, rasteniya, griby. 2004. [Red Book of the Tyumen region: Animals, plants, mushrooms]. Yekaterinburg. 496 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Omskoy oblasti. 2005. [Red Book of the Omsk Region]. Omsk. 460 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Kuzbassa. Vol. I. Redkiye i nakhodyashchiyesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov. 2021. [Red Book of Kuzbass. Vol. I. Rare and endangered species of plants and fungi]. Kemerovo. 240 p. (In Russ.).
- Kurbatskiy V.I. 1994. *Thermopsis* R. Br. — Termopsis. — In: Flora of Siberia. Vol. 9. Novosibirsk. P. 205–208 (In Russ.).
- Metody opredeleniya vskhozhesti. 1984. GOST 12038-84. Mezhgosudarstvennyy standart. Semena sel'skokhozyaystvennykh kul'tur [Germination methods. GOST 12038-84. Interstate standard. Seeds of agricultural crops]. 36 p. (In Russ.).
- Odum Yu. 1986. Ecology. Moscow. Vol. 2. 376 p. (In Russ.).
- Opredeletel' rasteniy Respubliki Altay [Key to plants of the Republic of Altai]. 2012. Novosibirsk. 701 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Voprosy izucheniya sostava populyatsiy dlya tseley fitotsenologii [Issues of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology]. — In: Problemy botaniki. Vol. 1. Moscow. P. 465–483 (In Russ.).
- Sambuu A.D. 2019. Lekarstvennyye rasteniya Respubliki Tyva i ikh znachenie [Medicinal plants of the Republic of Tyva and their significance]. — *Nauchnoye obozreniye. Biologicheskkiye nauki*. 3: 52–56 (In Russ.).
- Sambuu A.D., Ayunova O.D. 2016. Stadii pastbishchnoy digressii v sukhikh stepyakh Tuvy [Stage of pasture digression in the dry steppes of Tuva]. — *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*. 5 (2): 293–295 (In Russ.).
- Sorokin O.D. 2004. Prikladnaya statistika na komp'yutere [Applied statistics on the computer]. Novosibirsk. 162 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura) [Plant cenopopulations (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 215 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii) [Cenopopulations of Plants (Essays on Population Biology)]. 1988. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes]. — *Biol. nauki*. 2: 7–34 (In Russ.).

- Vaynagiy I.V. 1973. Metodika statisticheskoy obrabotki materiala po semennoy produktivnosti rasteniy na primere *Potentilla aurea* L. [Technique of statistical processing of material on seed productivity of plants on the example of *Potentilla aurea* L.]. — Rastitel'nyye resursy. 9 (2): 287–296 (In Russ.).
- WFO: World Flora Online. 2023. <http://www.worldfloraonline.org> (Accessed 29.03.2023).
- Yakovlev G.P. *Plantae Asiae Centralis*. Fasc. 8a. Leguminosae. Ч. 1. Leningrad. 1988. 125 p.
- Yegorova P.S. 2016. Osobennosti ontogeneza *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica* v Tsentral'noy Yakutii v usloviyakh introduktsii [Features of the ontogeny of *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica* in Central Yakutia under the conditions of introduction]. — Vestnik Kras.GAU. 1 (112): 118–123 (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. 53 p. (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B. 1977. Analysis of cenopopulations as a method for studying anthropogenic impacts on phytocenosis. — Bot. Zhurn. 62 (12): 1767–1779 (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B. 1994. Struktura populyatsiy semennykh rasteniy i problem ikh monitoringa [The structure of seed plant populations and problems of their monitoring]: Diss. ... Doct. Sci. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovskiy L.A. 2001. Ontogeneticheskiye sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsiy rasteniy [Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations]. — Ekologiya. 1: 3–7 (In Russ.).
- Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.Ye., Karpukhina Ye.A., Balandin S.A. 2002. Biomorfologiya rasteniy. Ilyustrirovanny slovar' [Biomorphology of plants. Illustrated Dictionary]. Moscow. 240 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1987. Dinamika tsenopopulyatsiy lugovykh rasteniy [Dynamics of cenopopulations of meadow plants]: Abstr. Diss. ... Doct. Sci. Novosibirsk. 32 p. (In Russ.).
- Zvereva G.K., Syyeva S.Ya., Karnaukhova N.A. 2019. Estimation of Vegetation on the Forage Lands of Gornyy Altai. — Bulletin of NSAU. 1 (50): 116–125 (In Russ.). <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2019-50-1-116-125>