

УДК 581.52

DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-62-69

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SCUTELLARIA* В РАЗНЫЕ ГОДЫ

© 2025 А.А. Гусева^{1,2,*}, В.А. Черемушкина^{1,**}

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

²Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 1, Новосибирск, 630090

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

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

Аннотация. Изучена численность, экологическая плотность и онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria tuvensis* Juz. и *S. grandiflora* Sims в разные годы. В 2012 году в ЦП 1, 4 и 5 формируется левосторонний спектр, в ЦП 2 – правосторонний с пиком на старых генеративных особях, а в ЦП 3 – центрированный. В 2021 году во всех ЦП формируется левосторонний спектр, в ЦП 1, 2, 4 установлено достоверное увеличение числа особей прегенеративного периода и молодого генеративного состояния. Увеличение числа молодых особей происходит в результате увеличения количества осадков в регионе. В сообществах в связи с уменьшением выпаса отмечено увеличение общего проективного покрытия (ОПП). В ЦП 1, 2, 4 и 5 установлена отрицательная корреляция между ОПП и экологической плотностью особей, чем выше ОПП, тем меньше особей *Scutellaria*. Установлено, что особи *S. grandiflora* и *S. tuvensis* не встречаются на площадках с ОПП выше 40%.

Ключевые слова: численность, экологическая плотность, структура ценопопуляций, *Scutellaria*, мониторинг, Республика Тыва.

Поступила в редакцию: 30.07.2025. **Принято к публикации:** 30.08.2025.

Для цитирования: Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2025. Структура ценопопуляций двух видов рода *Scutellaria* в разные годы. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(3): 62–69. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-62-69

ВВЕДЕНИЕ

Республика Тыва расположена в центре Евразийского материка на территории со сложным рельефом. Климат резко континентальный, зима суровая, лето жаркое. Территория находится в условиях умеренного и недостаточного увлажнения. В зимний период Тыва находится в зоне обширного и устойчивого Восточно-Сибирского антициклона. Особенности рельефа и атмосферных процессов оказывают существенное влияние на темпы изменения климата (Andreichik, 2005). В целом на территории Тывы за последние 60 лет отмечается рост среднегодовой температуры воздуха на 2.7–4.2 °С, при этом среднегодовая глобальная приземная температура увеличилась на 0.6 °С (Climate..., 2001). Осадки по территории и по сезонам распределены неравномерно, отмечается рост частоты катастрофических природных явлений и рост аридизации в котловинах Тывы (Chernousenko, 2022). Реакция растений на возможные климатические изменения является одной из проблем современной экологии. На территории Тывы произрастает два вида рода *Scutellaria*, формирующих жизненную форму прямостоячего полукустарничка. *S. tuvensis* и *S. grandiflora* обитают в сходных местообитаниях. Так *S. tuvensis* произрастает в сухих и опустыненных степях, распространенных в котловинах и окружающих их низкогорьях, встречается на каменисто-щебнистой почве, галечниках, крупнокаменистых осыпях. Ареал *S. grandiflora* охватывает центральную и юго-восточную часть Российского Алтая, Западную Тыву, Монгольский и Гобийский Алтай (Kamelin, Gubanov, 1989; Zuev, 1997). В Тыве вид встречается в петрофитных вариантах мелкодерновинных степей (Sobolevskaya, 1950; Ershova, Namzalov, 1985). Сравнение изменений популяционных

показателей близкородственных видов на разных отрезках времени в быстро меняющихся условиях среды обитания позволит выявить закономерности их приспособления, оценить и прогнозировать состояние популяций.

Цель данного исследования – выявить общие закономерности развития ценопопуляций двух видов рода *Scutellaria* в условиях изменяющегося климата.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В разных эколого-ценотических условиях Тывы исследовано 5 ценопопуляций двух видов рода *Scutellaria*: 3 ценопопуляции *S. tuvensis* и 2 *S. grandiflora*. Исследование проводилось в 2012 и в 2021 гг., ЦП 3 также изучена в 2009 году.

Ранее нами был изучен и подробно описан морфогенез обоих видов (Cheryomushkina, Guseva, 2017; Guseva, Cheryomushkina, 2017).

Для характеристики климатических условий использованы данные метеостанций с сайта <https://tr5.ru>, международный код станции 36078 – Тэли (ЦП 4, 5), 36307 – Эрзин (ЦП 2, 3) и 36096 – Кызыл (ЦП 1).

Геоботанические описания выполнены по стандартной методике (Korchagin, 1964). Видовые названия растений уточнены согласно The International Plant Names Index (<https://powo.science.kew.org>).

Численность (N) особей ценопопуляции рассчитывалась как отношение числа всех особей вида к площади занимаемого ценопопуляцией пространства. Экологическая плотность ($P_{эк}$) особей установлена исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1986). 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 выборок показал, что часть изученных параметров характеризуются ненормальным распределением. В связи с этим данные сравнивались вычислением непараметрического U-критерия Манна-Уитни (U) (уровень значимости $p < 0.05$) и непараметрического критерия Краскела-Уоллиса (H) (уровень значимости $p < 0.05$). Для изучения взаимосвязи между показателями экологической плотности и общего проективного покрытия (ОПП) применили коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0.05$) (Siegel, Castellan, 1988). Статистический анализ проведен с использованием программного пакета Statistica 10 (StatSoft Inc., OK, USA).

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проведен по общепринятым методикам (Rabotnov, 1950; Tsenoropulyatsii..., 1976; 1988). Закладывались трансекты шириной 1 м, длиной 10 м. На каждом 1 м² учтены особи каждого онтогенетического состояния, установлено общее проективное покрытие (ОПП, %) и проективное покрытие (ПП, %) особей *S. grandiflora*. В ценопопуляциях определялось онтогенетическое состояние 298–420 особей. Онтогенетический спектр рассмотрен как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей (Uranov, 1975; Tsenoropulyatsii..., 1976, 1988).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Многие исследователи отмечают, что с 2010 г. по настоящее время в Тыве происходит увеличение температуры воздуха и количества выпадающих осадков (Kanzuyaa et al., 2021; Mordkovich et al., 2022). Анализ погодных показателей в местах сбора материала согласуются с этими данными, с 2012 по 2021 годы тренд на увеличение количества осадков и температуры установлен во всех исследуемых районах (рис.). Рассматривая отдельно температуру и влажность в весенне-летний период (с апреля по август) отметили некоторые особенности 2012 и 2021 гг. Весна 2012 года была теплой во всех изученных районах. Июнь 2012 г. войдет в историю как один из самых жарких месяцев, по сравнению с периодом 1975–2006 гг. значения средней температуры в июне увеличились на 2.88°C (Kuular, 2015). Рекордное тепло установлено на станции Эрзин, средняя максимальная температура июня достигала здесь 35.4°C. Июль 2012 г. также был одним из самых теплых месяцев: среднемесячная температура в июле по сравнению с периодом 1975–2006 гг. повысилась на 1.17°C. В 2012 г. за весенне-летний период выпало от 155 до 188 мм осадков. Основной вклад осадков пришелся на август. В августе увеличилось число случаев выпадения сильных ливневых осадков.

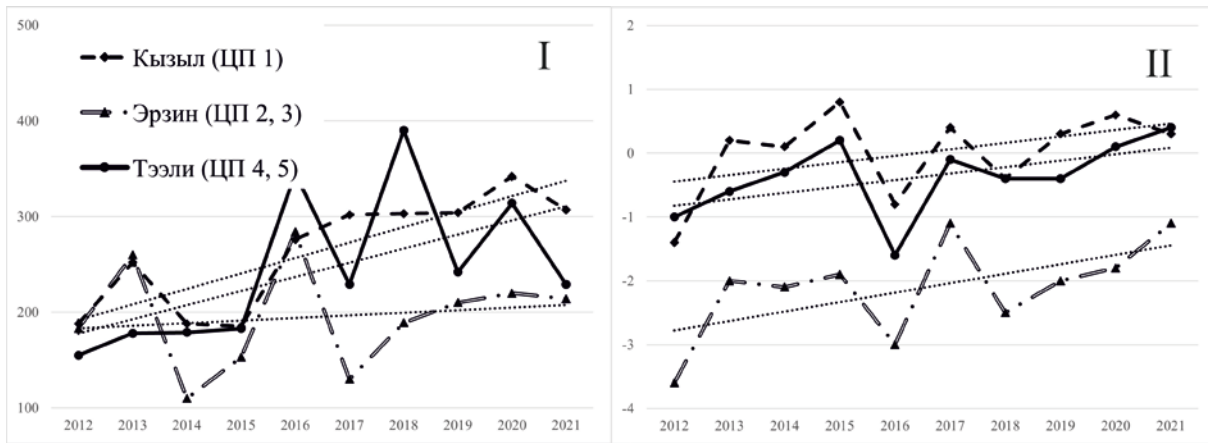


Рис. I – влажность воздуха, миллиметрах; **II** – среднегодовая температура воздуха; – линии тренда.

Fig. I – air humidity, millimeters; **II** – average annual air temperature; – trend lines.

В 2021 году по сравнению с 2012 г. апрель был теплый, но сухой ($T +5.7$; RRR 8 мм), май холодный, отклонение от нормы $-1.3 - -1.0$ °, при этом осадков выпало 241%–412% от нормы. Летние месяцы были прохладными, только в июле отмечено незначительное положительное отклонение от нормы. В зависимости от района в 2021 году выпало от 214 до 307 мм осадков, большая их часть в августе. В июле и августе количество выпавших осадков превышало норму (137–214% соответственно).

Онтогенетическая структура изученных ценопопуляций отличается разнообразием. В разных местообитаниях формируется три типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний. В 2012 году в ЦП 1, 4 и 5 спектр левосторонний, ЦП 2 – правосторонний с пиком на старых генеративных особях, в ЦП 3 – центрированный. Динамические изменения произошли в ЦП 2 и 3. В 2021 году во всех ЦП формируется левосторонний спектр. Возобновление в ценопопуляциях *S. grandiflora* и *S. tuvensis* происходит только семенным путем. Формирование левостороннего спектра во всех ценопопуляциях связано с хорошим семенным возобновлением и определяется погодными условиями: ранняя теплая весна и не засушливое начало лета, которые все чаще отмечаются в регионе благоприятно сказываются на прорастании семян и дальнейшем развитии молодых растений. Так в ЦП 1, 2, 4 при сравнении числа особей разных онтогенетических групп (непараметрический U-критерия Манна-Уитни) отмечается достоверное увеличение отдельных фракций прегенеративного периода и молодого генеративного состояния (ЦП 1 – j, v, g1; ЦП 2 – j, im, v; ЦП 4 – im, v, g1).

В изученных сообществах с 2012 по 2021 год отмечено уменьшение пастбищной нагрузки. В последнее время на территории Республика Тыва из-за сокращения поголовья скота на бывших пастбищах наблюдаются восстановительные процессы (Steppes..., 2002; Sambuu, 2016). В совокупности с увеличением количества осадков в весенне-летний период в большинстве изученных сообществ отмечается увеличение ОПП (ЦП 1, 2, 4, 5) (табл.). В этих ценопопуляциях установлена отрицательная корреляция между ОПП и экологической плотностью особей (ЦП 1 $r = -0.5$; ЦП 2 $r = -0.7$; ЦП 4 $r = -0.6$; ЦП 5 $r = -0.5$), чем выше ОПП, тем меньше особей *Scutellaria*. Установлено, что особи *S. grandiflora* и *S. tuvensis* не встречаются на площадках с ОПП выше 40%. Например, в ценопопуляциях *S. grandiflora* в ЦП 4 при сравнении числа особей на площадках с разным ОПП (непараметрический критерий Краскела–Уоллиса) выявлены статистически значимые различия (уровень статистической значимости <0.05) между следующими группами: ОПП10% / ОПП30% и ОПП20% / ОПП30%. Наибольшее число особей на площадке с ОПП 10–20% (11 и 9.15 особей на m^2 соответственно). На площадках с ОПП 30% численность резко падает до 2.3 особей на m^2 . Численность во всех изученных ценопопуляциях достоверно не меняется в разные годы.

Таблица. Характеристика местообитаний *Scutellaria tuvensis* и *S. grandiflora***Table.** Characteristics of *Scutellaria tuvensis* and *S. grandiflora* habitats

№ ЦП/СР, год/year	Местообитание/ Habitat	Сообщество/ Community	Доминанты/ Dominants	ОПП/ TPC, %
ЦП 1 2012 2021	полузакрепленная крупнощербнистая осыпь	опустыненная полынная степь	<i>Caragana pygmaea</i> (L.) DC., <i>C. bungei</i> Ledeb., <i>Atraphaxis</i> <i>laetevirens</i> (Ledeb.) Jaub. et Spach, <i>Ephedra monosperma</i> J.G.Gmel. ex C.A.Mey., <i>Artemisia frigida</i> Willd., <i>Vicia</i> <i>costata</i> Ledeb.	25 40
ЦП 2 2012 2012	конус выноса	полынно- ковыльная степь	<i>Stipa orientalis</i> Trin., <i>Artemisia frigida</i> , <i>Agropyron</i> <i>cristatum</i> (L.) Gaertn., <i>Cymbaria daurica</i> L., <i>Vicia</i> <i>costata</i> , <i>Crepidiastrum</i> <i>tenuifolium</i> (Willd.) Sennikov, <i>Allium austrosibiricum</i> N. Friesen	10 20
ЦП 3 2009 2012 2021	галечник в долине реки	несформированное сообщество	<i>Caragana bungei</i> , <i>Asterothamnus poliifolius</i> Novopokr., <i>Crepidiastrum</i> <i>akagii</i> (Kitag.) J.W.Zhang & N.Kilian, <i>Vincetoxicum</i> <i>sibiricum</i> (L.) Decne., <i>Scutellaria tuvensis</i> , <i>Panzerina</i> <i>lanata</i> (L.) Soják	10 15 5
ЦП 4 2012 2021	крутой мелкоземистый склон, покрытый крупнообломочным щебнем	разнотравно- пырейно- холоднополынная степь	<i>Gypsophila patrinii</i> Ser., <i>Artemisia frigida</i> , <i>Elytrigia</i> <i>geniculata</i> (Trin.) Nevski, <i>Poa</i> <i>botryoides</i> (Trin. ex Griseb.) Kom., <i>Aster alpinus</i> L., <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	25 40
ЦП 5 2012 2021	сай, покрытый мелкой галькой и крупными камнями	мелкодерновинно- полынная степь	<i>Artemisia frigida</i> , <i>A.</i> <i>stechmanniana</i> Besser, <i>Poa</i> <i>botryoides</i> , <i>Gypsophylla</i> <i>patrinii</i> , <i>Galium verum</i> L. с участием <i>Atraphaxis pungens</i> (Bieb.) Jaub. et Spach и <i>Caragana pygmaea</i> .	20 40

ЦП 3 сильно отличается от других ЦП по изменению показателей ОПП, численности и экологической плотности, это связано с особенностями расположения этой ценопопуляции на галечнике вдоль реки. В последнее время здесь в связи с изменением климата часто случаются паводки, в результате которых большая часть особей смывается водными потоками. Последствия паводков приводят к волнообразным изменениям численности (2009 г. – 5.9 особи на м², 2012 г. – 2.8 особи на м², 2021 г. – 4 особи на м²) и экологической плотности (2009 г. – 6.2 особи на м², 2012 г. – 3.2 особи на м², 2021 г. – 4.5 особи на м²) особей *S. tuvensis*. При этом особенности развития этого вида на галечнике (онтогенез особей проходит быстрее, чем в других местообитаниях и длится 7–10 лет, пропуски имматурного и виргинильного состояний и переход особей из ювенильного сразу в молодое генеративное состояние, длительное зрелое генеративное) позволяют быстро восстанавливать численность и онтогенетический состав популяции.

Несмотря на увеличение количества осадков за последние 15 лет, в целом, по прогнозам, тренд в сторону аридизации (увеличение температуры воздуха и уменьшение количества осадков) в условиях Тывы будет сохраняться (Regional..., 2001; Andreichik, 2012). Преобладание особей в левой части спектра является закономерным явлением, связанным с увеличением количества осадков. В дальнейшем, в условиях нарастающей аридизации главным фактором, влияющим на численность популяций *Scutellaria* будет общее проективное покрытие в сообществе, которое увеличивается в связи с уменьшением выпаса на территории Тывы (Sambu, 2022). Для прогнозирования дальнейшего развития ценопопуляций видов рода *Scutellaria* в процессе изменения сообществ необходимо продолжать отслеживать изменения показателей численности, экологической плотности и онтогенетической структуры. В отдельных работах, посвященных видам, произрастающим на территории Тывы в сходных со *S. grandiflora* и *S. tuvensis* условиях, выявлена зависимость численности и экологической плотности особей от ОПП в сообществе. При увеличении ОПП в сообществах с 50–70% до 70–90% показатели численности и экологической плотности *Dracocephalum fruticulosum* Steph. резко снижаются в 3–6 раз (Denisova et al., 2022). Можно предположить, что увеличение общего проективного покрытия в сообществах со *Scutellaria* также в дальнейшем может привести к снижению их численности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с изменением погодных условий и уменьшением пастбищной нагрузки в изученных сообществах отмечается увеличение ОПП. Изучение ценопопуляций разных видов рода *Scutellaria* показало, что на данном этапе восстановления сообщества экологическая плотность особей *S. grandiflora* и *S. tuvensis* увеличивается, это происходит за счет растений прегенеративного и молодого генеративного состояний. Улучшение режима увлажнения и закрепление субстрата способствуют созданию благоприятных условий для прорастания семян и сохранения молодых растений в ценопопуляциях. В то же время увеличение общего проективного покрытия сообществ отрицательно коррелирует с экологической плотностью особей, что в дальнейшем может привести к снижению численности особей в популяциях. В целом изученные ценопопуляции на данном этапе развития сообществ нормальные, устойчивые, в дальнейшем необходимо отслеживать изменения в ценопопуляциях *S. grandiflora* и *S. tuvensis* для выявления адаптаций к меняющимся условиям обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9, а также при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках проекта государственного задания № FSUS-2024-0024.

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.
- [Chernousenko] Черноусенко Г. И. 2022. Засоленные почвы котловин юга Восточной Сибири. М. 480 с.
- [Cheryomushkina, Guseva] Черемушкина В.А. Гусева А.А. 2017. Морфогенез *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций. — Растительные ресурсы. 53(3): 380–393.
- 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.
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2022. Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticulosum* Stephan (Lamiaceae,

- Magnoliopsida) in Tuva. — Biology Bulletin. 49(10): 1983–1988. <https://doi.org/10.1134/s106235902210034x>.
- [Ershova] Ершова Э.А., Намзалов Б.Б. 1985. Степи. — В кн.: Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск. С. 119–154.
- [Guseva, Cheryomushkina] Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2017. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 122(2): 68–77.
- [Kamelin, Gubanov] Камелин Р.В., Губанов И.А. 1989. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. в Монголии. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. 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). URL: <https://moluch.ru/archive/347/78114/> (дата обращения: 02.07.2025).
- [Kuular] Куулар Х.Б. 2015. Особенности климата Республики Тыва во второй половине XX и в XXI веке. — Метеорология и гидрология. 1: 51–57.
- [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.
- [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. Москва. 125 с.
- [Sambuу] Самбуу А.Д. 2016. Изменение растительного покрова Тувы под влиянием социально-экономического фактора. — В кн.: Материалы 1-й Международной конф. «Сохранение разнообразия растительного мира Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии: история, современность, перспективы». Кызыл. С. 129–135.
- [Sambuу] Самбуу А.Д. 2022. Устойчивое развитие Республики Тыва в условиях изменения климата. — В кн.: Сборник материалов всерос. конф. «Изменения климата и углеродная нейтральность: вызовы и возможности». Ханты-Мансийск. С. 102–106.
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York. 312 p.
- [Sobolevskaya] Соболевская К.А. 1950. Растительность Тувы. Новосибирск. 139 с.
- [Steppes...] Степи Центральной Азии. 2002. Новосибирск. 299 с.
- [Tsenoropulyatsii...] Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Tsenoropulyatsii...] 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.
- [Zuev] Зуев В.В. 1997. 3. *Scutellaria* L. – Шлемник. — В кн.: Флора Сибири. Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae). Т. 11. Новосибирск. С. 161–165.

THE STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF TWO SPECIES OF THE GENUS *SCUTELLARIA* IN DIFFERENT YEARS

© 2025 A.A. Guseva^{1,2,*}, V.A. Cheryomushkina^{1,**}

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

^bNovosibirsk State University
1, Pirogova Str., Novosibirsk, 630090, Russia

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

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

Abstract. The abundance, ecological density, and ontogenetic structure of the coenopopulations of *Scutellaria tuvensis* and *S. grandiflora* in different years have been studied. In 2012, a left-sided spectrum was formed in coenopopulations (CP) 1, 4, and 5, in CP 2 it was right-sided with a peak in old generative individuals, and in CP 3 it was centered. In 2021, a left-sided spectrum is formed in all CP, and a significant increase in the number of individuals of the pregenerative period and the young generative state has been established in CP 1, 2, and 4. The increase in the number of young individuals occurs as a result of increased rainfall in the region. In communities, due to a decrease in grazing, there was an increase in total projective cover (TPC). In CP 1, 2, 4, and 5, a negative correlation was found between TPC and the ecological density of individuals; the higher the TPC, the fewer *Scutellaria* individuals. It was found that individuals of *S. grandiflora* and *S. tuvensis* are not found at sites with TPC above 40%.

Key words: abundance, ecological density, coenopopulation structure, *Scutellaria*, monitoring, Republic of Tuva.

Submitted: 30.07.2025. **Accepted for publication:** 30.08.2025.

For citation: Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2025. The structure of coenopopulations of two species of the genus *Scutellaria* in different years. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(3): 62–69 DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-62-69

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) № AAAA-A21-121011290026-9, also supported by Ministry Education and Science of Russian Federation (project №. FSUS-2024-0024).

REFERENCES

- Andreychik M.F. 2005. Zagryaznenie atmosfery, pochv 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.).
- Chernousenko G.I. 2022. Saline soils of depressions in the south of Eastern Siberia. Moscow. 480 p. (In Russ.).
- 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.
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2017. Morphogenesis of *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) and ontogenetic structure of its coenopopulations. — Rastitelnye resursy. 53(3): 380–393. (In Russ.).
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2022. Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticulosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) in Tuva. — Biology Bulletin. 49(10): 1983–1988. <https://doi.org/10.1134/s106235902210034x>.
- Ershova E.A., Namzalov B.B. 1985. Stepi [Steppes]. — In: Rastitel'nyi pokrov i estestvennye kormovye ugod'ya Tuvinskoi ASSR. Novosibirsk. P. 119–154. (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.).
- 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. — Molodoi uchenyi. 5(347). (In Russ.). <https://moluch.ru/archive/347/78114/> (accessed: 02.07.2025). (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.).
- Mordkovich V.G., Dudko R. Ju., Khudyaev 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*. T. 2. Moscow. 209 p. (In Russ.).
- 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: Altaj-Sayanskij region [Regional climate change and threat to ecosystems: Altai-Sayan region]. 2001. Moscow. 125 p. (In Russ.).
- Sambuu A.D. 2016. Izmenenie rastitel'nogo pokrova Tuvy pod vliyaniem sotsial'no-ehkonomicheskogo faktora [Vegetation change in Tuva under the influence of the socio-economic factor]. — In: *Sokhranenie raznoobraziya rastitel'nogo mira Tuvy i sopredel'nykh regionov Tsentral'noi Azii: istoriya, sovremennost', perspektivy*. Materialy 1-i Mezhdunarodnoi konf. Kyzyl. P. 129–135. (In Russ.).
- Sambuu A.D. 2022. Ustoichivoe razvitie Respubliki Tyva v usloviyakh izmeneniya klimata [Sustainable development of the Republic of Tyva in the context of climate change]. — In: *Izmeneniya klimata i uglerodnaya neitral'nost': vyzovy i vozmozhnosti*. Sbornik materialov vseros. konf. Khanty-Mansiisk. P. 102–106. (In Russ.).
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. New York. 312 p.
- Sobolevskaya K.A. 1950. *Rastitel'nost' Tuvy* [Vegetation of Tuva]. Novosibirsk. 139 p. (In Russ.).
- Stepi Tsentral'noi Azii. 2002. [Steppes of Inner Asia]. Novosibirsk. 299 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rastenii (oчерki populiatsionnoi biologii) 1988. [Cenopopulations of Plants (Essays on Population Biology)]. Moscow. 216 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura) 1976. [Cenopopulations of Plants (Basic concepts and structure)]. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Uranov A. A. 1975. The age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. — *Biological sciences*. 2: 7–34. (In Russ.).
- Zuev V.V. 1997. Shlemnik L. — *Scutellaria L.* — In: *Flora of Siberia. Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae)*. T. 11. Novosibirsk. P. 161–165. (In Russ.).