ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Экология растений / Ecology of plants

Оригинальная статья / Original article

УДК 581.5 + 519.21

DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-95-107

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА АЛЬПИЙСКИХ МАЛОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И СТАДИЙ ОНТОГЕНЕЗА

^{1,2}Елена С. Казанцева*, ³Владимир Г. Медведев, ¹Владимир Г. Онипченко

¹кафедра геоботаники, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, biolenok@mail.ru

²отдел флоры, Главный Ботанический сад РАН, Москва, Россия

³кафедра биомеханики, Российский государственный университет физической культуры, спорта, молодежи и туризма, Москва, Россия

Резюме. Цель. Изучить популяционную динамику и определить продолжительность жизни и стадий онтогенеза альпийских малолетних растений. **Методы.** Для расчетов мы использовали предложенный ранее нами метод, основанный на дискретном описании онтогенеза и теории вероятностей и случайных процессов. **Результаты.** В результате шестилетнего мониторинга за маркированными особями было установлено, что полный цикл *Anthyllis vulneraria* составляет 2.6 ± 0.3 года (среднее значение и ошибка среднего), *Draba hispida* – 4.5 ± 0.3 , *Murbeckiella huetii* – 4.6 ± 1.1 , *Carum meifolium* – 7.8 ± 1.4 , *Eritrichium caucasicum* – 9.1 ± 1.4 , *Trifolium badium* – 10.3 ± 2.6 , *Sedum tenellum* – 11 ± 2.05 , *Androsace alba* – 12.1 ± 2.5 , *Minuartia recurva* – 22.9 ± 4.5 . Также для изучаемых видов растений были построены суммарные матрицы переходов, которые показывают вероятности перехода особей в популяции из одного возрастного состояния в другое за определенный промежуток времени, в нашем эксперименте – 1 год. **Заключение.** Смертность проростков и ювенильных растений изученных альпийских видов, за исключением *Murbeckiella huetii*, высока и составляет около 50 и более процентов. Минимальный период времени, необходимый для прохождения полного жизненного цикла для малолетников в условиях высокогорий Северо-Западного Кавказа, составляет 2 года, как это было показано для *Anthyllis vulneraria*, *Murbeckiella huetii* и *Trifolium badium*. Для других изученных малолетников, этот период был более продолжителен – 3-12 лет. Поддержание популяций *Eritrichium caucasicum* и *Androsace alba* происходит за счет устойчивости виргинильных растений.

Ключевые слова: матрицы переходов, длительность, средняя продолжительность жизни, альпийские растения, малолетние виды.

Формат цитирования: Казанцева Е.С., Медведев В.Г., Онипченко В.Г. Популяционная динамика альпийских малолетних растений, продолжительность жизни и стадий онтогенеза // Юг России: экология, развитие. 2016. Т.11, N2. С.95-107. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-95-107

DEMOGRAPHY OF ALPINE SHORT-LIVED PLANTS, LONGEVITY AND ONTOGENY STAGE DURATIONS

^{1,2} Elena S. Kazantseva*, ³ Vladimir G. Medvedev, ¹ Vladimir G. Onipchenko

¹ Geobotany Department of M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia, biolenok@mail.ru

² The Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³ Department of Biomechanics, Russian State University of Physical Education, Sport, Youth and Tourism; Moscow, Russia

Abstract. The *aim* - to evaluate lifespan (full cycle) and ontogeny stage durations of nine alpine short-lived North-West Caucasus plants. **Methods.** For calculation we used a new method which was developed and suggested earlier by us. This method is based on a discrete ontogeny description and on the probability theory and random pro-

cesses. The data on the monitoring of the marked individuals were collected during six years. **Results.** We found out that the lifespan of *Anthyllis vulneraria* is 2.6 ± 0.3 years (hereinafter “ $\pm$ ” is Standard error), *Draba hispida* – 4.5 ± 0.3 , *Murbeckiella huetii* – 4.6 ± 1.1 , *Carum meifolium* – 7.8 ± 1.4 , *Eritrichium caucasicum* – 9.1 ± 1.4 , *Trifolium badium* – 10.3 ± 2.6 , *Sedum tenellum* – 11 ± 2.05 , *Androsace alba* – 12.1 ± 2.5 , *Minuartia recurva* – 22.9 ± 4.5 . Also we demonstrated the matrix population models for studied plants, which show the probability of transition of individuals from one ontogeny stage to another in time interval (in our experiment – 1 year). **Conclusion.** Mortality of seedlings and juvenile plants, except *Murbeckiella huetii*, is around and more than 50%. Two years is the minimal amount of time that is necessary for full cycle of short-lived alpine plants, as it was shown for *Anthyllis vulneraria*, *Murbeckiella huetii* и *Trifolium badium*. A 3-12 years lifespan was calculated for other studied species. Persistence of *Eritrichium caucasicum* and *Androsace alba* populations provided by resistance of adult vegetative plants.

Keywords: matrix population models, plant longevity, average lifespan, life expectancy, alpine short-lived plants

For citation: Kazantseva E.S., Medvedev V.G., Onipchenko V.G. Demography of alpine short-lived plants, longevity and ontogeny stage durations. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 2, pp. 95-107. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-95-107

ВВЕДЕНИЕ

Для решения ряда теоретических и прикладных вопросов необходимо иметь сведения о долговечности растений, образующих ценозы, а также о длительности отдельных периодов их жизни [1-5]. Данных по возрасту растений не так много, и авторы чаще определяют условный или биологический возраст, оперируют категориями – однолетники, моно- и поликарпические многолетники [6, 7]. Возраст абсолютный, календарный или собственный – интервал времени от прорастания до момента наблюдения растения [7], определение которого связано с рядом трудностей [7-9]. В связи с чем, для решения этой задачи используют разные подходы.

Подсчет годичных колец позволил определить рекорсменов-долгожителей среди не клональных древесных растений – 4900 лет для *Pinus aristata* var. *longaeva* в штате Невада, США [10]; 3200 лет для *Sequoiadendron giganteum* в Калифорнии, США [11]. Этот метод может быть применим и к травянистым видам [12, 13], например, по данным В. Erschbamer и V. Retter [14] в условиях австрийских Альп *Helianthemum grandiflorum* может достигать возраста 32 лет, *Artemisia mutellina* – 18 лет, *Trifolium pratense* ssp. *nivale* – 7 лет. Годовой прирост корневища, рубцы на побегах, остатки надземных органов также могут использоваться для определения возраста особей [3, 7, 8, 15]. Подсчет числа кроющих чешуй на подземном клубне *Corydalis intermedia* (Дания) [16] показал максимальный возраст вида – 17 лет. Жизненный цикл *Anemone fasciculata* на субальпийском лугу Кавказа может превышать 45 лет, что определяется по числу волокон сосудистых пучков прикор-

невых листьев на побегах этого растения [17].

Возраст клона *Populus tremuloides*, занимающего площадь 81 га и состоящего из 47 000 рамет, был оценен в 10 000 лет при помощи аэрофотоснимков (Штат Юта в США) [18], а клона того же вида в Канаде в 12 000 лет на основе молекулярного анализа [19]. Используя данные по скорости роста, размера отдельных клонов и данных исторической хроники, возраст *Pteridium aquilinum* был оценен в 640 лет (Финляндия) [20], а по результатам молекулярного анализа того же вида в горах Аппалачи – 1180 лет (США) [21]. ДНК анализ *Carex curvula* в высокогорьях позволил доказать приуроченность большей части популяции к одному клону, и учитывая скорость годичного прироста, показал возраст – 2000 лет [22]. При сравнении старых и новых фотографий Большого Каньона в Колорадо было выявлено, что многие виды пустынных кустарников и суккулентов (*Acacia greggii*, *Ambrosia dumosa*, *Atriplex canescens* и др.) живут более 100 лет [23]. По данным радиоуглеродного анализа древесины *Acacia tortilis* может доживать до 650 лет (Египет) [24].

Наиболее точно определить возраст позволяет метод длительного мониторинга за маркированными особями [8, 25]. Но учитывая, что жизненный цикл растений может быть крайне продолжительный, исследователи часто прибегают к математическому моделированию, которое дает возможность рассчитать длительность жизни по данным краткосрочных наблюдений за возрастным состоянием и смертностью большого числа особей [9]. Например, на основании пятилетнего наблюдения, была рассчитана сред-

няя продолжительность жизни *Heracleum sibiricum* – 15 лет [26]. Длительность существования травянистых многолетников, доминирующих в злаковых, горно-кустарниковых осиновых и хвойных сообществах Калифорнии, колеблется от 3 лет для *Astragalus utahensis* до 65 лет для *Agropyron spicatum* [27]. Используя моделирование к потенциально бессмертным видам растений [7, 28] были отнесены *Allium tricoccum*, *Garcinia lucida*, *Limonium delicatulum* и др. [29, 30]. На основе полевых и теоретических исследований приводятся

интересные результаты по моделированию конкурентных взаимоотношений внутри растительных сообществ [31, 32].

Длительность жизни высокогорных растений Кавказа в естественных условиях исследована мало [33]. В данной работе, используя предложенный нами ранее метод [1, 2] и результаты, полученные за 6 лет наблюдений за маркированными особями, мы рассчитали длительность онтогенетических стадий и полного цикла девяти видов альпийских малолетников Северо-Западного Кавказа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Сбор материала. Исследования проведены в Карачаево-Черкесской Республике на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника на горе Малая Хатипара, высота над уровнем моря 2800 м. Малолетние альпийские виды растений исследовали по общепринятой методике изучения ценопопуляций в естественной среде обитания на постоянных площадях [8, 34, 35]. Для каждого вида закладывали постоянные площадки 0.25×0.25 м в пределах одного фитоценоза, число которых варьировало в зависимости от плотности популяции и размера особей. Общая площадь исследования и биотопы: *Anthyllis vulneraria* (0.625 м²) – малоподвижная осыпь; *Murbeckiella hueti* (0.625 м²) – подвижная осыпь; *Androsace albana* (0.625 м²), *Eritrichium caucasicum* (0.625 м²) – альпийская лишайниковая пустошь; *Draba hispida* (0.25 м²) и *Carum meifolium* (0.25 м²) – зоогенно нарушенные участки разнотравного гераниево-копеечникового альпийского луга; *Minuartia recurva* (0.375 м²), *Sedum tenellum* (0.5 м²), *Trifolium badium* (0.375 м²) – зоогенно нарушенные участки пестроовсянищевого луга.

На первом этапе исследований необходимо было определить габитус онтогенетических стадий каждого вида. С этой целью были собраны и заспиртованы от 10 до 20 экземпляров особей каждого онтогенетического состояния, изучаемых видов [34, 35]. В работе использовали периодизацию онтогенеза Т.А. Работнова [17, 36] и справочного материалы по морфологии [37, 38, 39]. Описания онтогенеза четырех видов к настоящему моменту опубликованы (*Androsace*

albana [40]; *Anthyllis vulneraria* [41]; *Sedum tenellum* [42]; *Eritrichium caucasicum* [43]), а остальных – войдут в текст диссертационной работы Казанцевой Е.С.

После описания морфологических характеристик онтогенетических стадий, все особи каждого вида были отмечены на планы площадок. Каждой особи давали свой порядковый номер и наносили на план с пометкой ее онтогенетического состояния. На следующий год особям, отмеченным в прошлом году, давали их прошлогодние номера, а новым особям присваивали новые; у всех особей определяли их онтогенетическое состояние на момент текущего наблюдения. Такой метод позволил проследить развитие отдельных особей год за годом. Наблюдения проводили в конце августа в течение 6 лет в период с 2009 по 2014 гг., для *Murbeckiella hueti* – 4 года, с 2011 по 2014 гг.

Всего за шесть лет наблюдений было отмечено следующее число особей по каждому виду: *Anthyllis vulneraria* – 715; *Androsace albana* – 931; *Eritrichium caucasicum* – 931; *Draba hispida* – 807; *Carum meifolium* – 1518; *Minuartia recurva* – 422; *Sedum tenellum* – 2225; *Trifolium badium* – 924. Для *Murbeckiella hueti* – 874 особи за четыре года наблюдений.

Математическая обработка. Для расчета длительности онтогенетических стадий и полного цикла растений, мы использовали новый метод, основанный на дискретном описании онтогенеза [17] и теории вероятностей и случайных процессов [44, 45], который подробно описан на примере *Anthyllis vulneraria* в статье Е.С. Казанцевой с соавторами [1, 2].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основании наблюдений за динамикой большого числа особей растений, мы построили суммарные матрицы переходов для изученных видов (табл. 1 и 2). Эти матрицы показывают вероятности перехода особей в популяции из одного возрастного состояния в другое за определенный промежуток времени [46], в нашем эксперименте – 1 год. Например, для проростков *Androsace*

albana вероятность выжить и перейти на следующий год в ювенильное и имматурное состояние составляет 0.31 и 0.16 соответственно, что эквивалентно выживанию 15 проросткам в год ($10+4.8 \approx 15$ особей, см. табл. 1). В матрицах (табл. 1 и 2) даны усредненные показатели за 6 лет наблюдений.

Таблица 1

Суммарные матрицы переходов онтогенетических стадий *Androsace albana*, *Carum meifolium*, *Draba hispida* за 6 лет наблюдений

Table 1

Matrix population models of ontogeny stages of *Androsace albana*, *Carum meifolium*, *Draba hispida* during 6 years of observations

<i>Androsace albana</i>						<i>Carum meifolium</i>					<i>Draba hispida</i>				
	pl	j	im	v	g		pl+j	im	v	g		pl+j	im	v	g
pl	0	10	4.8	0	0	pl+j	0	57	0	0	pl+j	0	27	12	0
	0.00	0.31	0.16	0.00	0.00		0.00	0.33	0.00	0.00		0.00	0.22	0.10	0.00
j	0	0	31	0	0	im	0	31	16	0	im	0	9	21	0
	0.00	0.00	0.35	0.00	0.00		0.00	0.31	0.16	0.00		0.00	0.20	0.48	0.00
im	0	0	24	17	0	v	0	0	17	6	v	0	0	16	13
	0.00	0.00	0.32	0.23	0.00		0.00	0.00	0.36	0.12		0.00	0.00	0.29	0.23
v	0	0	0	36	3	g	0	0	0	0	g	0	0	3.6	15
	0.00	0.00	0.00	0.71	0.06		0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00	0.02	0.07
g	0	0	0	0	0										
	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00										

Примечание: отмечено среднее число случаев (верхнее число) и вероятность (нижнее число). Обозначения: pl – проростки; j – ювенильные, im – имматурные, v – взрослые виргинильные, g – генеративные особи.

Note: Upper number – the mean of cases, under number – probability, pl – seedlings, j – juvenile, im – immature, v – adult vegetative, g – generative plants.

Таблица 2

Суммарные матрицы переходов онтогенетических стадий *Anthyllis vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Minuartia recurva*, *Sedum tenellum*, *Trifolium badium* за 6 лет наблюдений, *Murbeckiella huetii* – 4 года наблюдений

Table 2

Matrix population models of ontogeny stages of *Anthyllis vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Minuartia recurva*, *Sedum tenellum*, *Trifolium badium* during 6 years of observations, *Murbeckiella huetii* – during 4 years

<i>Anthyllis vulneraria</i>				<i>Eritrichium caucasicum</i>				<i>Minuartia recurva</i>			
	j	v	g		j	v	g		j	v	g
j	0	42	3.6	j	0	64	0	j	0	13	0
	0.00	0.48	0.04		0.00	0.49	0.00		0.00	0.29	0.00
v	0	15	24	v	0	112	9	v	0	28	1.4
	0.00	0.24	0.38		0.00	0.68	0.06		0.00	0.42	0.02
g	0	2.4	7	g	0	5	2.8	g	0	1	2.2
	0.00	0.05	0.16		0.00	0.42	0.23		0.00	0.14	0.30

<i>Murbeckiella huetii</i>				<i>Sedum tenellum</i>				<i>Trifolium badium</i>			
	j	v	g		j	v	g		j	v	g
j	0	107	3.3	j	0	88	0	j	0	23	0
	0.00	0.63	0.02		0.00	0.44	0.00		0.00	0.27	0.00
v	0	24	24	v	0	78	12	v	0	21	4.2
	0.00	0.28	0.28		0.00	0.37	0.06		0.00	0.24	0.05
g	0	8	27	g	0	3.4	19	g	0	0.6	1.4
	0.00	0.14	0.46		0.00	0.12	0.67		0.00	0.05	0.13

Примечание: Отмечено среднее число случаев (верхнее число) и вероятность (нижнее число). Обозначения: j – проростки и ювенильные особи (в случае с *Anthyllis vulneraria* в j входили также иммаурные растения); v – взрослые виргинильные, g – генеративные особи.
Note: Upper number – the mean of cases, under number – probability, pl – seedlings, j – juvenile (in the case of *Anthyllis vulneraria* j includes also immature plants), v – adult vegetative, g – generative plants.

Среди изученных малолетников *Anthyllis vulneraria* обладает самым коротким жизненным циклом – от проростка до гибели после плодоношения проходит примерно три вегетационных сезона (2.6 лет, см. Табл. 3). Стадия проростка для *Androsace albana* в среднем продолжается 0.7 ± 0.3 года, ювенильного растения – 1.4 ± 0.5 , иммаурного – 1.8 ± 0.7 , взрослого виргинильного (здесь и далее виргинильная стадия) – 7.3 ± 1.5 , генеративного – 1 вегетационный сезон. Полный цикл этого вида составляет 12.1 ± 2.5 года, а средняя продолжительность жизни с учетом смертности – 5.1 ± 1.7 года (табл. 3). Молодые особи *Eritrichium caucasicum*

(j=pl+j) живут в среднем 0.8 ± 0.1 года, иммаурный период не выделяется, взрослые виргинильные особи – 6.0 ± 1.2 года, генеративные – 1.9 ± 0.5 года. Средняя длительность полного цикла (с генеративной фазой) и средняя продолжительность жизни составили для *Draba hispida* 4.5 ± 0.3 года и 2.4 ± 0.9 лет, *Murbeckiella huetii* – 4.6 ± 1.1 и 2.8 ± 1.0 , *Carum meifolium* – 7.8 ± 1.4 и 3.4 ± 1.2 , *Trifolium badium* – 10.3 ± 2.6 и 4.5 ± 2.9 , *Sedum tenellum* – 11 ± 2.1 и 5 ± 3 года соответственно (табл. 3). По нашей оценке полный цикл *Minuartia recurva* равен 23 годам, что позволяет исключить этот вид из состава малолетников [47].

Таблица 3

Длительность онтогенетических стадий, полный цикл и средняя продолжительность жизни альпийских малолетних растений, год

Table 3

Longevity of ontogeny stage, lifespan (full cycle) and average lifespan (life expectancy) of alpine short-lived plants, in years

Вид (n, число изученных особей) / Name of species (n, the number of studied individuals)	pl		j		im		v		g		Полный цикл / Full cycle		Ср. пр. жизни / Av.L.	
	ср.	ош./	ср.	ош./	ср.	ош./	ср.	ош./	ср.	ош./	ср.	ош./	ср.	ош./
	M.	SE	M.	SE	M.	SE	M.	SE	M.	SE	M.	SE	M.	SE
<i>Androsace albana</i> (931)	0.7	0.25	1.4	0.52	1.8	0.68	7.3	1.50	1.0	0.00	12.1	2.51	5.1	1.74
<i>Anthyllis vulneraria</i> (715)	-	-	0.8	0.09	-	-	1.1	0.23	0.7	0.05	2.6	0.31	1.9	0.40
<i>Carum meifolium</i> (1518)	-	-	1.1	0.12	2.0	0.62	3.7	1.21	1.0	0.00	7.8	1.40	3.4	1.24
<i>Draba hispida</i> (807)	-	-	1.1	0.16	0.5	0.05	1.9	0.37	1.0	0.06	4.5	0.30	2.4	0.86
<i>Eritrichium caucasicum</i> (931)	-	-	0.8	0.22	-	-	6.0	1.21	1.9	0.51	9.1	1.39	4.5	2.35

<i>Minuartia recurva</i> (422)	-	-	1.2	0.16	-	-	20.6	4.41	1.1	0.15	22.9	4.49	8.6	7.18
<i>Murbeckiella huetii</i> (874)	-	-	1.5	0.63	-	-	1.6	0.64	1.1	0.17	4.6	1.13	2.8	1.03
<i>Sedum tenellum</i> (2225)	-	-	2.0	0.57	-	-	5.6	1.42	3.4	0.90	11.0	2.05	5.0	3.04
<i>Trifolium badium</i> (924)	-	-	1.5	0.62	-	-	8.1	2.27	0.7	0.06	10.3	2.59	4.5	2.92

Примечание: Обозначения: *pl* – проростки; *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – взрослые виргинильные, *g* – генеративные особи; *ср.* и *ош.* – среднее значение и ошибка среднего за 6 лет наблюдений; *Ср. прод. жизни* – средняя продолжительность жизни; длинный прочерк – данная стадия у вида не выделялась; короткий прочерк – объединение данных с другими стадиями. Расчет велся по каждой стадии только у *Androsace alba*. Для *Anthyllis vulneraria* ювенильные особи включили в себя проростки, ювенильные и имматурные особи ($j = pl + j + im$). Для остальных видов ювенильные особи объединены с проростками ($j = pl + j$).

Note: Keys: *pl* – seedlings, *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – adult vegetative, *g* – generative plants; *M.* and *SE* – the mean value and standard error for 6 years of observations; *Av.L.* – average lifespan; long dash – this stage was not marked out; short dash – data about this stage includes in juvenile stage results. For all stages data was calculated only for *Androsace alba*. Juvenile plants of *Anthyllis vulneraria* includes seedlings and immature plants ($j = pl + j + im$). Juvenile plants of other species were joined with seedlings ($j = pl + j$).

По результатам наших наблюдений смертность проростков и ювенильных растений изученных альпийских видов высока и составляет порядка 50 и более процентов (табл. 1 и 2). Как исключение, молодые растения *Murbeckiella huetii* проявляют большую устойчивость и с вероятностью 0.65 появляются на следующий год в виде виргинильных или генеративных особей. Больше всего всходов погибает у видов, произрастающих на местах зоогенных нарушений: *Trifolium badium* (гибель до 73% проростков), *Minuartia recurva* (71%), *Draba hispida* (69%) и *Carum meifolium* (67%). Высокая смертность молодых растений в естественной среде обитания подтверждается многими исследователями [17, 36, 48]. Анализ данных, опубликованных с 1969 по 2002 гг., показал, что проростки погибают по следующим причинам [49]: воздействие фитофагов (в 38% случаях), иссушение (35%), заражение патогенными грибами (20%), физические повреждения (4.6%) и конкурентные взаимоотношения (1.3%). В нашем эксперименте воздействие фитофагов также имели сильное воздействие на взрослые особи. Гибель от 48 до 71% была отмечена для виргинильных растений *Trifolium badium*, *Minuartia recurva*, *Draba hispida* и *Carum meifolium* на местах зоогенных нарушений, популяция *Minuartia recurva* также сильно пострадал от иссушения почвы.

В результате 6 лет наблюдений мы установили, что полностью монокарпичными являются *Androsace alba* и *Carum meifolium* (табл. 1). Остальные виды, с той или иной вероятностью могли оставаться генеративными или переходить в виргинильную стадию из года в год (табл. 1 и 2). *Anthyllis vulneraria*, *Trifolium badium* проявили себя как факультативные монокарпики, а *Draba hispida*, *Eritrichium caucasicum*, *Murbeckiella huetii*, *Sedum tenellum* как поликарпики [50, 51].

Среди изученных малолетников *Androsace alba* обладает самым длительным жизненным циклом 12.1 ± 2.5 года. Семенная продуктивность [52] и вероятность выживания на первых этапах онтогенеза этого вида низкая (табл. 1), что могло послужить причиной включения *Androsace alba* в «Красную книгу Краснодарского края» (2007), «Красную книгу Республики Адыгея» (2012) [53, 54]. Тем не менее, благодаря устойчивости виргинильных особей (вероятность перехода $v \rightarrow v$ равен 0.71, см. табл. 1) *Androsace alba* хоть и редко, но встречается в Тебердинском заповеднике в лишайниковых пустошах на каменистых местах и осыпях в альпийском поясе на высоте 2400–2850 м [55]. *Eritrichium caucasicum* по своим экологическим характеристикам сходен с *Androsace alba*, и скорей всего, поддержание популяции этого вида происходит так же за счет устойчивости виргинильных

особей (вероятность перехода $v \rightarrow v$ равен 0.68, см. табл. 2). Используя методику виртуальной поглощающей цепи Маркова и вычисления ее фундаментальной матрицы Д.О. Логофет с соавторами [43] оценили среднюю продолжительность жизни *Eritrichium caucasicum*, которая варьирует от 2 до 7 лет в зависимости от момента наблюдений. Что согласуется с нашими результатами – 4.5 ± 2.4 лет (табл. 3).

К короткоживущим малолетникам мы отнесли *Anthyllis vulneraria*, *Draba hispida* и *Murbeckiella huetii*, у которых полный цикл не превышает 5 лет (табл. 3). Полный цикл *Anthyllis vulneraria* может длиться от 2 до 4 лет [1, 2, 51], в среднем 2 года на прегенеративную стадию и 1 год на генеративную (Табл. 3), обзор литературы по этому виду представлен в работе Е.С. Казанцевой с соавторами [1, 2]. *Draba hispida* и *Murbeckiella huetii* относят к типичным эксплерентам [51, 52], что подтверждает не продолжительный, по меркам высокогорных фитоценозов [48], жизненный цикл – 4.5 ± 0.3 и 4.6 ± 1.1 года соответственно (табл. 3). Возраст первого цветения для *Murbeckiella huetii* – 2 года, *Draba hispida* – 3 года [51].

Ход онтогенеза *Sedum tenellum* в условиях альпийского высокогорья представлен в работе К.А. Шинковской [42], которая, основываясь на эколого-морфологических особенностях *Sedum tenellum*, заключила, что формирование ювенильного растения из проростка проходит за один год, затем для растения нужно еще год на виргинильную

стадию, а цветение происходит на третий год жизни. Также для этого вида характерна небольшая вегетативная подвижность, связанная с формированием побегов ветвления и партикуляцией. Наши результаты расширяют диапазон времени, необходимый для завершения прегенеративного периода: для прохождения стадии проростка и ювенильного растения может потребоваться два года (2.0 ± 0.6 лет, см. табл. 3), а виргинильной стадии – 6 лет (5.6 ± 1.42 года), что согласуется с концепцией поливариантного развития онтогенеза [25].

Trifolium badium – травянистый дву- или многолетний стержнекорневой моноили поликарпик [56], а *Minuartia recurva* – травянистый многолетний рыхло подушковидный поликарпик [57], что согласуется с нашими результатами (табл. 2 и 3). При этом, как это было отмечено ранее в работе Е.С. Казанцевой с соавторами [51] *Minuartia recurva* не целесообразно относить к малолетникам, так как растения этого вида живут долго (22.9 ± 4.5 , табл. 3) и зацветают поздно (не ранее 6 года жизни). Первое цветение *Trifolium badium* может произойти на 2 год жизни [51].

Продолжительность жизни, для монокарпика *Carum meifolium* варьирует от 3 до 6 лет [33, 51, 58]. Наши подсчеты расширили диапазон в среднем до 8 лет (табл. 3), что подтверждается эмпирическими данными, т.к. некоторые особи оставались в прегенеративном состоянии в течение всего срока наблюдений (6 лет).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате 6 лет наблюдений мы установили, что полностью монокарпичными являются *Androsace albana* и *Carum meifolium*. *Anthyllis vulneraria* и *Trifolium badium* проявили себя как факультативные монокарпики, а *Draba hispida*, *Eritrichium caucasicum*, *Murbeckiella huetii* и *Sedum tenellum* – как поликарпики. Смертность проростков и ювенильных растений изученных альпийских видов, за исключением *Murbeckiella huetii*, высока и составляет около 50 и более процентов. Минимальный пе-

риод времени, необходимый для прохождения полного жизненного цикла для малолетников в условиях высокогорья Северо-Западного Кавказа, составляет 2 года, как это было показано для *Anthyllis vulneraria*, *Murbeckiella huetii* и *Trifolium badium*. Но в целом, для других изученных малолетников, этот период был более продолжителен – 3-12 лет. Поддержание популяций *Eritrichium caucasicum* и *Androsace albana* происходит за счет устойчивости виргинильных растений.

Благодарность: Сбор и обработка полевого материала осуществлены при финансовой поддержке РФФИ (грант 14-04-00214), анализ многолетних данных написания текста при поддержке РНФ (проект 14-50-00029).

Acknowledgment: The field work was supported by RFBR (14-04-00214), long-term data analysis and paper preparation by RSF (project 14-50-00029).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Казанцева Е.С., Медведев В.Г., Онипченко В.Г. Расчет длительности онтогенетических стадий травянистых растений на примере *Anthyllis vulneraria* L. // Экологический Вестник Северного Кавказа. 2016. Т. 12. N2. С. 18-24.
2. Kazantseva E.S., Medvedev V.G., Onipchenko V.G. Estimation of the ontogeny stage durations for herbaceous plants, specifically *Anthyllis vulneraria* L. // The North Caucasus Ecological Herald. 2016, Vol. 12, N1. pp. 4-9.
3. Molisch H. The longevity of plants (Die Lebensdauer der Pflanze). Authorized English Ed. by E.H. Fulling. New York, 1938. 226 p.
4. Работнов Т.А. Длительность виргинильного периода жизни травянистых многолетников в естественных ценозах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 1946. Т. 51. Вып. 2. С. 91-98.
5. De Witte L.C., Stöcklin J. Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it // *Annals of Botany*. 2010. Vol. 106, iss. 6. pp. 859-870. doi: 10.1093/aob/mcq191
6. Erhlen J., Lehtila K. How perennial are perennial plants? // *Oikos*. 2002. Vol. 98. pp. 308-322.
7. Жмылев П.Ю. Эволюция длительности жизни растений: факты и гипотезы // Журнал Общей Биологии. 2006. Т. 67, N2. С. 107-119.
8. Полевая геоботаника под ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. Т. 2. М.-Л.: Из-во Академии Наук СССР, 1960. 500 с.
9. Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. М.: КРАСАНД, 2013. 576 с.
10. Currey D.R. An Ancient Bristlecone Pine Stand in Eastern Nevada // *Ecology*. 1965. Vol. 46. pp. 564-566.
11. Weatherspoon C.P. *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz Giant Sequoia / Silvics of North America. United States Department of Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook 654. Ads. by R.M. Burns and B.H. Honkala. 1990. Vol. 1. pp. 552-562.
12. Dietz H., Ullmann I. Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: Exception or rule? // *Annals of botany*. 1997. Vol. 80, Iss. 3. pp. 377-379. doi:10.1006/anbo.1997.0423
13. Dietz H., Schweingruber F. Development of growth rings in roots of dicotyledonous perennial herbs: experimental analysis of ecological factors // *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*. 2002. Vol. 67. pp. 97-105.
14. Erschbamer B., Retter V. How long can glacier foreland species live? // *Flora - Morphology Distribution Functional Ecology of Plants*. 2004. Vol. 199. pp. 500-504.
15. Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D. Terrestrial plant ecology. Menlo Park: Addison Wesley Longman, 1998. 649 p.
16. Olesen J.M., Ehlers B.K. Age determination of individuals of *Corydalis* species and other perennial herbs. *Nordic Journal of Botany*. 2001. Vol. 21, iss. 2. pp. 187-194. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2001.tb01356.x
17. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204.
18. Kemperman J., Barnes B.V. Clone size in American aspens // *Canadian Journal of Botany*. 1976. Vol. 54, no. 22. pp. 2603-2607. doi: 10.1139/b76-280
19. Ally D., Ritland K., Otto S.P. Can clone size serve as a proxy for clone age? An exploration using microsatellite divergence in *Populus tremuloides* // *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17, Iss. 22. pp. 4897-4911. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03962.x
20. Oinonen E. The correlation between the size of Finnish bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) clones and certain periods of site history // *Acta Forestalia Fennica*. 1967. Vol. 83, N2. pp.1-51.
21. Parks J.C., Werth C.R. A study of spatial features of clones in a population of bracken fern, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae) // *American Journal of Botany*. 1993. Vol. 80. pp. 537-544.
22. Steinger T., Körner Ch., Schmid B. Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula* // *Oecologia*. 1996. Vol. 105, iss. 1. pp. 94-99.
23. Bowers J.E., Webb R.H., Rondeau R.J. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, USA // *Journal of Vegetation Science*. 1995. Vol. 6, pp. 551-564.
24. Andersen G.L., Krzywinski K. Longevity and growth of *Acacia tortilis*: insights from ¹⁴C content and anatomy of wood // *BMC Ecology*. 2007. Vol. 7, N4. DOI: 10.1186/1472-6785-7-4
25. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание // Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. 326 с.
26. Работнов Т.А. О жизненном цикле борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum*) // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 1956. Т. 61, Вып. 2. С. 73-81.
27. Treshow M., Harper K. Longevity of Perennial Forbs and Grasses // *Oikos*. 1974. Vol. 25, iss. 1. pp. 93-96.
28. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журнал Общей Биологии. 1999. Т. 60, N1. С. 60-79.

29. Thomas H., Thomas H.M., Ougham H. Annuality, perennality and cell death // *Journal of Experimental Botany*. 2000. Vol. 51, N352. pp. 1781-1788. doi:10.1093/jexbot/51.352.1781
30. Vaupel J.W., Baudisch A., Dölling A., Roach D.A., Gampea J. The case for negative senescence // *Theoretical Population Biology*. 2004. Vol. 65. pp. 339-351. doi:10.1016/j.tpb.2003.12.003
31. Ulanova N.G., Zavalishin N.N., Logofet D.O. Competition between and within aspen (*Populus tremula*) and raspberry (*Rubus idaeus*) after clear-cutting: matrix models of structured populations dynamics // *Forest Science and Technology*. 2007. Vol. 3, iss. 1. pp. 68-77. doi: 10.1080/21580103.2007.9656320
32. Уланова Н.Г., Белова И.Н., Логофет Д.О. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: динамика популяций вейника и березы, растущих совместно // *Журнал Общей Биологии*. 2008. Т. 69, N6. С. 441-457.
33. Кипкеев А.М., Онищенко В.Г., Текеев Д.К., Эркенова М.А., Салпагарова Ф.С. Возраст первого цветения альпийских многолетников Северо-Западного Кавказа // *Журнал Общей Биологии*. 2014. Т. 75, N4. С. 315-323.
34. Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Бобровых. Киров: «Лобань», 2008. 355 с.
35. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова и Т.И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. 217 с.
36. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // *Проблемы ботаники*. 1950. Вып. 1. С. 465-483.
37. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л.: Наука, 1990. 204 с.
38. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. М.-Л.: Из-во Академии Наук СССР, 1956. 312 с.
39. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Стебель и корень. М.-Л.: Из-во Академии Наук СССР, 1962. 353 с.
40. Казанцева Е.С., Текеев Д.К. Популяционная динамика и семенная продуктивность *Androsace alba* в условиях альпийских высокогорий Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник) // Научные исследования редких видов растений и животных в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 2005–2014 гг. / Отв. ред. Д.М. Очагов. Вып. 4. М.: ВНИИ Экология, 2015. С. 276-278.
41. Акулова З.В. Онтогенез и некоторые биологические особенности видов рода *Anthyllis* L., выращиваемых в Ленинградской области // *Растительные ресурсы*. 1994. Т. 30. Вып. 3. С. 25-34.
42. Шинковская К.А. Эколого-морфологические особенности *Sedum tenellum* Bieb. в высокогорьях Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника. Тр. Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 27. М., 2007. С. 131-135.
43. Логофет Д.О., Белова Е.С., Казанцева Е.С., Онищенко В.Г. Ценопопуляция Незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // *Журнал Общей Биологии*. 2016. Т. 77. N2. С. 106-121.
44. Лакин Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для студентов биологических специальностей вузов: доп. Гос. ком. СССР по нар. образованию. 4-е изд. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
45. Назаров А.А., Терпугов А.Ф. Теория вероятностей и случайных процессов: учебное пособие. 2-е изд. Томск: Изд-во НТЛ, 2010. 204 с.
46. Онищенко В.Г., Комаров А.С. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов Северо-Западного Кавказа // *Журнал Общей Биологии*. 1997. Т. 58. N6. С. 64-75.
47. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпункина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. 2-е изд. М.: МГУ, 2005. 256 с.
48. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003. 350 p.
49. Moles A.T., Westoby M. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? // *Oikos*. 2004. Vol. 1, iss. 1. pp. 193-199.
50. Казанцева Е.С., Попова А.С. Популяционная динамика альпийских малолетников // *Материалы Всероссийской конференции «Развитие геоботаники: история и современность»*. СПб: СПб Гос. Ун-т, 2011. С. 49.
51. Казанцева Е.С., Онищенко В.Г., Кипкеев А.М. Возраст первого цветения травянистых альпийских малолетников Северо-Западного Кавказа // *Бюллетень МОИП*. 2016. Т.121. Вып. 2. С. 73-80.
52. Казанцева Е.С., Онищенко В.Г., Богатырев В.А., Кипкеев А.М., Ровная Е.Н. Параметры семенного возобновления альпийских малолетников и их сравнение с многолетними растениями // *Бюллетень МОИП*. 2016. Т. 121. Вып. 4. С. 18-26.
53. Красная книга Краснодарского края. (Растения и грибы). 2-е изд. / Отв. Ред. С.А. Литвинская. Краснодар: ООО «Дизайн Бюро N1», 2007. 640 с.
54. Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч. 2-е изд. / Управление по охране окружающей среды, природным ресурсам и чрезвычайным ситуациям

РА; отв. ред. А. С. Замотайлов; глав. ред. разд. «Растения» и «Грибы» Э. А. Сиротюк (Куваева); научн. ред. части 1: Э. А. Сиротюк (Куваева), Т. В. Акатова, О.Н. Липка. Майкоп: Качество, 2012. Ч. 1: Растения и грибы. 340 с.

55. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 99. Под ред. И.А. Губанова. М., 2001. 100 с.

56. Бобров Е.Г. Род *Trifolium* // Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Т. 11. М.-Л.: Из-во Академии Наук СССР, 1945. 432 с.

57. Нахуцришвили Г.Ш., Гамцелидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л.: Наука, 1984. 123 с.

58. Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S. Age of maturity in alpine herbaceous perennials, the North-West Caucasus // Biology Bulletin Reviews. 2015. Vol. 5, N5. pp. 505-511.

REFERENCES

1. Kazantseva E.S., Medvedev V.G., Onipchenko V.G. Estimation of the ontogeny stage durations for herbaceous plants, specifically *Anthyllis vulneraria* L. *Ekologicheskii Vestnik Severnogo Kavkaza* [The North Caucasus Ecological Herald]. 2016. vol. 12. no. 1. pp. 18-24. (In Russian).

2. Kazantseva E.S., Medvedev V.G., Onipchenko V.G. Estimation of the ontogeny stage durations for herbaceous plants, specifically *Anthyllis vulneraria* L. *The North Caucasus Ecological Herald*. 2016, Vol. 12, no. 1. pp. 4-9.

3. Molisch H. The longevity of plants (Die Lebensdauer der Pflanze). Authorized English Edition by E.H. Fulling. New York, 1938. 226 p.

4. Rabotnov T.A. The duration of the period of virginal life of herbaceous perennials in natural cenoses. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel Biologiya* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 1946, Vol. 51, iss. 2. pp. 91-98. (In Russian)

5. De Witte L.C., Stöcklin J. Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany*. 2010. Vol. 106, iss. 6. pp. 859-870. doi: 10.1093/aob/mcq191

6. Erhlen J., Lehtila K. How perennial are perennial plants? *Oikos*. 2002. Vol. 98. pp. 308-322.

7. Zhmylev P.Y. The evolution of plant life span: facts and hypotheses. *Zhurnal Obshchei Biologii* [Journal of General Biology]. 2006, vol. 67, no. 2. pp. 107-119. (In Russian)

8. Lavrenko E.M., Korchagin A.A., eds. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Moscow- Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ., 1960. Vol. 2. 500 p. (In Russian)

9. Onipchenko V.G. *Funktsional'naya fitotsenologiya: Sinekologiya rastenii* [Functional phytosociology: synecology plants]. Moscow, KRASAND Publ., 2013. 576 p. (In Russian)

10. Currey D.R. An Ancient Bristlecone Pine Stand in Eastern Nevada. *Ecology*. 1965. Vol. 46. pp. 564-566.

11. Weatherspoon C.P. *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz Giant Sequoia. *Silvics of North America*. United States Department of Agriculture,

Forest Service, Agriculture Handbook 654. Ads. by R.M. Burns and B.H. Honkala. 1990. Vol. 1. pp. 552-562.

12. Dietz H., Ullmann I. Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: Exception or rule? *Annals of botany*. 1997. Vol. 80, Iss. 3. pp. 377-379. doi:10.1006/anbo.1997.0423

13. Dietz H., Schweingruber F. Development of growth rings in roots of dicotyledonous perennial herbs: experimental analysis of ecological factors. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*. 2002. Vol. 67. pp. 97-105.

14. Erschbamer B., Retter V. How long can glacier foreland species live? *Flora - Morphology Distribution Functional Ecology of Plants*. 2004. Vol. 199. pp. 500-504.

15. Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D. *Terrestrial plant ecology*. Menlo Park: Addison Wesley Longman, 1998. 649 p.

16. Olesen J.M., Ehlers B.K. Age determination of individuals of *Corydalis* species and other perennial herbs. *Nordic Journal of Botany*. 2001. Vol. 21, iss. 2. pp. 187-194. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2001.tb01356.x

17. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses. *Trudy BIN AN SSSR. Seriya 3. Geobotanika* [Proc. of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3. Geobotany]. 1950. Iss. 6. pp. 7-204. (In Russian)

18. Kemperman J., Barnes B.V. Clone size in American aspens. *Canadian Journal of Botany*. 1976. Vol. 54, no. 22. pp. 2603-2607. doi: 10.1139/b76-280

19. Ally D., Ritland K., Otto S.P. Can clone size serve as a proxy for clone age? An exploration using microsatellite divergence in *Populus tremuloides*. *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17, iss. 22. pp. 4897-4911. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03962.x

20. Oinonen E. The correlation between the size of Finnish bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) clones and certain periods of site history. *Acta Forestalia Fennica*. 1967. Vol. 83. no. 2. pp. 1-51.

21. Parks J.C., Werth C.R. A study of spatial features of clones in a population of bracken fern, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae). *American Journal of Botany*. 1993. Vol. 80. pp. 537-544.

22. Steinger T., Körner Ch., Schmid B. Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. *Oecologia*. 1996. Vol. 105. Iss. 1. pp. 94-99.
23. Bowers J.E., Webb R.H., Rondeau R.J. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, USA. *Journal of Vegetation Science*. 1995. Vol. 6. pp. 551-564.
24. Andersen G.L., Krzywinski K. Longevity and growth of *Acacia tortilis*; insights from ^{14}C content and anatomy of wood. *BMC Ecology*. 2007. Vol. 7. no. 4. DOI: 10.1186/1472-6785-7-4
25. Polivariantnost' razvitiya organizmov, populyatsii i soobshchestv: nauchnoe Izdanie [Multivariate development of organisms, populations and communities: scientific publication]. Yoshkar-Ola, Mariiskii State University Publ., 2006. 326 p. (In Russian)
26. Rabotnov T.A. About the life cycle of the Siberian hogweed (*Heracleum sibiricum*). *Byulleten' MOIP. Otdel Biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 1956. Vol. 61. no. 2. pp. 73-81. (In Russian)
27. Treshow M., Harper K. Longevity of Perennial Forbs and Grasses. *Oikos*. 1974. Vol. 25, iss. 1. pp. 93-96.
28. Notov A.A. On the specifics of the functional organization and the individual development of modular facilities. *Zhurnal Obshchei Biologii* [Journal of General Biology]. 1999. Vol. 60, no. 1. pp. 60-79. (In Russian)
29. Thomas H., Thomas H.M., Ougham H. Annuality, perennality and cell death. *Journal of Experimental Botany*. 2000. Vol. 51. no. 352. pp. 1781-1788. doi:10.1093/jexbot/51.352.1781
30. Vaupel J. W., Baudisch A., Dölling A., Roach D. A., Gampea J. The case for negative senescence. *Theoretical Population Biology*. 2004. Vol. 65. pp. 339-351. doi:10.1016/j.tpb.2003.12.003
31. Ulanova N.G., Zavalishin N.N., Logofet D.O. Competition between and within aspen (*Populus tremula*) and raspberry (*Rubus idaeus*) after clear-cutting: matrix models of structured populations dynamics. *Forest Science and Technology*. 2007. Vol. 3, iss. 1. pp. 68-77. doi: 10.1080/21580103.2007.9656320
32. Ulanova N.G., Belova I.N., Logofet D.O. On the competition among discrete-structured populations: a matrix model for population dynamics of woodreed and birch growing together. *Zhurnal Obshchei Biologii* [Journal of General Biology]. 2008. Vol. 69. no. 6. pp. 441-457. (In Russian)
33. Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S. Age of maturity in alpine herbaceous perennials, the North-West Caucasus. *Zhurnal Obshchei Biologii* [Journal of General Biology]. 2014. Vol. 75. no. 4. pp. 315-323. (In Russian)
34. Savinyh N.P., Bobrovych Yu.A., eds. *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya* [Modern approaches to the description of the plant structure]. Kirov, Loban' Publ., 2008. 355 p. (In Russian)
35. Uranova A.A., Serebryakova T.I., eds. *Tseno-populyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Cenopopulations plants (basic concepts and structure)]. Moscow, Nauka Publ., 1976. 217 p. (In Russian)
36. Rabotnov T.A. The study of the composition of the population for the purposes of phytocenology. *Problemy botaniki* [Botany problems]. 1950. iss. 1. pp. 465-483. (In Russian)
37. Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noi morfologii vysshikh rastenii: Semya* [Atlas of descriptive morphology of higher plants: Seed]. Leningrad, Nauka Publ., 1990. 204 c. (In Russian)
38. Fedorov A.A., Kirpichnikov M.E., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noi morfologii vysshikh rastenii: List* [Atlas of descriptive morphology of higher plants: Leaf]. Moscow-Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ., 1956. 312 p. (In Russian)
39. Fedorov A.A., Kirpichnikov M.E., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noi morfologii vysshikh rastenii: Stebel' i koren'* [Atlas of descriptive morphology of higher plants: stem and root]. Moscow-Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ., 1962. 353 p. (In Russian)
40. Kazantseva E.S., Tekeev D.K. Populyatsionnaya dinamika i semennaya produktivnost' *Androsace alba* v usloviyakh al'piiskikh vysokogorii Severo-Zapadnogo Kavkaza (Teberdinskii zapovednik) [Population dynamics and seed production *Androsace alba* in a alpine highlands of North-West Caucasus (Teberda Reserve)]. *Nauchnye issledovaniya redkikh vidov rastenii i zhivotnykh v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh Rossiiskoi Federatsii za 2005–2014 gg.* [Scientific studies of rare species of plants and animals in nature reserves and national parks of the Russian Federation for 2005-2014 years]. Moscow, All-Russian Scientific Research Institute of Ecology Publ., 2015. Iss. 4. pp. 276-278. (In Russian)
41. Akulova Z.V. Ontogeny and some biological features of the species of the genus *Anthyllis* L., grown in Leningrad. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 1994. Vol. 30. no. 3. pp. 25-34. (In Russian)
42. Shinkovskaya K.A. Ecological and morphological features of *Sedum tenellum* Bieb. in the highlands of the Teberda Reserve. *Sostav i struktura vysokogornyykh ekosistem Teberdinskogo zapovednika. Trudy Teberdinskogo gosudarstvennogo biosfernogo zapovednika.* [The composition and structure of highland ecosystems Teberda Reserve. Works the Teberda State Biosphere Reserve]. Moscow, 2007. Iss. 27. pp. 131-135. (In Russian)
43. Logofet D.O., Belova E.S., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G. Local Population of *Eritrichium caucasicum* as an Object of Mathematical Modelling. I. Life Cycle Graph and a Vyssh. shk. Nonautonomous Matrix Model. *Zhurnal Obshchei Biologii* [Journal of General Biology]. 2016. Vol. 77. no. 2. pp. 106-121. (In Russian)
44. Lakin G.F. *Biometriya: uchebnoe posobie dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostei vuzov: dop. Gos. kom. SSSR po nar. obrazovaniyu.* [Biometrics: a textbook for students of biological specialties universities.].

- Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1990. 4th edition. 352 p. (In Russian)
45. Nazarov A.A., Terpugov A.F. *Teoriya veroyatnostei i sluchainykh protsessov: uchebnoe posobie*. [Probability theory and stochastic processes: a tutorial.]. Tomsk, NTL Publ., 2010. 2nd edition. 204 p. (In Russian)
46. Onipchenko V.G., Komarov A.S. The duration of life and the dynamics of plant populations in the highlands: the experience of assessment of three of alpine species of the North-West Caucasus. *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of general biology]. 1997. vol. 58. no. 6. pp. 64-75. (In Russian)
47. Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpuhina E.A., Balandin S.A. [Biomorphology of plants: an illustrated dictionary. Tutorial]. Moscow, Moscow State University Publ., 2005. 2nd edition. 256 p. (In Russian)
48. Körner C. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003. 350 p.
49. Moles A.T., Westoby M. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos*. 2004. Vol. 1. Iss. 1. pp. 193-199.
50. Kazantseva E.S., Popova A.S. Populyatsionnaya dinamika al'piiskikh maloletnikov [Population dynamics of short-lived alpine plants]. *Materialy Vserossiiskoi konferentsii «Razvitie geobotaniki: istoriya i sovremennost'», Sankt-Peterburg, 2011* [Materials All the conference "Development of Geobotany: History and Modernity", St. Petersburg, 2011]. St. Petersburg, St. Petersburg State University Publ., 2011. pp. 49. (In Russian)
51. Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., Kipkeev A.M. Age of maturity of alpine short-lived herbaceous plants, North-West Caucasus, Russia // *Bulleten' MOIP. Otdel Biologiya* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 2016. V.121. iss. 2. pp. 73-80. (In Russian)
52. Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., Bogatyrev V.A., Kipkeev A.M., Lider E.N. Features of sexual reproduction of alpine short-lived herbaceous plants and their comparison with alpine long-lived plants (North-West Caucasus, Russia) // *Bulleten' MOIP. Otdel Biologiya* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 2016. vol. 121, iss. 4. pp. 18-26. (In Russian)
53. Litvinskaya S.A. ed. *Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraya. (Rasteniya i griby)*. 2-e izd. [The Red Book of the Krasnodar Territory. (Plants and fungi). 2nd ed.]. Krasnodar, OOO «Dizajn Bjuro no.1» Publ., 2007. 640 p. (In Russian)
54. Zamotailov A.S. ed. *Rasteniya i griby* [Plants and fungi]. *Krasnaya kniga Respubliki Adygeya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoeniya ob'ekty zhivotnogo i rastitel'nogo mira: v 2 ch.* 2-e izd. [The Red Book of the Republic of Adygea: Rare and endangered objects of flora and fauna: 2 parts, 2 nd ed.]. Maikop, Kachestvo Publ., 2012. vol. 1. 340 p. (In Russian)
55. Vorobyeva F.M., Onipchenko V.G. *Sosudistye rasteniya Teberdinskogo zapovednika (Annotirovannyi spisok vidov)* [Vascular plants of the Teberda Reserve (Annotated list of species)]. *Flora i fauna zapovednikov* [Flora and fauna of reserves]. Ed. by I.A. Gubanov. Moscow, 2001. Iss. 99. 100 p. (In Russian)
56. Bobrov E. G. *Rod Trifolium. Flora SSSR* [Genus *Trifolium*. Flora of the USSR]. ed. by V.L. Komarov, Moscow-Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ., 1945. Vol. 11. 432 p. (In Russian)
57. Nahucrishvili G.Sh., Gamcemlidze Z.G. *Zhizn' rastenii v ekstremal'nykh usloviyakh vysokogorii (na primere Tsentral'nogo Kavkaza)* [Plant life in the extreme conditions of high mountains (for example, the Central Caucasus)]. Leningrad, Nauka Publ., 1984. 123 p. (In Russian)
58. Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S. Age of maturity in alpine herbaceous perennials, the North-West Caucasus. *Biology Bulletin Reviews*. 2015. Vol. 5, no. 5. pp. 505-511.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Елена С. Казанцева* – аспирант кафедры геоботаники МГУ имени М.В. Ломоносова, младший научный сотрудник отдела флоры ГБС РАН. 127276, Москва, ул. Ботаническая, д.4., отдел флоры, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН. Тел.: +7(916)3681455; e-mail: biolenok@mail.ru.

Владимир Г. Медведев – кандидат педагогических наук, старший преподаватель кафедры биомеханики, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Российский государственный университет физической культуры,

AUTHOR INFORMATION

Affiliations

Elena S. Kazantseva* – Phd student from the Geobotany Department of M.V. Lomonosov Moscow State University, researcher at the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences. Address: Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Russia, 119991, Moscow, 1-12 Leninskie Gory. Tel.: +7(916)3681455; e-mail: biolenok@mail.ru.

Vladimir G. Medvedev – PhD, Senior Lecturer, Department of Biomechanics, Federal State Educational Establishment of Higher Professional Education «Russian State University of Physical Education, Sport, Youth and Tourism (SCOLIPE)», Moscow, Russia.

спорта, молодежи и туризма (ГЦОЛИФК)», Москва, Россия.

Владимир Г. Онипченко – доктор биологических наук, заведующий кафедрой геоботаники биологического факультета, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия.

Vladimir G. Onipchenko – Doctor, Professor, Head of Department of Geobotany, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia.

Критерии авторства

Елена С. Казанцева – сбор и обработка полевых материалов, построение суммарных матриц переходов, обработка полученных данных по методу, предложенным В.Г. Медведевым, написание и подготовка текста статьи. Владимир Г. Медведев разработал метод, основанный на дискретном описании онтогенеза и теории вероятностей и случайных процессов, для подсчета длительности жизни и стадий растений. Владимир Г. Онипченко – руководитель проекта.

Contribution

Elena S. Kazantseva - collection and processing of field data, matrix population models construction, processing of the data by the method proposed by Vladimir G. Medvedev, writing and preparation of the article.. Vladimir G. Medvedev developed a method for calculation of longevity and ontogeny stage durations of plants, which is based on a discrete ontogeny description and on the probability theory and random processes. Vladimir G. Onipchenko, project manager. All authors are responsible for avoiding the plagiarism.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию 14.12.2015
Принята в печать 12.01.2016

Received 14.12.2015
Accepted for publication 12.01.2016