

БОТАНИКА

УДК 587.536-114

doi: 10.17223/19988591/41/3

Т.С. Боровик, А.С. Ревушкин

Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия

Особенности онтогенеза и возрастной структуры популяции *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev в Горном Алтае

Dasystephana macrophylla (Pallas) Zuev – североазиатский вид с центром ареала в горах Южной Сибири, где он встречается преимущественно в лесостепных и перистепных ландшафтах. Исследованы и описаны 4 периода и 9 онтогенетических состояний *D. macrophylla*; состояния изучались на участке злаково-разнотравного луга в северной части Семинского хребта между с. Шебалино и с. Кумалыр. Установлено, что в ценопопуляции присутствуют все возрастные состояния, начиная от семян и проростков до сенильных особей. Выявлены отличительные черты возрастных состояний. Охарактеризованы морфологические особенности возрастных состояний. Определена возрастная структура популяции. Ценопопуляция отличается высокой численностью, стабильной онтогенетической структурой.

Ключевые слова: *Gentianaceae*; *Dasystephana macrophylla*; возрастные состояния; онтогенез; структура ценопопуляции.

Введение

Семейство Горечавковые (*Gentianaceae*) насчитывает около 87 родов и более 1 615 видов, распространенных в Европе, Азии, Северной и Южной Америке [1]. В Сибири встречается 11 родов этого семейства, включающих 44 вида. Род *Gentiana* L. широко распространен преимущественно в умеренных, арктических и альпийских регионах Северного полушария [2]. Во «Флоре Сибири» В.В. Зуевым часть видов рода *Gentiana* L. s.l. выделена в род *Dasystephana* Adanson (Сокольников), включающий 12 видов [3–4]. Сокольников крупнолистная (*Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev) – один из представителей данного рода. Вид представляет интерес в качестве лекарственного растения. Фармакологические свойства обусловлены содержанием таких биологически активных веществ, как иридоиды (гентиопикрозид, сверциомарин, амарогентин), ксантоны (мангиферин, гентизин), флавоно-

иды (изоориентин, изовитексин), кумарины, тритерпеноиды, дубильные вещества, алкалоиды [5–10]. В традиционной европейской медицине используют горечавку желтую (*G. lutea* L.), корни которой содержат горечи и применяют для улучшения аппетита [11], тогда как в Азии популярны сокольница шероховатая (*D. scabra* (Bunge) Zuev), сокольница трехцветковая (*D. triflora* (Pallas) Borkh) и сокольница крупнолистная (*D. macrophylla*) [12]. Эти виды включены в Фармакопею КНР [13]. В китайской традиционной медицине *D. macrophylla* применяют на протяжении двух тысяч лет, в лечебных целях используют корни и корневища, которые богаты гентиопикрозидом, обладают противовоспалительным и противоревматоидным действием, настой используют при лечении гепатита, стоматита и при заболевании желудочно-кишечного тракта, успешно применяют при лечении сердечно-сосудистых заболеваний, отвар корней проявляет диуретическое действие при нефрите [14–17]. Тибетская медицина рекомендует цветки и траву сокольницы крупнолистной при болезнях горла и легких, желудка, кишечника, желчного пузыря и матки, а также для лечения рака [18]. В Монголии используют цветки *D. macrophylla* при лихорадке как жаропонижающее [19].

Для успешного проведения опытов по интродукции горечавки крупнолистной необходимо изучение ее онтогенеза.

Цель работы – изучить эколого-ценотическую приуроченность, распространение, выделить и описать возрастные состояния, а также изучить структуру популяции *Dasystephana macrophylla* в Центральном Алтае с прогнозированием тенденции ее развития.

Материалы и методики исследования

Наблюдения горечавки крупнолистной проведены в течение 2015–2016 гг. Для изучения возрастных состояний выбран участок злаково-разнотравного луга в северной части Семинского хребта между с. Шебалино и с. Кумалыр (51°17'N, 85°40'E), в котором *D. macrophylla* имеет наибольшее обилие и хорошее развитие по сравнению с популяциями вида в луговых степях, парковых и лиственных лесах Центрального Алтая. Для изучения возрастной структуры на каждом из исследованных участков закладывали трансекты с разделением на площадки размером 1 м², на которых проводили сплошной учет растений (всего заложено 30 площадок). На каждой площадке проводили учет особей данного вида с распределением по возрастным состояниям. Для оценки интенсивности самоподдержания популяции рассчитывали индексы генеративности, старения и общей возрастной популяции по И.Н. Коваленко, по которым оценивается доля каждой онтогенетической когорты по отношению к общей численности популяции [20]. Данные индексы позволяют достаточно точно охарактеризовать общее состояние популяции и особенно удобны для сравнительного анализа популяций одного и того же вида растений при произрастании в разных эколого-

ценоотических условиях. Изменчивость онтогенетического спектра ценопопуляции (ЦП) оценивали с помощью индекса возрастности (Δ) по А.А. Уранову [21]. Индекс возрастности оценивает уровень ЦП. Он изменяется от 0 до 1, и чем он выше, тем старше данная ЦП. Нами определен индекс эффективности (ω) по Л.А. Животовскому. Индекс эффективности рассматривается как энергетическая нагрузка на среду [22]. Онтогенетические состояния описывали, основываясь на классификации Т.А. Работнова, в дальнейшем дополненной А.А. Урановым [23]. Часть особей выкапывали с подземными органами для определения жизненных форм и характеристики онтогенетических состояний.

Результаты исследования и обсуждение

Популяция *D. macrophylla* расположена на северо-западном пологом склоне на остепненном лугу. Почва черноземовидная. В верхней части склона луг ограничен парковым злаково-разнотравным лиственничником, в нижней – ивово-березовым разнотравным лесом по берегам р. Семы. Средняя высота травостоя в 2016 г. – 35 см, что значительно больше, чем в сухом 2015 г. Проективное покрытие – 95%, из злаков преобладают *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Festuca pratensis* Huds., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Dactylis glomerata* L., *Poa sibirica* Roshev., в разнотравье наибольшее обилие проявляет *Iris ruthenica* Ker Gawl. s. str., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Bupleurum multinerve* DC., *Saussurea controversa* DC., *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *Galium verum* L., *Achillea millefolium* L., *Ligularia glauca* (L.) Hoffm., *Tragopogon orientalis* L., *Carex pediformis* C.A. Mey., *Geranium pratense* L., *Aconogon alpinum* (All.) Schur.

D. macrophylla – североазиатский вид с центром ареала в горах Южной Сибири, где он встречается преимущественно в лесостепных и перистепных ландшафтах. На юго-востоке Западной Сибири этот вид проникает на равнинную территорию в лесостепной зоне. На востоке он доходит до Приморья, изредка встречаясь в западных районах Дальнего Востока. На юге *D. macrophylla* по верхним уровням гор заходит в пограничные с Сибирью районы Монголии. Таким образом, этот лесостепной вид в голоцене, вероятно, активно расселялся по прилегающим к Южной Сибири районам. В то же время в XX в. в связи с усиливающейся антропогенной нагрузкой *D. macrophylla* сокращает распространение и встречается значительно реже. *D. macrophylla* наиболее часто произрастает на остепненных лугах и в луговых степях, являясь характерным для этих сообществ видом. В центральных районах Алтая-Саянской области *D. macrophylla* встречается в парковых лиственничных и березово-лиственничных лесах. В северных районах гор Южной Сибири этот вид изредка можно увидеть на опушках и под пологом разреженных сосновых и березовых лесов. В экологическом спектре ценокомплекса преобладают мезофиты и ксеромезофиты, роль ксерофитов и мезоксерофитов снижена. Значительную роль играют виды разнотравья, преобладающие над злаками.

D. macrophylla – многолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиально нарастающий поликарпик с розеточным лежащим побегом, относится к мезофитам [24]. В изучаемой популяции обнаружены все возрастные состояния *D. macrophylla* от семян и проростков до сенильных особей.

Латентный период

Возобновление осуществляется только семенным путем. Семена (*se*) коричневые, блестящие, бескрылые, очень мелкие, 0,5–1 мм. Они созревают в конце июля, в начале августа. Семена в основном опадают вблизи растения, но могут быть отнесены на некоторое расстояние ветром. В зависимости от условий они прорастают на следующий год, могут сохраняться в почве и прорасти через несколько лет. Плод – продолговатая, заостренная, многосемянная коробочка.

Прегенеративный период

Проростки (*p*) в природных условиях появляются весной после схода снега. Основная масса прорастает в середине мая, но в зависимости от погодных условий, увлажнения и прогревания почвы процесс может начинаться в конце апреля – начале мая. Проростки имеют укороченный стебель с двумя овальными светло-зелеными семядольными листьями с одной средней жилкой и верхушечной почкой. Корневая система представлена выраженным главным корнем.

Ювенильное состояние (*j*). Растения с одним розеточным побегом 1,5–2,3 см высотой с 3–5 овально-эллиптическими листьями и верхушечной почкой. Листовая пластинка с 2 или 3 жилками. Корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем, который слабо ветвится.

Имматурное состояние (*im*). Растения представлены розеточным побегом, достигающим высоты 3,2–4,0 см, на котором находится до 3 пар крупных листьев. Длина листовой пластинки достигает 15–18 см, ширина 1,0–2,5 см. Листья ланцетной формы с 3–4 жилками. Образуется эпигеогенное корневище диаметром до 0,5 см. Сохраняются система главного корня и система придаточных корней. Главный корень изогнутый.

Растения в *виргинильном состоянии* (*v*) характеризуются появлением основных черт взрослого растения. Вегетация начинается весной во время устойчивого потепления. На побеге из перезимовавших верхушечных почек образуются новые вегетативные побеги. Листья ланцетные с 5 жилками (длина листовой пластинки 19–23 см, ширина 1,7–3,4 см). Корневище диаметром 0,7–1,2 см, число придаточных корней увеличивается. Главный корень сохраняется. Его партикуляция начинается снизу, при этом образуется 4–6 шнуровидных участка.

Генеративный период

У молодых генеративных растений (*g₁*) розеточный побег достигает 6–10 см высоты, с 5 парами листьев. Большая часть листьев сосредоточена у основания стебля, листья с 3–5 жилками (длина листовой пластинки 18–25 см, ширина – 2,2–4,3 см). Генеративный побег один (длина 25–30 см), на

нем расположено по 3–5 пар листьев (длина 5,4–11,8 см, ширина 1,4–2,3 см), в пазухах верхних листьев формируется от 2 до 6 цветков, собранных в 1–3 мутовках. Цветки расположены симметрично. Начало цветения приходится на конец июня – начало июля, соцветия с ярко синими, сине-фиолетовыми цветками.

Временно не цветущее генеративное растение (g_v) по морфологическим признакам схоже с виргинильным. Возрастное состояние наступает в пределах g_1 и g_2 или после их прохождения и может быть вызвано рядом причин: интенсивным плодоношением в предыдущем году, неблагоприятными погодными условиями прошлого года и в сроки закладки генеративных органов и др.

Средневозрастное генеративное растение (g_2) характеризуется наибольшей мощностью. Оно формирует 2–3 слегка приподнимающихся вегетативных побега диаметром 3–6 мм, высотой до 7 см. В основании вегетативного побега расположено по 5–7 пар листьев, самые нижние – с небольшой пластинкой (длина 15 см, ширина 1,5–2 см), следующие – крупные, длиной от 29 до 40 см и 1,7–4,5 см шириной, листья ланцетной формы с 3–5 жилками. Генеративных побегов 2–3 (высотой 35–40 см), в их верхней части располагается 9–15 цветков, а также в пазухах нижних листьев расположено по 2–6 цветков. Корневище толстое, с многочисленными шнуrowидными корнями.

Старое генеративное растение (g_3) характеризуются уменьшением размеров. Основание стебля окутано множеством старых листьев. Число листьев сокращается до 8–10 (длина листовой пластинки 16–22 см, ширина 2,0–3,5 см). Количество генеративных побегов сокращается, наблюдаются усыхающие листья и генеративные побеги.

Постгенеративный период

Субсенильное растение (ss) имеет сходство с ювенильным состоянием, число листьев сокращается до 6. Корневище разрушается, его диаметр – 2,0–3,6 см. Придаточные корни старые, темные, немногочисленные.

Сенильное растение (s) со слабым побегом с 2–4 листьями. Корневище темное, разрушенное. Главный корень почти полностью разрушен (рис. 1).



Рис. 1. Онтогенез *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev

[Fig. 1. Ontogenesis of *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev]:

se – семя [seed], *p* – проросток [germination], *j* – ювенильное растение [juvenile plant], *im* – имматурное растение [immature plant], *v* – виргинильное растение [virgin plant], *g₁* – молодое генеративное растение [young generative plant], *g₂* – средневозрастное генеративное растение [middle-generative plant], *g₃* – старое генеративное растение [old generative plant], *ss* – субсенильное растение [subsenile plant], *s* – сенильное растение [senile plant]

В популяции у горечавки крупнолистной выявлено 4 периода и 10 онтогенетических состояний (рис. 2).



Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляции *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev.

По оси X – онтогенетическое состояние, по оси Y – число особей данного онтогенетического состояния в процентах
[Fig. 2. Ontogenetic spectra of *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev coenopopulation. On the X axis - Ontogenetic state; on the Y axis - Number of individuals in percentage]

Анализ возрастной структуры показал, что максимум растений в популяции приходится на средневозрастное генеративное состояние – 29,9% от общей численности популяции. Небольшое количество сенильных растений обусловлено значительной продолжительностью жизни растений в генеративном возрастном состоянии. Популяцию Шебалинского района можно отнести к полноценному типу. Возрастной спектр этого типа свойствен популяции, способной к самоподдержанию и самовоспроизведению.

Важные особенности популяции выявили при количественной оценке их индексов возобновляемости, генеративности, старения и общей возрастно-сти (таблица).

Характеристики популяции *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev
[Characteristics of *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev population]

Индексы по И.Н. Коваленко [Indices according to IN Kovalenko]				Индекс по А.А. Уранову [Index according to AA Uranov]	Индекс по Л.А. Животовскому [Index according to LA Zhivotovskiy]	Тип популяции по классификации «дельта-омега» [Type of population according to the “delta-omega” classification]
$I_{\text{возобновляемости}}$ [$I_{\text{renewability}}$], %	$I_{\text{генеративности}}$ [$I_{\text{generativity}}$], %	$I_{\text{старения}}$ [I_{senility}], %	$I_{\text{возрастности}}$ [I_{age}]	Δ	ω	
48	39	10,4	0,23	0,29	0,48	Молодая [Young]

По классификации «дельта-омега» популяция *D. macrophylla* относится к молодой, так как ее индексы входят в амплитуду значений $\Delta < 0,35$, $\omega < 0,60$. Индекс старения довольно низкий, что также указывает на то, что популяция молодая. Высокое значение индекса возобновляемости свидетельствует о том, что популяция хорошо возобновляется. В популяции *D. macrophylla* наибольшее количество особей приходится на генеративное возрастное состояние, индекс генеративности довольно высокий.

Заключение

В онтогенезе *D. macrophylla* выявили 4 периода и 9 возрастных состояний. В прегенеративном периоде выделили 4 возрастных состояния. Основные черты взрослого растения проявляются в виргинильном состоянии. В популяции максимум растений приходится на средневозрастное генеративное состояние, которое характеризуется наибольшей мощностью. Старое генеративное растение можно определить по уменьшению размеров и числа листьев. В постгенеративном периоде выделили два возрастных состояния. Субсенильное состояние: растения имеют сходство с ювенильным, отличие в корневище, оно разрушается. В сенильном состоянии растения со слабым побегом, количество листьев уменьшается до 3. Различия возрастных состояний у *D. macrophylla* проявляется в количестве, длине и ширине листьев, по числу генеративных побегов и цветков в соцветии. По классификации «дельта-омега» популяция *D. macrophylla* относится к молодой.

Литература

1. Benere M.C., Raina R. *Gentiana kurroo* Royle – A critically endangered bitter herb // Journal of Medicinal and Aromatic Plant Sciences. 2012. Vol. 2, № 1. PP. 22–29.
2. Сунь Я., Гончаров А.А., Царенко Н.А., Тянь Я. К изучению морфологии семян видов рода *Gentiana* L. (Gentianaceae), произрастающих в приморском крае // Вестник КрасГАУ. 2015. № 7. С. 158–163.
3. Зуев В.В. Семейство Gentianaceae – Горечавковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. С. 56–85.
4. Доронькин В.М. Семейство Gentianaceae – Горечавковые // Конспект Флоры Сибири. Новосибирск : Наука, 2005. С. 179–176.
5. Niu X., Chen X., Su H. Changes of secondary metabolites and trace elements in *Gentiana macrophylla* flowers: A potential medicinal plant part // Chinese Herbal Medicines. 2014. № 6. PP. 145–151. doi: [10.1016/S1674-6384\(14\)60023-X](https://doi.org/10.1016/S1674-6384(14)60023-X).
6. Mirzaee F., Hosseini A., Jouybari H.B., Davoodi A., Azadbakht M. Medicinal, biological and phytochemical properties of *Gentiana* species // Journal of Traditional and Complementary Medicine. 2017. Vol. 7, № 4. PP. 400–408. doi: [10.1016/S1674-6384\(14\)60023-X](https://doi.org/10.1016/S1674-6384(14)60023-X).
7. Танхаева Л.М., Аненхонов О.А., Оленников Д.Н. γ -пироновые соединения растений семейства горечавковые (Gentianaceae) и вопросы их хемотаксономии // Химия растительного сырья. 2012. № 1. С. 26–27.
8. Ni L., Zhao Z., Xu H., Chen S., Dorje G. The complete chloroplast genome of *Gentiana straminea* (Gentianaceae), an endemic species to the Sino-Himalayan subregion // Gene. 2016. Vol. 577, № 2. PP. 281–288. doi: [10.1016/j.gene.2015.12.005](https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.12.005).

9. Глызин В.И., Николаева Г.Г., Даргаева Т.Д. Природные ксантоны. Новосибирск : Наука, Сиб. отделение, 1986. 173 с.
10. Тихонова Л.А., Комиссаренко Н.Ф., Березовская Т.П. Флавоновые С-гликозиды из *Gentiana macrophylla* // Химия природных соединений. 1989. № 2. С. 287–288.
11. Mustafa A.M., Caprioli G., Ricciutelli M., Maggi F., Marin R., Vittori S., Sagratini G. Comparative HPLC/ESI-MS and HPLC/DAD study of different populations of cultivated, wild and commercial *Gentiana lutea* L. // Food Chemistry. 2015. Vol. 174. PP. 426–433. doi.: [10.1016/j.foodchem.2014.11.089](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.11.089).
12. Юй Л., Ли С., Сунь Я. Число хромосом и гибридизация горечавки шероховатой (*Gentiana scabra* Bunge) и горечавки трехцветковой (*Gentiana triflora* Pall.) на юге приморского края России // Вестник КрасГАУ. 2016. № 4. С. 95–101.
13. Pharmacopoeia of the people's Republic of China. China: People's medical Publishing house, 2005. Vol. 1, Pt. 2. 975 p.
14. Тожибоев М.М., Ботиров Э.Х., Усманова Г.А. Ксантоны и флавоноиды *Gentiana aldigia* Pall. // Химия растительного сырья. 2010. № 3. С. 129–133.
15. Yin H., Zhao Q., Sun F.-M., An T. Gentiopicroin-producing endophytic fungus isolated from *Gentiana macrophylla* // Phytomedicine. 2009. Vol. 16, № 8. PP. 793. doi: [10.1016/j.phymed.2008.12.009](https://doi.org/10.1016/j.phymed.2008.12.009)
16. Чжан Х.Л., Сюэ Ш.Х., Пу Ф. Выявление линий бородатых корней и анализ гентиопикризида в лекарственных растениях *Gentiana macrophylla* // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 1. С. 117–124.
17. Сунь Янь, Царенко Н.А. Влияние гиббереллина на прорастание семян у двух видов горечавок Дальнего Востока России // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2008. № 4. С. 83–85.
18. Тожибоев М.М., Ботиров Э.Х., Усманова Г.А. Фитохимическое исследование ксантонов и флавоноидов *Gentiana karelinii* // Химия растительного сырья. 2010. № 1. С. 127–130.
19. Jia N., Li Y., Wu Y. Comparison of the anti-inflammatory and analgesic effects of *Gentiana macrophylla* Pall. and *Gentiana straminea* Maxim., and identification of their active constituents // Journal of Ethnopharmacology. 2012. Vol. 144, № 3. PP. 638–645. doi: [10.1016/j.jep.2012.10.004](https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.10.004)
20. Коваленко І.М. Структура популяцій вегетативно-рухомих рослин в лісових екосистемах // Науковий часопис Національного педагогічного університету імені М.П. Драгоманова. Сер. 20, Біологія. 2016. Вип. 6. С. 97–104.
21. Тетерюк Л.В., Денева С.В., Бобров Ю.А., Рябинина М.Л., Мифтахова С.А. Характеристика популяции *Pentaphylloides fruticosae* (Rosaceae) в бассейне р. Лемва (приполярный Урал) // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49, № 4. С. 498–512.
22. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
22. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
23. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 3? Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
24. Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 97–108.

Авторский коллектив:

Боровик Тамара Степановна – аспирант кафедры ботаники Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).
E-mail: tamaraborovik11@mail.ru

Ревушкин Александр Сергеевич – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой ботаники Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: ppu@mail.tsu.ru

Поступила в редакцию 22.06.2017 г.; повторно 24.09.2017 г.; 20.02.2018 г.;
принята 27.02.2018 г.; опубликована 30.03.2018 г.

For citation: Borovik TS, Revushkin AS. Ontogenesis and age structure characteristics of *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev populations in the Altai Mountains. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;41:42-52. doi: 10.17223/19988591/41/3 In Russian, English Summary

Tamara S. Borovik, Aleksandr S. Revushkin

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Ontogenesis and age structure characteristics of *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev populations in the Altai Mountains

Dasystephana macrophylla (Pallas) Zuev is one of the species of the gentian family (Gentianaceae). *D. macrophylla* is a summergreen herbaceous taprooted monopodially growing polycarpic with rosellate lodging shoot which belongs to mesophytes. We conducted observations in 2015-2016 and determined a plot of motely-grass meadow in the northern part of the Seminskiy Ridge between Shebalino village and Kumalyr village (51°17' N, 85°40' E) for studying. *D. macrophylla* is more abundant and has good development compared with other populations of steppes and wood meadow larch forests of the Central Altai. *D. macrophylla* population is located in the north-west gentle slope of the steppe meadow. The soil is chernozem-like. The upper part of the slope is limited by a park-like motely-grass larch forest; the lower part is by a willow birch forb forest along the banks of the Sema river. The average height of the grass stand in 2016 was 35 cm, which is far greater than in dry 2015. The projective coverage was 95%. In order to assess the intensity of self-renewal of the population, we calculated the indices of generativity, aging and general age according to IN Kovalenko (2016). The variability of the ontogenetic spectrum of the coenopopulation was estimated using the age index (Δ) according to AA Uranov (1975). We determined the efficiency index (ω) according to LA Zhivotovskiy (2001). The ontogenetic states were described, based on the classification of TA Rabotnov (1950) which was later completed by AA Uranov.

We found all age states of *D. macrophylla* from seeds and sprouts to senile individuals in the examined population (See Fig. 1). Four periods and ten ontogenetic states were detected in the population (See Fig. 2). Reproduction is accomplished only by seeds. Seeds are brown, shiny, exalate, and very small - 0.5-1 mm. Four age states were identified in the pre-regenerative period. The main features of an adult plant are manifested in the virgin condition. The leaves are lanceolate with 5 veins (the length of the leaf blade is 19-23 cm, the width is 1.7-3.4 cm). The rhizome is 0.7-1.2 cm in diameter, the number of secondary roots increases. The main root is preserved. Its particulation starts from the bottom, thus forming 4-6 cord-like areas. In the generative period three age-related states were identified. The rosellate shoot of young generative plants reaches 6-10 cm in height, with 5 pairs of basal leaves. Most of the leaves are concentrated at the base of the stem and one generative shoot with 2-9 flowers collected in 1-3 whorls. A middle-aged generative plant is characterized by the greatest capacity. An old generative plant is characterized by a decrease in the size. The base of the

stem is surrounded by a multitude of old leaves. We distinguished two age conditions in the post-generative period: subsenile (plants are similar to juvenile with only one difference in the rhizome which is deteriorating) and senile (plants have weak shoots with 2-4 leaves; the rhizome is dark and deteriorated).

According to the “delta-omega” classification, *D. macrophylla* population is considered young since its indices are the following: $\Delta < 0.35$ and $\omega < 0.60$ (See Table). The index of aging is quite low which points out that the population is young. High renewability index values demonstrate that the population is well reproducing. Most individuals of *D. macrophylla* population are in the generative age state with a rather high generative index.

The paper contains 2 Figures, 1 Table and 24 References.

Key words: Gentianaceae; *Dasystephana macrophylla*; age states; ontogenesis; structure of the coenopopulation.

References

1. Benere MC, Raina R. *Gentiana kurroo* Royle - A critically endangered bitter herb. *Journal of Medicinal and Aromatic Plant Sciences*. 2012;2(1):22-29.
2. Sun Y, Goncharov AA, Tsarenko NA, Tian Y. Contribution to studies on seed morphology of *Gentiana* L. (Gentianaceae) genus species growing in Primorsky krai. *Vestnik KrasGAU = The Bulletin of KrasGAU*. 2015;7:158-163. In Russian
3. Zuev VV. Semeystvo Gentianaceae – Gorechavkovye [The family Gentianaceae]. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 11. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1997. pp. 56-85. In Russian
4. Doron'kin VM. Semeystvo Gentianaceae – Gorechavkovye [The family Gentianaceae]. In: *Konspekt Flory Sibiri: sosydistie rasteniya* [Synopsis of Siberian Flora: Vascular plants]. Baykov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. pp. 179-176. In Russian
5. Niu X, Chen X, Su H. Changes of secondary metabolites and trace elements in *Gentiana macrophylla* flowers: A potential medicinal plant part. *Chinese Herbal Medicines*. 2014;6:145-151. doi: [10.1016/S1674-6384\(14\)60023-X](https://doi.org/10.1016/S1674-6384(14)60023-X)
6. Mirzaee F, Hosseini A, Jouybari HB. Medicinal, biological and phytochemical properties of *Gentiana* species. *Journal of Traditional and Complementary Medicine*. 2017;7(4):1-9. doi: [10.1016/j.jtcm.2016.12.013](https://doi.org/10.1016/j.jtcm.2016.12.013)
7. Tankhaeva LM, Anenkhonov OA, Olennikov DN. γ -Pironovye soedineniya rasteniy semeystva Gorechavkovye (Gentianaceae) i voprosy ikh khemotaksonomii [γ -Pyrone compounds of Gentianaceae plants and their chemotaxonomy]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya*. 2012;1:21-30. In Russian
8. Ni L, Zhao Z, Xu H. The complete chloroplast genome of *Gentiana straminea* (Gentianaceae), an endemic species to the Sino-Himalayan subregion. *Gene*. 2016;577(2):281-288. doi: [10.1016/j.gene.2015.12.005](https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.12.005)
9. Glyzin VI, Nikolaeva GG, Dargaeva TD. Prirodnye ksantony [Natural xanthones]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. 173 p. In Russian
10. Tikhonova LA, Komissarenko NF, Berezovskaya TP. Flavonovye C-glikozidy iz *Gentiana macrophylla* [Flavone C-glycosides from *Gentiana macrophylla*]. *Khimiya prirodnkh soedineniy = Chemistry of Natural Compounds*. 1989;2:287-288. In Russian
11. Mustafa AM, Caprioli G, Ricciutelli M. Comparative HPLC/ESI-MS and HPLC/DAD study of different populations of cultivated, wild and commercial *Gentiana lutea* L. *Food Chemistry*. 2015;174:426-433. doi: [10.1016/j.foodchem.2014.11.089](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.11.089)
12. Yu Lijie, Li Xinxin, Sun Yen. Chromosome number and hybridization of rough gentian (*Gentiana scabra* Bunge) and three flowered gentian (*Gentiana triflora* Pall.) in the south of

- Primorsky region (Russia). *Vestnik KrasGAU = The Bulletin of KrasGAU*. 2016;4(115):95-101. In Russian
13. Pharmacopoeia of the people's Republic of China. China: People's medical Publishing house, 2005. Vol. 1, Pat. 2. 975 p.
 14. Tozhiboev MM, Botirov EK, Usmanova GA. Ksantony i flavonoidy *Gentiana aldiga* Pall. [Xanthones and flavonoids *Gentiana aldiga*]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2010;3:129-133. In Russian
 15. Yin H, Zhao Q, Sun F-M, An T. Gentiopicroin-producing endophytic fungus isolated from *Gentiana macrophylla*. *Phytomedicine*. 2009;16(8):793. doi: [10.1016/j.phymed.2008.12.009](https://doi.org/10.1016/j.phymed.2008.12.009)
 16. Zhang HL, Xue SH, Pu F, Tiwari RK, Wang XY. Establishment of hairy root lines and analysis of gentiopicroside in the medicinal plant *Gentiana macrophylla*. *Russ J Plant Physiol*. 2010;57(1):110-117. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443710010152>
 17. Sun Y, Tsarenko NA. The effects of gibberellin for seed in two *Gentiana* species in the Russian Far East. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*. 2008;4:83-85. In Russian
 18. Tozhiboev MM, Botirov EK, Usmanova GA. Fitokhimicheskoe issledovanie ksantonov i flavonoidov *Gentiana karelinii* [Phytochemical study of xanthones and flavonoids *Gentiana karelinii*]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2010;1:127-130. In Russian
 19. Jia N, Li Y, Wu Y. Comparison of the anti-inflammatory and analgesic effects of *Gentiana macrophylla* Pall. and *Gentiana straminea* Maxim., and identification of their active constituents. *Journal of Ethnopharmacology*. 2012;144(3):638-645. doi: [10.1016/j.jep.2012.10.004](https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.10.004)
 20. Kovalenko IM. Structure of vegetative motile plants population in forest ecosystems. *Naukoviy chasopis Natsional'nogo pedagogichnogo universitetu imeni MP Dragomanova. Seriya 20. Biologiya*. 2016;6:97-104 in Ukrainian
 21. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and power wave processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki* [Scientific Essays of Higher Education. Biological Sciences]. 1975;2:7-34. In Russian
 22. Zhivotovskiy LA. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsiy [Ontogenetic state, effective density and classification of populations]. *Ekologiya = Journal of Ecology*. 2001;1:3-7. In Russian
 23. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial plants in pratal cenoses]. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika = Proceedings of the Botanical institute of the Academy of Sciences of the USSR. Geobotany*. 1950;6:7-204. In Russian
 24. Serebryakova TI. Modeli pobegoobrazovaniya i nekotorye puti evolyutsii v rode *Gentiana* L. [The models of strand formation and some evolutionary paths in the *Gentiana* L.]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1979;84(6):97-108. In Russian

Received 22 June 2017; Revised 24 September 2017; 20 February 2018;

Accepted 27 February 2018; Published 30 March 2018

Author info:

Borovik Tamara S, Post Graduate Student, Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: tamaraborovik11@mail.ru

Revushkin Aleksandr S, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: ppu@mail.tsu.ru