На правах рукописи

ГУСЕВА Александра Алексеевна

МОРФОГЕНЕЗ ВИДОВ РОДА SCUTELLARIA L. И СТРУКТУРА ИХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В СИБИРИ

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Черемушкина Вера Алексеевна.

Официальные оппоненты: Савиных Наталья Павловна
доктор биологических наук, профессор,
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Вятский государственный университет», профессор;

Гуреева Ирина Ивановна
доктор биологических наук, профессор,
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», профессор.

Ведущая организация – Московский педагогический государственный университет (МПГУ, г. Москва).

Защита диссертации состоится «28» мая 2019 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саде СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383) 330-19-86.

E-mail: botgard@ngs.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саде СО РАН. Сайт в Интернете: http://csbg.nsc.ru.

Автореферат разослан « » _____2019 года

Ученый секретарь диссертационного совета, доктор биологических наук Елена Петровна Храмова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В настоящее время биоморфологические и популяционные исследования широко применяются для решения вопросов сохранения биоразнообразия, структура которого предполагает 3 основных компонента: разнообразие таксонов, сообществ и жизненных форм (Криволуцкий, 1999; Павлинов, 2001). Использование знаний о многообразии жизненных форм требует их классификации и подробного описания становления в онтогенезе. Анализ биоморфологического разнообразия растений проводится в таксонах разного ранга: в семействах *Poaceae* Barnhart (Серебрякова, 1971), *Ranunculaceae* Juss. (Барыкина, 1995), *Pyrolaceae* (Бобров, 2009), *Apiaceae* Lindl. (Петрова, 2016), родах *Hedysarum* L. (Гатцук, 1970), *Allium* L. (Черемушкина, 2004), *Saxifraga* L. (Жмылев, 2004), *Salvia* L. (Байкова, 2006), *Veronica* L. (Савиных, 2006), *Agrostis* L. (Курченко, 2010) и др. Такой подход дает возможность проследить преобразование морфологических структур, выявить механизмы адаптации растений к различным эколого-фитоценотическим условиям и определить способы их сохранения.

Scutellaria L. – крупный полиморфный род в семействе *Lamiaceae*. Виды, распространенные в Сибири, произрастают в широком диапазоне местообитаний: от заболоченных и сырых лугов на равнине до каменистых склонов и скал в высокогорье. Биоморфология рода изучена слабо (Нухимовский, 2002; Недосекина, Агафонов, 2006; Небайкина, 2010, 2011). Исследования, касающиеся структурно-функциональных особенностей видов рода, отсутствуют. Структура ценопопуляций изучена только у используемого в народной и официальной медицине *S. baicalensis* Georgi (Банаева, 1994; Бухашеева и др., 2007; Пузырькина и др, 2011; Шишмарев, 2012; Санданов и др., 2017). В поисках новых источников сырья с аналогичными фармакологическими свойствами активно исследуются биологически активные вещества сибирских видов рода (Маликов, Юлдашев, 2002; Awad, Arnason et al., 2003; Raccuglia, Bellone et al., 2010; Дудецкая и др, 2011; Han, Ren et al., 2018; Chen et al., 2018). В связи с этим необходимо оценить состояние ценопопуляций еще не изученных видов и выявить механизмы их устойчивого положения в ценозах.

Цель работы – изучение биоморфологических особенностей видов рода *Scutellaria* L. на территории Сибири и выявление закономерностей устойчивого существования их ценопопуляций в различных эколого-фитоценотических условиях.

Задачи:

1. Выявить биоморфологическое разнообразие сибирских видов рода.
2. Классифицировать жизненные формы видов рода *Scutellaria* в Сибири.
3. Описать особенности онтоморфогенеза видов рода *Scutellaria* разных жизненных форм.
4. Изучить онтогенетическую структуру ценопопуляций видов разных жизненных форм.
5. Выявить организменные и популяционные адаптации видов рода *Scutellaria* к разным эколого-фитоценотическим условиям.

Научная новизна. Впервые изучены жизненные формы 11 видов рода *Scutellaria* в Сибири, предложена их классификация, включающая полудревесные и травянистые жизненные формы. Впервые для видов рода *Scutellaria* описано 8 путей морфогенеза и 6 типов онтогенеза. Выявлены особенности онтогенетической структуры ценопопуляций видов рода в разных эколого-фитоценотических условиях, для

отдельных видов установлено формирование нескольких типов спектра, их разнообразие определяется эколого-фитоценотическими условиями. Впервые выявлены организменные и популяционные адаптации видов рода *Scutellaria* в Сибири, которые проявляются на организменном уровне в виде разнообразия жизненных форм, морфологических структур, хода морфогенеза и размерных характеристик особей, а на популяционном уровне в изменении параметров плотности, типа пространственной структуры, темпов развития и способов самоподдержания ценопопуляций.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют представления о жизненных формах, морфогенезе, структуре ценопопуляций и адаптации видов рода *Scutellaria* к разным условиям обитания и могут быть использованы в решении вопросов эволюционной и экологической морфологии растений. Результаты исследования структуры ценопопуляций видов рода позволяют оценить их реальное состояние в естественных условиях произрастания и прогнозировать их изменения под действием факторов окружающей среды. На основе полученных данных возможна разработка научно обоснованных подходов к рациональному использованию ценопопуляций видов рода *Scutellaria*. Также результаты настоящего исследования могут использоваться в учебных курсах «Ботаника. Анатомия и морфология растений», «Популяционная биология растений» и полевых практиках студентов.

Положения, выносимые на защиту.

1. Формирование разнообразных жизненных форм в роде *Scutellaria* на территории Сибири связано с изменением типа побегов, их структурно-функциональной организации, положения зоны возобновления относительно субстрата и появлением новых или выпадением морфологических структур в онтогенезе при освоении видами новых местообитаний.
2. Устойчивость ценопопуляций изученных видов обеспечивается адаптациями организменного и популяционного уровней. На организменном уровне адаптации проявляются в виде разнообразия жизненных форм, морфологических структур, хода морфогенеза и размерных характеристик особей, а на популяционном уровне в виде изменения параметров плотности, типа пространственной структуры, темпов развития и способов самоподдержания.

Апробация результатов. Результаты исследования были представлены на международных конференциях «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011); «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2013); «Modern Phytomorphology» (Львов, 2013); «Современные тенденции в изучении флоры Казахстана и ее охрана» (Алма-Ата, 2014); по экологической морфологии растений (Москва, 2014); «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2015); Ботанической Конференции молодых ученных (Санкт-Петербурге, 2015, 2018); «Инновационные подходы к сохранению биоразнообразия» (Баку, 2016); Всероссийской школе-семинаре «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012); научной конференции с международным участием «Современные проблемы биоморфологии» (Владивосток, 2017); IV (VI) Всероссийской молодежной конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2018).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ и 1 статья – в базе данных Web of Science.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы, включающего 335 источников, в том числе 63 на иностранном языке. Работа изложена на 234 страницах машинописного текста, содержит 47 рисунков и 35 таблиц. Все таблицы и рисунки выполнены автором.

Глава 1 **Представления о жизненных формах, морфогенезе и онтогенетической структуре ценопопуляций растений разных жизненных форм**

В главе обсуждаются основные сведения и разные подходы к трактовке термина «жизненная форма» (Культиасов, 1950; Scharfetter, 1953; Серебряков 1962; Зозулин, 1968; Голубев 1968, 1972, 1977; Серебрякова, 1980; Правдин 1986; Нухимовский, 1973, 1974, 1997; Кирпотин, 1999). Описаны направления изучения жизненных форм. Рассмотрены разные классификации жизненных форм (Высоцкий, 1915; Зозулин, 1961; Серебряков, 1962; Голубев, 1972; Смирнова и др., 1976; Смирнова, 1987; Нухимовский, 1997). Приведены подходы к выделению в теле растений отдельных структурно-биологических единиц (Серебрякова, 1952, 1962, 1964; Грудзинская, 1960; Troll, 1964; Halle, Oldeman, 1970; Михайлова, 1971; Гатцук, 1974, 1994; Мазуренко, Хохряков, 1977; Петухова, 1977; Серебрякова, Петухова, 1978; Hallé et. al., 1978; Серебрякова, Павлова, 1986; Бологова, 1993; Савиных, 2001, 2002, 2004, 2006; и др.). Описаны представления об онтогенетической структуре ценопопуляций растений разных жизненных форм (Работнов, 1950а; Смирнова, 1974, 1983, 1987; Уранов, 1975; Заугольнова, 1976; Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Заугольнова и др., 1998; Черемушкина, 2004).

Глава 2 **Объекты и методы исследования**

Объекты исследования. В разделе охарактеризованы ареал, экологическая приуроченность и жизненные формы 11 изучаемых видов рода *Scutellaria* L.

В настоящей работе мы придерживаемся подразделения сибирских видов рода, которое приведено в Конспекте флоры Азиатской России (Доронькин, 2012). Все сибирские виды отнесены к подроду *Scutellaria* и разделены на три секции: *Stachymacris* A. Hamilt, *Scutellaria*, *Lupulinaria* A. Hamilt. Для территории Сибири приводится 12 видов рода *Scutellaria* (Зуев, 1997; Доронькин, 2012). Изучение распространения этих видов показало, что *S. sieversii* Bunge ошибочно указывается для территории Сибири. Вид был описан А. А. Bunge по сборам К. А. Мейера из пустынных скалистых гор Аркаул, Доленкара и Чингизтау в Казахстане (Ledebour, 1830). Позднее, П. Н. Крылов (1937) в обработке рода для флоры Западной Сибири, характеризуя ареал, указал этот вид для «северо-восточной части Семипалатинской обл. и западной части Минусинского уезда (верховья р. Абакан по р.р. Карагай и Хемчик), Урянхайской земли, северо-западной Монголии (Монгольский Алтай) и Семиреченской области» (Крылов, 1937, с. 2301). Начиная с этого источника, указание на нахождение этого вида в Минусинской котловине продублировано С. В. Юзепчуком (1954) во «Флоре СССР», В. В. Зуевым (1997) во «Флоре Сибири» и В. М. Доронькиным (2012) в «Конспекте флоры Азиатской России». Тщательный анализ гербарного материала (LE, TK, NS, NSK, ALTB) не выявил гербарных образцов, собранных на территории бывшего Минусинского уезда. С территории Тувы (бывшая Урянхайская земля) был описан новый вид *S. tuvensis* Juz. В верховьях

р.р. Карагай и Хемчик встречается *S. grandiflora* Sims, а не *S. sieversii*. Собственные поиски этого вида в Хакасии (р. Абакан) также не оказались успешными, что дает основание исключить вид *S. sieversii* из списка флоры Сибири.

Методы исследования. Материал для изучения особенностей биоморфологии и онтогенетической структуры ценопопуляций видов был собран в ходе экспедиционных работ в разных районах Сибири: в Забайкальском, Алтайском, Красноярском краях, в Иркутской и Кемеровской областях, в Горном Алтае, Хакасии и Туве.

При характеристике жизненных форм видов рода *Scutellaria* основывались на эколого-морфологической концепции Варминга-Серебрякова (Warming, 1884; Серебряков, 1962,1964). Также использовались классификации Г. Н. Высоцкого (1915) и О. В. Смирновой (1987). При выделении полукустарниковой жизненной формы опирались на представления Л. Е. Гатцук (1974). В связи с использованием в работе классификации, основанной на особенностях хода морфогенеза, понятия «жизненная форма» и «биоморфа» в нашей работе не употребляются как синонимы. Для термина «жизненная форма» используется определение И. Г. Серебрякова, а под «биоморфой» мы понимаем тип биоморфы по классификации О. В. Смирновой (1987).

Изучение побегов основано на подходах И. Г. Серебрякова (1952, 1959, 1962), М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977) и Л. Е. Гатцук (1974). Структурно-функциональная зональность побегов дана по Т. И. Серебряковой и Л. В. Петуховой (1978), И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1990). При выделении основных структурных единиц у травянистых жизненных форм использовали иерархическую систему структурных единиц Л. Е. Гатцук (1994).

При описании онтоморфогенеза опирались на представления о фазах морфогенеза (Ценопопуляции растений, 1976; Серебрякова, 1980; Черемушкина, 2004; Черемушкина, Асташенков, 2014; Савиных, Черемушкина, 2015). Длительность жизни особей определяли по числу годичных приростов.

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950б; Ценопопуляции растений, 1976; 1988). Геоботанические описания были выполнены во всех сообществах, где изучалась онтогенетическая структура ценопопуляций видов, отмечали: видовой состав, общее проективное покрытие травостоя (ОПП,%), проективное покрытие вида (ПП,%), особенности субстрата, топографическое положение. Исследовано 35 ценопопуляций (ЦП) у 8 видов и учтено около 9000 особей. Тип ценопопуляции определен по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (1969) и классификации «дельта–омега» Л. А. Животовского (2001). Выделение элементарной демографической единицы (ЭДЕ) основано на представлениях О. В. Смирновой и Л. Б. Заугольновой (Заугольнова и др., 1993; Смирнова и др., 1993).

Глава 3 **Классификация жизненных форм видов рода *Scutellaria* в Сибири**

Использование современных представлений о жизненных формах растений в разных областях науки требует построения их классификации. На основании изучения 11 видов рода в природе, анализа гербарных образцов и литературных данных предложена система жизненных форм видов рода *Scutellaria* в Сибири, включающая полудревесные и травянистые жизненные формы (Гусева, Черемушкина, 2017б). Ведущими признаками при составлении системы были выбраны следующие: наличие одревесневших многолетних надземных осей, характер их нарастания и отмирания;

длительность жизни особей; особенности пространственной структуры особей; особенности укоренения осей; характер строения подземной сферы; тип побега.

Отдел 1. **Полудревесные**

Тип 1.1 Полукустарники

Класс 1.1.1 Моноцентрические

Группа 1.1.1.1. Прямостоячие

*подгруппа **а)** с ортотропными побегами (S. supina, S. altaica)* (рис.1,а)

Тип 1.2 Полукустарнички

Класс 1.2.1 Моноцентрические

Группа 1.2.1.1. Прямостоячие

*подгруппа **а)** с ортотропными побегами (S. grandiflora, S. supina)* (рис.1,в)

*подгруппа **б)** с анизотропными побегами (S. tuvensis)* (рис.1,б)

Класс 1.2.2. Неявнополицентрические

Группа 1.2.2.1. Стелющиеся с ксилоризомами

*подгруппа **а)** с ортотропными и анизотропными побегами (S. mongolica)* (рис.1,г)

Отдел 2. **Наземные травы**

Тип 2.1 Поликарпические травы

Класс 2.1.1. Моноцентрические

Группа 2.1.1.1. Стержнекорневые

*подгруппа **а)** с ортотропными побегами (S. baicalensis)* (рис.1,ж)

*подгруппа **б)** с ортотропными и анизотропными побегами (S. grandiflora, S. supina)* (рис.1,д)

Класс 2.1.2. Явнополицентрические

Группа 2.1.2.1. Длиннокорневищно-стержнекорневые

*подгруппа **а)** с ортотропными и анизотропными побегами (S. supina)* (рис.1,е)

Группа 2.1.2.2. Длиннокорневищные

*подгруппа **а)** с анизотропными побегами (S. galericulata* и *S. hastifolia)* (рис.1,з)

*подгруппа **б)** с анизотропными и плагиотропными побегами (S. ikonnikovii)* (рис.1,и)

*подгруппа **в)** с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами (S. dependens)* (рис.1,к)

Группа 2.1.2.3. Столонообразующие

*подгруппа **а)** с анизотропными побегами (S. scordiifolia, S. galericulata)* (рис.1,л).

Анализ распределения 11 описанных жизненных форм показал, что среди видов, произрастающих в Сибири, встречаются полудревесные и травянистые жизненные формы (4 и 7 ЖФ соответственно).

Распределение жизненных форм по секциям внутри рода выглядит следующим образом. Виды секции *Scutellaria* (*S. galericulata, S. hastifolia, S. scordiifolia, S. dependens* и *S. ikonnikovii*) формируют только травянистую жизненную форму. Единственный представитель секции *Stachymacris* в Сибири *S. baicalensis* формирует также травянистую жизненную форму. Виды секции *Lupulinaria* (*S. tuvensis, S. altaica, S. grandiflora, S. mongolica* и *S. supina*) в основном представлены полукустарничковой жизненной формой.

У трех видов, произрастающих на территории Сибири, выявлена лабильность жизненной формы в разных эколого-фитоценотических условиях. У особей *S. galericulata* формируются 2 травянистые жизненные формы (длиннокорневищная и столонообразующая), у особей *S. grandiflora*: травянистая (стержнекорневая) и

полудревесная (полукустарничковая), а у особей *S. supina* развиваются 4 жизненные формы: полудревесные – полукустарник и полукустарничек, травянистые – стержнекорневая и длиннокорневищно-стержнекорневая.

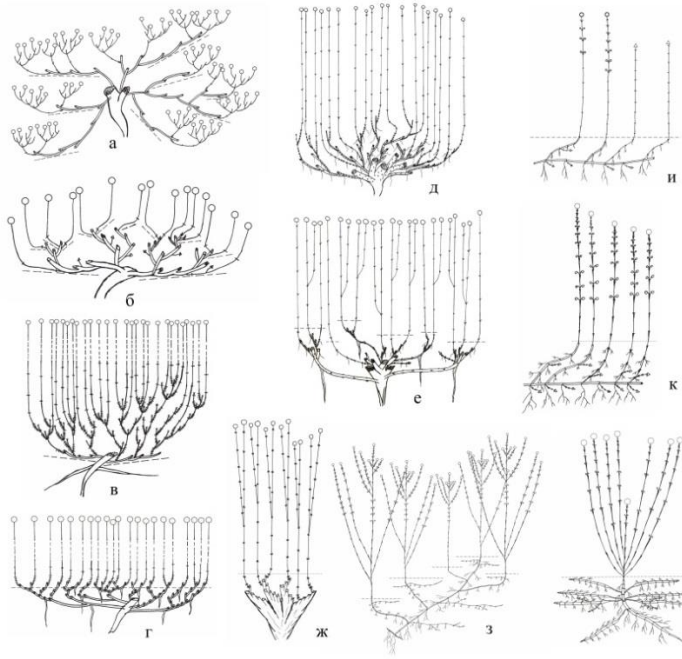

Рис. 1 – **Жизненные формы видов рода *Scutellaria* в Сибири**

Большинство видов – клональные растения, способные к вегетативному размножению. Среди них есть моноцентрические (стержнекорневые с ортотропными побегами), неявнополицентрические (полукустарнички с ксилоризомами) и явнополицентрические (длиннокорневищные и столонообразующие) биоморфы. У моноцентрических биоморф происходит неспециализированное вегетативное размножение – старческая партикуляция. Для неявно- и явнополицентрических травянистых биоморф характерно специализированное вегетативное размножение с помощью ксилоризомов (*S. mongolica*), корневищ (*S. supina, S. galericulata, S. ikonnikovii, S. dependens* и *S. hastifolia*) и столонов (*S. scordiifolia* и *S. galericulata*). Особи явнополицентрической биоморфы, кроме длиннокорневищно-стержнекорневой, относятся к вегетативным малолетникам (*S. galericulata, S. ikonnikovii,* и *S. hastifolia*) и вегетативным однолетникам (*S. dependens, S. scordiifolia* и *S. galericulata*).

Глава 4 **Онтоморфогенез видов рода *Scutellaria* разных жизненных форм**

Выявление механизмов адаптаций, обеспечивающих длительное сохранение видов в природе, основано на изучении особенностей становления жизненной формы в онтогенезе. В главе 4 описано 14 типов онтоморфогенеза 9 видов рода *Scutellaria*. Подробное изучение онтоморфогенеза видов позволило описать 8 путей морфогенеза, отличающиеся этапами становления и развития жизненных форм. Анализ показал, что

один тип морфогенеза характерен для разных жизненных форм, и наоборот, становление одной жизненной формы может происходить разными путями:

1. Первичный побег – главная ось или разветвленный первичный побег – первичный куст (полукустарнички с ортотропными побегами: *S. grandiflora, S. supina;* полукустарнички с анизотропными побегами: *S. tuvensis;* стержнекорневые травы с ортотропными и анизотропными побегами: *S. supina* и *S. grandiflora;* стержнекорневые травы с ортотропными побегами: *S. baicalensis*).
2. Первичный побег – главная ось – первичный куст – рыхлый куст (полукустарники: *S. supina* и *S. altaica*).
3. Первичный побег – разветвленный первичный побег – первичный куст – куртина – парциальный куст (полукустарнички с ксилоризомами: *S. mongolica*).
4. Первичный побег – главная ось – первичный куст – куртина – парциальный побег – система парциальных кустов и побегов – парциальный куст – парциальный побег (длиннокорневищно-стержнекорневые травы: *S. supina*).
5. Первичный побег – разветвленный первичный побег – парциальный побег – разветвленный парциальный побег – система парциальных побегов – разветвленная партикула (длиннокорневищные травы: *S. galericulata*).
6. Первичный побег – разветвленный первичный побег – многопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением – однопобеговая партикула с диффузным подземным ветвлением (длиннокорневищные травы: *S. ikonnikovii* и *S. dependens*).
7. Первичный побег – разветвленный первичный побег – система парциальных побегов – разветвленная партикула (столонообразующие травы: *S. galericulata*).
8. Парциальный побег – разветвленный парциальный побег – система парциальных побегов – парциальный побег (столонообразующие травы: *S. scordiifolia*).

Изучение онтогенеза 11 видов рода *Scutellaria* позволило выделить 6 типов онтогенеза, которые соответствуют типам онтогенеза, выделенным Л. А. Жуковой (1995) для многолетних растений. Тип онтогенеза определяется следующими критериями: способность завершить полный онтогенез в жизни одной особи или в последовательности особей вегетативного происхождения, преобладающий способ размножения, время его возникновения и степень омоложения партикул, длительность жизни особей вегетативного происхождения.

1 тип. Полный онтогенез завершается в жизни одной особи, вегетативное размножение отсутствует. Есть постгенеративный период. Такой тип онтогенеза характерен для полукустарников *S. supina* и *S. altaica,* моноцентрических полукустарничков *S. supina, S. tuvensis, S. grandiflora* и моноцентрических стержнекорневых поликарпических травянистых растений с ортотропными и анизотропными побегами *S. supina* и *S. grandiflora.*

2 тип. Полный онтогенез, как правило, реализуется в одном поколении, возможна старческая партикуляция в постгенеративном периоде. Описан у стержнекорневого многолетника с ортотропными побегами *S. baicalensis.*

3 тип. Онтогенез сложный. Онтогенез семенной особи неполный, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном состоянии. Партикулы не омолаживаются, но, в отличие от предыдущего типа, живут дольше и могут неоднократно партикулировать. Такой тип онтогенеза выделен для полукустарничка с ксилоризомами *S. mongolica*.

4 тип. Онтогенез сложный, состоит из онтогенеза семенной и вегетативных особей. Онтогенез семенной особи неполный, заканчивается, как правило, в субсенильном состоянии. Вегетативное размножение начинается в виргинильном состоянии и заканчивается в средневозрастном генеративном состоянии. Партикулы испытывают слабое омоложение на 1–2 онтогенетических состояния. Такой тип онтогенеза выявлен у длиннокорневищно-стержнекорневого травянистого поликарпика *S. supina*.

5 тип. Онтогенез сложный. Онтогенез семенной особи неполный и заканчивается в имматурном состоянии. В дальнейшем онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождениям, в результате многократной партикуляция образуются партикулы разного возраста. Такой тип онтогенеза описан у явнополицентрических длиннокорневищных трав с анизотропными побегами *S. galericulata* и *S. hastifolia*.

6 тип. Полный онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения. Онтогенез семенной особи короткий – до виргинильного и молодого генеративного состояний. Генеты образуют специализированные органы вегетативного размножения и прекращают свое существование. Возникшее новое поколение глубоко омоложено. Такой тип онтогенеза характерен для явнополицентрических длиннокорневищных травянистых поликарпиков *S. ikonnikovii* и *S. dependens* и столонообразующих травянистых поликарпиков *S. scordiifolia* и *S. galericulata*.

Таким образом, в результате изучения развития видов описано 6 типов онтогенеза, 8 типов морфогенеза и морфологическая поливариантность особей. Высокая пластичность видов рода позволяет им произрастать в широком спектре местообитаний.

Глава 5 **Онтогенетическая структура ценопопуляций видов рода *Scutellaria* в Сибири**

Онтогенетическая структура отражает возрастную неоднородность ценопопуляций, этот показатель достаточно динамичен, но изучение изменений онтогенетической структуры позволяет выявлять особенности приспособления видов к условиям существования. В главе 5 описана онтогенетическая структура 35 ценопопуляций (ЦП) 8 сибирских видов рода *Scutellaria*. В разделе 5.1 дана характеристика местообитаний изученных ценопопуляций.

Онтогенетическая структура изученных ценопопуляций отличается разнообразием, формируются 3 типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний.

Левосторонние спектры формируются у видов разных жизненных форм: полукустарничков (*S. tuvensis, S. grandiflora*), стержнекорневых (*S. grandiflora*), длиннокорневищно-стержнекорневых (*S. supina*), длиннокорневищных (*S. ikonnikovii, S. dependens*) и столонообразующих травянистых растений (*S. scordiifolia*).

Центрированный тип спектра выявлен у полукустарников (*S. supina*), полукустарничков (*S. supina, S. tuvensis* и *S. grandiflora*), полукустарничков с ксилоризомами (*S. mongolica*) и стержнекорневых (*S. supina*), длиннокорневищно-стержнекорневых (*S. supina*), длиннокорневищных (*S. galericulata*) и столонообразующих трав (*S. galericulata* и *S. scordiifolia*).

Правосторонний спектр формируется только у полукустарничков (*S. tuvensis*).

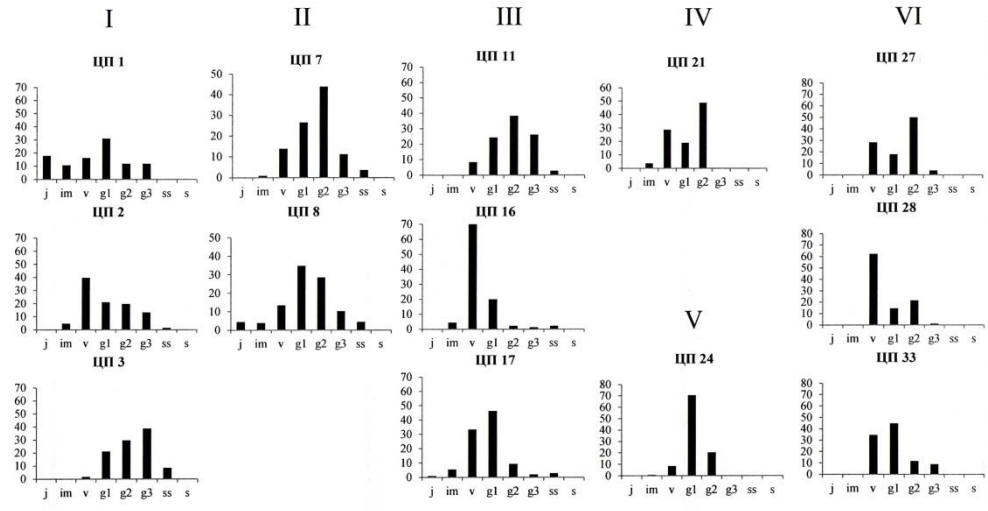

Рис. 2 – **Онтогенетические спектры ценопопуляций некоторых видов рода**

Условные обозначения – I – *S. tuvensis,* II – *S. grandiflora,* III – *S. supina,* IV – *S. galericulata,* V – *S. ikonnikovii,* VI – *S. scordiifolia.*

Все изученные ценопопуляции нормальные полночленные и неполночленные (рис. 2). Многообразие типов спектра, которое характерно для отдельных видов, таких как *S. tuvensis, S. grandiflora, S. supina* и *S. scordiifolia*, говорит об их высокой способности приспосабливаться к условиям среды.

Глава 6 **Организменные и популяционные адаптации видов рода *Scutellaria***

Важным свойством любого организма является его способность адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды. Неоднородность среды обитания способствует появлению адаптаций. В главе описаны организменные и популяционные адаптации изученных видов.

На организменном уровне у изученных видов рода *Scutellaria* адаптации проявляются в виде морфобиологического и размерного разнообразия.

6.1 Морфобиологическое разнообразие

Морфологическая поливариантность у видов в разных условиях обитания выражается в разнообразии типов побегов, появлении и выпадении морфологических структур и изменении хода морфогенеза.

При исследовании особей вегетативно неподвижного моноцентрического полукустарничка *S. tuvensis*, произрастающего в сухих и опустыненных степях на юго-востоке Тувы, выявлено сходство и отличие в морфогенезе особей в разных эколого-ценотических условиях: на крутых склонах, на конусе выноса и на галечнике. Во всех местообитаниях особи последовательно проходят одни фазы морфогенеза: первичный побег – разветвленный первичный побег – первичный куст. Отличия наблюдаются с имматурного состояния, а именно: в типе первичного побега и длине его сохраняющейся части (табл. 1).

Структурной единицей особи во взрослом состоянии выступает составная скелетная ось, образованная 4 типами побегов. Установлено, что число составных

скелетных осей, степень их разветвленности, длительность жизни и мощность зависят от местообитания (рис. 3).

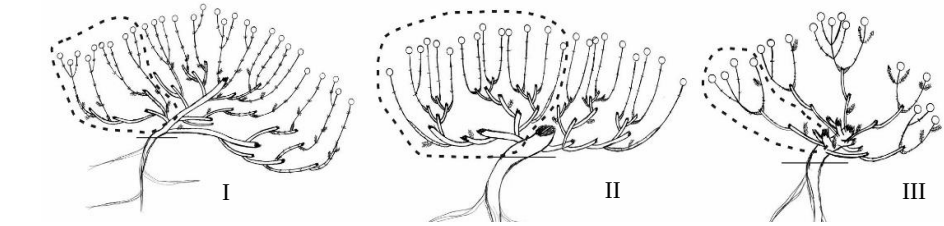

Рис. 3 – **Поливариантность развития зрелых генеративных особей *Scutellaria tuvensis***

Условные обозначения – I – крутые склоны, II – конус выноса, III – галечник. - - - - – разветвленная составная скелетная ось.

Таблица 1 – **Биометрические показатели особей *Scutellaria tuvensis* в разных местообитаниях**

Параметр	Местообитание		
	Крутые склоны	Конус выноса	Галечник
Длина остатка первичного побега, см	5,22 ± 0,61 1,2 – 14	0–0 0–0	1,63 ± 0,31 0,3 – 7,5
Число составных скелетных осей, шт.	5,48 ± 0,72 1 – 12	1,88 ± 0,12 1 – 3	3,28 ± 0,46 1 – 10
Длина составных скелетных осей, см	6,10 ± 0,73 1,5 – 15	5,32 ± 0,51 2 – 12	2,04 ± 0,16 1 – 4
Диаметр куста, см	20,28 ± 1,43 8 – 37	13,92 ± 1,08 6 – 25	17,36 ± 0,91 11 – 27

Морфологическая поливариантность онтогенеза также встречается у особей *S. mongolica* – неявнополицентрического полукустарничка с ксилоризомами. Особи во взрослом состоянии образуют куртину, состоящую из трех типов ксилоризомов, которые различаются по времени возникновения, происхождению и типу побегов формирования, входящих в их состав. В разных местообитаниях (рис. 4) поливариантность развития зрелых особей проявляется в изменении интенсивности ветвления и длины гипо-эпигеогенных ксилоризомов (Гусева, 2018).

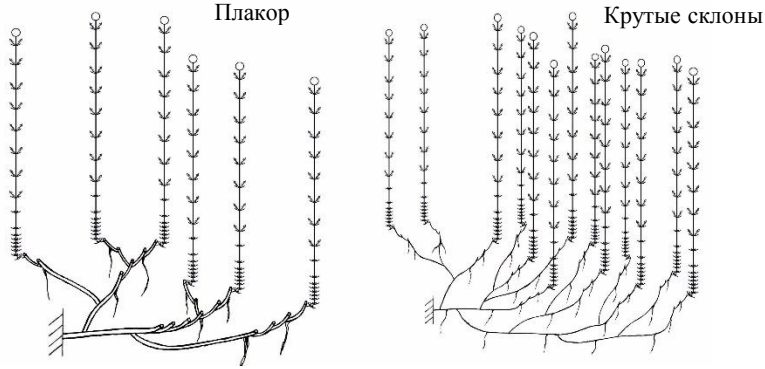

Рис. 4 – **Поливариантность развития гипо-эпигеогенных ксилоризомов *Scutellaria mongolica* в разных условиях обитания**

У особей *S. galericulata* в результате изменения структуры побега и изменения хода морфогенеза в разных условиях формируются две травянистые жизненные формы: длиннокорневищная и столонообразующая. Первая жизненная фора развивается в луговых группировках по берегам рек и в камышовых зарослях, расположенных на плотных почвах, вторая – в луговых группировках на крутых глинистых берегах рек, которые подвержены обвалам и затоплению. Основная структурная единица особей обеих жизненных форм – дициклический удлиненный анизотропный побег (рис. 5). Переход от длиннокорневищной к столонообразующей жизненной форме происходит за счет трансформации первого годичного прироста дициклического побега и усиления вегетативного размножения. Интенсивность вегетативного размножения обеспечивается формированием и реализацией сериальных почек. Усиление процессов ветвления приводит к выпадению из онтогенеза особей столонообразующей жизненной формы двух фаз морфогенеза: парциальный побег и разветвлённый парциальный побег. Каждое новое вегетативное поколение, вне зависимости от онтогенетического состояния, проходит одинаковую последовательность фаз морфогенеза: система парциальных побегов – разветвлённая партикула.

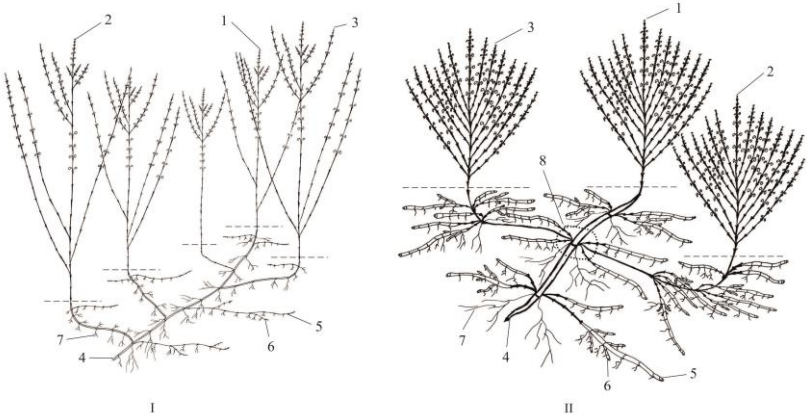

Рис. 5 – **Система дициклического побега разных жизненных форм *Scutellaria galericulata***

Условные обозначения – жизненные формы: I – длиннокорневищная; II – столонообразующая; 1 – дициклический анизотропный генеративный побег, 2 – моноциклический анизотропный генеративный побег, 3 – паракладий, 4 – столон n-го порядка, 5 – столон n+1 порядка, 6 – столон n+2 порядка, 7 – придаточные корни, 8 – метамер с сериальными почками.

В различных эколого-ценотических условиях у *S. supina* формируется четыре жизненные формы: две полудревесные (полукустарничек, полукустарник) и две травянистые (стержнекорневой и длиннокорневищно-стержнекорневой поликарпики). Анализ распространения описанных выше жизненных форм *S. supina* в Сибири показал, что каждая жизненная форма приурочена к определенным условиям обитания: полукустарничек – к петрофитным вариантам настоящих богаторазнотравных степей, полукустарник – к достаточно увлажненным закустаренным ложбинам в поясе богаторазнотравных настоящих степей, стержнекорневой травянистый поликарпик – к луговым степям, длиннокорневищно-стержнекорневой травянистый поликарпик к остепненным лугам.

Морфологическая поливариантность происходит в результате изменения типа побегов, их структурно-функциональной организации, положения зоны возобновления относительно субстрата и формирования новых морфологических структур в онтогенезе. Изменение побега идет на базе ортотропного моноциклического удлиненного генеративного побега полукустарничкового типа (рис. 6). В его структуре выделяется 4 структурно-функциональные зоны: нижняя зона торможения (НЗТ), зона возобновления (ЗВ), средняя зона торможения (СЗТ) и зона главного соцветия (ГС). Преобразование этого побега шло в двух направлениях. Первое направление привело к формированию жизненной формы полукустарника (увеличение длины метамеров, появление новых структурно-функциональных зон); второе – травянистых жизненных форм (погружение почек возобновления в субстрат и изменение цикличности побегов с моноциклического на дициклический).

Значительную роль в трансформации жизненных форм *S. supina* также сыграли онтогенетические изменения. Так, при сравнении фаз морфогенеза, которые проходят особи разных жизненных форм, выявлены новые морфологические структуры: рыхлый куст у полукустарника; куртина и системы парциальных кустов и побегов у длиннокорневищно-стержнекорневой травы. Перечисленные преобразования структуры побегов и онтоморфогенеза полукустарничковой жизненной формы способствовали формированию новых жизненных форм, адаптированных к различным условиям произрастания.

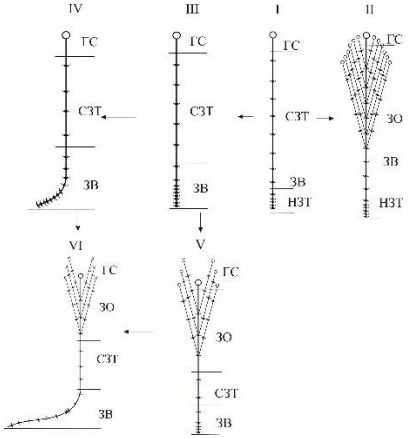

Рис. 6 – **Структурно-функциональная организация побега *Scutellaria supina* разных жизненных форм**

I – моноциклический генеративный побег полукустарничковой биоморфы, II – моноциклический генеративный побег полукустарниковой биоморфы, III – моноциклический генеративный побег стержнекорневой биоморфы, IV – моноциклический генеративный побег с геофильной косо-ортотропной частью стержнекорневой биоморфы, V – моноциклический генеративный побег длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы, VI – дициклический монокарпический побег длиннокорневищно-стержнекорневой биоморфы.

НЗТ – нижняя зона торможения, ЗВ – зона возобновления, СЗТ – средняя зона торможения, ЗО – зона обогащения, ГС – главное соцветие, → направление изменения побегов.

Изменение жизненной формы в разных условиях обитания наблюдается у особей *S. grandiflora*. В Западной Туве *S. grandiflora* формирует полукустарничковую жизненную форму, а в Горном Алтае – непартикулирующую травянистую стержнекорневую. Полукустарничковая жизненная форма, формирующаяся в условиях петрофитных вариантов мелкодерновинных степей, основная для этого вида, образование травянистого поликарпика связано с произрастанием особей на эрозионных склонах рыхлых катафлювиальных отложений, где сильно выражена контрактильная деятельность корня, приводящая к погружению базальных частей побегов с почками возобновления в субстрат. Побеговая система двух жизненных форм образована дициклическими побегами. Наличие в составе куста травянистой жизненной формы переходного типа побега: дициклического с полегающим удлиненным первым годичным приростом, постепенно погружающимся в субстрат,

говорит о вторичности травянистой жизненной формы и её приспособительном характере по отношению к субстрату.

6.2 Размерное разнообразие

Кроме морфологической поливариантности в разных местообитаниях особи отличаются по размерам. Так, размерная поливариантность обнаружена у особей *S. scordiifolia* в разных местообитаниях: остепненный луг – настоящая степь – луговая степь. Анализ средних показателей признаков показал, что по большинству признаков (высота генеративного побега, длина и ширина листьев, длина столона n+1 порядка и высота боковых побегов) наиболее крупными оказались особи, произрастающие на остепненном лугу. По большинству показателей достоверно отличаются между собой особи настоящих степей и луговых степей, а также остепненных лугов и луговых степей (из 9 показателей: 7 и 6 имеют достоверные отличия).

Исходя из полученных данных, наиболее благоприятными условиями существования для особей *S. scordiifolia* являются остепнённые луга с высоким проективным покрытием.

У изученных видов также выявлен ряд **популяционных адаптаций**.

6.3 Пространственная структура элементарных демографических единиц и плотность особей

Элементарная демографическая единица (ЭДЕ) представляет собой множество особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории (Смирнова и др., 1993). Пространственная организация ЭДЕ связана как со свойствами самих растений, так и с внешними условиями. Плотность особей в ценопопуляции определяется популяционным, биоценотическим и экотопическим влиянием на элементы ценопопуляции. Изменение пространственной структуры ЭДЕ и плотности в разных местообитаниях обеспечивает устойчивость ценопопуляций вида. Так, в зависимости от условий обитания меняется пространственная структура и плотность ценопопуляций *S. grandiflora, S. tuvensis, S. galericulata* и *S. ikonnikovii.*

S. grandiflora и *S. tuvensis* – вегетативно неподвижные растения, у них описано два типа пространственной структуры ЭДЕ: прерывистый и непрерывный. В большинстве ценопопуляций, расположенных на каменистых и щебнистых склонах, галечниках и крупнокаменистых осыпях – непрерывный тип пространственной структуры и колебания экологической плотности особей от 2,5 до 20,5 особей на м^2. Такая изменчивость плотности связана с подвижностью субстрата на крутых каменистых склонах гор и, как следствие этого – сохранение особей *S. grandiflora u S. tuvensis* только на пологих участках, вблизи крупных камней или на закрепленном другими видами субстрате. На конусе выноса (*S. grandiflora*) и в узком каменистом ущелье (*S. tuvensis*) в условиях временного водотока тип пространственной структуры – прерывистый. В этих условиях ценопопуляции видов представлены отдельными разновозрастными ЭДЕ, которые располагаются на пологих участках водотока на расстоянии 4–30 м друг от друга.

Для *S. galericulata* и *S. ikonnikovii* характерно сочетание двух способов размножения: преимущественно вегетативное с дополнительным нерегулярным семенным размножением. Пространственная структура ЭДЕ этих видов определяется как особенностями самоподдержания ценопопуляций, так и условиями произрастания. У *S. ikonnikovii* изменение пространственной структуры и плотности связанно с типом

субстрата. На луговых почвах тип пространственной структуры непрерывный, плотность особей в ценопопуляциях варьирует от 8,9 до 17 особей на м^2. На каменистом субстрате вдоль берега реки тип пространственной структуры прерывистый. Эремы в результате нерегулярного семенного размножения попадают в воду, что способствует их распространению вдоль берега реки. Отдельные разновозрастные ЭДЕ в основном сосредоточены вокруг крупных деревьев. Так как вид является вегетативно подвижным, то разновозрастные ЭДЕ в популяции представлены клонами. Здесь наблюдается высокая экологическая плотность, до 50,3 особей на м^2. Прерывистое распределение ЭДЕ отмечено и у *S. galericulata*. Особи в ценопопуляциях располагались отдельными разновозрастными ЭДЕ по берегам рек на расстоянии от 2 до 30 метров друг от друга. При этом экологическая плотность в ЭДЕ в разных ценопопуляциях зависит от общего проективного покрытия: чем оно выше, тем интенсивней процессы дезинтеграции и больше плотность особей.

6.4 Темпы развития

Влияние условий обитания на длительность онтогенеза особей и длительность отдельных онтогенетических состояний обнаружено у *S. supina* и *S. tuvensis*. У *S. supina* временна́я поливариантность описана у особей разных жизненных форм и у одной жизненной формы в разных эколого-фитоценотических условиях. Наибольшая длительность жизни (50–55 лет) отмечена у особей полукустарниковой жизненной формы. Наименьшие показатели продолжительности жизни у стержнекорневой и длиннокорневищно-стержнекорневой жизненных форм (от 21 до 30 лет). У особей стержнекорневой жизненной формы в разных местообитаниях наблюдаются различия в длительности средневозрастного и старого генеративных состояний. У особей *S. tuvensis* темпы развития меняются в пределах одной ценопопуляции и в разных ценопопуляциях. Описано 4 класса поливариантности: нормальное развитие; замедленное развитие; ускоренное развитие; пропуск одного или нескольких онтогенетических состояний (табл. 2, рис. 7).

Таблица 2 – **Длительность онтогенетических состояний *Scutellaria tuvensis***

Онтогенетическое состояние	Длительность онтогенетического состояния разных классов развития, годы		
	ускоренное	нормальное	замедленное
v	–	1	2–3
g1	1	2–4	5–6
g2	3	4–5	6–8
g3	1–2	3–4	5–6

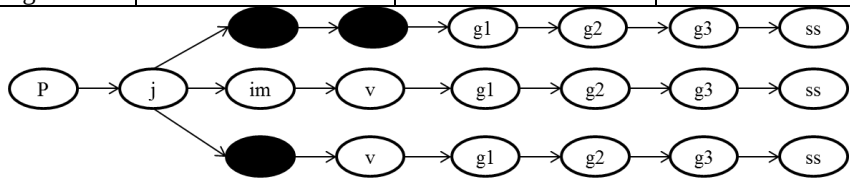

Рис. 7 – **Варианты пропусков онтогенетических состояний у особей *Scutellaria tuvensis***

Поливариантность темпов развития особей обеспечивает гетерогенность особей в ценопопуляциях, тем самым повышая их устойчивость в разных эколого-фитоценотических условиях.

6.5 Типы самоподдержания

У особей *S. supina* в разных условиях обитания происходит смена типа самоподдержания с семенного на смешанный: семенное размножение в сочетании с вегетативным.

Таким образом, адаптация видов рода *Scutellaria* к эколого-фитоценотическим условиям происходит по-разному. Многообразие адаптаций, проявляющихся на разных уровнях организации, позволяет видам приспосабливаться в постоянно меняющихся условиях среды и занимать устойчивое положение в различных растительных сообществах.

Выводы

1. Виды рода *Scutellaria* в Сибири представлены 11 жизненными формами. Полудревесные: полукустарник с ортотропными побегами, полукустарничек с ортотропными побегами, полукустарничек с анизотропными побегами и полукустарничек с ксилоризомами. Травянистые жизненные формы: стержнекорневая с ортотропными побегами, стержнекорневая с ортотропными и анизотропными побегами, длиннокорневищно-стержнекорневая, длиннокорневищная с анизотропными побегами, длиннокорневищная с плагиотропными и анизотропными побегами, длиннокорневищная с ортотропными, анизотропными и плагиотропными побегами и столонообразующая. Виды секции *Scutellaria* и *Stachymacris* формируют только травянистые, виды секции *Lupulinaria* в основном полудревесные жизненные формы.
2. По степени воздействия особей на среду выделено 3 типа биоморф: моноцентрическая, неявнополицентрическая и явнополицентрическая. Для ряда видов моноцентрической биоморфы (*S. baicalensis*) характерно неспециализированное вегетативное размножение в виде старческой партикуляции; для видов неявно- и явнополицентрических биоморф – специализированное вегетативное размножение с помощью ксилоризомов (*S. mongolica*), длинных корневищ (*S. supina, S. galericulata, S. ikonnikovii, S. dependens* и *S. hastifolia)* и столонов (*S. scordiifolia* и *S. galericulata)*. Виды явнополицентрических биоморф развиваются как вегетативные малолетники (*S. galericulata, S. ikonnikovii* и *S. hastifolia*) и вегетативные однолетники (*S. scordiifolia, S. dependens* и *S. galericulata*).
3. Основной структурной единицей особей полудревесных жизненных форм является система побега формирования (*S. supina, S. grandiflora* и *S. mongolica*) или разветвленная составная скелетная ось (*S. tuvensis*). Число, степень разветвленности и способ нарастания структурных единиц зависят от местообитания: у особей *S. mongolica* на крутых склонах интенсивность ветвления и длина ксилоризомов выше, чем на плакоре, а у особей *S. tuvensis* увеличение числа, степени разветвленности составной скелетной оси происходит в ряду местообитаний: конус выноса – галечник – крутые склоны.
4. Основной структурной единицей особей травянистых жизненных форм выступают: одноосный побег, комплекс одноосного побега и побеговый комплекс, закрепляющий территорию. Цикличность и положение побегов в пространстве отличаются у разных видов и у одного вида в разных условиях обитания. У особей *S. grandiflora, S. supina S. scordiifolia, S. galericulata* побег удлиненный дициклический анизотропный, у *S. supina* и *S. baicalensis* – удлиненный моноциклический

ортотропный, а у *S. ikonnikovii* и *S. dependens* – удлиненный моноциклический плагиотропный. У особей *S. supina* в условиях остепненных лугов основной структурной единицей является побеговый комплекс, закрепляющий территорию (дициклический анизотропный побег), а в луговых степях – одноосный побег (моноциклический ортотропный).

5. У ряда видов, произрастающих на территории Сибири, выявлена лабильность жизненной формы в разных эколого-фитоценотических условиях. У особей *S. galericulata* формируются 2 травянистые жизненные формы (длиннокорневищная и столонообразующая), у особей *S. grandiflora*: травянистая (стержнекорневая) и полудревесная (полукустарничковая), а у особей *S. supina* развиваются 4 жизненные формы: полудревесные – полукустарник и полукустарничек, травянистые – стержнекорневая и длиннокорневищно-стержнекорневая.

6. Особи видов рода *Scutellaria* на территории Сибири развиваются по 8 путям морфогенеза. В разных эколого-фитоценотических условиях произрастания ход морфогенеза меняется в результате изменения типа побегов, их структурно-функциональной организации, положения зоны возобновления относительно субстрата и появления новых или выпадения морфологических структур в онтогенезе. При освоении новых местообитаний у особей *S. supina, S. grandiflora* и *S. galericulata* изменение хода морфогенеза приводит к образованию новых жизненных форм. У особей *S. tuvensis* изменения хода морфогенеза не приводят к смене жизненной формы.

7. Описано 6 типов онтогенеза, что представляет полное их разнообразие, установленное для семенных растений, а также выявлена поливариантность онтогенеза. Временна́я поливариантность у особей *S. tuvensis* представлена 4 классами: нормальным, замедленным, ускоренным развитием и пропуском одного или нескольких онтогенетических состояний. У особей *S. supina* поливариантность способов размножения отражается на самоподдержании ценопопуляций. Многообразие типов онтогенеза и его поливариантность свидетельствует о высокой пластичности видов рода и их способности осваивать различные местообитания.

8. Онтогенетическая структура ценопопуляций видов рода *Scutellaria* в Сибири отличается разнообразием, формируются 3 типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний. Все исследованные ценопопуляции нормальные полночленые и неполночленные. Для *S. tuvensis, S. grandiflora, S. supina* и *S. scordiifolia* характерно формирование нескольких типов спектра, это свидетельствует о высокой способности этих видов приспосабливаться к условиям среды. Многообразие адаптаций на организменном и популяционном уровнях обеспечивает разные пути развития особей и их гетерогенность в ценопопуляциях, что увеличивает адаптивные возможности видов в целом.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах, входящих в международную базу данных Web of Science

1. Черемушкина, В. А. Жизненные формы *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) / В. А. Черемушкина, **А. А. Гусева** // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22. № 5. – С. 756–769. [Cheryomushkina, V. A. Life form of *Scutellaria supina* L. (*Lamiaceae*) / V. A. Cheryomushkina, A. A. Guseva // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. № 5. P. 624–635].

Статьи в рецензируемых изданиях из списка ВАК РФ

2. **Гусева, А. А.** Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae) / А. А. Гусева, В. А. Черемушкина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2017. – Т. 122. № 2. – С. 68–77.
3. Черемушкина, В. А. Морфогенез *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций / В. А. Черемушкина, **А. А. Гусева** // Растительные ресурсы. – 2017. – Т. 53. № 3. – С. 380–393.

Статьи в прочих изданиях

4. **Guseva, A.** Features of development of the clonal plant *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank (Lamiaceae) in Siberia (Электронный ресурс) / A. Guseva // IV(VI)th All-Russia Scientific-Practical Conference «Prospects of Development and Challenges of Modern Botany». – 2018. – Volume 11. – Режим доступ: https://www.bio-conferences.org /articles/bioconf/full_html/2018/02/bioconf_pdcmb2018_00019/bioconf_pdcmb2018_00019.htmlhttps:/doi.org/10.1051/bioconf/20181100019 **(**Web of Science).
5. **Гусева, А. А.** Онтогенез *Scutellaria tuvensis* Juz. / А. А. Гусева // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы международной научной конференции. – Кострома : КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. – С. 82–84.
6. **Гусева, А. А.** Онтогенез *Scutellaria supina* L. / А. А. Гусева // Актуальные проблемы современной биоморфологии; под ред. Н. П. Савиных. – Киров : Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 215–218.
7. **Гусева, А. А.** Онтогенетическая структура *Scutellaria tuvensis* Juz. / А. А. Гусева // Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее: I Всероссийская научно-практическая конференция. – Новосибирск : Изд. НГПУ, 2013а. – С. 21–22.
8. **Гусева, А. А.** Онтогенетическая структура *Scutellaria galericulata* L. / А. А. Гусева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Международной научной конференции / Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2013б. – С. 243–245.
9. **Гусева, А. А.** Онтогенез шлемника приземистого (*Scutellaria supina* L.) / А. А. Гусева // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2013в. Т. VII. – С. 117–120.
10. **Гусева, А. А.** Онтогенез шлемника тувинского (*Scutellaria tuvensis* Jus.) / А. А. Гусева // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2013г. Т. VII. – С. 125–127.
11. Черемушкина, В. А. Морфогенез и структурная организация побегов двух жизненных форм *Scutellaria supina* L. / В. А. Черемушкина, **А. А. Гусева** // Modern phytomorphology. – Lviv : Ivan Franko National University of Lviv, 2013. – Т. 4. – С. 123–124.
12. **Гусева, А. А.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria supina* L. / А. А. Гусева // Труды IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г и Т.И. Серебряковых. – Москва : МГПУ, 2014а. – Т. 1. – С. 153–155.
13. **Гусева, А. А.** Морфогенез полукустарниковой жизненной формы *Scutellaria supina* L. (*Lamiaceae*) / А. А. Гусева // Современные тенденции в изучении флоры Казахстана и ее охрана. – Алма-Ата : РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции», 2014б. – С. 21–24.

14. **Гусева, А. А.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Scutellaria grandiflora* Sims. (*Lamiaceae*) / А. А. Гусева // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XIV международной научно-практической конференции. – Барнаул : Изд-во АлтГУ, 2015а. – С. 257–258.

15. **Гусева, А. А.** Структурная организация побегов разных жизненных форм *Scutellaria supina* / А. А. Гусева // Тезисы докладов III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученных в Санкт-Петербурге. – Санкт-Петербург : БИН РАН, 2015б. – С.58.

16. Cheryomushkina, V. A. Life forms of the species of the genus *Scutellaria* L. (section *Lupulinaria* A. Hamilt) in North and Central Asia / V. A. Cheryomushkina, **A. A. Guseva** // Abst. book International Conference Innovative Approaches to Conservation of Biodiversity. – Baku : Institute of Botany, 2016. – P. 87.

17. **Гусева, А. А.** Классификация жизненных форм видов рода *Scutellaria* L. (*Lamiaceae*) / А. А. Гусева, В. А. Черемушкина // Биоморфологические исследования на современном уровне: материалы научной конференции с международным участием «Современные проблемы биоморфологии». – Владивосток : Мор.гос. ун-т, 2017б. – С. 47–48.

18. Черемушкина, В. А. Онтогенез и возможные пути эволюции жизненных форм в роде *Scutellaria* L. (*Lamiaceae*) / В. А. Черемушкина, **А. А. Гусева** // Биоморфологические исследования на современном уровне: материалы научной конференции с международным участием «Современные проблемы биоморфологии». – Владивосток : Мор.гос. ун-т, 2017б. – С. 207–209.

19. **Гусева, А. А.** Поливариантность развития особей *Scutellaria mongolica* K. Sobol. (*Lamiaceae*) / А. А. Гусева // Материалы IV (XII) Международной Ботанической Конференции молодых ученных в Санкт-Петербурге. – Санкт-Петербург : БИН РАН, 2018. – С. 41.

Подписано в печать 21.03.2019. Формат 60×84 1/16
Объем 1,0 п.л. Тираж 100 экз.

Центральный сибирский ботанический сад
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101.