

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ
RHINACTINIDIA EREMOPHILA (ASTERACEAE)

В.А. Черёмушкина, Е.А. Королюк, А.Ю. Королюк

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: cher.51@mail.ru, L_koroljuk@ngs.ru

Изучены биологические и экологические особенности редкого вида *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. (*Asteraceae*), его онтогенез и состояние ценопопуляций на территории Чуйской котловины Кош-Агачского района Республики Алтай.

Ключевые слова: *Rhinactinidia eremophila*, *Asteraceae*, редкий вид, биологические особенности, онтогенез, травянистая подушка, структура ценопопуляций, Республика Алтай.

BIOLOGICAL CHARACTERS
OF *RHINACTINIDIA EREMOPHILA (ASTERACEAE)*

V.A. Cheryomushkina, E.A. Korolyuk, A.Yu. Korolyuk

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: cher.51@mail.ru, L_koroljuk@ngs.ru

The ontogeny, biological characters, ontogenetic structure of coenopopulations of rare species *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. (*Asteraceae*) was studied in Chuyskaya depression in Kosch-Agachskii region Republic of Altai.

Key words: *Rhinactinidia eremophila*, *Asteraceae*, rare species, biological characters, ontogeny, herbaceous cushion, structure of coenopopulations, Altai Republic.

ВВЕДЕНИЕ

Rhinactinidia eremophila (Bunge) Novopokr. ex Botsch. – редкий вид гор Южной Сибири, Северной Монголии и Прибалхашья. Он относится к олиготипному азиатскому эндемичному роду, выделенному Лессингом в 1831 г. как *Rhinactina* из рода *Aster*. Долгое время название и объем рода оставались спорными (Новопокровский, 1948, 1949; Шишкин, 1949; Тамашян, 1959; Бочанцев, 1986; Королюк, 1997). Первоначально род *Rhinactinidia* был выделен из *Aster* на основании зигоморфности (или “двугубости” по Лессингу) трубчатых дисковых цветков, но, как отметил И.В. Новопокровский, этот признак “не выдерживает критики” (1949: 28). При детальном изучении выявлены другие признаки, которые служат диагностическими на уровне рода. Например, по морфологии и топографии терпеноидсодержащих структур образцы *R. eremophila* обособляются и от типичных астр, и от других родов подтрибы, так как только у этого вида обнаружено наличие железистой эпидермы и отсутствие железистых трихом на завязи (Королюк и др., 1998). Кроме того, все виды ринактинидий, по нашим исследованиям, отличаются от астр по типу жизненной формы, что также может иметь важное диагностическое значение.

В роде насчитывается три вида, произрастающих в горных районах на сухих (преимущественно каменистых) субстратах.

Два вида *R. limonifolia* (Less.) Novopokr. ex Botsch. и *R. popovii* (Botsch.) Tamamsch. являются эндемиками Средней Азии и Монголии. *R. eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. представлен тремя подвидами. *R. eremophila* subsp. *eremophila* произрастает в Юго-Восточном Алтае (рис. 1), Монголии и Прибалхашье; *R. eremophila* subsp. *tuvinica* Koroljuk – в Туве и Иркутской области; *R. eremophila* subsp. *grubovii* Botsch. – в Монголии.

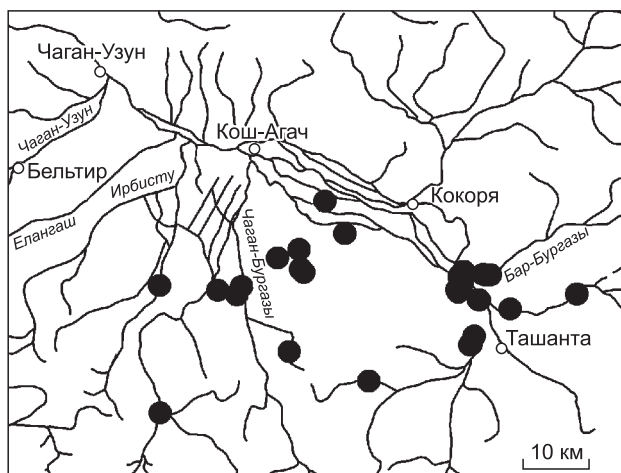
Вид *R. novopokrovskyi* (Krasch. et Iljin) Novopokr. ex Botsch. был описан ошибочно. Типовой экземпляр, критически изученный нами (Эвенкийский автон. округ “Подкаменная Тунгуска, Пановское зимовье на р. Катанге, выше устья р. Тетеры, щебнистые осыпи. 23.05.1921, А. Яворский” (LE!)), представляет собой экземпляр *Aster alpinus* L.

Редкий и нуждающийся в охране вид *R. eremophila* занесен в Красные книги Российской Федерации (2008), Иркутской области (2001), Республики Алтай (2007). Его биология была исследована в условиях интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. Вид

Рис. 1. Карта распространения *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. subsp. *eremophila* Koroljuk в Республике Алтай.

был оценен как неперспективный для введения в культуру, так как, согласно Г.П. Семеновой (2003), размножается только рассадным способом, зимнеустойчив, не имеет самосева.

Цель настоящей работы – изучение биологии, экологии и состояния ценопопуляций редкого краснокнижного вида *R. eremophila* в природе для дальнейшего использования данных при мониторинге процессов опустынивания как модельного объекта пустынной флоры, выявление биоморфологических признаков для систематики.



МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории Юго-Восточного Алтая в 2007–2010 гг. Для экологической характеристики вида использовались геоботанические описания, выполненные на площади 100 м². Положение описаний на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв оценено с использованием экологических оптимумов растений (Королюк, 2006).

При описании побегообразования и жизненной формы использованы методики И.Г. Серебрякова (1964). Абсолютный возраст особей определялся по анатомическим срезам побега и корня, которые выполнялись в “Центре коллективного пользования микроскопических исследований Центрального сибирского ботанического сада СО РАН”. Уточнена методика получения срезов, так как сухой гербарный материал, к сожалению, не пригоден для данных целей. После нескольких часов размачивания все тканевые структуры крошатся при получении срезов на микротомном ноже. При фиксации живого материала в полевых условиях в раствор глицерина–

спирта–воды (1 : 3 : 1) и после его хранения в течение нескольких месяцев можно получить хорошие срезы, но только корней. Между остатками листьев сохраняются частицы субстрата, и анатомические срезы высокого качества оси побега получить сложно.

Структурно-функциональные зоны выделяли в соответствии с представлениями W. Troll (1964), Т.И. Серебряковой, Л.В. Петуховой (1978), И.В. Борисовой и Т.А. Поповой (1990).

Онтогенез изучался в сообществах опустыненных степей Чуйской котловины (Кош-Агачский район Республики Алтай). При характеристике онтогенетических состояний была использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976).

Ценопопуляции (ЦП) описаны из Кош-Агачского р-на Республики Алтай: ЦП 1 – в каменистой ринактинидиево-ковыльной степи по борту р. Юстыд на высоте 1970 м над ур. м.; ЦП 2 – там же, в ковыльно-ринактинидиевой степи на высоте 1900 м над ур. м.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что оба сибирских подвида *R. eremophila* проявляют наибольшую активность (в понимании Б.А. Юрцева (1968)) в сообществах опустыненных степей Юго-Восточного Алтая и Юго-Западной Тувы. Ринактинидия нередко является содоминантом в низкотравных полынно-дерновинно-злаковых степях верхней части степного пояса в экстрааридных регионах Алтая и Тувы. Данный вид предпочитает местообитания, характеризующиеся увлажнением от 44 до 47 ступеней, богатством-засоленностью почвы 13–14 ступенями (Королюк, 2006). Постоянными спутниками ринактинидии по данным 88 геоботанических описаний выступают *Artemisia frigida*, *Festuca tschujensis*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*, *Stipa glareosa*, *Poa attenuata*, *Stipa krylovii*, *Orostachys spinosa*.

В сообществах Юго-Восточного Алтая и Тувы взрослые особи *R. eremophila* по характеру побегообразования, отмирания надземной части побегов и положения почек возобновления относятся к травянистым растениям, формирующим подушковидную жизненную форму. Подушки этого вида плоские, компактные, состоят из живых и отмерших побегов и их систем. Главный корень сохраняется в течение почти всей жизни, возможна частичная, реже полная его партикуляция, однако партикулы не имеют придаточных корней. Поскольку субстрат между отмершими побегами скапливается незначительно, то такую подушку, по классификации К.В. Станюковича (1949), можно отнести к плотным подушкам с неукореняющимися побегами (рис. 2, 3).



Рис. 2. Плотная подушка *Rhinactinidia eremophila* с неукореняющимися побегами.

Вегетация *R. eremophila* начинается в апреле. В начале июня отрастают цветоносные побеги, ко второй половине июня растение зацветает. В конце июля–августе происходит плодоношение, затем обсеменение и подсыхание удлиненных частей побегов. По ритму развития *R. eremophila* является летнезеленым растением.

Побеговая система *R. eremophila* представлена множеством симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, состоящих из монокарпических побегов с полным и неполным циклом развития. Монокарпические побеги, составляющие скелетную ось, характеризуются как полурозеточные, полициклические. Цикличность побега зависит от условий произрастания: усиление сухости почвы приводит к удлинению малого жизненного цикла. В строении монокарпического побега выделяется несколько структурно-функциональных зон, описанных для многолетних трав (Серебрякова, Петухова, 1978; Борисова, Попова, 1990; Troll, 1964; и др.). На побеге *R. eremophila* последовательно располагаются зоны: нижняя торможения, возобновления, средняя торможения и соцветия. Самая большая из них – нижняя зона торможения. Она представлена метамерами одного или нескольких годовичных розеточных вегетативных побегов и нижними метамерами годовичного генеративного побега. На каждом побеге разворачивается 4 чешуевидных листа, в пазухе которых отсутствуют боковые почки, и 6–8 метамеров с переходными и настоящими ассимилирующими листьями и боковыми почками. Как правило, эти почки становятся спящими. Зона возобновления короткая, выделяется на годовичном генеративном полурозеточном побеге выше нижней зоны торможения и представлена 2–4 укороченными метамерами, несущими ассимилирующие листья, в пазухах которых располагаются почки возобновления. Нижней границей средней зоны тор-



Рис. 3. Взрослые генеративные особи травянистых подушек вида *Rhinactinidia eremophila*, июнь, Кош-Агачский район, Республика Алтай.

можения являются 1–2 укороченных метамера, затем следуют 2–3 удлиненных метамера. Все они несут зеленые листья без пазушных почек. Заканчивается побег зоной соцветия, представленной корзинкой и расположенным под ней удлиненным междуузлем (рис. 4).

Удлиненная часть монокарпического побега отмирает к концу лета. Почки возобновления трогаются в рост в августе. Развертывание нескольких почек приводит к образованию разветвленной скелетной оси (рис. 5). Побеги, образующиеся из верхних почек возобновления, развиваются по типу монокарпических, а из нижних – как вегетативные побеги, которые быстро отмирают.

Годичный прирост побегов составляет 1–2 мм. Направление их роста ортотропное, но монокарпический побег полегает, занимая плагиотропное положение. В результате почки возобновления оказываются на поверхности субстрата. Незначительный годичный прирост приводит к скученности побегов на скелетной оси. Поскольку скелетная ось состоит из нескольких последовательно развивающихся монокарпических побегов, то диаметр подушки постепенно увеличивается в размерах, живые побеги перемещаются на ее периферию.

Онтогенез особей *R. eremophila* в общих чертах схож с развитием многих травянистых подушковидных растений (Борисова, 1962; Пичугина, 2007; и др.).

Проростки *R. eremophila* появляются в сообществах во второй половине лета. Прорастание семян надземное. Гипокотиль вытягивается и выносит семядоли выше поверхности почвы. Они обратнойцевидной формы. Первичный побег розеточный. На нем разворачиваются 1–2 листа с узколанцетной пластинкой. Главный корень достигает 1.5–2.0 см. К осени за счет его сокращения почка оказывается на поверхности почвы. Семядоли засыхают, и растение переходит в ювенильное состояние.

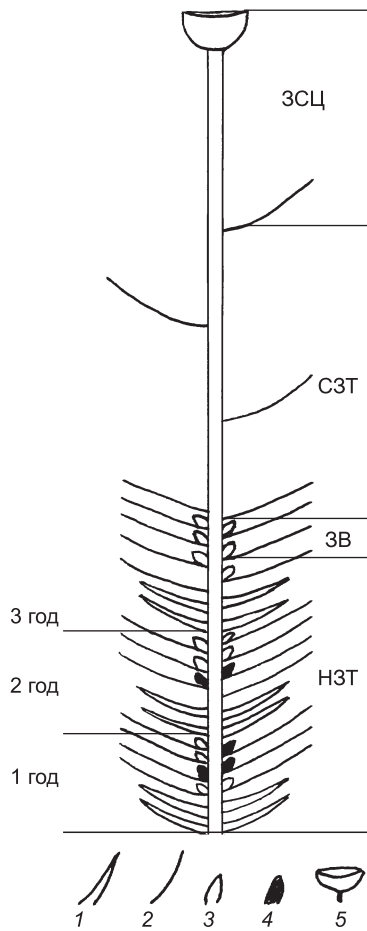


Рис. 4. Схема функционально-зональной структуры трициклического монокарпического полурозеточного побега *Rhinactinidia eremophila*:

1, 2 – листья: 1 – чешуевидные, 2 – ассимилирующие; 3, 4 – почка: 3 – живая, 4 – отмершая; 5 – соцветие. НЗТ – нижняя зона торможения, ЗВ – зона возобновления, СЗТ – средняя зона торможения, ЗСЦ – зона соцветия.

Как и проростки, ювенильные растения однопобеговые, моноподиально нарастающие. На розеточном побеге разворачивается 2–3 чешуевидных и 2–3 ассимилирующих листа. Число листьев на побеге год от года увеличивается. Боковые почки закладываются в пазухах двух первых зеленых листьев годового побега. Осевая часть годового побега ежегодно втягивается в почву и утолщается. Главный корень вет-

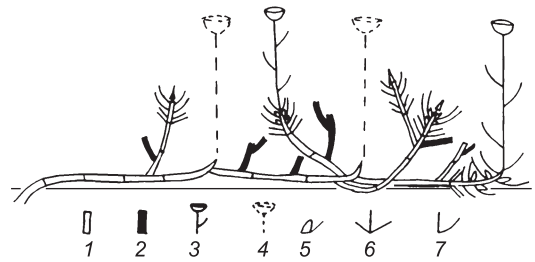


Рис. 5. Строение разветвленной скелетной оси *Rhinactinidia eremophila*:

1–4 – побег: 1 – многолетний розеточный, 2 – отмерший, 3 – однолетний годичный полурозеточный, 4 – отмерший годичный полурозеточный; 5 – почка возобновления; 6, 7 – листья: 6 – чешуевидные, 7 – ассимилирующие.

вится в апикальной части. Длительность состояния 2–3 года (рис. 6).

Имматурное состояние наступает на 3–4-й год после разворачивания пазушных почек, расположенных на прошлогоднем годовичном приросте в пазухах двух первых настоящих листьев. Образуется куст, состоящий из главного и боковых розеточных побегов первого и второго порядков, несущих каждый по 3 чешуевидных и 3–4 настоящих зеленых листа. После их отмирания на осевой части розеточных побегов сохраняются остатки черешков, образующие своеобразную “муфту”, которая защищает нереализованные почки. Годичный прирост главного и боковых побегов не более 1.0–1.5 мм, что приводит к очень скученному расположению побегов. Их максимальное число достигает 5–6. Диаметр куста не превышает 10 мм. Главный корень увеличивается до 10–15 см дл., ветвь с образованием боковых корней II–III порядков. Его базальная часть и гипокотиль утолщаются. Длительность состояния 3–4 года.

У виргинильных растений формируется плоская округлая подушка до 2 см в диам. Верхушечная почка главного побега часто отмирает. Подушка состоит из 2 моноподиально нарастающих скелетных осей, образованных самыми нижними боковыми побегами второго порядка. Каждая скелетная ось подушки представляет собой систему из 5–6(8) побегов разных порядков, оси которых увеличиваются в диаметре. За счет контрактильной деятельности главного корня часть скелетной оси располагается в почве. На го-

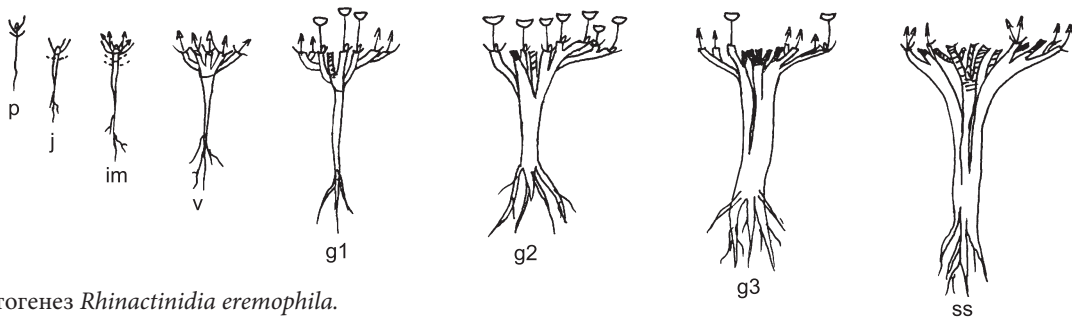


Рис. 6. Онтогенез *Rhinactinidia eremophila*.

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное (зрелое), g3 – старое генеративное, ss – субсенильное.

дичном побеге, как правило, разворачивается 3–4 чешуевидных и столько же ассимилирующих листьев. Ежегодное ветвление и незначительный годичный прирост розеточных побегов определяют их косовертимальное направление роста. Некоторые боковые побеги и почки из-за их близкого расположения могут отмирать. Между побегами скапливаются остатки отмерших листьев. Одновременно с утолщением главного корня происходит постепенное разрушение паренхимы сердцевинных лучей в его базальной части и отслаивание коры. Внешняя целостность корня при этом сохраняется.

В молодое генеративное состояние растение переходит на 11–14-й год жизни. Как и у ряда других травянистых подушковидных растений (Борисова, 1962), у *R. eremophila* возможны три варианта перехода к цветению: 1) верхушечная почка главного побега отмирает и первым зацветает нижний боковой побег второго порядка; 2) первым зацветает главный побег (побег I порядка), затем самые нижние побеги II порядка; 3) главный и боковой побег II порядка зацветают одновременно. Наиболее часто встречаемый вариант – первый. Главный и нижние боковые побеги II порядка – полурозеточные, полициклические. Годичный побег в год цветения – полурозеточный. После первого цветения растения переходят к симподиальному нарастанию. Возобновление и ветвление осуществляются за счет почек зоны возобновления, расположенной на укороченной базальной части последнего годичного прироста монокарпического побега. Обычно трогаются в рост 1–2 почки, остальные становятся спящими. В этом состоянии формируется несколько (3–4) разветвленных скелетных осей, каждая из них образована побегами II–VI порядков и несет до 15 побегов, из которых половина цветет. Подушка незначительно увеличивается в размерах (до 3–4 см в диам.), в центре располагается несколько от-

мерших боковых побегов. Главный корень утолщается до 0.5–0.8 см и интенсивно ветвится в апикальной части, образуя пучок боковых корней I–III порядков. В базальной части он расщепляется на продольные тяжи, которые связаны со скелетными осями.

В средневозрастном генеративном состоянии диаметр подушки 7(10) см, реже больше, она становится неровной. Число скелетных осей может достигать 8–10, а побегов – 140–270. Большинство монокарпических побегов цветет. Высота годичного полурозеточного побега составляет 6–10 см и определяется погодными условиями. В более влажные годы побеги, как и розеточные листья, увеличиваются в размерах. В центре подушки находятся не только отмершие боковые побеги, но и отдельные скелетные оси. При усилении роста одной из скелетных осей образуются подушки флаговой формы с односторонним нарастанием. Партикуляция корня усиливается и часто приводит к перекручиванию тяжей. Непартикулирующая часть главного корня утолщается до 1.0–1.5 см, нижних боковых корней – до 0.5 см (см. рис. 6).

Старение особей определяется появлением и расширением в центре подушки области отмерших побегов и скелетных осей. У старых генеративных растений диаметр подушки увеличивается до 15 см, и она приобретает вытянутую или неправильную форму, плотность ее сохраняется. Живые побеги (2–5 генеративных и 30–50 вегетативных) располагаются по всей периферии подушки или сосредоточены в одной из ее частей. Партикуляция захватывает 2/3 корня.

У субсенильных и сенильных растений розеточные побеги сосредоточены не только на периферии скелетных осей. Одиночные побеги могут разворачиваться в любой части подушки, где сохранились спящие почки. Число побегов сокращается до 20–25(30). В этих состояниях возможны полная партикуляция и образование клона из нескольких живых партикул, несущих от 3 до 8 розеточных побегов.

Точно определить продолжительность жизни особей *R. eremophila* из-за партикуляции корня и отмирания ветвей каудекса не представляется возможным. Вероятно, длительность онтогенеза этого вида не менее 50 лет.

При анализе структуры двух ценопопуляций *R. eremophila* выявлено, что плотность особей в ценопопуляции сильно колеблется и зависит от расположения ценопопуляции и погодных условий. При достаточной влажности почвы плотность особей увеличивается за счет хорошего прорастания семян и приживаемости всходов (ЦП 1 – в среднем 21.8 особи/м², ЦП 2 – в среднем 110.2 особи/м²). Исходя из биологических особенностей вида, абсолютный максимум в онтогенетическом спектре должен приходиться на средневозрастные генеративные особи, так как длительность этого состояния наибольшая в онтогенезе особи. Однако в изученных ценопопуляциях в онтогенетическом спектре наблюдаются два пика (рис. 7), которые соответствуют ювенильным и сред-

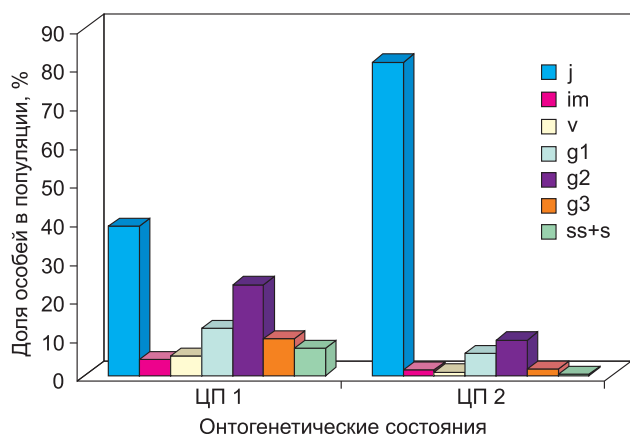


Рис. 7. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Rhinastynia eremophila*.

ЦП 1 – ценопопуляция 1; ЦП 2 – ценопопуляция 2. Онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное (зрелое), g3 – старое генеративное, ss – субсенильное.

невозрастным генеративным особям, причем доля ювенильных составляет от 38 (ЦП 1) до 81 % (ЦП 2). Наличие большой доли ювенильных растений говорит о хорошей всхожести семян этого вида. Однако 90–95 % ювенильных особей гибнет в первый год жизни и только небольшая их часть переходит в иматурное состояние. Так, в ЦП 2 плотность ювенильных особей в среднем составляла 89 растений/м², а иматурных – только 1–2 особи/м². Семенное возобновление нерегулярное, что подтверждается онтогенетической и пространственной структурой популяционных локусов: на плакорных участках в спектре преобладают генеративные особи (до 56.53 %), а доля прегенеративных, в том числе и ювенильных, сокращается вдвое. Высокая смертность ювенильных и значительная продолжительность жизни (не менее 30 лет) генеративных особей определяют устойчивый максимум на средневозрастных генеративных особях. Численность старых растений в ценопопуляциях невелика, их плотность не превышает в среднем 0.3–1.5 особи/м², что свидетельствует о быстром отмирании особей в этих состояниях. Преобладание ювенильных особей отразилось и на состоянии ценопопуляций: по классификации Л.А. Животовского (2001) они молодые ($\omega = 0.09–0.29$; $\Delta = 0.21–0.49$). Высокая численность генеративных растений и периодическая инспермация обеспечивают их устойчивое семенное самоподдержание. Таким образом, состояние изученных ценопопуляций не вызывает в настоящий момент опасений.

Одним из лимитирующих факторов для нормального развития вида *R. eremophila* в условиях естественного произрастания является, вероятно, перевыпас. При интенсивной пастбищной нагрузке в опустыненных высокогорных степях иссушение верхнего горизонта почвы будет препятствовать семенному возобновлению, а механическое воздействие приводить к полной партикуляции подушки и сокращению общей продолжительности жизни особей.

1. *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. – редкий вид, произрастающий на территории Южной Сибири, Средней Азии и Монголии. Вид наибольшую активность проявляет в сообществах опустыненных степей Юго-Восточного Алтая и Юго-Западной Тувы, нередко является содоминантом в низкотравных полынно-дерновинно-злаковых степях верхней части степного пояса в экстрааридных регионах Алтая и Тувы.

2. Жизненная форма изученного вида – плотная неукореняющаяся травянистая подушка до 12–14 см в диам. Побеговая система состоит из симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, которые образованы полициклическими монокарпическими побегами. Вегетативные побеги розеточные,

При изучении биологических особенностей вида *R. eremophila* мы уточнили данные биоморфологии, которые имеют значение и для систематики. Ранее во всех обработках монографов рода в диагнозах как рода, так и видов жизненная форма характеризовалась неверно, например, “многолетние растения с толстым деревянистым многоглавым корневищем” (Таманшян, 1959: 130) или “все три вида имеют толстое многоглавое корневище” (Новопокровский, 1949: 28). В настоящий момент мы склонны рассматривать род *Rhinactinidia* Novopokr. отдельно от рода *Aster* L. s. l. и, в том числе, на основании особой жизненной формы – травянистой подушки. Считаем уместным привести номенклатурную цитату и уточненный диагноз для рода.

Rhinactinidia Novopokr. 1948, в Тр. Бот. ин-та АН СССР сер. 1,7: 114, 134 in textu., nom. sol.; Бочанцев, 1986, в Новости сист. высш. раст. 23: 178 /nom. restituendum/; Корольюк, 1997: 28 \equiv *Rhinactina* Less., 1831, Linnaea 6: 119, non Willd., 1807; Nees, 1832(33): 176 – *Krylovia* Schischk., 1949, во Фл. Зап. Сиб. 11: 2670; non Chachlov, 1939; Таманшян, 1959, во Фл. СССР 25: 129 – *Borkonstia* Ignatov, 1983, Бюл. МОИП, отд. биол. 88,5: 105, non superfl.

Тип рода – *Rhinactinidia limoniifolia* (Less.) Novopokr. ex Botsch.

Многолетние травянистые подушки 10–35 см высотой. Корзинки гетерогамные и гетерохромные (реже гомохромные), одиночные или в сложных соцветиях. Листочки обертки 3–4-рядные, опушенные, по краю перепончатые, иногда перепончато-реснитчатые, продолговатые или ланцетные, наружные в верхней части притупленные. Цветоложе слегка выпуклое, ячеистое, ячейки по краю коротко неравномерно белопленчатые, в середине точечно-ямчатые. Цветки диска обоопольные, трубчатые; венчик обычно желтый (редко фиолетовый). Краевые цветки однорядные, пестичные, с сине-фиолетовым язычком, в количестве 10–15. Апикальные придатки пыльников узкотреугольные, острые.

ВЫВОДЫ

генеративные – полурозеточные. Годичный прирост побегов не превышает 1–2 мм. Растения летнезеленые, с раннелетним ритмом цветения.

3. Онтогенез вида полный, его продолжительность более 50 лет. Подушка начинает формироваться в виргинильном состоянии. Видимая частичная партикуляция впервые проявляется в молодом генеративном состоянии, а полная – в субсенильном. Образовавшиеся партикулы быстро отмирают.

4. Онтогенетический спектр изученных популяций имеет двухвершинный характер с пиками на ювенильных и средневозрастных генеративных особях. По классификации “дельта–омега” ценопопуляции молодые. Хорошее семенное самоподдержание и достаточная доля генеративных особей обеспечивают

устойчивое состояние изученных популяций. При умеренной пастбищной нагрузке можно предположить отсутствие угрозы для данного редкого краснокнижного вида.

5. Уточнена методика получения анатомических срезов для изучения побеговой и корневой систем травянистых подушек на примере *R. eremophila*.

6. Изученные биоморфологические особенности вида *R. eremophila* необходимо учитывать для целей систематики. Так, характеризуя жизненную форму в диагнозах, следует писать “травянистая подушка”.

Приносим искреннюю благодарность А.А. Красникову за критическое обсуждение и помощь в получении анатомических срезов в Центре коллективного пользования микроскопических исследований ЦСБС СО РАН.

Работа выполнена в рамках проекта “Разработка системы комплексной индикации процессов опустынивания для оценки современного состояния экосистем Сибири и Центральной Азии, создание на ее основе прогнозных моделей и системы мониторинга” программы РАН “Проблемы опустынивания”.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И.В. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. IV. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биоценологии. М.; Л., 1962. С. 336–345.
- Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Бочанцев В.П. О роде *Rhinactinidia* Novopokr. (*Compositae*) // Новости сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 178–181.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул; Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
- Королюк Е.А. *Rhinactinidia* Novopokr. (*Krylovia* Schischk.) Ринактинидия, Крыловия // Флора Сибири. Т. 13: *Asteraceae*. Новосибирск, 1997. С. 28–29.
- Королюк Е.А., Серых Е.А., Ханина М.А. Особенности терпеноидсодержащих структур как дополнительный диагностический признак в систематике подтрибы *Asterinae* (*Asteraceae*) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. статей гербария им. В.В. Сапожникова. Барнаул, 1998. Вып. 4. С. 26–48.
- Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения. Иркутск, 2001. 200 с.
- Красная книга Республики Алтай (растения). Горно-Алтайск, 2007. 271 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.
- Новопокровский И.В. Обзор видов *Galatella* // Флора и систематика высших растений: Тр. БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Вып. 7, сер. 11. С. 113–148.
- Новопокровский И.В. № 3251 *Erigeron armeriifolius* Turcz. var. *elatior* Ledeb. № 3258 f. *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л., 1949. Т. 11, вып. 66. С. 24–33.
- Пичугина Е.В. Биоморфология и структура ценопопуляций *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb. и *Dianthus arenarius* L. на северо-востоке Европейской России в связи с их охраной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2007. 16 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР; Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Семенова Г.П. Интродукция редких исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 2003. 140 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л., 1964. Т. 3. С. 146–208.
- Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–66.
- Станюкович К.В. Растительный покров Восточного Памира. М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1949. 160 с.
- Тамашян С.Г. Роды *Doellingeria* Nees, *Kalimeris* Cass., *Asterothamnus* Novopokr., *Krylovia* Schischk., *Arctogeron* DC., *Turczaninowia* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1959. Т. 25. С. 121–143.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
- Шишкин Б.Н. Род *Krylovia* Schischk. / Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Т. 11. С. 2670–2672.
- Юрцев Б.А. Флора Сунгар-Хаята. Л., 1968. 235 с.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Yena, 1964. Bd. 1. 615 p.