

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *RINDERA TETRASPIS* PALL. (BORAGINACEAE) В ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. А.Н. Мустафина, Л.М. Абрамова, О.А. Каримова

Южно-Уральский ботанический сад-институт
Уфимского федерального исследовательского центра РАН
Россия, 450080, г. Уфа, ул. Менделеева, д. 195/3. E-mail: alfverta@mail.ru

Поступила в редакцию 07.07.2022. После доработки 27.05.2023. Принята к публикации 01.07.2023.

Оценка современного состояния популяций редких видов растений с использованием популяционно-онтогенетических методов находит применение при решении задач сохранения и восстановления естественных сообществ. Объектом исследования стал редкий вид европейской части России – *Rindera tetraspis* Pall. (риндера четырёхщитковая) – малоизученный степной эндемичный вид, сокращающийся в численности. Цель исследований – оценить современное состояние и онтогенетическую структуру ценопопуляций *R. tetraspis* в Предуралье Оренбургской области. В 2016-2019 гг. проведено обследование трех административных районов Предуралья Оренбургской области, в результате выявлены и изучены 6 ценопопуляций. Проведена оценка их фитоценотической приуроченности с использованием традиционных геоботанических методов. Установлено, что преобладающим типом растительности являются пустынножитняковые, лерхопопынно-ломкоколосниковые кальцефитные и курчавомятликово-тырсовые степные сообщества. Определены ведущие популяционные характеристики: плотность особей, онтогенетический состав. Общая плотность в обследованных ценопопуляциях варьирует от 4.7 до 10.7 экз./м², эффективная плотность – от 3.2 до 5.9 экз./м². Описан онтогенез, выявлено 8 онтогенетических состояний, не обнаружены сенильные особи. Все изученные ценопопуляции *R. tetraspis* относятся к нормальным неполночленным, пик приходится на средневозрастные генеративные особи. По классификации «дельта-омега» 3 ценопопуляции являются молодыми, 2 – переходными и одна – зрелой. Состояние изученных популяций относительно удовлетворительное, но из шести только одна обеспечена охраной: она расположена на особо охраняемой природной территории «Троицкие меловые горы». Для усиления охраны вида необходим регулярный мониторинг за состоянием популяций.

Ключевые слова: редкий вид, *Rindera tetraspis* Pall., Boraginaceae, Оренбургская область, ценопопуляция, плотность, онтогенетическая структура.

DOI: OWOUIU

EDN: 10.24412/1993-3916-2023-4-48-55

Одним из важных и эффективных направлений современной биологической науки является многоаспектное изучение редких видов растений. Мониторинг их популяций представляет собой один из способов длительного и детального исследования в области биологии и экологии растений (Schemske, 1985; Zhukova, 2001; McCune, Grace, 2002; Rodriguez-Riaio et al., 2004; Абрамова и др., 2016, 2019; Abramova et al., 2019). Популяционно-онтогенетические исследования популяций редких видов растений дают обширный материал, позволяющий получить наиболее полное представление о механизмах адаптации растений к различным эколого-ценотическим условиям, оценить потенциал вида и развитие его популяции в будущем. Популяционная структура редких и уязвимых видов растений является важным показателем при определении состояния этих видов в природных местообитаниях, а также для оценки сохранности растительного покрова этих местообитаний в целом. Сведения о численности особей в природных популяциях и их онтогенетическая структура позволяют оценить стабильность растительного покрова и, следовательно, определить состояние экосистем. На протяжении ряда лет мы проводим исследования структуры и мониторинг популяций редких видов флоры Южного Урала и сопредельных территорий,

что позволило оценить биоэкологические особенности особей и состояние их популяций в сравнительном аспекте на объективной основе (Karimova et al., 2017; Каримова и др., 2016, 2018; Abramova et al., 2019).

В данной статье приведены результаты исследований онтогенетической структуры и современного состояния ценологических популяций редкого вида степной зоны европейской части России – *Rindera tetraspis* Pall. (риндера четырёхщитковая) из семейства бурачниковых (Boraginaceae). Название объекта приведено согласно международной номенклатуре Plants of the World Online (2023). Это малоизученный понтийско-заволжско-казахстанский степной эндемичный вид, сокращающийся в численности. Распространен на юге европейской России, Северном Кавказе, юго-востоке Западной Сибири и севере Средней Азии (Красная книга ..., 2019). Является гелиофитом, мезоксерофитом, гемикриптофитом. Растет в степях, на сухих каменистых склонах, осыпях. К почвам нетребователен и может произрастать на маломощной почве, тяготеет к карбонатным породам, особенно мелам, встречается на солонцеватых местах (Красная книга ..., 2017). Включен в Красные книги Алтайского (2016) и Краснодарского края (2017), Оренбургской (2019), Самарской (2017), Саратовской (2021) областей. В Краснодарском крае вид находится на грани исчезновения, в Ставропольском крае уже исчез (Красная книга ..., 2017). В Оренбургской области имеет категорию редкости 2 – вид, сокращающийся в численности (Красная книга ..., 2019).

Вид обладает лекарственными свойствами, его используют как ранозаживляющее средство. Листья употребляют в пищу. Все растение содержит алкалоиды: эхинатин, риндерин, линделофин, – которых в надземной массе содержится в 6 раз больше, чем в корнях и семенах (Акрамов и др., 1967).

Целью исследования было выявление особенностей онтогенетической структуры и современного состояния ценопопуляций (ЦП) *R. tetraspis* в Предуралье Оренбургской области.

Материалы и методы

Риндера четырёхщитковая – травянистое стержнекорневое поликарпическое растение, высотой 40-60 см. Стебли прямостоячие, голые. Нижние листья прикорневые широколанцетные, суженные в длинный черешок, верхние листья сидячие, короткие, узколанцетные. Соцветие – щитковидная метелка; цветоножки волосистые, удлиняющиеся при плодах. Венчик трубчатый, беловатый с пурпуровыми долями. Чашечка бело-шерстистая, с линейными тупыми долями. Плоды – сплюснутые орешки с широким цельнокрайним крылом (Флора Сибири, 1994; Красная книга ..., 2017).

Исследование ЦП вида осуществлялось в трех районах Предуралья Оренбургской области (Акбулакский, Оренбургский, Соль-Илецкий) в 2016-2019 гг. Всего изучено 6 ценопопуляций, названия которым давались по ближайшему к ним населенному пункту или географическому объекту.

Для оценки фитоценологической приуроченности ЦП в каждой из них выполнялось геоботаническое описание сообщества на площадках 10-25 м² с использованием традиционных геоботанических методов (Миркин, Розенберг, 1978).

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывалось 25 пробных площадок размером 1 м², шаг трансекты – 5 или 10 м. В случае малочисленности популяций учет особей производился в реальном контуре фитоценоза. Определялись ведущие популяционные характеристики: общая и эффективная плотность особей, онтогенетический состав. При определении онтогенетической структуры ЦП, согласно стандартным критериям (Уранов, 1975), учитывались следующие онтогенетические состояния: ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), молодое генеративное (g₁), среднее генеративное (g₂), старое генеративное (g₃), субсенильное (ss). Для описания онтогенеза помимо выше перечисленных состояний учитывались проростки (p).

На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП. Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли общепринятые демографические показатели: индекс восстановления I_B (Жукова, 1995) и индекс старения I_C (Глотов, 1998). Для оценки состояния ЦП был применен критерий «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001), основанный на совместном использовании индексов возрастности Δ (Уранов, 1975) и эффективности ω (Животовский, 2001).

Статистическая обработка данных выполнена с применением программ MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей (Зайцев, 1990).

Результаты и обсуждение

Краткая характеристика изученных ЦП приведена в таблице 1. *Rindera tetraspis* встречается в различных типах сообществ, приуроченных к выходам меловых и мергелистых пород. В Оренбургской области, как правило, вид произрастает у подножия меловых холмов на относительно выровненных местообитаниях. Почвы слаборазвитые, образованы рыхлым, размываемым меловым субстратом. Характерным типом растительности являются пустынножитняковые, лерхопопынно-ломкоколосниковые кальцефитные и курчавомятликово-тырсовые степные сообщества. Также *R. tetraspis* отмечается и по инсолированным склонам холмов с выходами меловых и мергелистых пород и уклоном до 25°. При этом преобладающим типом растительности являются достаточно разреженные солянковиднопопынные, копеечниково-пустынножитняковые кальцефитные и копеечниково-лерхопопынные петрофитные сообщества.

Таблица 1. Краткая характеристика изученных ценопопуляций *Rindera tetraspis*.

№ ЦП	Название ЦП	Географические координаты	Характеристика местообитания	Тип сообществ	Общее проективное покрытие, %
1	Землянский	51.248577° с.ш., 54.600034° в.д.	Выходы меловых пород, склон западной экспозиции с уклоном 2°	Пустынножитняковые кальцефитные	75
2	Дивнополье	51.240000° с.ш., 54.47850° в.д.	Выход меловых пород, склон юго-западной экспозиции с уклоном 20°	Копеечниково-пустынножитняковые кальцефитные	50
3	Глубокий	51.183419° с.ш., 54.459181° в.д.	Склон холма с выходами мергелистых пород западной экспозиции с уклоном 25°	Копеечниково-лерхопопынные петрофитные	80
4	Ичташкан	51.096762° с.ш., 55.718959° в.д.	Выходы меловых пород, склон пологий (1-5°) восточной экспозиции	Курчавомятликово-тырсовые степные	80
5	Верхнечибендинские меловые горы	50.685467° с.ш., 54.471733° в.д.	Подножье мелового холма западной экспозиции с уклоном 15°	Солянковиднопопынные кальцефитные	35
6	Троицкие меловые горы	50.64349° с.ш., 54.465641° в.д.	Подножье мелового холма восточной экспозиции с уклоном 3°	Лерхопопынно-ломкоколосниковые кальцефитные	70

На рисунке 1 представлены онтогенетические состояния *R. tetraspis*. Материал для описания онтогенеза собран у подножья мелового холма Троицких гор (Соль-Илецкий район Оренбургской области). Выявлено 3 онтогенетических периода (прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 8 онтогенетических состояний.

Проростки. Побег предрозеточный, с 2-3 настоящими листьями ювенильного типа. Первые листья широколанцетной формы, цельнокрайние, сужающиеся к основанию и немного к верхушке, длиной 2-3 см и шириной 0.7-0.9 см. Корневая система проростка стержневая. Главный корень длиной до 2-3 см с боковыми корнями первого порядка.

Ювенильные растения. Продолжается нарастание медиального розеточного побега высотой 6-7 см. Растение имеет 3-4 цельнокрайних широколанцетных листьев длиной 3-4 см и шириной 1-1.3 см. Черешок листа длиннее листовой пластинки. Корневая система представлена выраженным главным корнем длиной 5-6 см и диаметром 0.3-0.4 см, с тонкими всасывающими боковыми корнями второго и третьего порядка.

Имматурные растения высотой 8-10 см. Вегетативный розеточный побег растет моноподиально. Формируется 5-6 листьев длиной 4.5-5.5 см и шириной 1.2-1.5 см. Рядом с поверхностью почвы верхние участки главного корня утолщаются до 0.5-0.6 см в ширину и 6.3-8.4 см в длину. Происходит увеличение числа боковых корней третьего порядка.



Рис. 1. Онтогенетические состояния *Rindera tetraspis*. Условные обозначения: p – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное.

Виргинильные растения обладают габитусом, характерным для взрослых особей. Их высота достигает 11-17 см. Побег розеточный, с 8-15 листьями взрослого типа. Листовые пластинки длиной 6-8 см и шириной 1.8-2.5 см, яйцевидной или продолговато-яйцевидной формы, заостренные, черешок в 1.5 раза длиннее пластинки, его длина – 8-10 см. Диаметр главного корня – 1-2 см. Боковые корни утолщаются до 0.2-0.4 см в диаметре.

Молодые генеративные растения. В прикорневой розетке 12-20 розеточных листьев длиной 9-11 см и шириной 2.5-4 см. Листорасположение на побеге очередное. Нижние листья широколанцетные или ланцетные, верхние сидячие – узколанцетные. Нижние листья в 1.5-2 раза больше верхних. Из верхушечной почки развивается генеративная часть розеточного побега. Генеративных побегов 1-2, высотой 18-23 см. Для этого состояния характерно начало ветвления генеративного побега. Соцветие – зонтиковидная метелка. Главный корень утолщается до 1.5-3 см.

Средневозрастные генеративные растения представлены системой, состоящей из 3-7 генеративных побегов высотой 25-40 см. В этом состоянии все части растения отличаются наибольшей степенью развития. Розеточных листьев – 25-35 шт., их длина – 10-12 см, ширина – 3-5 см; стеблевых – 4-6 шт., длиной 2-3 см, шириной 0.8-1.2 см. Корневая система достигает максимального развития, утолщение корня – до 5-7 см.

Старые генеративные растения высотой 35-25 см. Для этой стадии характерно снижение репродуктивной активности – число генеративных побегов сокращается до 2-4 шт. Количество и размеры листьев также уменьшаются. Замедляется корне- и побегообразование. Главный корень и боковые корни темнеют и начинают частично отмирать.

Субсенильные растения высотой до 15 см. После утраты физиологической зрелости остаются 7-8 розеточных побегов с отмершими остатками генеративных побегов. Листья переходного (имматурного или ювенильного) типа в количестве 5-6 шт., длиной 2-3 см и шириной 0.6-0.8 см. Главный корень и большинство боковых корней отмирают.

Сенильные растения не выявлены во всех исследуемых ЦП.

Общая и эффективная плотность, онтогенетические состояния и демографические показатели

представлены в таблице 2. Вклад растений разных возрастных состояния в популяционную плотность взвешен соответственно их энергетической эффективности (Животовский, 2001). Общая плотность в обследованных ЦП варьирует от 4.7 до 10.7 экз./м², эффективная плотность – 3.2-5.9 экз./м². Наибольшие значения плотности выявлены в ЦП 1 (10.7 и 5.9 экз./м²), где преобладает молодая фракция. Минимальные значения плотности имеет ЦП 4 (4.7 и 3.2 экз./м²), где преобладает доля генеративных особей.

Таблица 2. Показатели плотности и онтогенетический состав ценопопуляций *Rindera tetraspis*.

№ ЦП	Плотность, экз./м ²	Эффективная плотность, экз./м ²	j + im + v	g ₁ + g ₂ + g ₃	ss
1	10.7	5.9	53.2	40.1	6.7
2	5.4	3.7	38.5	58.5	3.0
3	5.9	5.1	9.5	89.8	0.7
4	4.7	3.3	35.0	60.7	4.3
5	5.5	3.2	44.5	53.3	2.2
6	7.0	3.9	45.5	45.5	9.1

Примечание к таблице 2: названия ценопопуляций соответствуют таковым в таблице 1.

Усредненный онтогенетический спектр *R. tetraspis* (рис. 2) в исследуемых ЦП центрированный неполночленный с максимумом на средневозрастных генеративных особях (40.8%). Генеративная фракция составляет в среднем 58.0%, прегенеративная – 37.7%, постгенеративная – 4.3%. Такой тип спектра указывает на довольно высокий уровень самоподдержания ЦП путем семенного размножения; период пребывания особей в субсенильном состоянии короткий.

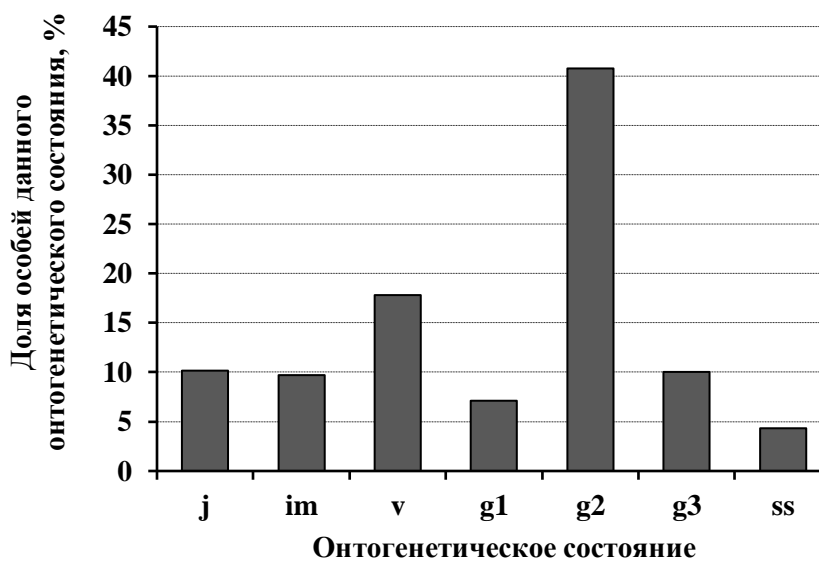


Рис. 2. Усредненный онтогенетический спектр ценопопуляций *Rindera tetraspis*.

Онтогенетическая структура конкретных ЦП *R. tetraspis* имеет центрированный тип спектра с максимумом на средневозрастных генеративных особях (28.4-59.2%). Эту онтогенетическую группу составляют растения, которые в большей степени устойчивы к воздействию неблагоприятных условий. Наиболее типичным является отсутствие в спектре проростков. Они были выявлены только в ЦП 5 и 6, но эту стадию в работе не учитывали, т.к. она крайне нестабильна, зависит от климатических условий окружающей среды и времени изучения ЦП. По-видимому, активное прорастание семян происходит лишь в благоприятные по климатическим условиям годы, когда снежный покров достаточно большой и весной наблюдаются дожди. Генеративная стадия является наиболее продолжительной по времени, старовозрастные генеративные особи цветут даже в начале

отмирания корневой системы, поэтому субсенильных особей выявлено довольно немного. Сенильные особи не обнаружены совсем, что может быть связано с биологией вида – особи не доживают до этого состояния.

В ЦП 1, 5 и 6 значительная доля приходится на прегенеративную фракцию. Эти ЦП располагаются в основном у подножья склонов с небольшим уклоном местности, где лучшие условия увлажнения способствуют хорошему самовозобновлению и прорастанию семян. В ЦП 2-4, наоборот, преобладают особи среднего возраста, эти ЦП расположены на склонах разной экспозиции, иногда с наличием выпаса скота, что приводит к ослаблению возобновительных процессов.

Классификация «дельта-омега» (табл. 3) показала, что к молодым относятся ЦП 1, 5 и 6 ($\Delta = 0.31-0.35$, $\omega = 0.55-0.58$), где больше всего представлены прегенеративные особи, и общая плотность довольно высокая (5.5-10.7 экз./м²). Высокие показатели индекса восстановления (0.84-1.33) и низкие индекса старения (0.02-0.09) свидетельствуют о достаточно высокой способности изученных ЦП поддерживать свою структуру путем семенного размножения и при благоприятных условиях обеспечивать пополнение ЦП. ЦП 2 и 4 являются переходными ($\Delta = 0.35$ и 0.39 , $\omega = 0.69$ и 0.70), в них снижается долевое участие прегенеративной фракции, тогда как значительно увеличивается количество разновозрастных генеративных особей. При средних значениях индекса восстановления (0.58 и 0.66), низких значениях индекса старения (0.03 и 0.04) и низкой плотности (4.7 и 5.4 экз./м²) эти ЦП при благоприятных условиях увлажнения также способны к самоподдержанию за счет почти равного участия молодой и генеративной фракции. К зрелой отнесена ЦП 3 ($\Delta = 0.45$, $\omega = 0.87$), здесь доля зрелых генеративных особей преобладает над молодыми. Она характеризуется минимальными значениями индекса восстановления (0.11) и старения (0.01). Расположена на крутом склоне холма (25°) с выходами мергелистых пород, где отмечено высокое проективное покрытие травостоя (80%), здесь, возможно, именно конкуренция с другими растениями негативно сказывается на показателях плотности (5.9 экз./м²) и самовозобновлении.

Таблица 3. Распределение особей по онтогенетическим состояниям и демографические показатели состояния ЦП *Rindera tetraspis*.

№ ЦП	Онтогенетическое состояние, %							Демографические показатели				
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	Δ	ω	Тип ЦП	I _B *	I _C **
1	13.5	14.2	25.5	1.1	30.0	9.0	6.7	0.32	0.55	молодая	1.33	0.07
5	24.8	5.1	14.6	7.3	37.2	8.8	2.2	0.31	0.58	молодая	0.84	0.02
6	15.3	14.8	15.3	5.1	28.4	11.9	9.1	0.35	0.56	молодая	1.00	0.09
2	4.4	9.6	24.4	8.1	43.0	7.4	3.0	0.35	0.69	переходная	0.66	0.03
4	1.7	13.7	19.7	3.4	47.0	10.3	4.3	0.39	0.70	переходная	0.58	0.04
3	1.4	0.7	7.5	17.7	59.2	12.9	0.7	0.45	0.87	зрелая	0.11	0.01

Примечание к таблице 3: названия ценопопуляций соответствуют таковым в таблице 1; *I_B – индекс восстановления, **I_C – индекс старения.

Информации по онтогенезу и структуре популяций *R. tetraspis* по литературным данным крайне мало. Многолетний мониторинг состояния ЦП вида проводился московскими коллегами на юге европейской России. Изучены особенности экологии местообитаний в Юго-Восточном Крыму, приводится сравнение с таковыми в Самарской области и Ставропольском крае. На всех исследуемых территориях обнаружены виды, общие для фитоценозов (*Iris pumila* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Kochia cristata* (L.) Schrad., *Ephedra distachya* L.), что может говорить об узкой экологической приуроченности риндеры. Проведенный анализ динамики численности возрастных групп показал, что общая численность стабильная, колеблется от 10 до более 1000 экземпляров в Крыму, в Самарской области – 100-300 экз., в Саратовском Заволжье – 150-600 экз. (Шатко и др., 2020). Выявили, что онтогенетический спектр нормальный, полночленный с преобладанием ювенильных особей в Крыму и старых генеративных растений в Самарской области (Пуина, Mitroshenkova, 2020). Ценопопуляции, расположенные на территории Оренбургской области, как было отмечено ранее, неполночленные с преобладанием средневозрастных генеративных растений. Это зависит от

экологических условий обитания, степени антропогенной нагрузки (в Самарской области активный выпас скота) и колебаний погодных условий (в Крыму более длинный вегетационный сезон), которые влияют на темпы развития особей в том или ином онтогенетическом состоянии.

Выводы

Проведенные исследования шести ЦП *Rindera tetraspis* на территории Оренбургской области показали, что данный вид встречается в различных вариантах петрофитных степей, преобладающими типами растительности являются пустынножитняковые, лерхополюнно-ломкоколосниковые кальцефитные и курчавомятликово-тырсовые степные сообщества. Вид приурочен преимущественно к меловому субстрату.

Исследованные ЦП отличаются невысокой плотностью (4.7-10.7 экз./м²) и неполночленным онтогенетическим спектром. Усредненный онтогенетический спектр *R. tetraspis* центрированный неполночленный, с выраженным максимумом на средневозрастных генеративных растениях (40.8%). По классификации «дельта-омега» три ЦП отнесены к молодым ($\Delta = 0.31-0.35$, $\omega = 0.55-0.58$), две – к переходным ($\Delta = 0.35$ и 0.39 , $\omega = 0.69$ и 0.70), одна – к зрелой ($\Delta = 0.45$, $\omega = 0.87$). Наиболее стабильны по возрастным состояниям ценопопуляции, произрастающие у подножья холмов с небольшим уклоном 2-15°, западной или восточной экспозиции. На склонах с уклоном 20-25° и высоким проективным покрытием травостоя (80%) отмечены неполночленные ЦП. Выявлено 3 онтогенетических периода и 8 онтогенетических состояний. Не обнаружены сенильные особи, что, возможно, связано с биологией вида.

Общее состояние обследованных популяций редкого эндемичного вида *R. tetraspis* оценивается как удовлетворительное. Следует отметить, что большинство исследованных ценопопуляций не обеспечено охраной. Из шести ЦП только одна расположена на особо охраняемой природной территории «Троицкие меловые горы». Необходимо детальное и глубокое изучение вида, получение подробной информации о существующих и поиск новых местообитаний, контроль за их состоянием. Кроме того, в мониторинге нуждается ЦП Глубокий, где отмечено низкое возобновление.

Финансирование. Работа выполнена по теме ЮУБСИ УФИЦ РАН "Биоразнообразии природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования" в рамках государственного задания на 2022 г. УФИЦ РАН № 075-03-2022-001 от 14.01.2022 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.М., Ильина В.Н., Каримова О.А., Мустафина А.Н. 2016. Сравнительный анализ структуры популяций *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) в Самарской области и Республике Башкортостан // Растительные ресурсы. Т. 52. № 2. С. 225-239.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Каримова О.А., Голованов Я.М., Шуганов З.Х. 2019. Структура и состояние популяций трех редких видов рода *Hedysarum* (Fabaceae) на Южном Урале // Ботанический журнал. Т. 104. № 5. С. 729-740.
- Акрамов С.Т., Киямитдинова Ф., Юнусов С.Ю. 1967. Алкалоиды *Rindera cyclodonata*, *R. °echinate* и *Heliotropium dasycarpum* // Химия природных соединений. № 5. С. 351.
- Готов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола. Ч. 1. С. 146-149.
- Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. Т. 2. № 1. С. 3-7.
- Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар». 224 с.
- Зайцев Г.Н. 1990. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука. 296 с.
- Каримова О.А., Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. 2016. Возрастной состав ценопопуляций *Patrinia sibirica* (Valerianaceae) на Южном Урале // Растительные ресурсы. Т. 52. № 1. С. 49-65.
- Каримова О.А., Абрамова Л.М., Ильина В.Н., Мустафина А.Н. 2018. Структура ценопопуляций и охрана редкого вида *Anthemis trozkiiana* Claus в Самарской и Оренбургской областях // Бюллетень МОИП. Отделение биологический. Т. 123. № 5. С. 58-66.
- Красная книга Алтайского края. 2016. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Барнаул: Изд-во АлтГУ. Т. 1. 290 с.
- Красная книга Краснодарского края. 2017. 3-е изд. Растения и грибы / Ред. С.А. Литвинская. Краснодар: Администрация Краснодарского края. 850 с.

- Красная книга Самарской области. 2017. Т. 1. Редкие виды растений и грибов / Ред. С.А. Сенатор, С.В. Саксонов. Самара: Изд-во Самарской государственной областной академии. 384 с.
- Красная книга Саратовской области. 2021. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Папирус. 496 с.
- Красная книга Оренбургской области. 2019. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Воронеж. 488 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1978. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука. 212 с.
- Флора Сибири. 1994. Т. 7. Сем. *Berberidaceae* – *Grossulariaceae*. Новосибирск: ВО «Наука». С. 65.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. Т. 2. С. 7-34.
- Шатко В.Г., Горбунов Ю.Н., Крючкова В.А. 2020. Характеристика экологии и состояния популяции редкого вида *Rindera tetraspis* Pall. в Юго-Восточном Крыму // Экологические системы и приборы. № 7. С. 17-24.
- Abramova L.M., Mustafina A.N., Karimova O.A., Ilyina V.N. 2019. Features of the Organisation of Populations of a Rare Species *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. (*Dipsacaceae*, *Magnoliopsida*) in the Trans-Volga and Cis-Urals regions // Biology Bulletin. Vol. 46. No. 10. P. 1199-1205.
- Karimova O.A., Abramova L.M., Golovanov Ya.M. 2017. Analysis of the Current Status of Populations of Rare Plant Species of Nature Monument of Troicki Chalk Mountains (Orenburg Region) // Arid Ecosystems. Vol. 7. No. 1. P. 54-62. [Каримова О.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. 2017. Анализ современного состояния популяций редких видов растений памятника природы Троицкие меловые горы (Оренбургская область) // Аридные экосистемы. Т. 23. № 1. С. 51-59.]
- McCune B., Grace J.B. 2002. Analysis of Ecological Communities. Glenden Beach, Oregon. 300 p.
- Rodriguez-Riaño T., Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 2004. Reproductive biology in *Cytisus multiflorus* (*Fabaceae*) // Annales Botanici Fennici. Vol. 41. No. 3. P. 179-188.
- Schemske D.W. 1985. Plant Populations. Perspectives on Plant Population Ecology // Science. Vol. 227 (4685). P. 405-406.
- Plants of the World Online. 2023 [Электронный ресурс <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения 16.05.2023)].
- Zhukova L.A. 2001. Diversity of Ontogenetic Pathways in Plant Populations // Russian Journal of Ecology. Vol. 32. No. 3. P. 151-158.