

СООБЩЕНИЯ

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *SCUTELLARIA TUVENSIS*
(LAMIACEAE)

© 2024 г. А. А. Гусева^{1,*}, В. А. Черемушкина¹, А. Ю. Асташенков¹, Е. Б. Таловская¹

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

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

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.

Получена после доработки 20.12.2023 г.

Принята к публикации 21.12.2023 г.

Изучена динамика плотности, численности, онтогенетической структуры и пространственной организации ценопопуляций *Scutellaria tuvensis* под влиянием климатических факторов в разных условиях обитания. Снижение аридности климата в котловинах Республики Тыва в последние 10 лет положительно сказывается на состоянии ценопопуляций *S. tuvensis*, произрастающего в сухих и опустыненных степях. Ценопопуляции *S. tuvensis* нормальные, устойчивые, находятся в равновесии с экотопом. На динамику численности, экологической плотности, пространственного распределения особей в ценопопуляциях и типа онтогенетического спектра влияют климатические факторы, при этом значения демографических показателей в ценопопуляциях определяются особенностями развития особей в разных местообитаниях. В условиях смягчающегося климата (ранняя теплая весна и незасушливое лето) создаются оптимальные условия для прорастания семян и дальнейшего развития молодых растений. В последнее время во всех местообитаниях установлено увеличение числа молодых особей, формируется левосторонний тип онтогенетического спектра, происходит омоложение ценопопуляций.

Ключевые слова: мониторинг, динамика популяций, демографические показатели, изменение климата, *Scutellaria tuvensis*, Республика Тыва

DOI: 10.31857/S0006813624020036, **EDN:** RLGPKZ

Прогнозирование реакции растений на возможные климатические изменения является одной из проблем современной экологии (Chuine et al., 2004; Menzel et al., 2006; Karpukhina et al., 2007; Sherry et al., 2007; Siljamo et al., 2008; Primack et al., 2009; Zhmylyova et al., 2011; Minin et al., 2016). Глобальное потепление климата – проблема планетарного масштаба. Современные данные указывают на пространственную неоднородность трендов изменения температур, при этом региональные показатели значительно отличаются от глобальных (Golubyatnikov, Denisenko, 2007; Climate..., 2013). Пространственная неоднородность изменения климата предопределяет сложную и часто разнонаправленную реакцию растительных сообществ и отдельных видов (Golubyatnikov, 2019). Особенно важно изучать реакцию редких и

эндемичных видов, произрастающих на территориях с интенсивными темпами изменения климата. Республика Тыва находится на юге Сибири и относится к регионам, где изменение климата идет интенсивнее, чем в умеренных широтах Северного полушария в целом (Regional..., 2001; Andreichik, 2005; Andreichik, Mongush, 2009). За период с 1959 по 2015 г. отмечается рост среднегодовой температуры воздуха на 2.7–4.2°C (Kurbatskaya, 2011; Andreichik, 2012; Chernousenko, 2022), среднегодовая глобальная приземная температура при этом увеличилась на 0.6°C (Climate..., 2001). Самым информативным методом изучения влияния процессов изменения климата на растительные организмы являются мониторинговые исследования. Выявление особенностей развития особей и динамики популяций растений позволяет

оценить механизмы адаптации видов, связанные с последствиями изменений климата, а также прогнозировать состояние популяций в дальнейшем.

Объектом исследования является *Scutellaria tuvensis* Juz. (Lamiaceae) — эндемичный вид, ареал которого приурочен к Улугхемской и Убсунурской котловинам в Республике Тыва (Kamelin, Gubanov, 1989; Zuev, 1997). Он произрастает в сухих и опустыненных степях, распространённых в котловинах и окружающих их низкогорьях. Вид, как правило, растёт на каменисто-щебнистой почве, обычен на галечниках, крупнокаменистых осыпях. В сообществах выступает как асексатор, однако может доминировать и образовывать аспект. Ранее мы изучили морфогенез особей *S. tuvensis* в разных условиях обитания (Guseva, Cheryomushkina, 2017) и генетический полиморфизм особей (Guseva et al., 2022). Целью настоящего исследования является изучение динамики плотности, численности, онтогенетической структуры и пространственной организации ценопопуляций *S. tuvensis* под влиянием климатических факторов в разных условиях обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Республика Тыва расположена в центре Евразийского материка на территории со сложным рельефом. Климат резко континентальный. Распределение осадков по региону неравномерное, территория находится в условиях умеренного и недостаточного увлажнения (Polikagrov et al., 1986). В зимний период Тыва находится в зоне обширного и устойчивого Восточно-Сибирского антициклона, в котором происходит формирование холодного воздуха с преобладающей безветренной и безоблачной погодой. В разных межгорных котловинах Тувы за период с 1959 по 2015 г. отмечен рост среднегодовой температуры воздуха на 2.7–4.2°C (Kurbatskaya, 2011; Andreichik, 2012; Chernousenko, 2022), при этом основной рост приходится на зимний период. Количество осадков меняется по-разному. В Убсунурской котловине наблюдается тренд на уменьшение суммы годовых осадков, за последние 20 лет по скользящим средним снижение осадков составило 35 мм, снизившись с 205 до 170 мм. (Andreichik, 2012; Arakchaa, Kurbatskaya, 2015; Chernousenko, 2022).

В Улугхемской котловине изменения разнонаправленные, в предгорьях отмечено уменьшение суммарного количества осадков на 15 мм, в котловине наблюдался незначительный, но достоверный рост годовых осадков на 10 мм (Chernousenko, 2022). Во всех котловинах отмечен рост аридизации, особенно в Убсунурской котловине (Chernousenko, 2022).

За последнее десятилетие с 2010 по 2020 годы среднегодовая температура продолжает увеличиваться (2.3–2.8°C), а количество выпавших осадков местами увеличилось почти в 2 раза, особенно это отмечается в Улугхемской котловине (Kanzuyaa et al., 2021; Mordkovich et al., 2022). В результате в котловинах Тувы в последние 10 лет аридизация уменьшается, наблюдается гумидизация климата (Mordkovich et al., 2022).

S. tuvensis — моноцентрический полукустарничек с анізотропным побегом. Онтогенез особей изучен нами ранее (Guseva, Cheryomushkina, 2017). Онтогенез особей простой, полный. До генеративного состояния особи развиваются как кустарнички без отмирания части надземных побегов. Этому способствуют быстрые темпы развития растений в прегенеративном периоде и анізотропный рост побегов. В молодом генеративном состоянии после смены нарастания системы побегов начинает формироваться структура полукустарничка. У особей наблюдается поливариантность онтогенеза и темпов развития в разных местообитаниях.

Исследовано 3 ценопопуляции (ЦП) *S. tuvensis* в разных эколого-ценотических условиях Тувы. Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Rabotnov, 1950; Tsenoropolyatsii..., 1976; 1988). Закладывались трансекты шириной 1 м, длиной 10 м. На каждом 1 м² проводился учет особей каждого онтогенетического состояния, определялось проективное покрытие (ПП, %) особей *S. tuvensis*. Ценопопуляции 1 и 2 изучены в 2012 и 2021 гг., ЦП 3 в 2009, 2012 и 2021 гг. Каждый год в ЦП определялось онтогенетическое состояние 300–420 особей.

Геоботанические описания выполнены во всех сообществах, при этом отмечали: видовой состав, общее проективное покрытие травостоя (ОПП, %), проективное покрытие видов (ПП, %), особенности субстрата, топографическое

положение. Координаты установлены с помощью GPS Garmin eTrex Vista. Видовые названия растений уточнены согласно The International Plant Names Index (<https://www.ipni.org/>).

Ценопопуляция 1 – Кызыльский р-н, Улуг-Хемская котловина, в 19 км от с. Ээрбек, полузакрепленная крупнощербнистая осыпь на юго-западном склоне вдоль долины р. Улуг-Хем, крутизна склона 30°. Координаты: N 51°34'34.8", E 094°03'31.5", h = 607 м над ур. м. Опустыненная полынная степь (*Caragana pygmaea* (L.) DC., *C. bungei* Ledeb., *Atraphaxis laetevirens* (Ledeb.) Jaub. et Spach, *Ephedra monosperma* J.G. Gmel. ex C.A. Mey., *Artemisia frigida* Willd., *Vicia costata* Ledeb., *Allium tuvivicum* (N. Friesen) N. Friesen и др.).

Ценопопуляция 2 – Тес-Хемский р-н, Убсунурская котловина, в 35 км от пос. Эрзин, горные гряды по правобережью р. Тес-Хем, конус выноса. Координаты: N 50°28'33.7", E 094°55'26.7", h = 1134 м над ур. м. Полынно-ковыльная степь (*Stipa orientalis* Trin., *Artemisia frigida*, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Cymbaria daurica* L., *Vicia costata*, *Crepidiastrum tenuifolium* (Willd.) Sennikov, *Allium austrosibiricum* N. Friesen и др.).

Ценопопуляция 3 – Тес-Хемский р-н, Убсунурская котловина, галечник в долине р. Хоолу. Координаты: N 50°70'50.6", E 093°36'26.4", h = 878 м над ур. м. В несформированном сообществе присутствует 13 видов (*Caragana bungei*, *Asterothamnus poliiifolius* Novopokr., *Crepidiastrum akagii* (Kitag.) J.W. Zhang et N. Kilian, *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne., *Scutellaria tuvensis*, *Panzerina lanata* (L.) Soják и др.).

Онтогенетический спектр определяется как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей (Tsenoropulyatsii..., 1976, 1988; Uganov, 1975). Для анализа онтогенетической структуры в качестве интегральных характеристик взяты следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Uganov, 1975), индекс эффективности ω (Zhivotovskii, 2001), индекс восстановления I_v , индекс замещения I_z и индекс старения I_{ct} (Glotov, 1998). Тип ценопопуляций определяли по классификации “дельта–омега” Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 2001). Численность (N) ценопопуляции рассчитывалась как отношение числа всех особей вида к площади занимаемого

ценопопуляцией пространства. Экологическая плотность ($P_{эк}$) установлена, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1986). Для сравнительной характеристики динамики ценопопуляций рассчитывали специфическую скорость развития ценопопуляций (r_{Δ}) (Zhukova, 1995). Для определения типа пространственного размещения особей в популяции использовался коэффициент дисперсии (S) (Greig-Smith, 1967): отношение дисперсии к среднему ($S = \delta^2/M$). Если $S > 1$ – распределение групповое; $S = 1$ – случайное; $S < 1$ – равномерное. Все количественные данные проверены на нормальность с помощью критерия Шапиро-Уилка (W) (уровень значимости $p < 0.05$) и применения графических методов оценки нормальности распределения. Предварительный анализ выборки показал, что часть изученных параметров характеризуется ненормальным распределением. В связи с этим данные сравнивались вычислением непараметрического U-критерия Манна-Уитни. Статистический анализ проведен с использованием программного пакета Statistica 10 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика численности, плотности и пространственного распределения особей

Ценопопуляция 1 исследована на полузакрепленной крупнощербнистой осыпи, численность в разные годы отличается незначительно, при этом изменилось пространственное распределение и экологическая плотность особей. В 2012 г. особи *Scutellaria tuvensis* располагались по склону равномерно ($S < 1$), отмечались лишь их небольшие скопления вокруг крупных камней (табл. 1). В 2021 г. наблюдали большие скопления особей вдоль склона, распределение групповое ($S > 1$). Большие скопления способствуют закреплению субстрата и его меньшей подвижности, создаются условия для развития молодых растений. Экологическая плотность в ценопопуляции 1 за 10 лет выросла в 1.4 раза, при этом достоверных отличий в показателях экологической плотности в разные годы нет ($U = 202.5$; $p = 0.86$). Изменение пространственного распределения особей *S. tuvensis* с равномерного на групповое и увеличение экологической плотности особей внутри

Таблица 1. Демографические показатели ценопопуляций *Scutellaria tuvensis***Table 1.** Demographic indicators of *Scutellaria tuvensis* coenopopulations (CP)

№ ЦП № CP	ОПП, %/ TPC, %	N	S	P _{эк}	I _в	I _{ст}	I _з	ω	Δ	r _Δ	Тип ЦП Type of CP
1(2012)	25	20.5	0.28	21.2	0.8	0.01	0.8	0.65	0.31	-0.04	зреющая/ ripening
1(2021)	40	21.3	1.1	30	1.7	0.01	1.7	0.45	0.19		молодая/ young
2(2012)	10	7.9	1.3	16	0.02	0.09	0.02	0.81	0.57	-0.05	стареющая/ aging
2(2021)	20	17.1	1.8	31	1.6	0	1.6	0.45	0.02		молодая/ young
3(2009)	10	5.9	0.8	6.2	0.2	0	0.2	0.86	0.41	0.01	зрелая/ mature
3(2012)	15	2.8	0.7	3.2	0.1	0.01	0.12	0.83	0.45		зрелая/ mature
3(2021)	5	3.5	0.9	4.5	0.5	0.16	0.4	0.64	0.39	-0.007	переходная/ transitional

Примечание. ОПП – общее проективное покрытие, %; N – численность особей на м²; S – коэффициент дисперсии; P_{эк} – экологическая плотность особей на м²; I_в – индекс восстановления; I_{ст} – индекс старения; I_з – индекс замещения; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; r_Δ – специфическая скорость развития ценопопуляции.

Note. TPC – total projective cover, %; N – number of plants per m²; S – dispersion coefficient; P_{эк} – ecological density, plants/m²; I_в – recovery index; I_{ст} – aging index; I_з – substitution index; ω – efficiency index; Δ – age index; r_Δ – specific rate of coenopopulation development.

групп способствуют сохранению численности популяции и являются способом приспособления вида к местообитанию с подвижным субстратом.

Ценопопуляция 2 изучена на конусе выноса, пространственное распределение особей не изменилось, они расположены группами на пологих участках водотока ($S > 1$). За 9 лет сильно изменились показатели численности и экологической плотности. Численность выросла в 2.2 раза с 7.9 экз./м² до 17.1, экологическая плотность в 1.9 раз с 16 до 31 особи/м² (табл. 1). При этом достоверных отличий в этих показателях не отмечено ($U = 96.5$; $p = 0.59$). Отдельные скопления особей мы рассматриваем как популяционные локусы. В разных популяционных локусах экологическая плотность различается. В 2012 и в 2021 гг. встречаются локусы с очень высокой полнотью (25–43 особей/м²), в которых преобладают растения прегенеративного периода, и популяционные локусы с низкой плотностью (2.6–4.8 особи/м²), где преобладают особи генеративного периода. Различия отдельных популяционных локусов

обеспечивают гетерогенность ценопопуляции и повышают ее адаптивные возможности.

В ценопопуляции 3, расположенной на равнине в долине реки, численность и экологическая плотность значительно ниже, чем на склонах в ценопопуляциях 1 и 2. Особи *S. tuvensis* на галечнике распределены равномерно ($S < 1$) во все годы исследования (табл. 1). Критерий Манна-Уитни показал, что в 2012 г. экологическая плотность достоверно отличается от показателей в 2009 ($U = 264$; $p = 0.00$) и 2021 г. ($U = 451.5$; $p = 0.03$), при этом различий между 2009 и 2021 г. не установлено ($U = 505.5$; $p = 0.17$). Волнообразные изменения экологической плотности связаны с особенностями местообитания. В долине реки часто происходят паводки, в результате которых большая часть особей смывается водными потоками. Один из сильнейших паводков зарегистрирован в 2010 г., который привел к резкому снижению экологической плотности особей в ценопопуляции. На это указывают также волнообразные изменения численности особей в ценопопуляции

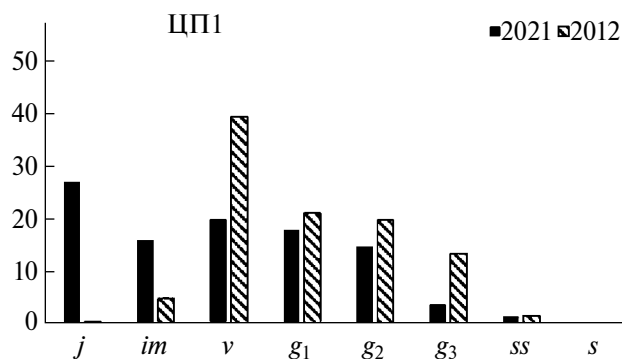


Рис. 1. Онтогенетическая структура ценопопуляции 1 (ЦП 1) в разные годы

Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

Fig. 1. Ontogenetic structure of coenopopulation 1 (CP1) in different years

Ontogenetic stage: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile.

(2009 г. – 5.9 особи/м², 2012 г. – 2.8 особи/м², 2021 г. – 4 особи/м²).

Динамика онтогенетической структуры

Онтогенетическая структура ценопопуляций отличается разнообразием. В разных местообитаниях формируется три типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний. В динамике тип спектра меняется в ценопопуляциях 2 и 3, в ценопопуляции 1 меняется соотношение возрастных групп без изменения типа спектра.

В ценопопуляции 1 тип онтогенетического спектра за 9 лет не изменился, он левосторонний. Доля молодых особей (*j*, *im*, *v* и *g*₁) одинаково высокая, в 2012 г. она составляет 65.6%, а в 2021 г. – 80%, при этом сильно различается соотношение онтогенетических групп (рис. 1). Так, в 2012 г. спектр левосторонний с максимумом на виргинильных особях (39.6%). Число особей в ювенильном (0.2%) и имматурном (4.7%) состояниях низкое. Доля молодых генеративных растений сокращается в половину (21.1%), по сравнению с виргинильными. Далее идет плавное снижение числа особей в правой части спектра. В 2021 г. формируется левосторонний спектр с пиком на ювенильных растениях (27.1%). Также в ценопопуляции большая доля имматурных (15.8%) и виргинильных (19.9%) особей, число растений в генеративном состоянии и постгенеративном

периоде постепенно снижается. В этот год в популяции обнаружено большое число проростков (2.5 особей/м²).

Достоверно в ценопопуляции 1 отличается число особей ювенильного, виргинильного и старого генеративного состояний (табл. 2). Как указывалось ранее, за период исследования в 1.4 раза выросла экологическая плотность, увеличение в 2021 г. обеспечивается ювенильными особями, в среднем их становится на 8.05 экз./м² больше, чем в 2012 г. Такое большое их число перекрывает даже уменьшение числа виргинильных и старых генеративных растений.

Изменения в левой части спектра связаны с особенностями самоподдержания популяций *S. tuvensis*, темпами развития особей в условиях крутых осыпных склонов, а также с погодными условиями. *S. tuvensis* – вид, размножающийся только семенным путем. Обычно прегенеративный период особи проходят за 2 года, на 3 год они зацветают. На крутых осыпных склонах в виргинильное состояние растения переходят в ускоренном темпе, уже через полтора месяца после прорастания семян, длительность виргинильного состояния при этом составляет 2–3 года (Guseva, Cheryomushkina, 2017). В связи с этим число особей в левой части спектра определяется особенностями погодных условий в год исследования. В 2012 г. отмечалась аномально холодная зима, теплая весна и жаркое начало лета (Kuular, 2015). Первым теплым месяцем был апрель (Т +5.2; RRR 23мм). Июнь и июль – рекордно жаркие и сухие месяцы за последние 35 лет. К моменту сбора материала, в середине июня, появившиеся и выжившие в этом году особи уже перешли в виргинильное состояние, поэтому в спектре минимальное число растений ювенильного и имматурного состояний и пик на виргинильных особях.

В 2021 г., по сравнению с 2012 г., апрель был теплым, но сухим (Т +5.6; RRR 7 мм), в мае-июле средняя температура ниже, а количество выпавших осадков больше. Погодные условия 2021 г. способствовали хорошему и растянутому во времени процессу прорастания семян, на это указывает присутствие в ценопопуляции (1 июля) проростков (2.5 экз./м²), накопление ювенильных, имматурных и виргинильных особей, что подтверждается индексом

Таблица 2. Экологическая плотность онтогенетических групп в ЦП 1**Table 2.** Ecological density of ontogenetic groups in CP 1

Онтогенетическое состояние/ Ontogenetic state	$P_{эк}$ 2012	$P_{эк}$ 2021	U	p
<i>j</i>	0.05	8.1	54	0.00
<i>im</i>	1	4.7	147	0.10
<i>v</i>	8.35	6	133	0.05
<i>g₁</i>	4.5	5.4	195	0.71
<i>g₂</i>	4.2	4.4	189	0.59
<i>g₃</i>	2.8	1	105.5	0.01
<i>ss</i>	0.3	0.3	200	0.81
<i>s</i>	0	0	0	0
$P_{эк}$	21.2	31	202.5	0.86

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note: Significant differences are printed in **bold**.

восстановления, который увеличивается с 0.8 до 1.7. Снижение доли растений зрелого и старого генеративных состояний в 2021 г. связано с перерывами в инспермации в предыдущие годы. Индекс замещения в 2012 г. меньше 1 ($I_3 = 0.8$), что указывает на недостаток молодых растений, которые в будущем заменят взрослые растения. В 2021 г. индекс замещения равен 1.7, в будущем возможно увеличение числа особей генеративного периода и формирование централизованного спектра.

По классификации “дельта-омега” ценопопуляция в 2012 г. была зреющей ($\Delta = 0.31$, $\omega = 0.65$). В 2021 г. за счет большого числа особей, находящихся в прегенеративном периоде, – молодой ($\Delta = 0.19$, $\omega = 0.45$). Специфическая скорость развития ценопопуляции (r_Δ) -0.04, в ценопопуляции происходит омоложение.

В ценопопуляции 2 за 9 лет тип онтогенетического спектра изменился с правостороннего на левосторонний (рис. 2). В 2012 г. спектр правосторонний, отсутствуют особи ювенильного и имматурного состояний, низкая доля виргинильных растений (1.8%), подъем числа особей в молодом и зрелом генеративных состояниях с пиком на старом генеративном состоянии и снижение численности растений постгенеративного периода. В 2021 г. спектр левосторонний с большой долей (от 18.2 до 24.6) молодых особей (*j*, *im*, *v* и *g₁*) и снижением числа растений зрелого (14.7%) и старого (0.9%)

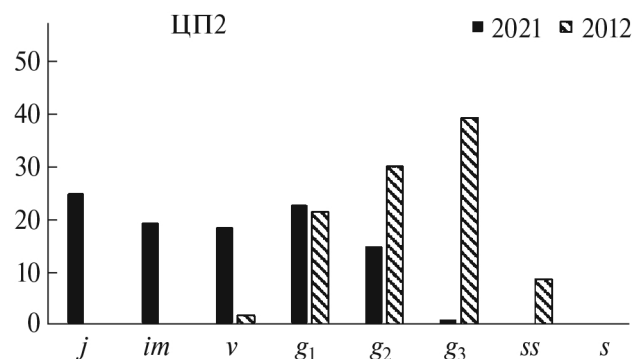


Рис. 2. Онтогенетическая структура ценопопуляции 2 (ЦП 2) в разные годы.

Fig. 2. Ontogenetic structure of coenopopulation 2 (CP2) in different years.

генеративных состояний, отсутствие особей постгенеративного периода.

В ценопопуляции 2 достоверно отличается число особей прегенеративного периода, старого генеративного и субсенильного состояний. Увеличение экологической плотности происходит за счет особей прегенеративного периода, в 2021 г. в среднем их становится на 18.8 экз./м² больше. Такое большое их число компенсирует даже снижение числа растений старого генеративного и субсенильного состояний (в среднем меньше на 7.3 экз./м²) (табл. 3).

При сопоставлении спектров хорошо различимы две волны развития (рис. 2). В 2012 г. наблюдается волна с пиком на старых генеративных особях, в 2021 г. – волна с большим числом

Таблица 3. Экологическая плотность онтогенетических групп в ЦП 2**Table 3.** Ecological density of ontogenetic groups in CP 2

Онтогенетическое состояние/ Ontogenetic state	$P_{эк}$ 2012	$P_{эк}$ 2021	U	p
<i>j</i>	0	7.6	50	0.01
<i>im</i>	0	5.9	40	0.00
<i>v</i>	0.3	5.6	42	0.01
<i>g₁</i>	3.4	7	86.5	0.34
<i>g₂</i>	4.7	4.5	108	0.95
<i>g₃</i>	6.2	0.3	23	0.00
<i>ss</i>	1.4	0	44	0.01
<i>s</i>	0	0	0	0
$P_{эк}$	16	31	96.5	0.59

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note: Significant differences are printed in **bold**.

особей в левой части спектра. Смена волн в разные годы жизни ценопопуляции связана с естественными циклическими процессами старения и возобновления.

Отличие в левой части спектра в разные годы обусловлено, как и в ценопопуляции 1, температурными аномалиями 2012 г.: ранняя теплая весна и жаркое начало лета. Индекс замещения в 2012 г. меньше 1 ($I_3 = 0.02$), молодых растений, способных заместить взрослых особей в будущем, крайне мало. Отсутствие особей старого генеративного состояния и постгенеративного периода в 2021 г. связано с перерывами в возобновлении в предыдущие годы.

По классификации “дельта-омега” ценопопуляция в 2012 г. стареющая ($\Delta = 0.57$, $\omega = 0.81$), в 2021 г. – молодая ($\Delta = 0.02$, $\omega = 0.45$). Специфическая скорость развития ценопопуляции (r_Δ) -0.05 , что указывает на омоложение ценопопуляции.

Ценопопуляция 3 располагалась на галечнике первой террасы в долине р. Хоолу. В течение 12 лет тип онтогенетического спектра менялся. В 2009 и 2012 гг. формировался центрированный спектр с максимумом на зрелых генеративных особях (2009 – 66.5%; 2012 – 41.7%), при этом число особей зрелого генеративного состояния достоверно различается в разные годы (рис. 3, табл. 4). После сильных паводков в 2010 г. формирование центрированного спектра в 2012 г. связано с быстрыми темпами развития особей.

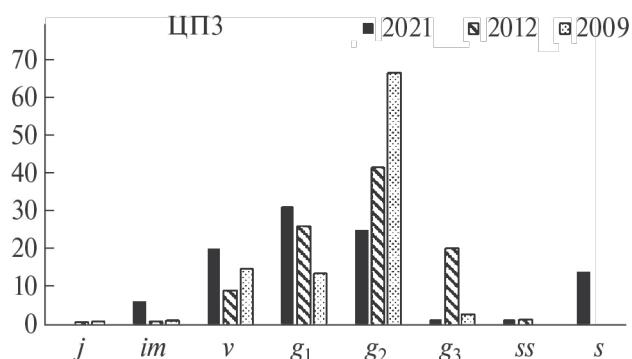


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляции 3 (ЦП 3) в разные годы.

Fig. 3. Ontogenetic structure of coenopopulation 3 (CP3) in different years.

На галечнике онтогенез особей проходит быстрее, чем в других местообитаниях, и длится 7–10 лет. В этом местообитании отмечаются пропуски онтогенетических состояний. Часто встречающиеся явления – пропуски иматурного и виргинильного состояний и переход особей из ювенильного сразу в молодое генеративное состояние (Guseva, Cheryomushkina, 2017). В среднем 18% особей от общего числа молодых генеративных растений составляют особи первого года жизни. Самое длительное состояние – зрелое генеративное, оно длится 3–5 лет, в ценопопуляции происходит накопление зрелых особей. Старое генеративное состояние и постгенеративный период особи проходят за 1 год и быстро выпадают из ценопопуляции. По классификации “дельта-омега”

Таблица 4. Экологическая плотность онтогенетических групп в ЦП 3**Table 4.** Ecological density of ontogenetic groups in CP 3

Онтогенетическое состояние / Ontogenetic state	P _{эк} 2009	P _{эк} 2012	P _{эк} 2021	U	p	U	p	U	p
				2021/2012		2021/2009		2012/2009	
<i>j</i>	0.05	0.02	0	608	0.72	592	0.72	617	0.94
<i>im</i>	0.08	0.03	0.3	563.5	0.39	539	0.33	618	0.95
<i>v</i>	0.9	0.3	0.9	465	0.05	536	0.31	525.5	0.26
<i>g</i> ₁	0.8	0.83	1.5	472.5	0.06	469.5	0.08	623.5	1.00
<i>g</i> ₂	4.1	1.3	1.1	553	0.33	191.5	0.00	102	0.00
<i>g</i> ₃	0.2	0.65	0.03	449	0.03	562.5	0.48	547.5	0.38
<i>ss</i>	0	0.04	0.03	628	0.90	604.5	0.83	604.5	0.83
<i>s</i>	0	0	0.7	400	0.01	390	0.01	0	0
P _{эк}	6.13	3.17	4.5	451.5	0.03	505.5	0.17	264	0.00

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note: Significant differences are printed in **bold**.

ценопопуляция в 2009 и 2012 гг. была зрелой (табл. 1). Специфическая скорость развития ценопопуляции (r_{Δ}) 0.01, что указывает на старение ценопопуляции.

В 2021 г. выявлен левосторонний спектр с максимумом на молодых генеративных особях (31.2%). Индекс замещения $I_z = 0.4$, что выше, чем в предыдущие годы. По классификации “дельта-омега” ценопопуляция в 2021 г. – переходная к зрелой ($\Delta = 0.39$, $\omega = 0.64$). Специфическая скорость развития ценопопуляции с 2012 по 2021 гг. (r_{Δ}) -0.007, что указывает на омоложение ценопопуляции за последние 9 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Значения индекса аридности в котловинах Тувы в последние десятилетие указывает на гумидизацию климата (Kanzuyva et al., 2021; Mordkovich et al., 2022). Для видов, произрастающих на территориях с аридным климатом, признаки гумидизации могут по-разному сказываться на состоянии их популяций. Проведенное исследование показало, что снижение аридности климата в целом положительно сказывается на состоянии ценопопуляций *Scutellaria tuvensis*, которые произрастают в сухих и опустыненных степях. Демографические показатели в большей степени определяются особенностями местообитания, при этом резкие колебания численности, экологической

плотности и пространственного распределения особей связаны с физическими явлениями, такими как паводки, происходящие в регионе все чаще в связи с климатическими изменениями.

Ранее нами было показано, что в зависимости от местообитания меняются темпы развития особей *S. tuvensis*, это выражается в различной длительности отдельных онтогенетических групп и онтогенеза в целом, а также в присутствии особей нормального, замедленного и ускоренного развития, нередки и случаи пропуска онтогенетических состояний (Guseva, Chernomushkina, 2019). Широкий диапазон длительности разных этапов онтогенеза является одним из механизмов адаптаций на измененном уровне, обеспечивающим устойчивость ценопопуляций. Тип онтогенетического спектра определяется темпами развития особей в разных условиях обитания, а динамические изменения связаны с климатическими факторами. В условиях гумидизации, смягчения климата (ранняя теплая весна и незасушливое лето) создаются оптимальные условия для прорастания семян и дальнейшего развития молодых растений. В 2021 г. во всех ценопопуляциях наблюдается увеличение числа особей прегенеративного периода и смещение пика в левую часть онтогенетического спектра, происходит омоложение ценопопуляций. Подобные процессы проходят и у других видов, произрастающих на территории Улугхемской котловины, так у *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn. в песчаной

степи также установлено омоложение ценопопуляций (с 2012 по 2021 гг.). Как отмечают авторы, это происходит за счет интенсивной партикуляции в молодом и зрелом генеративных состояниях и связано с более благоприятным режимом увлажнения (Talovskaya et al., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что общий тренд на повышение температуры и уменьшение осадков в котловинах Тувы остается, в последние десятилетия при продолжающемся повышении температур наблюдается увеличение количества осадков. Изменение климата по-разному влияет на ценопопуляции *Scutellaria tuvensis*. С одной стороны, увеличение количества осадков и общее смягчение климата в весенне-летний период привело к увеличению числа особей пре-генеративного периода и соответственно к омоложению изученных ценопопуляций. С другой стороны, увеличение числа паводков в регионе приводит к значительным изменениям численности и экологической плотности в ценопопуляции, изученной на галечнике в долине реки, несмотря на это, особенности развития вида в этом местообитании позволяют быстро восстанавливать численность и онтогенетический состав ценопопуляции. В целом, именно климатические факторы влияют на динамику численности, экологической плотности, пространственного распределения особей в ценопопуляциях и типа онтогенетического спектра, при этом различия между ценопопуляциями определяются особенностями развития особей в разных местообитаниях. Оценивая состояние ценопопуляций *S. tuvensis* в котловинах Республики Тыва, можно сказать, что ценопопуляции нормальные, устойчивые, находятся в равновесии с экотопом. В дальнейшем необходимо продолжать мониторинг изменения демографических показателей и онтогенетического спектра в этих ценопопуляциях для выявления адаптаций к изменениям климата.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Andreichik] Андрейчик М.Ф. 2005. Загрязнение атмосферы, почв и вод Республики Тыва. Томск. 398 с.
- [Andreichik] Андрейчик М.Ф. 2012. Изменения климата в сухостепной зоне Тувинской горной области. — Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. 1: 22–29.
- [Andreichik, Mongush] Андрейчик М.Ф., Монгуш М.М. 2009. Особенности распределения индекса континентальности в Тувинской горной области. — Вестник Тывинского гос. ун-та. 2: 50.
- [Arakchaa, Kurbatskaya] Аракчаа Л.К., Курбатская С.С. 2015. Реки и озера Тувы. Экологические проблемы. Кызыл. 157 с.
- [Chernousenko] Черноусенко Г.И. 2022. Засоленные почвы котловин юга Восточной Сибири. М. 480 с.
- Chuine I., Yiou P., Viovy N., Seguin B., Daux V., Le Roy Ladurie E. 2004. Historical phenology: grape ripening as a past climate indicator. — Nature. 432: 289–290. <https://doi.org/10.1038/432289a>. PMID: 15549085
- Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001. Cambridge, New York. 881 p.
- Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge. 1535 p.
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяции растений. — В сб.: Материалы II Всероссийского популяционного семинара “Жизнь популяций в гетерогенной среде”. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- [Golubyatnikov] Голубятников Л.Л. 2019. Влияние климатических изменений на растительный покров России. — В сб.: Материалы международной научно-практической конференции “Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы”. Воронеж. С. 43–47.
- [Golubyatnikov, Denisenko] Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А. 2007. Модельные оценки влияния изменений климата на ареалы зональной растительности равнинных территорий России. — Известия РАН. Серия биологическая. 2: 212–228.
- [Greig-Smith] Грейг-Смит П. 1967. Количественная экология растений. М. 359 с.
- [Guseva, Cheryomushkina] Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2017. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 122(2): 68–77.
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2019. Polyvariation of the development *Scutellaria* L. species and the

- structure of their populations in Siberia. — BIO Web Conf. 16: 00010.
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20191600010>
- Guseva A.A., Muraseva D.S., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological and Genetic Diversity of *Scutellaria tuvensis* Juz., an Endemic of Desert Steppes. — Int. J. Plant Biol. 13: 473–484.
<https://doi.org/10.3390/ijpb13040038>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023.
<http://www.ipni.org> (Accessed 12.10.2023).
- [Kamelin, Gubanov] Камелин Р.В., Губанов И.А. 1989. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. в Монголии. — Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 94(5): 109–111.
- [Kanzuyaa et al.] Канзываа С.О., Сат А.Э., Хуурак А.В. 2021. Динамика климата в Республике Тыва за 2010–2020 гг. — Молодой ученый. 5(347).
<https://moluch.ru/archive/347/78114/> (дата обращения: 02.02.2023).
- [Karpukhina et al.] Карпухина Е.А., Жмылев П.Ю., Жмылева А.П. 2007. Зимний покой и весеннее распускание почек лесных растений. — Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 1: 5–10.
- [Kurbatskaya] Курбатская С.С. 2011. Рекомендации по адаптации сельского хозяйства Республики Тывы к изменению климата: проект WWF России, Oxfam-GV. Красноярск. 66 с.
- [Kuular] Куулар Х.Б. 2015. Особенности климата Республики Тыва во второй половине XX и в XXI веке. — Метеорология и гидрология. 1: 51–57.
- Menzel A., Sparks T.H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kübler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F., Črepinšek Z., Curnel Y., Dahl Å., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatzcak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., van Vliet A.J., Wielgolaski F.E., Zach S., Zust A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. — Global change biology. 12(10): 1969–1976.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- [Minin et al.] Минин А.А., Ранькова Э.Я., Рыбина Е.Г., Буйволов Ю.А., Сапельникова И.И., Филатова Т.Д. 2016. Феноиндикация изменений климата за период 1976–2015 гг. в центральной части европейской территории России: береза бородавчатая (повислая) (*Betula verrucosa* Ehrh. (*B. pendula* Roth.)). Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 27(2): 17.
- [Mordkovich et al.] Мордкович В.Г., Дудко Р.Ю., Худяев С.А., Любечанский И.И. 2022. Изменения сообществ жуков жужелиц и чернотелок (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae) в горных котловинах Тувы и Алтая за 60 лет: тренд или флуктуации? — Сибирский экологический журнал. 6: 621–638.
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 209 с.
- [Polikarpov et al.] Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск. 224 с.
- Primack R.B., Higuchi H., Miller-Rushing A.J. 2009. The impact of climate change on cherry trees and other species in Japan. — Biological Conservation. 142(9): 1943–1949.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Труды БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 3(6): 179–196.
- [Regional...] Региональные изменения климата и угроза для экосистем: Алтай-Саянский регион. Вып. 1. 2001. М. 125 с.
- Sherry R.A., Zhou X., Gu S., Arnone J.A., Schimel D.S., Verburg P.S., Wallace L.L., Luo Y. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. — Proceedings of the National Academy of Sciences. 104(1): 198–202.
- Siljamo P., Sofiev M., Ranta H., Linkosalo T., Kubin E., Ahas R., Genikhovich E., Jatzcak K., Jato V., Nekovar J., Minin A., Severova E., Shalaboda V. 2008. Representativeness of point-wise phenological *Betula* data collected in different parts of Europe. — Global Ecology and Biogeography. 17(4): 489–502.
- [Talovskaya et al.] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гордеева Н.И. 2023. Состояние ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) в зависимости от экологических условий. — Бот. журн. 108(1): 3–12.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>
- [Tsenoporulyatsii...] Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Tsenoporulyatsii...] Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биологические науки. 2: 7–34.
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhmylyova et al.] Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Жмылев П.Ю. 2011. Фенологическая реакция лесных растений на потепление климата: рано- и поздноцветущие виды. — Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2: 5–15.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
- [Zuev] Зуев В.В. 1997. 3. *Scutellaria* L. — Шлемник. — В кн.: Флора Сибири. Руголацеае–Ламиацеае (Labiatae). Т. 11. Новосибирск. С. 161–165.

DYNAMICS OF *SCUTELLARIA TUVENSIS* (LAMIACEAE) COENOPOPULATIONS

A. A. Guseva^{a,#}, V. A. Cheryomushkina^a, A. Yu. Astashenkov^a, E. B. Talovskaya^a

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

[#]e-mail: guseva.sc@list.ru

The dynamics of density, abundance, ontogenetic structure and spatial organization of *Scutellaria tuvensis* coenopopulations under the influence of climatic factors in different habitat conditions has been studied. The decrease in the climate aridity in the basins of the Republic of Tuva in the last 10 years has a positive effect on the condition of the coenopopulations of *S. tuvensis*, occurring in dry and desertified steppes. The coenopopulations of *S. tuvensis* are normal, stable, and in balance with the ecotope. The dynamics of the number, ecological density, spatial distribution of individuals in the coenopopulations, and the type of ontogenetic spectrum are influenced by climatic factors, while the values of demographic indicators in the coenopopulations are determined by the peculiarities of development of individuals in different habitats. Under a mildening climate (early warm spring and non-dry summer), optimal conditions are created for seed germination and further development of young plants. Recently, an increase in the number of young plants has been found in all habitats, a left-sided type of the ontogenetic spectrum is being formed, and coenopopulations are rejuvenating.

Keywords: monitoring, population dynamics, demographic indicators, climate change, *Scutellaria tuvensis*, Republic of Tuva

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was done within the framework of a state assignment of the Central Siberian Botanical Garden (the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences) No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Andreychik M.F. 2005. Zagryaznenie atmosfery, pochvi i vod Respubliki Tyva [Pollution of the atmosphere, soils and waters of the Republic of Tyva]. Tomsk. 398 p. (In Russ.).
- Andreychik M.F. 2012. Climate change in the dry steppe zone of the Tuva mountainous region. – Bulletin of the Baltic Federal University. I. Kant. Series: Natural and medical sciences. 1: 22–29 (In Russ.).
- Andreychik M.F., Mongush M.M. 2009. Peculiarities of the distribution of the continentality index in the Tuva mountainous region. – Bulletin of the Tuva State University. 2: 50 (In Russ.).
- Arakchaa L.K., Kurbatskaya S.S. 2015. Reki i ozera Tuvy. Ekologicheskoe problem [Rivers and lakes of Tuva. Ecological problems]. Kyzyl. 157 p. (In Russ.).
- Chernousenko G.I. 2022. Saline soils of depressions in the south of Eastern Siberia. Moscow. 480 p. (In Russ.).
- Chuine I., Yiou P., Viovy N., Seguin B., Daux V., Le Roy Ladurie E. 2004. Historical phenology: grape ripening as a past climate indicator – Nature. 432: 289–290. <https://doi.org/10.1038/432289a>. PMID: 15549085.
- Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001. Cambridge, New York. 881 p.
- Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge. 1535 p.
- Glotov N.V. 1998. Ob ocenke parametrov vozrastnoj struktury populyacii rastenij [On the assessment of the parameters of the age structure of a plant population]. – In: Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede. Materialy II Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar. Joshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Golubyatnikov L.L. 2019. Vliyanie klimaticheskikh izmenenij na rastitel'nyj pokrov Rossii [The impact of climate change on the vegetation cover of Russia]. – In: Global'nye klimaticheskie izmeneniya: regional'nye efekty, modeli, prognozy. Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Voronezh. P. 43–47 (In Russ.).
- Golubyatnikov L.L., Denisenko E.A. 2007. Model estimates of climate change impact on habitats of zonal vegetation for the plain territories of Russia. – Biology Bulletin. 34(2): 170–184 (In Russ.).
- Greig-Smith P. 1967. Kolichestvennaya ekologiya rasteniy [Quantitative plant ecology]. Moscow. 359 p. (in Russ.).
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2017. Morphogenesis and state of cenopopulations of the endemic species *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). – Bulletin of Moscow

- Society of Naturalists. Biological series. 122(2): 68–77 (In Russ.).
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2019. Polyvariation of the development *Scutellaria* L. species and the structure of their populations in Siberia. – BIO Web Conf. 16:00010. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20191600010>
- Guseva A.A., Muraseva D.S., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological and Genetic Diversity of *Scutellaria tuvensis* Juz., an Endemic of Desert Steppes. – Int. J. Plant Biol. 13: 473–484. <https://doi.org/10.3390/ijpb13040038>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023. <http://www.ipni.org> (Accessed 12.10.2023).
- Kamelin R.V., Gubanov I.A. 1989. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. in Mongolia. – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 94(5): 109–111 (In Russ.).
- Kanzyvaa S.O., Sat A.E., Khuurak A.V. 2021. Climate dynamics in the Tyva Republic for 2010–2020. – Molodoy uchenyy. 5(347) (In Russ.). <https://moluch.ru/archive/347/78114/> (accessed: 02.02.2023).
- Karpukhina E.A., Zhmylev P.Yu., Zhmyleva A.P. 2007. Winter dormancy and spring budding of forest plants. – RUDN journal of Ecology and life safety. 1: 5–10 (In Russ.).
- Kurbatskaya S.S. 2011. Rekomendacii po adaptacii sel'skogo hozyajstva Respubliki Tyvy i izmeneniyu klimata: proekt WWF Rossii, Oxfam-GB [Recommendations for the adaptation of agriculture in the Republic of Tyva and climate change: WWF-Russia project, Oxfam-GB]. Krasnoyarsk. 66 p. (In Russ.).
- Kuular Kh.B. 2015. Peculiarities of the climate of the Tyva Republic in the second half of the 20th and 21st centuries. – Meteorology and Hydrology. 1: 51–57 (In Russ.).
- Menzel A., Sparks T.H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kübler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F., Črepinšek Z., Curnel Y., Dahl Å., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatzcak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheffinger H., Striz M., Susnik A., van Vliet A.J., Wielgolaski F.E., Zach S., Züst A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. – Global change biology. 12(10): 1969–1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Minin A.A., Rankova E.Ya., Rybina E.G., Buivolov Yu.A., Sapelnikova I.I., Filatova T.D. 2016. Phenoinidication of climate change for the period 1976–2015 in the central part of the European territory of Russia: warty birch (drooping) (*Betula verrucosa* Ehrh. (*B. pendula* Roth.)). – Problems of ecological monitoring and ecosystem modelling. 27(2): 17 (In Russ.).
- Mordkovich V.G., Dudko R.Ju., Khudyayev S.A., Lyubchanskii I.I. 2022. Changes in ground beetle communities (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae) in mountain depressions of the Tuva and Altai over 60 years: trend or fluctuation? – Contemporary Problems of Ecology. 6: 621–638 (In Russ.).
- Odum Yu. 1986. Ecology. Vol. 2. Moscow. 209 p. (In Russ.).
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. Klimat i gornye lesa Yuzhnoy Sibiri [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk. 224 p. (In Russ.).
- Primack R.B., Higuchi H., Miller-Rushing A.J. 2009. The impact of climate change on cherry trees and other species in Japan. – Biological Conservation. 142(9): 1943–1949.
- Rabotnov T.A. 1950. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. – Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR. Ser. Geobotanika. 3(6): 179–196 (In Russ.).
- Regional'nye izmeneniya klimata i ugroza dlya ekosistem: Altay-Sayanskiy region [Regional climate change and threat to ecosystems: Altai-Sayan region]. 2001. Moscow. 125 p. (In Russ.).
- Sherry R.A., Zhou X., Gu S., Arnone J.A., Schimel D.S., Verburg P.S., Wallace L.L., Luo Y. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. – Proceedings of the National Academy of Sciences. 104(1): 198–202.
- Siljamo P., Sofiev M., Ranta H., Linkosalo T., Kubin E., Ahas R., Genikhovich E., Jatzcak K., Jato V., Nekovar J., Minin A., Severova E., Shalaboda V. 2008. Representativeness of point-wise phenological *Betula* data collected in different parts of Europe. – Global Ecology and Biogeography. 17(4): 489–502.
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Gordeeva N.I. 2023. State of coenopopulations of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) depending on environmental conditions. – Bot. Zhurn. 108(1): 3–12 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>
- Tsenopopulyatsii rasteniy (oчерki populiatsionnoy biologii). [Cenopopulations of Plants (Essays on Population Biology)]. 1988. Moscow. 216 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Cenopopulations of Plants (Basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. The age spectrum of phytocoenopopulations as a function of time and energy wave processes. – Biological Sciences. 2: 7–34 (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic state, effective density and classification of populations. – Ecology. 1: 3–7 (In Russ.).
- Zhmylyova A.P., Karpukhina E.A., Zhmylev P.Yu. 2011. Phenological response of forest plants to climate warming: early and late flowering species. – RUDN Journal of Ecology and Life safety. 2: 5–15 (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).
- Zuev V.V. 1997. Shlemnik L. – *Scutellaria* L. – In: Flora of Siberia. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae). Vol. 11. Novosibirsk. P. 161–165 (In Russ.).