

СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
SCUTELLARIA SCORDIIFOLIA (LAMIACEAE) В СИБИРИ

© 2020 г. В. А. Черёмушкина¹ *, А. А. Гусева¹, Н. И. Макунина¹,
А. Ю. Астащенко¹, Г. Р. Денисова¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

*e-mail: cher.51@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2020 г.

После доработки 20.02.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Дана эколого-фитоценотическая характеристика приуроченности клонального, явнополицентрического вида *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank в Азиатской России, выявлен потенциальный ареал вида в Алтае-Саянской горной области. Показано, что в сообществах луговых и настоящих степей вид встречается в небольшом обилии, очень редко заходит в остепненные травяные леса и на остепненные луга. В разных условиях обитания (остепненные луга, луговые и настоящие степи) изучено 8 ценопопуляций. Установлено, что все ценопопуляции нормальные, устойчивые, вегетативно неполночленные. Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно вегетативным путем. Экологическая плотность варьирует от 10.4 до 145 экземпляров на 1 м². Максимальная плотность достигается в деградированных степных сообществах и в ценозах с большим обилием ветоши. Выявлено два типа онтогенетического спектра: левосторонний с максимумом на виргинильной или молодой генеративной группах и центрированный с максимумом на средневозрастной генеративной группе. Формирование различных спектров связано с особенностями вегетативного размножения, задернованностью почвы и антропогенной нагрузкой. Дана оценка состояния трех ценопопуляций, расположенных в контрастных условиях обитания. Установлено, что в условиях луговой и деградированной настоящей степей организменные и популяционные показатели максимальны или высокие, что позволяет считать эти условия оптимальными для вида. Остепненные луга менее благоприятны для произрастания *S. scordiifolia*, большинство показателей здесь имеют низкие значения.

Ключевые слова: онтогенетическая структура, онтогенетический спектр, оценка состояния ценопопуляций, *Scutellaria scordiifolia*, Lamiaceae

DOI: 10.31857/S003399462002003X

Scutellaria scordiifolia Fischer ex Schrank (сем. Lamiaceae) шлемник скордиелистный – полиморфный вид с азиатским типом ареала [1]. Он распространен от юга Западной Сибири до Дальнего Востока. Северная граница ареала проходит по северу Алтае-Саянской горной области, южной части Забайкальского края, Дальнего Востока и Японии. Южная граница простирается по северной Монголии и северо-востоку Китая. Вид произрастает на степных и лугово-степных склонах, засоленных лугах, по берегам рек, в Китае встречается в широколиственных и сосновых лесах [2–4].

S. scordiifolia – многолетнее травянистое поликарпическое растение, образующее тонкие столоны и относящееся к клональным видам [5]. В естественных местообитаниях вид существует в виде рамет разного онтогенетического состояния. Вегетативное размножение преобладает, а семенное подавлено.

Как и многие виды сем. Lamiaceae, *S. scordiifolia* рассматривается как перспективное лекарственное растение, содержащее биологически активные вещества [6]. Лекарственная ценность вида определяется наличием широкого спектра природных соединений, в том числе эфирных масел с высоким содержанием монотерпеновых соединений, прежде всего, пулегона, изопулегона, изоментона, лимонена и skutеллареина [7–11]. Получаемые экстракты обладают антибактериальным [12] и противовоспалительным эффектами [13]. В тибетской медицине надземная часть растения используется как жаропонижающее средство [14]. Несмотря на широкое распространение этого вида на территории азиатской части России, его ресурсный потенциал практически не изучен. Недостаточно сведений о фитоценотической приуроченности, отсутствуют данные о структуре ценологических популяций. В связи с этим, целью на-

стоящего исследования является оценка состояния ценопопуляций *S. scordiifolia* в естественных условиях обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Фитоценотическая характеристика *S. scordiifolia* дана на основании анализа 430 описаний, сделанных Н.И. Макуниной, и литературных источников. Потенциальный ареал вида построен в программе MaxEnt [15], ячейка растра составляет 3 arc-sec (90 м). Результатом работы алгоритма является модель пригодности местообитаний – карта с прогнозными вероятностями присутствия сообществ в каждой ячейке растра. Карта построена на основе координат 430 описаний со *S. scordiifolia*. На рис. 1 красным окрашены ячейки, где вероятность присутствия вида превышает 0.5. Экологическая характеристика дана с использованием шкалы Л.Г. Раменского [16].

Исследования онтогенетической структуры *S. scordiifolia* проводились в разных районах Сибири: Республиках Хакасия, Бурятия, Алтай и в

Забайкальском крае. Всего изучено 8 ценопопуляций в разных местообитаниях (табл. 1).

Онтогенетическая структура ценопопуляций исследована по общепринятым методикам [17]. Онтогенетические состояния особей *S. scordiifolia* выделяли на основе описанного ранее онтогенеза [5]. При изучении онтогенетической структуры за счетную единицу принималась рамета, представляющая собой парциальный побег или систему парциальных побегов. Онтогенетический спектр строили на основе учета особей не менее чем на 10–20 площадках размером 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной 1 м. Тип ценопопуляций определяли по классификации О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой [18] и классификации “дельта–омега” Л.А. Животовского [19]. Экологическую плотность устанавливали исходя из численности экземпляров на единицу обитаемого пространства [20]. Эффективная плотность популяции рассчитывали как произведение индекса эффективности (омега) на ее физическую плотность [19]. Состояние ценопопуляций оценивали согласно методике,

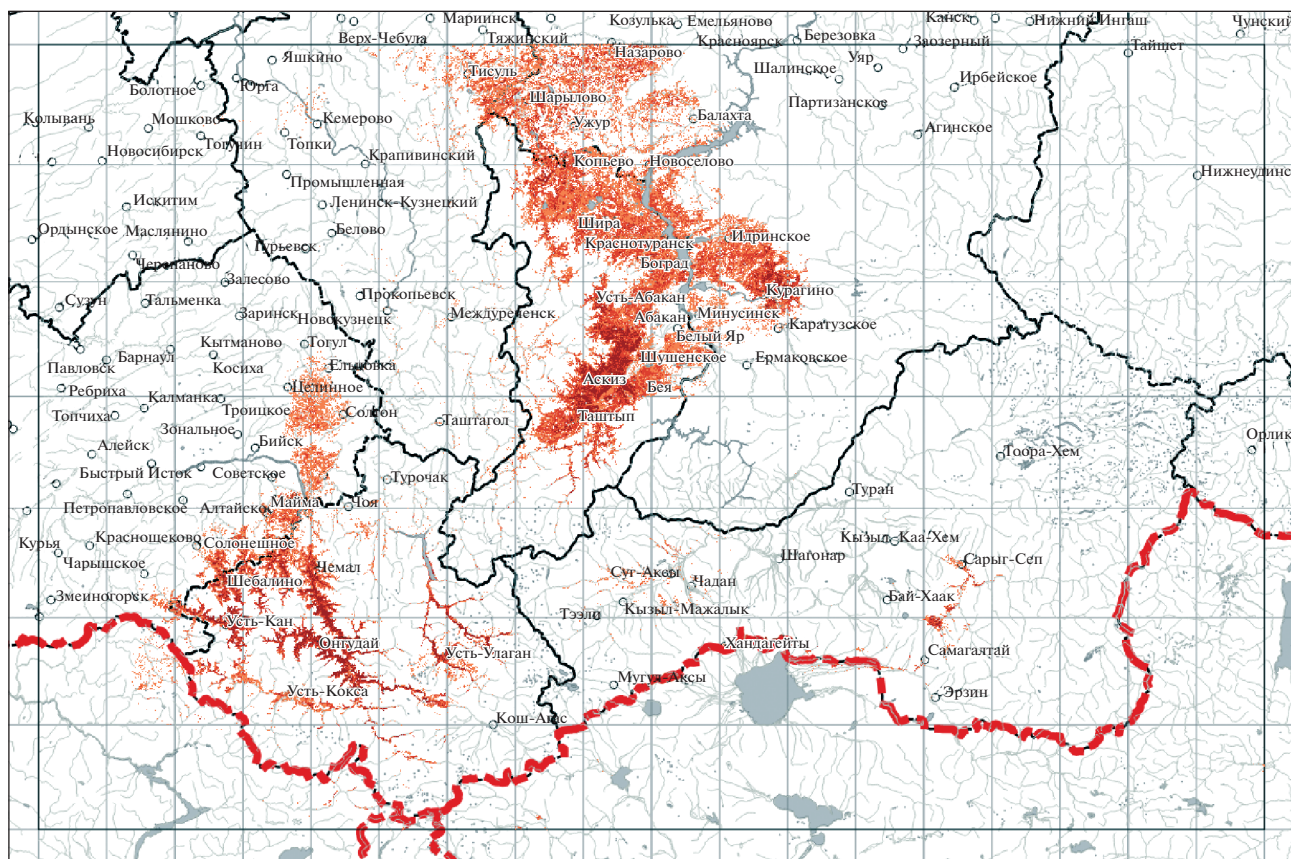


Рис. 1. Потенциальный ареал *Scutellaria scordiifolia*. Красным окрашены ячейки, где вероятность присутствия вида превышает 0.5.

Fig. 1. Potential distribution area of *Scutellaria scordiifolia*. Red indicates areas where the probability of the species presence exceeds 0.5.

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций (ЦП) *Scutellaria scordiifolia*
Table 1. Characteristics of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations (CP)

Номер ЦП Number of CP	Местонахождение ЦП Location of CP	Координаты Coordinates	Сообщество (Community): Доминирующие виды Dominant species	ОПП, % GRС, %
1	Хакасия, Усть-Абаканский район, окр. п. Красный Абакан Khakassia, Ust-Abakan district, Red Abakan village	N 53°40'34.3", E 091°24'32.1", h = 245 м над ур. м. h = 245 m. a.s.l.	Степной соколиный оспенный луг (<i>Carex pediformis</i> steppe meadow): <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey, <i>Artemisia commutata</i> Bess., <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Achil- lea millefolium</i> L. Сообщество подвержено выпасу Community is affected by grazing	90
2	Хакасия, Ширинский район, окр. д. Катюшкино, река Сон Khakassia, Shirinsky district, Katy- ushkino village, the river Son	N 54°16'36.2", E 090°14'35.9", h = 589 м над ур. м. h = 589 m. a.s.l.	Злаковый оспенный долинный луг (Grass steppe valley meadow): <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst, <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin s.l., <i>Carex pediformis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	90
3	Забайкальский край, Чернышевский район, окр. с. Улей. Zabaykalsky Krai, Chernyshevsky District, Ulej village.	N 52°38'40.7", E 117°08'03.0", h = 594 м над ур. м. h = 594 m. a.s.l.	Типчаковая луговая степь (<i>Festuca</i> meadow steppe): <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin. s.l., <i>Galium verum</i> L., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski, <i>Scutellaria scor- diifolia</i> Fischer ex Schrank, <i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench.	85
4	Республика Алтай, Шебалинский р-н, Ануйский хр., дол. р. Курзун Altai Republic, Shebalinskij district, Anujskij ridge, Kurzun river valley	N 50°55'57.6", E 084°52'47.8", h = 1050 м над ур. м. h = 1050 m. a.s.l.	Разнотравная луговая степь (Forb meadow steppe): <i>Stipa capillata</i> L., <i>Achnaterum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvel., <i>Carex pediformis</i> , <i>Helictotrichon altaica</i> Tzvel., <i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler, <i>Phlo- moides tuberosa</i> , <i>Artemisia gmelinii</i> Web.	80
5	Хакасия, Ширинский район, окр. п. Джирим Khakassia, Shirinsky district, Dzhirim village	N 54°46'64.9", E 090°26'90.7", h = 453 м над ур. м. h = 453 m. a.s.l.	Разнотравно-злаковая луговая степь (Forb-grass meadow steppe): <i>Helictotrichon schellianum</i> (Hack.) Kitag., <i>Achnaterum sibiricum</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> .	95
6	Хакасия, Аскизский район, окр. д. Кызлас Khakassia, Askiz district, Kyzlas vil- lage	N 53°00'54.0", E 089°52'17.5", h = 569 м над ур. м. h = 569 m. a.s.l.	Овсцово-ковыльная петрофитная луго- вая степь (<i>Helictotrichon</i> and <i>Stipa</i> meadow steppe): <i>Stipa capillata</i> , <i>Helictotrichon altai- cum</i> , <i>Achnaterum sibiricum</i> , <i>Carex pedi- formis</i> , <i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler, <i>Bupleurum scorzonrifolium</i> Willd.	90
7	Хакасия, Богградский район, окр. с. Бородино. Khakassia, Bogradsky district, Borodino village.	N 54°04'43.5", E 091°09'54.1", h = 392 м над ур. м. h = 392 m. a.s.l.	Овсцово-ковыльная настоящая степь (<i>Helictotrichon</i> and <i>Stipa</i> steppe): <i>Stipa cap- illata</i> , <i>Helictotrichon altaica</i> , <i>Festuca valesi- aca</i> s.l., <i>Achnaterum sibiricum</i> , <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers. s. str.	85
8	Республика Бурятия, Селенгин- ский район, надпойменная тер- раса р. Темник, окр. п. Удунга. Republic of Buryatia, Selenginsky district, floodplain terrace of the river Temnik, Udunga village.	N 51°08'65.9", E 105°56'76.6", h = 655 м над ур. м. h = 655 m. a.s.l.	Разнотравно-житняковая настоящая степь (Forb and <i>Agropyron</i> steppe): <i>Agropy- ron cristatum</i> (L.) Baev., <i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng, <i>Allium ramosum</i> L., <i>Allium senescens</i> L. s. str., <i>Potentilla bifurca</i> L.	70

разработанной Л.А. Заугольной, суть которой заключается в выборе наиболее информативных организменных и популяционных признаков. Весь диапазон каждого признака организма и ценопопуляции разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале. Затем каждому классу присваивался балл; наименьший балл соответствовал худшему состоянию биосистемы. Результаты отображены в виде полигональных диаграмм [21, 22]. Их сопоставление позволяет оценивать особи и популяции одновременно по комплексу признаков. Для исследования выбраны 3 ценопопуляции, расположенные в контрастных условиях обитания. При сравнении значений организменных признаков использовали значения с достоверными отличиями по t-критерию Стьюдента (при 95%-ном уровне значимости). Измерение признаков производилось у 25 особей среднеговозрастного генеративного состояния. В качестве организменных признаков были выбраны: высота генеративного побега, число боковых побегов, длина stolона I порядка, биомасса рамыты; популяционных — экологическая плотность, эффективная плотность, число stolонов I порядка, доля $v-g1(\%)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

S. scordiifolia в азиатской части России в естественных растительных сообществах содоминирует очень редко, в основном встречается единично. В Алтае-Саянской горной области он наиболее широко распространен в луговых степях гумидного и семигумидного секторов (рис. 1). В Северном и Центральном Алтае, Хакасии и прилегающей части Красноярского края вид встречается в лесостепном поясе и входит в состав травостоя луговых степей и их петрофитных вариантов, обнаружен также на остепненных лугах. В степном поясе *S. scordiifolia* обычен в дерновиннозлаковых степях и их петрофитных вариантах, очень редко заходит в остепненные травяные леса. В Туве его распространение ограничено лесостепным поясом: встречается в луговых степях (Центральная Тува) и в составе травостоя остепненных лесов (Западная Тува) [23]. В предгорных северных лесостепных районах (правобережье р. Оби, Кузнецкая лесостепь) вид практически отсутствует. В южной лесостепи (Бийско-Чумышская лесостепь) *S. scordiifolia* присутствует в луговых степях. В Забайкалье его произрастание также приурочено к степным районам (бассейны рек Ингода, Шилка, Онон, Аргунь). Он обычен в луговых степях: леймусовых (*Leymus chinensis* + *Poa attenuata* + *Carex duriuscula*), в леспедцево-нителестиковых (*Lespedeza hedysaroides* + *Filifolium sibiricum*), ерниково-лапчатково-полынных (*Carex korshinskyi* + *Carex pediformis* + *Potentilla acervata* + *Betula fusca*), серобородниково-лапчатково-полынных (*Spodi-*

opogon sibiricus + *Potentilla acervata* + *Carex korshinskyi* + *Carex pediformis*) и володушково-полынно-валлискотипчачковой (*Bupleurum sibiricum* + *Artemisia commutata* + *Festuca valesiaca*), байкальскоковыльных (*Stipa baicalensis* + *Artemisia laciniata*), реже присутствует в настоящих крыловоковыльных (*Stipa krylovii* + *Koeleria cristata* + *Bupleurum scorsonerifolium*) степях [24]. В Якутии *S. scordiifolia*, помимо луговых степей, произрастает на остепненных и суходольных лугах [25]. По данным П.А. Гоголевой с соавт. [26], вид иногда встречается на засоленных лугах аласов Центральной Якутии (ассоциация *Artemisia rupestris*—*Hordeetum*). На Дальнем Востоке он отмечен в луговых сообществах [27].

Проведенный экологический анализ *S. scordiifolia* на основе геоботанических описаний для Алтае-Саянской горной области и прилегающей к ней части Западно-Сибирской равнины показал, что вид относится к ксеромезофитам и предпочитает в основном сухолуговое увлажнение, реже луговостепное, его диапазон находится в пределах 50–63 ступеней (оптимум 57.2 ± 2.59). В Якутии диапазон ближе к влажнолуговому, но значение оптимума сохраняется на уровне 61.9 ступени [28]. *S. scordiifolia* в пределах ареала произрастает на достаточно богатых почвах (черноземах и черноземно-луговых), реже встречается на малогумусных солонцеватых черноземах и каштановых почвах [29].

Во всех исследованных местообитаниях у особей *S. scordiifolia* формируется одна жизненная форма — stolонообразующая. Для этого вида характерно преобладание вегетативного размножения, семенных особей в природе не обнаружено, что скорее всего связано с тем, что у большинства клональных stolонообразующих растений происходит стерилизация и утрата семенного размножения [30, 31]. Развитие особей разных онтогенетических состояний происходит по одной схеме. На stolоне материнской рамыты из боковых почек развиваются удлиненные гипогенные stolоны I порядка со сближенными узлами в апикальной части. За счет накопления в междоузлиях питательных веществ они почти полностью утолщаются по всей длине (не утолщенными остаются лишь один-два метамера в базальной части) и напоминают вытянутый клубень, в пазухах чешуевидных листьев которого закладываются почки. В этот же год stolоны I порядка могут ветвиться за счет раскрытия почек в базальной части клубневидного участка. Новые stolоны II порядка удлиненные, полностью утолщенные. По всей длине stolонов разного порядка в узлах развиваются придаточные корни. В конце вегетационного сезона неутолщенные метамеры stolонов I порядка и междоузлия в базальной части stolонов II порядка перегибаются, каждый stolон с придаточной корневой системой про-

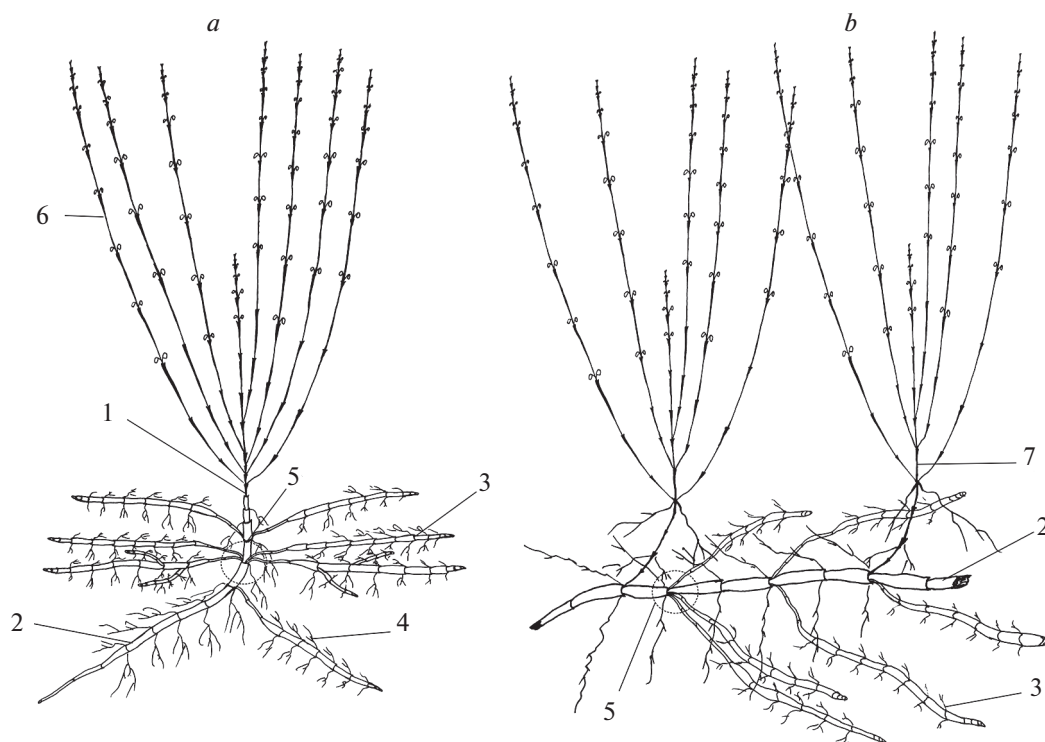


Рис. 2. Схема строения особей *Scutellaria scordiifolia* среднего возраста генеративного состояния. *a* – частичный побег; *b* – система частичных побегов; 1 – дициклический анизотропный генеративный побег; 2 – клубневидный стolon *n*-го порядка; 3 – клубневидный стolon *n* + 1-го порядка; 4 – придаточные корни; 5 – метамер с сериальными почками; 6 – параклады; 7 – моноциклический генеративный побег.

Fig. 2. The structure of a *Scutellaria scordiifolia* middle-aged reproductive individual. *a* – partial shoot; *b* – system of partial shoots; 1 – bicyclic anisotropic reproductive shoot; 2 – tuberoid *n*-th order stolon; 3 – tuberoid stolon of (*n* + 1)th order; 4 – secondary roots; 5 – metamer with accessory buds; 6 – paracladia; 7 – monocyclic reproductive shoot.

должает существовать самостоятельно. На следующий год за счет вытягивания сближенных метамеров в апикальной части stolона формируется апогеотропный участок, а из верхушечной почки развивается надземный ортотропный удлиненный годичный побег с укороченной базальной частью, состоящий из 2–5 сближенных метамеров с чешуевидными и 15–20 метамеров с зелеными листьями. Образуется дициклический побег, который ветвится. В надземной сфере из боковых почек развиваются вегетативные побеги обогащения и параклады, в подземной сфере на stolоне формируются дочерние stolоны, дающие начало новому поколению рамет. Материнский stolон в течение года постепенно отмирает с базальной части. Иногда верхушечная почка stolона отмирает после перезимовки, в этом случае в рост трогаются боковые почки на плагиотропной части stolона, дающие начало моноциклическим анизотропным генеративным побегам, образуется система частичных побегов. Подобные структуры могут формироваться в среднеговзрослом и старом генеративном состоянии. В среднеговзрослом генеративном состоянии в одном или двух метамерах stolона закладываются сериальные почки, что

значительно увеличивает интенсивность вегетативного размножения. Таким образом, *S. scordiifolia* существует в виде частичных дициклических побегов, в редких случаях в виде системы частичных побегов (рис. 2).

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций *S. scordiifolia* показало, что по классификации О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой [18] они нормальные, вегетативно неполноценные. Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно вегетативным путем. Отсутствие ювенильных, имматурных, субсенильных и сенильных особей во всех ценопопуляциях определяется особенностями развития. У этого вида редко происходит семенное размножение, а онтогенез вегетативных особей (рамет) начинается с виргинильного состояния и заканчивается, как правило, после старого генеративного, изредка субсенильного состояния. Омоложение рамет происходит, как правило, на 1–2 онтогенетических состояния. Эти биологические особенности дают основание рассматривать левосторонний онтогенетический спектр с максимумом на виргинильных особях в качестве характерного для вида.

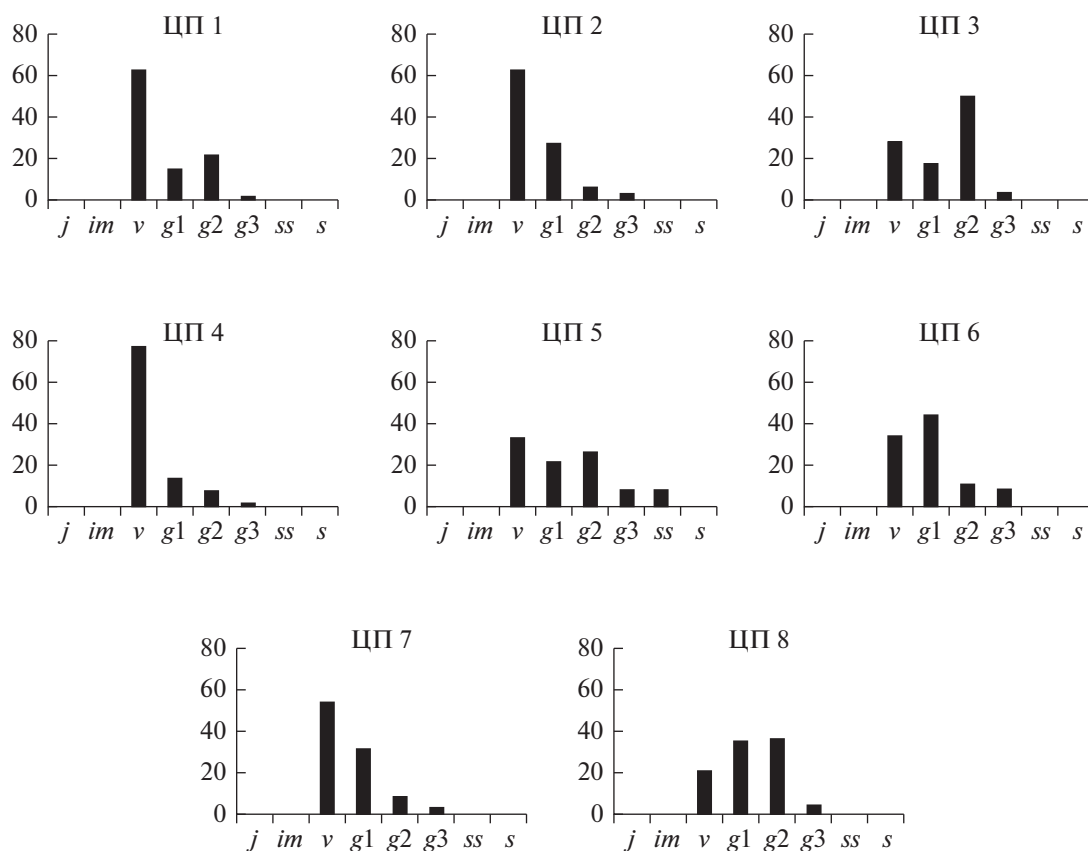


Рис. 3. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia*.
 По горизонтали – онтогенетические состояния; по вертикали – количество особей на единицу площади, %.
Fig. 3. Ontogenetic spectra of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations.
 X-axis – ontogenetic states; y-axis – the number of individuals per unit area, %.

В изученных ценопопуляциях *S. scordiifolia* формируется два типа спектра: левосторонний и центрированный (рис. 3). Для большинства ценопопуляций установлен левосторонний одновершинный тип спектра. Абсолютный максимум приходится на виргинильные (ЦП 1, 2, 4, 5, 7), реже молодые генеративные особи (ЦП 6). Преобладание этих онтогенетических групп особей связано с особенностями вегетативного размножения в разных условиях обитания и антропогенной нагрузкой. Так, пик на виргинильных особях отмечен на остепненном лугу (ЦП 2), в луговой (ЦП 1, 4, 5) и настоящей (ЦП 7) степях. В ценопопуляциях 2, 4, 7 он определяется высокой степенью задернованности в сообществе, в ЦП 1 – выпасом. В этих условиях раскрытие почек на материнском stolone приводит к образованию рамет виргинильного состояния. Доля генеративных особей в ценопопуляциях с левосторонним спектром низкая и не превышает 41.6%. По классификации “дельта–омега” ЦП 1, 2, 4 относятся к молодым, ЦП 7 к зрелой (табл. 2). Экологическая плотность рамет в ценопопуляциях колеблется в больших пределах от 10.4 до

145 особей на м². В большинстве ценопопуляций она составляет от 10 до 30 особей на м². Присутствие в этих сообществах видов, приводящих к задернению почвы, и выпас сдерживают интенсивность вегетативного размножения, что отражается на относительно низкой численности вида. Наибольшая плотность отмечена в ЦП 5, где она достигает 145 особей на м². Наличие в разнотравной луговой степи (ЦП 5) ветоши, создающей влажный микроклимат в приземном слое, способствует интенсивному ветвлению stolонов до II порядка и раскрытию не только пазушных, но и сериальных почек на stolонах средневозрастных особей. При этом, значительно увеличивается общее число рамет, доля генеративных растений и формируется двухвершинный спектр с абсолютным пиком на виргинильных и локальным на средневозрастных генеративных особях. Ценопопуляция по классификации “дельта–омега” – переходная.

По соотношению онтогенетических групп спектр ЦП 6 также характеризуется значительной долей рамет виргинильного состояния (33.8%), но абсолютный максимум приходится на моло-

Таблица 2. Демографические показатели ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia*
Table 2. Demographic parameters of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations (CP)

№ ЦП № CP	Плотность, экз/м ² Density, ind/m ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации “дельта—омега” Type of CP by “Delta—omega” classification
1	57.8 ± 20.3	0.59	0.23	Молодая/young
2	18.6 ± 3.7	0.57	0.2	Молодая/young
3	28.8 ± 8.5	0.79	0.36	Зрелая/mature
4	10.4 ± 1.6	0.51	0.17	Молодая/young
5	145 ± 32.6	0.69	0.37	Переходная/transitional
6	14.5 ± 1.8	0.68	0.28	Зреющая/maturing
7	14.8 ± 3.6	0.60	0.22	Зреющая/maturing
8	99.7 ± 28.2	0.78	0.35	Зрелая/mature

дую генеративную фракцию (44.7%). Преобладание молодой генеративной фракции связано с уменьшением интенсивности вегетативного размножения виргинильных особей и образованием в молодом генеративном состоянии неомоложенных рамет. В условиях петрофитной луговой степи до 30% виргинильных особей не способны к образованию вегетативного потомства, так как они представлены моноциклическими анизотропными побегами со сниженной жизненностью. Ценопопуляция характеризуется как зреющая.

Центрированный онтогенетический спектр формируется в ЦП 3 в луговой степи и ЦП 8 в настоящей деградированной степи (рис. 3). В обеих ценопопуляциях на столонах средневозрастных генеративных растений закладываются не только пазушные, но и сериальные почки, раскрытие которых приводит к образованию рамет того же онтогенетического состояния и преобладанию их в ценопопуляции. В результате увеличения генеративных рамет в ценопопуляциях, по классификации “дельта—омега” они становятся зрелыми (табл. 2). Экологическая плотность особей в изученных ценопопуляциях отличается значительно. В ЦП 8 в условиях рыхлого субстрата (почва с песком и мелкой галькой) у особей отмечена высокая интенсивность вегетативного размножения, что отразилось на резком увеличении экологической плотности особей (99.6 экз/м²), по сравнению с ЦП 3 (28.8 экз/м²).

Изучение онтогенетической структуры 8 ценопопуляций *S. scordiifolia* в разных эколого-ценотических условиях показало динамичность распределения онтогенетических групп и в некоторых случаях несовпадение онтогенетических спектров с теоретическим характерным. Причина заключается в высокой морфологической пластичности и реагировании особей *S. scordiifolia* на изменение условий произрастания. Колебания влажности

почвы и освещения, задернение и структура субстрата приводят к лабильности онтогенетических спектров — появление максимума на молодой или средневозрастной генеративной группе, а не на виргинильной. Такая ответная реакция связана с особенностями онтогенеза явнополицентрического вида *S. scordiifolia* и спецификой его вегетативного размножения.

Проведена комплексная оценка состояния трех ценопопуляций, изученных в контрастных местообитаниях: на остепненном долинном лугу (ЦП 2), в луговой (ЦП 5) и настоящей (ЦП 8) степях (рис. 4, табл. 3, 4).

Оценка состояния ценопопуляций по организменным признакам показала, что высота растений с максимальными значениями (5 баллов) оказалась на остепненном долинном лугу (ЦП 5). Это связано с произрастанием особей в условиях достаточного освещения в сообществе с невысоким травостоем и высокой влажностью почвы. В ЦП 8, расположенной в настоящей разнотравно-житняковой степи, высота побега имеет среднее значение (3 балла). Хорошее развитие особей обеспечивается освещенностью (ОПП 70%) и меньшей задернованностью. Наименьшая высота (1 балл) установлена в луговой степи (ЦП 5), где сильная задернованность и наличие ветоши сдерживают рост особей *S. scordiifolia*.

В благоприятных условиях обитания, как правило, активизируется большое число почек в надземной и подземной частях растений, тем самым увеличивается биомасса всей особи. Накопление биомассы является одним из самых информативных показателей жизненности растения, который отражает оптимальные условия произрастания растений под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды. В условиях луговых и настоящих степей у средневозрастных генеративных растений *S. scordiifolia* число над-

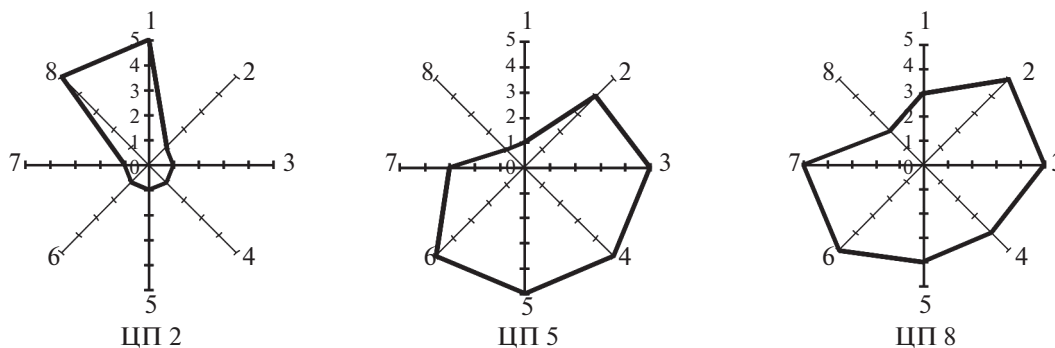


Рис. 4. Оценка состояния ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia* (в баллах).
 Организменные признаки: 1 – высота генеративного побега, 2 – число боковых побегов, 3 – длина stolона I-го порядка и 4 – биомасса ramеты; популяционные признаки: 5 – экологическая плотность, 6 – эффективная плотность, 7 – число stolонов I-го порядка и 8 – доля $v-g1$. 1–5 – баллы.
Fig. 4. Assessment of the status of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations (in scores).
 Characters of organism: 1 – height of reproductive shoot, 2 – number of side shoots, 3 – length of 1st order stolon, 4 – biomass of a ramet; population characteristics: 5 – ecological density, 6 – effective density, 7 – number of 1st order stolons, 8 – proportion of $v-g1$. 1–5 – score.

Таблица 3. Организменные и популяционные показатели *Scutellaria scordiifolia*
Table 3. Organismal and population characters of *Scutellaria scordiifolia*

Признаки Character	Ценопопуляция Coenopopulation		
	2	5	8
Организменные параметры особей средневозрастного состояния (g_2) Organismal characters of mature reproductive individual (g_2)			
Высота генеративного побега, см Height of reproductive shoot, cm	$\frac{26.8 \pm 0.53^*}{22-32}$	$\frac{12.2 \pm 0.64}{6-17}$	$\frac{17.6 \pm 0.59}{10-25}$
Число боковых побегов, шт. Number of side shoots, pcs	$\frac{2 \pm 0.15}{1-4}$	$\frac{5.3 \pm 0.52}{2-13}$	$\frac{7.8 \pm 0.47}{4-13}$
Длина stolона I-го порядка, см Length of 1st order stolon, cm	$\frac{3.6 \pm 0.36}{2-7}$	$\frac{12 \pm 0.87}{5-20}$	$\frac{10.4 \pm 0.58}{6-19}$
Биомасса ramеты (сух), г Biomass of a ramet, g	$\frac{0.4 \pm 0.01}{0.3-0.52}$	$\frac{0.76 \pm 0.02}{0.45-1.02}$	$\frac{0.65 \pm 0.03}{0.37-0.99}$
Популяционные признаки Population characters			
Экологическая плотность, экз/м ² Ecological density, ind/m ²	$\frac{18.6 \pm 3.7}{2-59}$	$\frac{145 \pm 32.6}{63-280}$	$\frac{99.7 \pm 28.2}{57-168}$
Эффективная плотность Effective density	10.6	100	77.8
Число stolонов I-го порядка, шт. Number of 1st order stolons, pcs	$\frac{3.4 \pm 0.23}{1-6}$	$\frac{4.8 \pm 0.36}{2-9}$	$\frac{8.3 \pm 0.78}{2-2}$
Доля $v-g1$, % Proportion of $v-g1$, %	90.3	56.1	57.5

Примечание. В числителе среднее значение; в знаменателе – минимальное и максимальное.
 Note. In the numerator – the average value; in the denominator – minimum and maximum values.

Таблица 4. Балловые оценки величины признаков *Scutellaria scordiifolia*
Table 4. Character scores of *Scutellaria scordiifolia*

Признаки Character	Балл Score				
	1	2	3	4	5
Организменные параметры Organismal characters					
Высота генеративного побега, см Height of reproductive shoot, cm	<12.2	12.3–15.8	15.9–19.5	19.6–23.2	23.3–26.8
Число боковых побегов, шт Number of side shoots, pcs	<2	2.1–3.4	3.5–4.9	5–6.3	6.4–7.8
Длина stolона I-го порядка, см Length of 1st order stolon, cm	<3.6	3.7–5.7	5.8–7.8	7.9–9.9	10–12
Биомасса ramety (сух), г Biomass of a ramet, g	<0.4	0.41–0.49	0.5–0.58	0.59–0.67	0.68–0.76
Популяционные признаки Population characters					
Экологическая плотность, экз/м ² Ecological density, ind/m ²	18.6	18.7–50.2	50.3–81.8	81.9–113.4	113.5–145
Эффективная плотность Effective density	<10.6	10.7–32.9	33–55.3	55.4–77.7	77.8–100
Число stolонов I-го порядка, шт. Number of 1st order stolons, pcs	<3.4	3.5–4.62	4.63–5.85	5.86–7.07	7.1–8.3
Доля v–g1, % Proportion of v–g1, %	<56.1	56.2–64.6	64.7–73.1	73.2–81.6	81.7–90.3

земных боковых побегов достигает максимальных величин в ЦП 8 и составляет в среднем 7.8 шт., несколько ниже этот показатель в ЦП 5 (5.5 шт.). Практически не отличаются величины длины stolонов I порядка (12 см в ЦП 5 и 10.4 см в ЦП 8, значение $t_{ct} = 1.53$). Однако близость этих показателей обусловлена разными факторами: в луговой степи влажностью почвы, в настоящей степи слабой задернованностью и произрастанием на почве, содержащей песок и мелкую гальку. Эти условия позволяют боковому stolону свободно развиваться. Значение двух последних показателей определяют биомассу особи: в ЦП 5 она максимальная (5 баллов), а в ЦП 8 высокая (4 балла). На остепненном лугу (ЦП 2), несмотря на большую высоту побегов (22–32 см), сильная задернованность и более плотная луговая почва приводят к резкому снижению числа боковых побегов и stolонов I порядка у ramet, что отражается на уменьшении биомассы в 1.5–2 раза (1 балл).

Оценка ценопопуляций по популяционным признакам выявила максимальную и высокую экологическую плотность в ЦП 5 и ЦП 8 (5 и 4 балла соответственно). Такие значения признака связаны со средними и максимальными пока-

зателями числа stolонов I порядка (4.8 и 8.3 шт. соответственно), а также заложением сериальных почек и развитием из них разветвленных репродуктивных побегов. Реализация всех почек отразилась на доле генеративных особей в этих ценопопуляциях и, как следствие, на увеличении значений эффективной плотности (77.8 и 100 соответственно). Низкие показатели экологической и эффективной плотности отмечены в ЦП 2 (по 1 баллу), где задернованность почвы снижает интенсивность образования вегетативного потомства. Таким образом, максимальные значения экологической и эффективной плотности отмечены в луговой степи, в настоящей степи показатель экологической плотности высокий, эффективной плотности максимальный, а на остепненном лугу оба показателя минимальны, они в 6–10 раз ниже (табл. 3). Изученные ценопопуляции также отличаются долей молодой фракции (v–g1). В ЦП 2 она составляет 90% (5 баллов), причем основной вклад вносят виргинильные особи, их преобладание определяется особенностями вегетативного размножения в условиях сильного задернования на остепненном лугу. Снижение и небольшая доля (1 и 2 балла) молодой группы особей

в ЦП 5 и ЦП 8 связано с увеличением численности средневозрастных генеративных растений в более благоприятных условиях произрастания.

Диагностика состояний ценопопуляций *S. scordiifolia* показала, что из трех исследованных ценопопуляций две (ЦП 5 и ЦП 8) имеют близкие значения организменных (15 и 17 балла) и популяционных (14 и 16 баллов) признаков. Высокие показатели отмечены в ЦП 8, что, скорее всего, связано с ее нахождением в деградированном сообществе, где слабая конкуренция способствует формированию более мощных средневозрастных генеративных особей и увеличению их численности. Минимальные значения отмечены в ценопопуляции на остепненном лугу (ЦП 2), для которого характерно сильное задержание. Анализ изученных популяций *S. scordiifolia* в эколого-ценотическом ряду от остепненных лугов до настоящих степей по совокупности признаков показал, что в градиенте увлажнения, изученные ценопопуляции распределились от пессимального (остепненные луга) до оптимального (луговые и настоящие степи). В настоящих степях оптимальное состояние достигается только в сукцессионных (антропогенных) вариантах растительных сообществ.

Подобная динамичность спектров достаточно хорошо изучена для ряда явнополицентрических трав [32–35], у которых изменение разных онтогенетических групп связано с конкретным фитоценотическим окружением. На сегодняшний день имеются только отрывочные сведения по популяционной биологии некоторых столонообразующих растений для Европейской части России, среди которых изучены в основном лесные виды [33]. Так, исследованные ценопопуляции *Trientalis europaea* L. в трех фитоценозах национального парка “Марий Чодра” характеризовались как молодые, нормальные, неполночленные с различными значениями плотности особей. По онтогенетическому составу и способу самоподдержания популяций *T. europaea* совпадают с биологическими особенностями и популяционным поведением *S. scordiifolia*. Динамичность численности и состава онтогенетических групп *T. europaea* приходится на прегенеративную фракцию и связаны с особенностями фитоценоза, и рассматриваются автором в качестве флюктуаций. Подобная динамика отмечена нами для популяций *S. scordiifolia* с одним отличием в том, что исследования *S. scordiifolia* проводили в различных участках его ареала. Анализ оригинальных и имеющихся данных по травянистым растениям позволяет предположить, что для столонообразующего *S. scordiifolia* характерен толерантный тип попу-

ляционной стратегии [32]. Устойчивость ценопопуляций большей степенью определяется интенсивностью омоложения рамет и ветвлением столонов, сопряженных с влиянием конкретных биотических и абиотических факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования ценопопуляций в широтном направлении, охватывающем р-ны Сибири и Забайкальского края, установлено, что на остепненных лугах, в луговых и настоящих степях ценопопуляции *S. scordiifolia* нормальные, устойчивые, вегетативно неполночленные. Неполночленность ценопопуляций связано с особенностями вегетативного размножения, не глубоким омоложением рамет, быстрыми темпами старения и отмирания взрослых особей. В большинстве ценопопуляций выявлен одновершинный левосторонний тип спектра, который формируется в условиях умеренного увлажнения и высокой задернованности почвы в луговых степях, центрированный – деградированной настоящей степи. Колебание численности от 10.4 до 145 экз./м² отражает градиент увлажнения и влияние антропогенной нагрузки. Проведенный анализ распространения и эколого-фитоценотической приуроченности *S. scordiifolia* показал, что произрастание вида в Азиатской части России приурочено в основном к луговым и настоящим степям и их петрофитным вариантам, его оптимум находится в пределах 57.2 ± 2.59 ступеней. Вид относится к ксеромезофитам и предпочитает сухолуговое увлажнение, реже лугоостепненное. Преферентность *S. scordiifolia* к умеренному увлажнению отражается в комплексной оценке ценопопуляций на протяжении всего ареала. Выявлено, что в луговой степи и деградированной настоящей степи организменные и популяционные показатели максимальные и высокие, эти условия можно считать оптимальными для вида. Полученные результаты по биологии *S. scordiifolia*, онтогенетическому составу и основным демографическим показателям в пределах Азиатской части России характеризует его как вид с толерантным типом популяционной стратегии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ АААА-А17-117012610053-9) Центрального сибирского ботанического сада СО РАН и при поддержке гранта РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00621.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пешкова Г.А. 2010. Даурская лесостепь. Барнаул. 144 с.
2. Грубов В.И. 1982. Определитель сосудистых растений Монголии. Л. 443 с.

3. *Li Xi-wen, Ian C. Hedge.* 1994. Flora of China. Beijing, China. V. 17. P. 75–103. <http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume17/Lamiaceae.published.pdf>
4. *Доронькин В.М.* 2012. Семейство Lamiaceae Martinov, или Labiatae Juss. – В кн.: Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск. С. 413–429. http://www.csbg.nsc.ru/uploads/sistematic/Conspect_Flora.pdf
5. *Guseva A.* 2018. Features of development of the clonal plant *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank (Lamiaceae) in Siberia. – Prospects of Development and Challenges of Modern Botany. 11. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100019>
6. *Дикорастущие полезные растения России.* 2001. СПб. 663 с.
7. *Чемесова И.И.* 1993. Флавоноиды видов рода *Scutellaria* L. – Растительные ресурсы. 29(2): 89–99.
8. *Malikov V.M., Yuldashev M.P.* Phenolic compounds of plant of the *Scutellaria* L. genus. Distribution, structure, and properties. 2002. – Chem Nat Compd. 38(4): 361–406. <https://doi.org/10.1023/A:1021638411150>
9. *Дудетская Н.А., Теслов Л.С., Анизимова Н.А.* 2010. Флавоноидный состав видов рода *Scutellaria* (Lamiaceae) флоры России. – Растительные ресурсы. 46(2): 159–174.
10. *Каримов А.М., Ботиров Э.Х.* 2016. Структурное разнообразие и степень изученности флавоноидов рода *Scutellaria* L. – Химия растительного сырья. 1: 5–28.
11. *Olenikov D.N., Chirikova N.K.* 2013. Phenolic compounds and cinnamamide from *Scutellaria scordiifolia*. – Chem Nat Compd. 49 (1): 124–126. <https://doi.org/10.1007/s10600-013-0528-x>
12. *Keun-Dol Yook, Nayoung Ha.* 2018. Effects of *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank extracts on biofilm formation and the activities of *Klebsiella pneumoniae*. – Korean Journal of Clinical Laboratory Science. 50(4): 438–443. <https://doi.org/10.15324/kjcls.2018.50.4.438>
13. *Sonoda M., Nishiyama T., Matsukawa Y., Moriyasua M.* 2004. Cytotoxic activities of flavonoids from two *Scutellaria* plants in Chinese medicine. – J. Ethnopharmacol. 91(1): 65–68. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2003.11.014>
14. *Тибетская медицина у бурят.* Новосибирск. 2008. 323 с.
15. *Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E.* 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. – Ecol Model. 190(3–4): 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
16. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с
17. *Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура).* 1976. М. 217 с.
18. *Смирнова О.В., Торопова Н.А.* 2004. Общие представления популяционной биологии и экологии растений – В кн.: Восточно-европейские леса. Т. 1. М. С. 154–164. http://rjee.ru/wp-content/uploads/2016/03/Kniga_1.pdf
19. *Животовский Л.А.* 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. – Экология. 1: 3–7.
20. *Одум Ю.* 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с.
21. *Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В.* 1993. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений. – Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 98(5): 100–108. http://ashipunov.info/russian/journals/bmsn/ar-chive/moip_1993_098_5.djvu
22. *Заугольнова Л.Б.* 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Дис. ... д-ра. биол. наук в форме научного доклада. СПб. 70 с.
23. *Макунина Н.И.* 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с. http://ashipunov.info/shipunov/school/books/makunina2016_rastit_lesost_zap_sib_ravn.djvu
24. *Дулепова Б.И.* 1993. Степи горной лесостепи Даурии и их динамика. Чита. 395 с.
25. *Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения.* 2012. Новосибирск. 272 с.
26. *Гоголева П.А., Миркин Б.М., Кононов К.Е., Миронова С.И.* 1987. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. Иркутск. 176 с.
27. *Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока”.* 2006. Владивосток. Т. 1–8. (1985–1996). 456 с.
28. *Флора Якутии: Географический и экологический аспекты.* 2010. Новосибирск. 192 с.
29. *Куминова А.В.* 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 449 с.
30. *Eckert C.G.* 2002. The loss of sex in clonal plants. – Evol Ecol. 15: 501–520. <https://doi.org/10.1023/A:1016005519651>
31. *Herben T., Šerá B., Klimešová J.* 2015. Clonal growth and sexual reproduction: tradeoffs and environmental constraints. – OIKOS. 124: 469–476. <https://doi.org/10.1111/oik.01692>
32. *Смирнова О.В.* 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 206 с.

33. Полянская Т.А. 2005. Седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.) – В кн.: Биоразнообразии растений в экосистемах национального парка “Марий Чодра”. Йошкар-Ола. С. 132–137).
34. Водлазова С.В., Черемушкина В.А., Колегова Е.Б., Мяделец М.А. 2010. Онтогенез, структура ценопопуляций и эколого-ценотическая характеристика *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) в Хакасии – Растительные ресурсы. 46(1): 3–18.
35. Черемушкина В.А., Басаргин Е.А. 2011. Структура ценопопуляций степных длиннокорневищных растений – В сб.: Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всероссийской научной конференции. Т. 2. Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. СПб. С. 495–496. <https://docplayer.ru/55050727-Otechestvennaya-geobotanika-osnovnye-vehi-i-perspektivy.html>

Phytocenotic Characteristics, Ontogenetic Structure and Assessment of the State of *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) Coenopopulations in Siberia

V. A. Cheryomushkina^{a,*}, A. A. Guseva^a, N. I. Makunina^a, A. Yu. Astashenkov^a, G. R Denisova^a

^aThe Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

*e-mail: cher.51@mail.ru

Abstract—The ecological-phytocenotic tendency of the clonal species *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank in Asian Russia is characterized. The potential habitat of the species in the Altai-Sayan mountain region was identified. It was established that in the meadow and true steppe communities *S. scordiifolia* is found in a low abundance and very rarely occurs in steppe grass forests and steppe meadows. Eight coenopopulations from different habitats (steppe meadows, meadow and true steppes) were studied and found to be normal, stable, vegetatively incomplete. All coenopopulations are self-maintained exclusively by vegetative reproduction. Ecological density varies from 14 to 141 individuals per 1 m². The maximum density was observed in degraded steppe communities and in coenoses with abundant dead grass. Two types of ontogenetic spectra were revealed: left-sided with a maximum in the virginal or young generative groups and centered with a maximum in the mature generative group. Different types of spectrum are associated with the specific features of vegetative reproduction as well as soil sodding and anthropogenic load. The life-state of three coenopopulations was estimated. It was established that organismal and population indicators of *S. scordiifolia* coenopopulations are high or maximum in meadows and degraded true steppes, where the conditions could be considered as favourable for the studied species. In steppe meadows life-state indicators are lower and consequently conditions are less favorable *S. scordiifolia*.

Keywords: ontogenetic structure, ontogenetic spectrum, status assessment coenopopulations, *Scutellaria scordiifolia*, Lamiaceae

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (№ 01201255610) of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences and funded by RFBR grant supporting research project No. 18-04-00621.

REFERENCES

1. Peshkova G.A. 2010. [Daurian forest-steppe.]. Barnaul. 144 p. (In Russian)
2. Grubov V.I. 1982. [Key to the vascular plants of Mongolia]. Leningrad. 443 p. (In Russian)
3. Li Xi-wen, Ian C. Hedge. 1994. Lamiaceae. – In: Flora of China. Beijing, China. Vol.17. P. 75–103. <http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume17/Lamiaceae.published.pdf>
4. Doronkin V.M. 2012. [Family Lamiaceae Martinov, or Labiatae Juss. – In: Conspectus florae Rossiae asiaticae: plantae vascularares. Novosibirsk. P. 413–429. http://www.csbg.nsc.ru/uploads/sistematic/Conspect_Flora.pdf (In Russian)
5. Guseva A. 2018. Features of development of the clonal plant *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank (Lamiaceae) in Siberia. – BIO Web Conf. 11. 4 pages. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100019>
6. [Wild useful plants of Russia]. 2001. St. Petersburg. 663 p. (In Russian)
7. Chemesova I.I. 1993. [Flavonoids of *Scutellaria* L. species] – Rastitelnye resursy. 29(2): 89–99. (In Russian)
8. Malikov V.M., Yuldashev M.P. Penolic compounds of plant of the *Scutellaria* L. genus. Distribution, structure, and properties. 2002. – Chem Nat Compd. 38(4): 361–406. <https://doi.org/10.1023/A:1021638411150>
9. Dudetskaya N.A., Teslov L.S., Anisimova N.A. 2010. Flavonoid composition in species of *Scutellaria* (Lamiaceae) from Russia flora. – Rastitelnye resursy. 46(2): 159–174. (In Russian)

10. Karimov A.M., Botirov E.K. 2016. The structural diversity and state of knowledge of flavonoids of the genus *Scutellaria* L. – *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja*. 1: 5–28.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.201601962> (In Russian)
11. Olennikov D.N., Chirikova N.K. 2013. Phenolic compounds and cinnamamide from *Scutellaria scordiifolia*. – *Chem Nat Compd*. 49(1): 124–126.
<https://doi.org/10.1007/s10600-013-0528-x>
12. Keun-Dol Yook, Nayoung Ha. 2018. Effects of *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank extracts on biofilm formation and the activities of *Klebsiella pneumoniae*. – *Korean J Clin Lab Sci*. 50 (4): 438–443.
<https://doi.org/10.15324/kjcls.2018.50.4.438>
13. Sonoda M., Nishiyama T., Matsukawa Y., Moriyasua M. 2004. Cytotoxic activities of flavonoids from two *Scutellaria* plants in Chinese medicine. – *J Ethnopharmacol*. 91(1): 65–68.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2003.11.014>
14. [Tibetan Medicine of Buryats]. 2008. Novosibirsk. 323 p. (In Russian)
15. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. – *Ecol Model*. 190(3–4): 231–259.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
16. Ramenskij L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. 1956. [Ecological assessment of forage land by vegetation]. Moscow. 472 p. (In Russian)
17. [Plant coenopopulations (Basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russian)
18. Smirnova O.V., Toropova N.A. 2004. General concepts of population biology and plant ecology. – In: [East European forests: history in Holocene and modern times] Book 1. Moscow. P. 154–164.
http://rjce.ru/wp-content/uploads/2016/03/Kniga_1.pdf (In Russian)
19. Zhivotovskij L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. – *Russian Journal of Ecology*. 1: 1–5.
<https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
20. Odum E. 1986. [Ecology]. Vol. 2. Transl. form English. Moscow. 376 p. (In Russian)
21. Zaugolnova L.B., Denisova L.V., Nikitina S.V. 1993. Approaches to estimating state of plants coenopopulations. – *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. – 98(5): 100–108.
http://ashipunov.info/russian/journals/bmsn/ar-chive/moip_1993_098_5.djvu (In Russian)
22. Zaugolnova L.B. 1994. Struktura populjacij semennyh rastenij i problemy ih monitoringa: dis. ... d-ra. biol. nauk v forme nauchnogo doklada [Structure of seed plant population and their monitoring: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 70 p. (In Russian)
23. Makunina N.I. 2016. The forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altai-Sayan mountain system. Novosibirsk. 183 p.
http://ashipunov.info/shipunov/school/books/makunina2016_rastit_lesost_zap_sib_ravn.djvu (In Russian)
24. Dulepova B.I. 1993. The steppes of the mountain forest-steppe of Dauria and their dynamics. Chita. 395 p. (In Russian)
25. [Synopsis of the Yakutian flora: Vascular plants]. 2012. Novosibirsk. 272 p. (In Russian)
26. Gogoleva P.A., Mirkin B.M., Kononov K.E., Mironova S.I. 1987. [Syntaxonomy and symphytosociology of alas vegetation in Central Yakutia]. Irkutsk. 176 p. (In Russian)
27. [Flora of the Russian Far East: Additions and changes to the publication “Vascularplants of the Soviet Far East”]. 2006. T.1–8. (1985–1996). 456 p. (In Russian)
28. [Flora of Yakutia: Geographical and environmental aspects]. 2010. Novosibirsk. 192 p. (In Russian)
29. Kuminova A.V. 1960. [Vegetation cover of Altai]. Novosibirsk. 449 p. (In Russian)
30. Eckert C.G. 2002. The loss of sex in clonal plants. – *EVOL ECOL*. 15: 501–520.
<https://doi.org/10.1023/A:1016005519651>
31. Herben T., Šerá B., Klimešová J. 2015. Clonal growth and sexual reproduction: tradeoffs and environmental constraints. – *OIKOS*. 124: 469–476.
<https://doi.org/10.1111/oik.01692>
32. Smirnova O.V. 1987. [The structure of deciduous forests hreabaceous cover o]. Moscow. 206 p. (In Russian)
33. Polyanskaya T.A. 2005. [*Trientalis europaea* L.] – In.: [Plant biodiversity in ecosystems of “Mariy Chodra” state park]. Yoshkar-Ola. P. 132–137. (In Russian)
34. Vodolazova S.V., Cheryomushkina V.A., Kolegova E.B., Myadelets M.A. 2010. [Ontogenesis, structure of coenopopulation and ecological-coenotic characteristic of *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) in Khakasia] – *Rastitelnye resursy*. 46(1): 3–16. (In Russian)
35. Cheryomushkina V.A., Basargin E.A. 2011. Struktura tsenopopulyatsiy stepnykh dlinnokornevishchnykh rasteniy [The structure of coenopopulations of steppe long-rhizome plants] – In: [National geobotany: Major milestones and perspectives. T. 2. Structure and dynamics of plant communities. Ecology of plant communities]. St-Petersburg. P. 495–496.
<https://docplayer.ru/55050727-Otechestvennaya-geobotanika-osnovnye-vehi-i-perspektivy.html> (In Russian)