

УДК 574.3:582.736(470.54)
doi: 10.17223/19988591/37/4

Е.Н. Подгаевская, Н.В. Золотарева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Особенности произрастания и состояние ценопопуляций *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. на северной границе распространения (Свердловская область)

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-04186

Oxytropis spicata (Pall.) O. et B. Fedtsch. – горно-степной эндемик Южного Урала, едва заходящий на Средний Урал. В Свердловской области находятся самые северные местообитания вида – в настоящий момент он известен из 5 пунктов, включен в Красную книгу Свердловской области. Ранее специальных исследований состояния популяций остролодочника колосистого на Урале не проводилось. Изучены 3 ценопопуляции вида в Свердловской области, две из них расположены в лесостепной зоне, одна – в подзоне южной тайги. Выявлено, что в самых северных местонахождениях степной вид *O. spicata* меняет ценопопуляционную приуроченность и встречается под пологом остепненных сосновых лесов с разреженным травяным покровом. Ценопопуляция вида, исследованная в пределах бореальной зоны, отличается от ценопопуляций лесостепной зоны низкими значениями основных демографических параметров, таких как численность, плотность, индексы виталитета и жизнеспособности, а также контактно-зональным распределением особей в сообществе. На индивидуальном уровне в наиболее северном местообитании *O. spicata* имеет значимо меньшее число генеративных и вегетативных побегов, цветков в соцветии.

Ключевые слова: эндемик; периферийные популяции; ценопопуляционная приуроченность; морфометрические признаки; демографические параметры.

Введение

Редкие, эндемичные и охраняемые растения определяют специфику регионального флорного разнообразия [1, 2], их присутствие рассматривается как основа для создания особо охраняемых природных территорий [3–5]. Изучение распространения и состояния популяций, в том числе их генетического разнообразия, особенно актуально для видов, имеющих небольшое количество локальных местонахождений с низкой численностью [6, 7]. На территории Свердловской области ряд эндемичных и реликтовых видов находится на границе распространения, зачастую в отрыве от своего основного ареала, и представлен малым числом популяций [8, 9].

Oxytropis spicata (Pall.) O. et B. Fedtsch. – горно-степной эндемик Южного Урала, едва заходящий на Средний Урал. В Свердловской области известен

из 5 пунктов и внесен в Красную книгу [8] как уязвимый вид (II категория). Специальных исследований состояния популяций остролодочника колосистого на территории Урала не проводилось. Основные работы посвящены изучению его систематического положения, хорологии [10], морфологических и кариологических характеристик [11, 12] и семенной продуктивности с целью дальнейшей интродукции и реинтродукции [13].

Цель наших исследований – изучить ценотическую приуроченность, возрастную структуру и выявить закономерности изменений морфометрических признаков в периферийных популяциях *Oxytropis spicata* на Урале.

Материалы и методики исследования

Oxytropis spicata – стержнекорневой каудексообразующий травянистый многолетний поликарпик высотой 20–40 см. Листья перистые 15–20 см длиной. Листочки продолговато-ланцетные острые, сверху скудно, снизу более обильно опушенные. Прилистники овально-ланцетные, приросшие к черешку, белоопушенные. Цветоносы 20–50 см высотой, крепкие, бороздчатые, густо опушены короткими полуоттопыренными белыми волосками. Соцветие колосовидное, узкое и длинное, плотное, при плодах не разрыхляется, состоит из 30–60 цветков. Прицветники яйцевидные или широкоовальные, в 2–3 раза короче трубки чашечки, густо опушенные. Чашечка трубчато-колокольчатая, длиной 5–8 мм, мохнато белоопушенная. Треугольные зубцы чашечки в 4 раза короче трубки. Цветки ярко-розовые или голубовато-розовые, при сушке становятся голубыми. Флаг длиной 15–18 мм, слегка выемчатый на верхушке. Крылья длиной 12–13 мм, выемчатые, сильно расширенные кверху. Лодочка почти равна крыльям, с остроконечием около 1 мм. Бобы широкояйцевидные, скупенные, очень плотно прижатые друг к другу. Цветет в июне–июле, плодоносит в июле–августе. Опыляется насекомыми. Размножается исключительно семенами [9, 10]. $2n = 16$ [11].

Остролодочник колосистый произрастает в лесостепной зоне, большая часть ареала вида расположена в пределах Республики Башкортостан и Челябинской области между $55^{\circ}50'$ и $52^{\circ}00'N$ [9, 14] (рис. 1). В пределах основного ареала наиболее северные местонахождения вида известны в Предуралье (Месягутовская лесостепь) и по восточному макросклону Урала (хр. Потанины Горы близ г. Кыштым) [10, 14, 15]. Восточная граница ареала вида в основном совпадает с границей Зауральского пенепплена и Западно-Сибирской равнины. Западная граница ареала проходит в Башкирском Предуралье. В Оренбургской области известны единичные местонахождения типичного *O. spicata* близ границы с Башкирией на южном пределе распространения вида [14, 16]. Растения, которые распространены в Среднем Поволжье и Заволжье – в Республике Татарстан, Самарской, Ульяновской и Саратовской областях, а также в западных районах Оренбургской области, ранее относили к *O. spicata*. Однако они существенно отличаются от

уральских и выделены в особый вид – остролодочник татарский (*O. tatarica* Knjasev) [10, 14]. Растения из центральных районов Оренбургской области (в пределах степной зоны), промежуточные по своим признакам между *O. spicata* s. str. и *O. tatarica*, также описаны в качестве особого вида – остролодочник казакский (*O. kasakorum* Knjasev) [10, 14]. Распространение видов из родства *O. spicata* на Урале и в Среднем Поволжье подробно изучено М.С. Князевым [10, 14].

На территории Свердловской области известны наиболее северные местонахождения вида, значительно удаленные от основного ареала: на Александровских сопках у г. Красноуфимск (лесостепная зона); по р. Реж на скалах Коровий Камень выше с. Першино, на левобережных скалах выше с. Голендухино, на правобережных скалах «Сычёвские яры» выше д. Луговая (подзона южной тайги) [8, 9, 14].

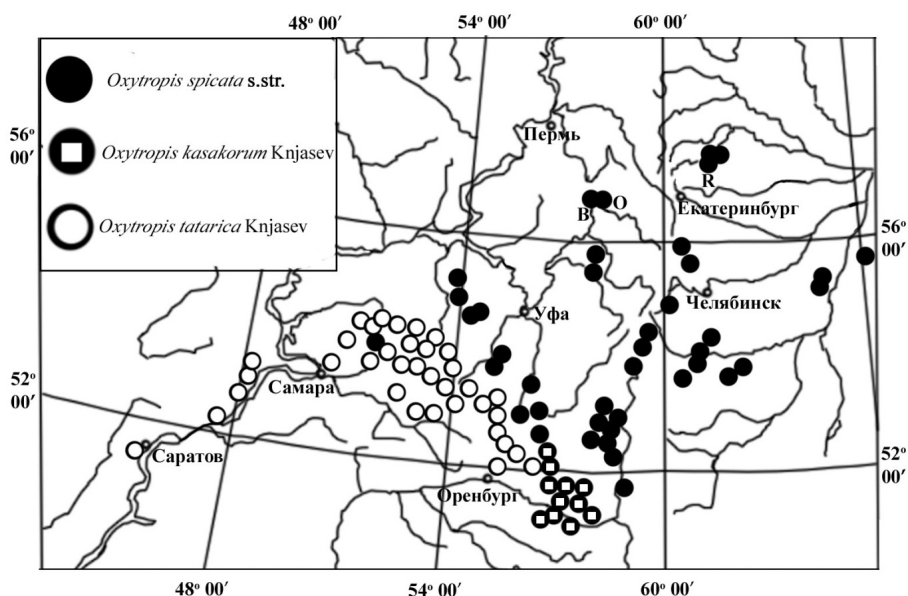


Рис. 1. Распространение трех викарирующих рас *Oxytropis spicata* s.l. [14].

Ценопопуляции: В – Большая, О – Остренькая, R – Режевская

[Fig. 1. Distribution of three vicarious races of *Oxytropis spicata* s.l. [14].

Cenopopulations: B - Bol'shaya, O - Ostren'kaya, R - Rezhevskaya]

Нами исследованы три местонахождения вида на территории Свердловской области: на Александровских сопках (Большая и Остренькая) и по р. Реж на скалах Коровий Камень (рис. 1). В каждом местонахождении определена ценопопуляционная приуроченность вида, а также изучена его наиболее многочисленная ценопопуляция (ЦП). Основные экологические и фитоценологические параметры местонахождений представлены в табл. 1. Для выявления экологических характеристик типичных местонахождений вида в

центральной части ареала исследованы фитоценозы с его участием на горе Турпай (у с. Равилово Абзелиловского района Республики Башкортостан, 53°12'N 58°34'E).

Во всех исследованных местонахождениях *Oxytropis spicata* редок, число фитоценозов с его участием невелико, вид не имел высокого проективного покрытия (не более 3%), играя в сообществе роль ассектатора. На Александровских сопках выявлено семь фитоценозов, включающих остролодочник колосистый, на Коровьем Камне – только один. В центральной части ареала (на горе Турпай) вид произрастает в разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных степях с высоким участием петрофитов и доминированием *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Poa transbaicalica* Roshev., *Stipa zalesskii* Wilensky; на Александровских сопках – в составе петрофитных степных фитоценозов по каменистым вершинам и юго-западным склонам, встречаясь в основном в типчаковых и мордовниково-типчаковых степях. В своих наиболее северных местонахождениях по р. Реж остролодочник отмечен на крутых южных склонах под пологом соснового леса с разреженным травяным покровом [15].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Основные экотопические и фитоценотические параметры местонахождений ценопопуляций *Oxytropis spicata* на территории Свердловской области
[Basic ecotopic and phytocenotic parameters of localities of the studied *Oxytropis spicata* cenopopulations in Sverdlovsk region]

Параметры [Parameters]	Ценопопуляции [Cenopopulations]		
	Большая [Bol'shaya]	Остренькая [Ostren'kaya]	Режевская [Rezhevskaya]
Координаты [Coordinates]	56°43'N 57°47'E	56°43'N 57°47'E	57°25'N 61°29'E
Крутизна склона, град. [Slope angle, degree]	14	16	32
Экспозиция, град. [Exposure, degree]	210	135	180
Каменистость субстрата, % [Substrate stoniness, %]	10	10	45
Увлажнение / богатство-засоленность [Humidification / Richness-salinity]	52,6 / 12,5	52,9 / 12,5	55,8 / 12,3
Проективное покрытие травяно-кустарничкового / кустарникового яруса, % / сомкнутость полога деревьев [Projective cover of grass-undershrub layer / shrub layer, % / crown density]	50 / 0 / 0	55 / 35 / 0	15 / 0 / 0,5
Видовое богатство / количество видов степного и лесостепного флористического комплекса [Species richness / number of steppe and forest-steppe species in floristic complex]	41 / 29	57 / 38	30 / 12
Проективное покрытие <i>Oxytropis spicata</i> , % [Projective cover of <i>Oxytropis spicata</i> , %]	3	1	<1

Геоботанические описания фитоценозов выполнялись по стандартной методике в естественных границах, экологическая характеристика местообитаний остролодочника определялась с помощью экологических шкал увлажнения и богатства-засоленности, разработанных А.Ю. Королюком [17]. Статус увлажнения или богатства-засоленности вычисляется исходя из экологических оптимумов видов по следующей формуле:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N Opt(i)}{N},$$

где $Stat$ – статус описания; $Opt(i)$ – оптимум i -го вида; N – количество видов в описании (если данные по некоторым видам отсутствуют, учитывается количество видов с известными оптимумами).

Статистическую обработку первичных данных производили при помощи пакетов «Microsoft Excel 2007» и StatSoft STATISTICA 6.0. Уровни варьирования признаков приняты по С.А. Мамаеву [18]. В каждой ценопопуляции у 10 особей средневозрастного генеративного состояния измеряли комплекс морфометрических параметров: высота генеративного побега, длина листа, число вегетативных (розеточных) побегов, число генеративных побегов, число цветков в соцветии, длина соцветия. Сравнение данных осуществляли с помощью критерия Манна–Уитни.

При исследовании ценопопуляций использованы общепринятые методики [19–22]. Возрастные состояния выделены на основе периодизации онтогенеза, разработанной Т.А. Работновым [20], дополненной А.А. Урановым и сотрудниками его школы [20–22]. Подсчитаны основные популяционные параметры: плотность (M , число особей на 1 м²), индексы возрастности (дельта) [19] и эффективности (омега) [23]. Тип возрастного спектра определяли по классификации «дельта–омега» [23]. Важными критериями состояния ЦП являются индексы виталитета (IVC) [24], восстановления (I_v) [25] и замещения (I_z) [26]. При учете численности основной счетной единицей служила особь. Жизненность ценопопуляций определяли по методике Ю.А. Злобина (критерий Q) [27, 28].

Результаты исследования и обсуждение

В онтогенезе *Oxytropis spicata* выделены 4 возрастных периода и 10 возрастных состояний.

Латентный период. Бобы до 10 мм длины и 5 мм ширины, одногнездные, с узкой брюшной перегородкой. Семена темно-коричневые, округлые, 1,8–2 мм длиной и 1,6–1,7 мм шириной, сплюснутые в латеральном направлении.

Прегенеративный период. Проростки (р1). Семядоли овальные. Первый лист тройчатосложный, листочки продолговато-эллиптические, эллиптические, цельнокрайние. Все растение опушенное, серовато-зеленое.

Ювенильное состояние (j). Растения однопобеговые, 2,8–6,0 см высотой. Листья ювенильного типа тройчатые или непарноперистосложные с 2 парами листочков. Пластинки листочков длиной 0,5–0,8 см, шириной 0,2–0,3 см.

Имматурное состояние (im). Растение представлено первичным побегом, достигает высоты 4–10 см, имеет 5–9 непарноперистосложных листьев с 5–10 парами листочков. Листочки длиной 0,5–0,12 см, шириной 0,2–0,3 см. Начинает формироваться каудекс.

Виргинильное состояние (v). Начинается кущение, появляются новые побеги. Растения имеют 1–3 розеточных побега. Листья взрослого типа непарноперистосложные с 12–16 парами листочков. Пластинки листочков длиной 1,2–2,2 см, шириной 0,4–0,5 см.

Генеративный период. Молодые генеративные растения (g_1). Формируется многоглавый каудекс. Растения имеют 2–7 розеточных побегов, образуют 1–5 цветоносов высотой 39–50 см. Листья длиной 14–19 см, имеют 14–16 пар листочков. Листочки длиной 1,2–2,4 см, шириной 0,5–0,6 см.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) имеют 5–12 розеточных побегов и 2–8 цветоносов высотой 36–64 см. Листья 16–27 см длиной с 16–17 парами листочков. Пластинки листочков длиной 1,9–3,5 см, шириной 0,5–1,1 см.

Старые генеративные растения (g_3) имеют 5–10 розеток и 2–4 цветоноса высотой 44–47 см. Листья 13–17 см длиной с 15–17 парами листочков. Листочки длиной 1,8–2,5 см, шириной 0,5–0,6 см.

Постгенеративный период. Субсенильные (ss) растения имеют 2–8 розеточных побегов. Листья длиной 14–18 см с 14–16 парами листочков. Пластинки листочков длиной 1,6–2 см, шириной 0,4–0,5 см.

Сенильные (s) растения встречаются в ценопопуляциях редко. В результате разрушения каудекса образуются одно- или двупобеговые партикулы с листьями ювенильного и имматурного типа.

Ценопопуляция вида, исследованная на сопке Большой, располагается в верхней части юго-западного умеренно крутого каменистого склона в сообществе с доминированием *Echinops crispus* S. Majorov и *Festuca valesiaca* Gaudin (см. табл. 1). Ценопопуляция, изученная на сопке Остренькой, находится почти на вершине в зарослях спиреи городчатой (*Spiraea crenata* L.) с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Artemisia sericea* Web., *Echinops crispus* и *Festuca valesiaca*. Ценопопуляция вида по р. Реж отмечена в средней и нижней частях каменистого крутого южного склона в составе остепненного соснового леса с разреженным травяным покровом (см. табл. 1), наибольшее проективное покрытие в котором имеет *Elytrigia lolioides* (Kar. & Kir.) Nevski (7%).

Местообитания остролодочника в центральной части ареала – на горе Турпай – более сухие, чем на Александровских сопках, а тем более по р. Реж (значения по шкале увлажнения соответственно 48,8–51,3; 51,9–52,9; 55,8), таким образом, наиболее северные местообитания вида характеризуются

ся как влажностепные или сухолуговые, по шкале богатства-засоленности относятся к довольно богатым (средние значения соответственно 13; 12,5; 12,3). Местообитания остролодочника, исследованные на территории Свердловской области, кроме географического положения и экотопических параметров, отличаются степенью освещенности травяно-кустарничкового яруса: мордовниково-типчаковая степь в верхней части открытого каменистого склона сопки Большой не испытывает затенения, в то время как травяно-кустарничковый ярус в зарослях спиреи городчатой на вершине сопки Остренькой умеренно затенен, еще сильнее затенение проявляется в остепненном сосновом лесу на Коровьем Камне. Таким образом, рассматриваемые местообитания выстраиваются в ряд по степени увеличения затенения, при этом ценопопуляции на сопках Большая и Остренькая находятся в непосредственной близости друг от друга, а ценопопуляция на р. Реж удалена от них на 80 км в меридиональном направлении и на 230 км в направлении с юго-запада на северо-восток. В результате, анализируя размерные и количественные признаки зрелых генеративных особей остролодочника, необходимо учитывать влияние не только широтного положения, но и затенения. Так, по ряду признаков, таких как длина генеративного побега и число вегетативных побегов, все исследованные ЦП значительно отличаются друг от друга, ЦП Остренькая и Большая отличаются также и по длине листа. Значимые отличия между территориально близкими ценопопуляциями по этим признакам объясняются в данном случае затенением в зарослях спиреи городчатой на сопке Остренькой, которое создает более мягкий микроклимат по сравнению с открытым, постоянно освещенным склоном сопки Большой. Известно, что уменьшение интенсивности света приводит к увеличению высоты луговых и степных растений [29]; так, в условиях затенения увеличивается длина листа и генеративного побега остролодочника, на Остренькой, по сравнению с Большой, возрастает и число вегетативных побегов на растение (табл. 2).

Другую группу признаков можно рассматривать как индикаторы зонального положения популяции. Так, по числу генеративных побегов, длине соцветия и числу цветков в соцветии южные популяции не различаются между собой, но значительно отличаются от северной (см. табл. 2). Уменьшение числа генеративных побегов на особь и числа цветков в соцветии у остролодочника при продвижении к северному пределу распространения подтверждает закономерности, выявленные нами ранее для *Stipa pennata* L. Исследуя ценопопуляции *Stipa pennata*, расположенные в широтном градиенте на северной границе распространения вида, мы показали, что наиболее северная ценопопуляция значительно отличается от остальных меньшими значениями всех признаков генеративной сферы: так, количество генеративных побегов на 1 средневозрастную генеративную особь здесь в 9–10 раз меньше, чем в южных местонахождениях [30].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Морфометрическая характеристика исследованных
ценопопуляций *Oxytropis spicata*
[Morphometric parameters of the studied *Oxytropis spicata* cenopopulations]**

Признаки [Parameters]		Ценопопуляции [Cenopopulations]			U
		Большая [Bol'shaya]	Остренькая [Ostren'kaya]	Режевская [Rezhevskaya]	
Длина листа, см [Leaf length, cm]	M±m min-max C _v , %	18,6±0,4 16–20 6,3	21,5±0,5 18–23 7,4	20,2±0,1 17–27 15,4	U _{o,r} = 28,5 U _{b,o} = 8,5** U _{b,r} = 37,5
Длина листочка, см [Leaflet length, cm]	M±m min-max C _v , %	2,3±0,1 1,9–2,7 10,7	2,3±0,1 2,0–2,6 8,2	3,0±0,1 2,5–3,5 10,2	U _{o,r} = 1,5** U _{b,o} = 39,5 U _{b,r} = 4,0**
Ширина листочка, см [Leaflet width, cm]	M±m min-max C _v , %	0,7±0,05 0,5–0,9 19,3	0,8±0,1 0,6–1,1 22,5	0,9±0,05 0,7–1,1 16,6	U _{o,r} = 30,0 U _{b,o} = 50,0 U _{b,r} = 29,0
Длина генеративного побега, см [Reproductive shoot length, cm]	M±m min-max C _v , %	40,7±1,3 36–48 9,5	48,6±0,4 47–50 2,8	56,2±1,7 49–64 8,9	U _{o,r} = 6,5** U _{b,o} = 4,0** U _{b,r} = 0,0**
Длина соцветия, см [Inflorescence length, cm]	M±m min-max C _v , %	9,7±0,5 8–13 14,5	10,5±0,5 8,5–13 15,2	13,7±0,7 10–17 15,8	U _{o,r} = 13,0* U _{b,o} = 33,0 U _{b,r} = 5,5**
Число цветков в соцветии [Number of flowers in inflorescence]	M±m min-max C _v , %	33,9±0,5 32–36 4,0	34,3±0,5 32–37 4,8	29,3±1,5 22–35 14,9	U _{o,r} = 12,0* U _{b,o} = 43,0 U _{b,r} = 13,5*
Число генеративных побегов на особь [Number of reproductive shoots per individual]	M±m min-max C _v , %	4,3±0,7 2–8 51,5	4,6±0,4 3–7 27,5	2,3±0,2 1–3 29,3	U _{o,r} = 4,0** U _{b,o} = 37,0 U _{b,r} = 16,5*
Число вегетативных побегов на особь [Number of vegetative shoots per individual]	M±m min-max C _v , %	3,9±0,4 2–5 28,2	6,2±0,5 5–10 25	2,5±0,2 2–3 21,1	U _{o,r} = 0,0** U _{b,o} = 8,0** U _{b,r} = 15,0*

Примечание. U – критерий Манна–Уитни, где b – Большая, o – Остренькая, r – Режевская; уровень значимости: * p ≤ 0,05; ** p ≤ 0,001.

[Note. U - Mann-Whitney U-test where b - Bol'shaya, o - Ostren'kaya, r - Rezhevskaya; significance level: * p ≤ 0,05; ** p ≤ 0,001].

Возрастные спектры изученных ЦП, за исключением ЦП Остренькая, неполночленные – отсутствуют особи постгенеративной группы (табл. 3). В ЦП Большая и Остренькая преобладают особи виргинильной и молодой генеративной групп, онтогенетические спектры центрированные. Однако по критерию «дельта–омега» ЦП Остренькая классифицируется как «молодая», а ЦП Большая – как «зреющая», что определяется высокой долей зрелых генеративных и малой долей иматурных и ювенильных особей в этой ЦП. В ЦП Режевская абсолютный максимум приходится на растения ювенильной группы, возрастной спектр левосторонний. Высокая доля молодой фракции ($j-g_1$) и отсутствие особей постгенеративной группы приводят к тому, что по классификации «дельта–омега» ЦП Режевская относится к группе «молодых». Условия произрастания ЦП Режевская значительно уклоняются от оптимальных для рассматриваемого вида, чем, очевидно, и объясняется отмирание особей в в постгенеративном периоде и отсутствие их в ценопопуляции. Однако существующее количество генеративных особей достаточно для эффективного возобновления ЦП, что отражается на высоких индексах восстановления и замещения.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Демографические параметры ценопопуляций остролодочника колосистого
[Demographic parameters of *Oxytropis spicata* cenopulations]

ЦП [Cenopopulation]	$\Delta - \omega$	I_b [I_r]	I_s [I_s]	Возрастные группы, % [Ontogenetic groups, %]								IVC	M
				j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s		
Остренькая [Ostren'kaya]	0,33– 0,48	0,58	1,13	14,3	18,4	20,4	26,5	6,1	6,1	6,12	2,04	1,05	5,4
Большая [Bol'shaya]	0,31– 0,63	0,45	0,83	2,7	11	31,5	28,8	19,2	6,8	0	0	1,03	8,1
Режевская [Rezhevskaya]	0,22– 0,37	0,67	2	48	10,7	8	16	8	9,3	0	0	0,96	3,6

Примечание. M – число особей на 1 м²; Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; I_b – индекс восстановления; I_s – индекс замещения; IVC – индекс виталитета ценопопуляций.

[Notes. M - Number of individuals per m²; Δ - Age index; ω - Effectiveness index; I_r - Recovery index; I_s - Substitution index; IVC - Vitality index].

В Красноуфимских ЦП особи остролодочника распределены равномерно по всему сообществу, ЦП Режевская состоит из трех небольших скоплений, расположенных вниз по крутому склону. В средней части склона находится 1-е скопление площадью 3 м², ниже по склону – 2-е скопление – 6 м², в нижней части склона вдоль тропы расположено самое крупное, 3-е скопление – 10 м². Возрастные спектры скоплений представлены на рис. 2. Значительная крутизна склона приводит к скатыванию семян вниз, что отражается на возрастных спектрах скоплений. В 3-м скоплении отмечено наибольшее число особей (43), среди которых преобладают ювенильные

растения (24), тогда как в 1-м локусе они отсутствуют, а во 2-м их число очень мало (4 особи).

Индекс виталитета ценопопуляций, рассчитанный по размерному спектру особей, свидетельствует об ухудшении условий существования вида в бореальной зоне по сравнению с лесостепной: наибольшие значения индекса отмечены для ЦП Остренькая и ЦП Большая, тогда как для ЦП Режевская значение гораздо ниже (см. табл. 3). Оценка жизнеспособности ценопопуляций по критерию Q показала, что ЦП Остренькая и Большая относятся к группе «процветающая» ($Q = 0,5$), ЦП Режевская – «депрессивная» ($Q = 0,1$).

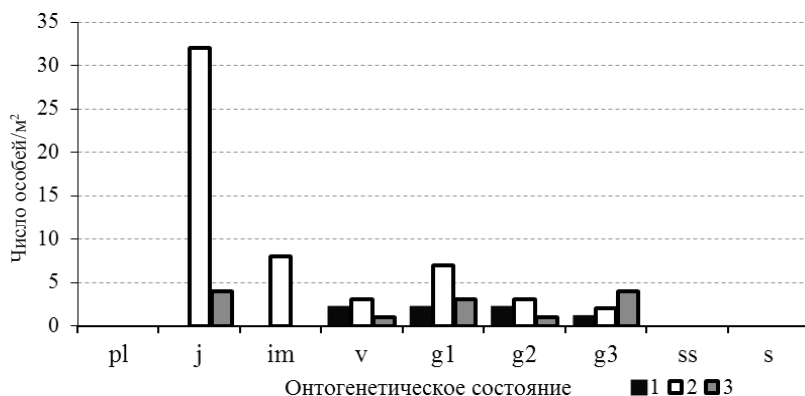


Рис. 2. Онтогенетические спектры скоплений остролодочника колосистого в ЦП Режевская. 1, 2, 3 – номера скоплений. По оси X – онтогенетическое состояние (j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное; g_1 – молодое генеративное; g_2 – средневозрастное генеративное; g_3 – старое генеративное; ss – субсенильное; s – сенильное); по оси Y – число особей данного онтогенетического состояния [Fig. 1. Ontogenetic spectra of *Oxytropis spicata* aggregation in Rezhevskaya cenopopulation.

Note: 1, 2, 3 - Number of aggregation. On the X axis - Ontogenetic state: p - Germ; j - Juvenile, im - Immature, v - Virgin, g_1 - Young-generative, g_2 - Middle-generative, g_3 - Old-generative, ss - Subsenile; s - Senile; on the Y axis - Number of individuals/ m^2]

Анализируя изменчивость исследованных морфометрических признаков, необходимо отметить, что все признаки в популяциях, кроме числа генеративных и вегетативных побегов, отличаются низким и средним уровнями изменчивости (CV не превышает 20%). В то же время, по имеющимся литературным данным, популяции, существующие на северном пределе распространения, например таких видов, как *Silene nutans* L., *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb., *Dianthus fischeri* Spreng. [31], в основном характеризуются высоким и очень высоким уровнями изменчивости признаков вегетативной и генеративной сфер.

Известно, что на северном пределе распространения экологическая амплитуда вида сужается, в связи с чем уменьшается количество пригодных для него местообитаний. При этом его ценогическая приуроченность мо-

жет соответствовать таковой в центральной части ареала или существенно изменяться. Такой неморальный теневыносливый вид, как *Asarum europaeum* L. в центральной части ареала обычен в широколиственных, широколиственно-еловых, травяных осиновых и березовых лесах [32], на северной границе распространения вид произрастает в сообществах, не характерных для его ценоареала, в частности, на злаково-разнотравных сенокосных лугах [31]. Возрастание светолюбия по направлению к северу отмечено также для других видов, в частности, для бореального лесного *Vaccinium myrtillus* L. [33]. Результаты исследований северных местонахождений *Dianthus fischeri*, *Adonis sibirica*, *Silene nutans* на территории Республики Коми свидетельствуют о том, что эти виды не меняют ценотическую приуроченность относительно центральной части ареала, сокращается только разнообразие включающих их фитоценозов [31]. К этой же группе относится и ковыль перистый, который даже в своих наиболее северных местонахождениях произрастает на участках с высокой концентрацией видов степного и лесостепного флористического комплекса, оставаясь доминантом степных сообществ [30].

Остролодочник колосистый в своих наиболее северных местонахождениях по р. Реж радикально меняет ценотическую приуроченность – светолюбивый вид степных фитоценозов здесь встречается под пологом остепненных сосновых лесов с разреженным травяным покровом. Подобным же образом ведет себя другой лесостепной и степной вид *Taraxacum proximum* (Dahlst.) Dahlst., наиболее северные местонахождения которого также выявлены по р. Реж. Так, в пределах Красноуфимской лесостепи вид произрастает в степных сообществах с сомкнутым травяным покровом (проективное покрытие 65–85%), а в условиях бореальной зоны приурочен к сосновым лесам с разреженным травяным покровом (проективное покрытие менее 10%) [34]. К этой же группе относится *Astragalus kungurensis* Boriss. – узколокальный эндемик, произрастающий на юге Пермского края и на севере Республики Башкортостан преимущественно под пологом остепненных сосновых редколесий [14, 35]. Этот вид близок к степному *Astragalus wolgensis* Bunge, представляя по сути его незначительно морфологически обособленную расу, которая предпочитает затененные, а не открытые местообитания [14], отличающиеся ослабленной конкуренцией со стороны других растений, прежде всего дерновинных злаков [35]. Очевидно, приуроченность этих видов к остепненным сосновым лесам с низким проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса связана со снижением их конкурентоспособности при продвижении к северу, а также с особыми микроклиматическими условиями, создающимися под пологом леса. По сравнению с открытым пространством в лесном фитоценозе значительно снижается скорость ветра, увеличиваются влагозапас почвы, глубина снежного покрова, сглаживаются суточные и сезонные разницы температур, лесная подстилка оказывает утепляющее действие, опасность заморозков под пологом леса ниже, чем на открытой местности [36, 37]. Таким образом, условия на юж-

ных склонах под пологом редкостойного соснового леса более мягкие, чем на их открытых участках, что также способствует выживанию остролодочника и сходных по экологическим требованиям степных видов здесь длительное время.

Анализируя состояние популяций двух редких видов (*Fritillaria ruthenica* Wickstr. и *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.) в разных частях ареала в направлении с севера на юг, Л.Б. Заугольнова с соавт. [38] приходят к выводу, что состояние популяционной системы зависит прежде всего от конкретной эколого-ценотической обстановки и чаще всего не обнаруживает прямой связи с положением вида в пределах ареала. Полученные нами данные свидетельствуют, что связь как популяционных, так и индивидуальных показателей с географическим положением популяции существует: в наиболее северном местообитании остролодочник колосистый на индивидуальном уровне имеет значимо меньшее число генеративных и вегетативных побегов, цветков в соцветии, на популяционном – низкие плотность, численность, индекс vitality и жизнеспособность, меньшую долю генеративных особей, чем в более южных популяциях. Те же закономерности выявлены нами при исследовании индивидуальной и популяционной реакции ковыля перистого в широтном градиенте: в северном направлении происходит уменьшение основных счетных и линейных признаков зрелых генеративных особей ковыля, обеспечивающих воспроизведение, а следовательно, и существование его популяций. В наибольшей степени ухудшение условий произрастания проявляется в состоянии генеративной сферы, признаки которой в северной популяции по своим значениям существенно меньше, чем в остальных, а также в онтогенетической структуре популяции, которая характеризуется низкими индексами восстановления и замещения и более высоким индексом старения [30].

Отличия, выявленные между состоянием двух южных, пространственно близких ценопопуляций остролодочника колосистого в Красноуфимской лесостепи, обусловлены различиями эколого-ценотической обстановки в этих местообитаниях. На Остренькой сопке в условиях затенения травяного яруса кустами спиреи формируется более мягкий микроклимат, что выражается в наилучшем развитии генеративных особей остролодочника, имеющих здесь наибольшее число вегетативных побегов, длину листа. На примере другого степного вида *Fritillaria ruthenica* также показано соответствие максимального развития организма экотопам с самыми высокими баллами увлажнения и обеспеченности почв азотом. Исследованные местообитания остролодочника в Красноуфимской лесостепи не имеют значительных отличий по увлажнению или богатству почвы, но даже небольшие микроклиматические отличия оказывают влияние на состояние вида в наиболее северных местонахождениях, где его «чувствительность» и требовательность к условиям произрастания резко возрастают. Только в ценопопуляции на сопке Остренькой выявлены особи постгенеративной группы, что также связано с благоприятными эколого-ценотическими условиями данного ме-

стообитания. Наиболее высокие популяционные показатели выявлены для остролодочника на сопке Большой, где экологические и ценотические условия в большей степени сходны с таковыми в центральной части ареала. Именно здесь зафиксированы самые высокие плотность, численность, доля генеративных особей. Таким образом, в данном случае максимальные оценки для организма и популяции не совпадают, что отмечено и при исследовании ценопопуляций других видов [38].

Популяционные исследования редких видов показали, что благоприятные местообитания, расположенные близко друг к другу, для их сохранения предпочтительнее, чем находящиеся на значительном удалении друг от друга, а также что территориально крупные местообитания лучше мелких [39]. С этой точки зрения многочисленные и близко расположенные ценопопуляции Александровских сопкок подвержены меньшим рискам, чем популяция Режевская, численность и структура которой свидетельствуют о критических для вида условиях обитания. Популяции остролодочника колосистого в пределах бореальной зоны длительное время существуют в значительном отрыве от основного ареала в жестких природно-климатических условиях, выживают в не характерной для вида эколого-ценотической обстановке, чему способствует длительное сохранение всхожести семян (до 10–13 лет) и разновременное прорастание их в течение месяца [13].

Заключение

Остролодочник колосистый – светолюбивый вид степных фитоценозов, в своих наиболее северных местонахождениях по р. Реж меняет ценотическую приуроченность, произрастая под пологом остепненных сосновых лесов с разреженным травяным покровом. От центральной части ареала к северному пределу распространения увеличивается увлажнение местообитаний вида. В результате анализа состояния ценопопуляций *O. spicata* выявлена связь как индивидуальных, так и популяционных показателей с географическим положением: по числу генеративных побегов и цветков в соцветии южные популяции не отличаются между собой, но значительно отличаются от северной, превосходя ее. На популяционном уровне отличия северной популяции выражаются в низких численности и плотности, меньшей доле генеративных особей. Наиболее высокие популяционные показатели имеет ценопопуляция вида, существующая в эколого-ценотических условиях, приближенных к таковым в центральной части ареала.

Литература

1. Casazza G., Barberis G., Minuto L. Ecological characteristics and rarity of endemic plants of the Italian Maritime Alps // Biological Conservation. 2005. Vol. 123, is. 3. PP. 361–371. doi: [10.1016/j.biocon.2004.12.005](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.12.005)
2. Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Современное состояние горных степей Свердловской области // Экология. 2012. № 5. С. 331–339.

3. Князев М.С., Мамаев С.А., Власенко В.Э. Реликтовые сообщества и популяции петрофильных видов растений на территории северных районов Свердловской области и вопросы их охраны // Экология. 2007. № 5. С. 343–349.
4. Дёгтева С.В., Полетаева И.И., Пыстина Т.Н. Роль системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в сохранении редких видов // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2011. № 8. С. 35–41.
5. Олонова М.В., Чжанг Д., Бекет У. Материалы к выделению ключевых ботанических территорий Алтайской горной страны // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 59–73.
6. Minuto L., Grassi F., Casazza G. Ecogeographic and genetic evaluation of endemic species in the Maritime Alps: the case of *Moehringia lebrunii* and *M. sedoides* (Caryophyllaceae) // Plant Biosystems. 2006. Vol. 140, № 2. PP. 146–155. doi: [10.1080/11263500600756348](https://doi.org/10.1080/11263500600756348)
7. Walisch T.J., Colling G., Bodenseh M., Matthies D. Divergent selection along climatic gradients in a rare central European endemic species, *Saxifraga sponhemica* // Annals of Botany. 2015. Vol. 115, Issue 7. PP. 1177–1190. doi: [10.1093/aob/mcv040](https://doi.org/10.1093/aob/mcv040)
8. Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корытин. Екатеринбург : Баско, 2008. 256 с.
9. Куликов П.В., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург : Гощицкий, 2013. 612 с.
10. Князев М.С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале. IV. Виды родства *Oxytropis songorica* // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 4. С. 140–148.
11. Филиппов Е.Г., Куликов П.В., Князев М.С. Числа хромосом видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 6. С. 138–139.
12. Арсланова Л.Р. Морфологическая и кариологическая изменчивость редких южноуральских видов рода *Oxytropis* DC. : дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2015. 248 с.
13. Елизарьева О.А., Кунакасова Г.Г. Качество семян *Oxytropis spicata* (Pall.) (Pall.) O. et B. Fedtsch. (Fabaceae) из природных популяций // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2013. № 11. С. 62–66.
14. Князев М.С. Бобовые (Fabaceae Lindl.) Урала : видообразование, географическое распространение, историко-экологические свиты : дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2015. 607 с.
15. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург ; Миасс : Геотур, 2005. 537 с.
16. Рябинина З.Н., Князев М.С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. 758 с.
17. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. № 12. С. 3–38.
18. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. : Наука, 1972. 282 с.
19. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института Академии наук СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
20. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
21. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М. : Наука, 1976. С. 217.
22. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / отв. ред. Т.И. Серебрякова, Т.Г. Соколова. М. : Наука, 1988. С. 184.
23. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

24. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Учен. зап. НТГСПА : матер. VI Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 80–85.
25. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
26. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
27. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–781.
28. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста. Сумы : Университетская книга, 2009. 263 с.
29. Культиасов И.М. Экология растений. М. : Изд-во Московского университета, 1982. 384 с.
30. Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. Особенности произрастания и состояние популяций *Stipa pennata* L. на северной границе распространения (Свердловская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 3 (31). С. 40–53. doi: [10.17223/19988591/31/4](https://doi.org/10.17223/19988591/31/4)
31. Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. Биология и экология редких видов растений Республики Коми. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 183 с.
32. Флора северо-востока европейской части СССР. Семейства Сургасеae – Сагуофиллаеae / ред. А.И. Толмачев. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1976. Т. 2. 314 с.
33. Горышина Т.К. Экология растений. М. : Высшая школа, 1979. 368 с.
34. Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Золотарев М.П. Находки редких видов высших растений в Свердловской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2015. Т. 120, вып. 6. С. 81–83.
35. Баландин С.В., Ладыгин И.В. Состояние популяции узколокального уральского эндемика *Astragalus kungurensis* (Fabaceae) // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 11. С. 1715–1724.
36. Молчанов А.А. Влияние леса на окружающую среду. М. : Наука, 1973. 359 с.
37. Рахманов В.В. Гидроклиматическая роль лесов. М. : Лесная промышленность, 1984. 240 с.
38. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 100–106.
39. Клименко А.А., Злобин Ю.А. Устойчивость и динамика популяций редких видов растений на охраняемых природных территориях // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 2. С. 181–191.

Поступила в редакцию 18.10.2016 г.; повторно 14.02.2017 г.;
принята 21.02.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:

Подгаевская Елена Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

E-mail: enp@ipae.uran.ru

Золотарева Наталья Валерьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

E-mail: nvp@ipae.uran.ru

Podgaevskaya EN, Zolotareva NV. Vegetation features and cenopopulation condition of *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch at the northern border of their occurrence (Sverdlovsk region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;37:47-65. doi: 10.17223/19988591/37/4 In Russian, English summary

Elena N. Podgaevskaya, Natalya V. Zolotareva

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Vegetation features and cenopopulation condition of *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch at the northern border of their occurrence (Sverdlovsk region)

In Sverdlovsk region there are several endemic and relict plant species that are at the border of their occurrence, often in isolation from the main area, constituting the most vulnerable part of the local flora. *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. Is a mountain-steppe endemic of the South Urals that scarcely spreads in the Middle Urals. The basic part of the species area is located in the Bashkortostan Republic and Chelyabinsk region (See Figure 1). In Sverdlovsk region the species reaches the north border of its range and is only localized at 5 points now. As a vulnerable species, it is included in the regional Red Book. Special investigations of *Oxytropis spicata* population condition have never been conducted earlier. The aim of the research was to study the ontogenetic structure and to reveal the laws of changes in individual morphometric features in *O. spicata* marginal populations in the Urals.

We studied three localities (cenopopulations) of the species in Sverdlovsk region, two of them are hills situated in the forest-steppe zone: “Bol’shaya” (56°43’N, 57°47’E) and “Ostren’kaya” (56°43’N, 57°47’E), and one is a bank slope in the subzone of south taiga “Rezhevskaya” (57°25’N, 61°29’E). In each locality, we identified the species coenotic confinement and studied the largest of available cenopopulations. The basic ecotopic and phytocenotic parameters are shown in Table 1. The age structure of all studied cenopopulations is normally distributed. In the ontogenetic spectrum of the cenopopulation “Ostren’kaya” all ontogenetic groups are present. The cenopopulations “Bol’shaya” and “Rezhevskaya” have no post-generative individuals. We revealed that to the north border of *O. spicata* occurrence the humidification of its habitats increases. In the most northern habitats *O. spicata* changes its confinement to steppe cenosis and occurs under the canopy of steppified pine forests with thinned grass cover. The analysis of morphometric features variability demonstrates that all the features in the populations, except numbers of generative and vegetative shoots, are characterized by low and medium variation rate ($CV \leq 20\%$). Also, we established the relation of both individual and population indices with geographic position (See Table 2). The most northern cenopopulation has significantly fewer flowers in an inflorescence, as well as generative and vegetative shoots. The two southern cenopopulations are indistinguishable by the number of generative shoots and flowers in an inflorescence, but are dissimilar significantly to the northern cenopopulation. The species cenopopulation in the boreal zone are dissimilar to cenopopulations in the forest-steppe zone by low values of its basic demographic parameters, i.e. abundance, density, vitality and viability indices, and also by contagious distribution of its individuals in a plant community (See Table 3, Figure 2). The highest population indicators are attributed to the cenopopulation “Ostren’kaya” which is located under ecological-coenotic conditions close to those found in the Central part of the species area.

The article contains 2 Figures, 3 Tables, 39 References.

Key words: Endemic; periphery populations; coenotic confinement; morphometric features; demographic parameters.

Funding: This research was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-04-04186).

References

1. Casazza G, Barberis G, Minuto L. Ecological characteristics and rarity of endemic plants of the Italian Maritime Alps. *Biological Conservation*. 2005;123(3):361-371. doi: [10.1016/j.biocon.2004.12.005](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.12.005)
2. Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Current state of mountain steppes in Sverdlovsk oblast. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(5):358-366. doi: [10.1134/S1067413612050177](https://doi.org/10.1134/S1067413612050177)
3. Knyazev MS, Mamaev SA, Vlasenko VE. Relict communities and populations of petrophilous plant species in northern regions of Sverdlovsk oblast and problems in their conservation. *Russian Journal of Ecology*. 2007;38(5):317-322. doi: [10.1134/S1067413607050049](https://doi.org/10.1134/S1067413607050049)
4. Degteva SV, Poletaeva II, Pystina TN. The role of nature protected areas of the Komi republic for rare species conservation. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra Ural Branch of the Russian Academy of Sciences – Journal “Proceedings” of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2011;4(8):35-41. In Russian
5. Olonova MV, Zhang D, Beket U. On the identification of Important Plant Areas on Altai Mountain Country. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):59-73. In Russian, English summary
6. Minuto L, Grassi F, Casazza G. Ecogeographic and genetic evaluation of endemic species in the Maritime Alps: The case of *Moehringia lebrunii* and *M. sedoides* (Caryophyllaceae). *Plant Biosystems*. 2006;140(2):146-155. doi: [10.1080/11263500600756348](https://doi.org/10.1080/11263500600756348)
7. Walisch TJ, Colling G, Bodenseh M, Matthies D. Divergent selection along climatic gradients in a rare central European endemic species, *Saxifraga sponhemica*. *Annals of Botany*. 2015;115(7):1177-1190. doi: [10.1093/aob/mcv040](https://doi.org/10.1093/aob/mcv040)
8. *Krasnaya kniga Sverdlovskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Data Book of Sverdlovsk oblast: animals, plants, fungi]. Korytin NS, editor. Yekaterinburg: Basko Publ.; 2008. 256 p. In Russian
9. Kulikov PV, Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Endemichnye rasteniya Urala vo flore Sverdlovskoy oblasti [Endemic plants of the Urals in the flora of Sverdlovsk oblast]. Yekaterinburg: Goshchitskiy Publ.; 2013. 612 p. In Russian
10. Knyazev MS. Systematic and chorologic notes on the species of genus *Oxytropis* (Fabaceae) in the Urals IV. Species related to *Oxytropis songoricus*. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2001;86(4):140-148. In Russian, English summary
11. Filippov EG, Kulikov PV, Knyazev MS. Chromosome numbers in the species of *Oxytropis* (Fabaceae) in the Urals. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1998;83(6):138-139. In Russian, English summary
12. Arslanova LR. *Morfologicheskaya i kariologicheskaya izmenchivost' redkih yuzhnoural'skih vidov roda Oxytropis DC*. [Morphological and karyological variation in the rare species of genus *Oxytropis* DC in the South Urals. CandSci. Dissertation, Biology]. Ufa: Bashkir State University; 2015. 248 p. In Russian
13. Elizajeva OA, Kunakasova GG. Quality of *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. (Fabaceae) seeds from natural populations. *Byulleten' Botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta – Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*. 2013;11:62-66. In Russian
14. Knyazev MS. *Bobovye (Fabaceae Lindl.) Urala: vidoobrazovanie, geograficheskoe rasprostranenie, istoriko-ekologicheskie svity* [Legumes (Fabaceae Lindl.) of the Urals:

- speciation, geographic distribution, historical-ecological suites. DrSci. Dissertation, Biology]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences; 2015; 607 p. In Russian
15. Kulikov PV. Konspekt flory Chelyabinskoy oblasti (sosudistye rasteniya) [Synopsis of flora in Chelyabinsk oblast (vascular plants)]. Yekaterinburg - Miass: "Geotur" Publ.; 2005. 537 p. In Russian
 16. Ryabinina ZN, Knyazev MS. Opredelitel' sosudistyh rasteniy Orenburgskoy oblasti [Manual book of vascular plants in Orenburg oblast]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2009. 758 p. In Russian
 17. Korolyuk AYu. Ekologicheskie optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optimum of plants in the South of Siberia]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan]. Vol. 12. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: Gerbariy im. VV Sapozhnikova Altayskogo gosudarstvennogo universiteta Publ.; 2006. pp. 3-28. In Russian
 18. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variation of woody plants (the case of Pinaceae family in the Urals)]. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 282 p. In Russian
 19. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnih travyanistyh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Vital cycle of perennial grasses in meadow coenosis]. *Trudy Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR. Seriya 3. Geobotanika*. 1950;6:7-204. In Russian
 20. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energetic processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975;2(134):7-33. In Russian
 21. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant coenopopulations: basic concepts and structure]. Uranov AA, Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 217 p. In Russian
 22. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (oчерki populyatsionnoy biologii) [Plant cenopopulations (The outlines of populational ecology)]. Serebryakova TI, Sokolova TG, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In
 23. Zhivotovsky LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(1):1-5.
 24. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. K otsenke vitaliteta tsenopopulyatsiy *Rhodiola iremelica* Boriss. po razmernomu spektru [On assessing the vitality of *Rhodiola iremelica* Boriss. cenopopulations according to the size spectrum]. In: *Fundamental'nye i prikladnye problemy populyatsionnoy biologii*. Uchenye zapiski nizhnetagil'skoy sotsial'no-pedagogicheskoy akademii: materialy VI Vserossiyskogo populyatsionnogo seminaru [Fundamental and applied problems of population biology. Scientific notes of Nizhny Tagil social and pedagogical academy: proceedings of the VI All-Russian population seminar]. Nizhniy Tagil: Nizhnetagil'skaya gosudarstvennaya sotsial'no-pedagogicheskaya akademiya Publ.; 2004. pp. 80-85. In Russian
 25. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar" Publ.; 1995. 224 p. In Russian
 26. Glotov NV. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On assessing the parameters of plant population age structure]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede*. Sbornik nauchnykh materialov II Vserossiyskogo populyatsionnogo seminaru [Life of populations in a heterogeneous environment. Proc. of the II All-Russian population seminar]. Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El Publ.; 1998. pp. 146-149. In Russian
 27. Zlobin YuA. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava tsenopopulyatsiy rasteniy [Theory and practice of the vitality pattern estimation in plant coenopopulations]. *Botanicheskii zhurnal – Botanical Journal*. 1989;74(6):769-781. In Russian, English summary

28. Zlobin YuA. Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta [Population ecology of plants: current state and points of growth]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2009. 263 p. In Russian
29. Kul'tiasov IM. Ekologiya rasteniy [Plant ecology]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1982. 384 p. In Russian
30. Podgayevskaya EN, Zolotareva NV. Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):40-53. doi: [10.17223/19988591/31/4](https://doi.org/10.17223/19988591/31/4). In Russian, English summary.
31. Martynenko VA, Poletaeva II, Teteryuk BYu, Teteryuk LV. Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Yekaterinburg: Ural Division RAS Publ.; 2003. 179 p. In Russian, English summary
32. *Flora severo-vostoka evropeyskoy chasti SSSR*. Cyperaceae – Caryophyllaceae [Flora of the north-east of the USSR European part. Cyperaceae – Caryophyllaceae]. Vol. 2. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 314 p. In Russian
33. Goryshina TK. Ekologiya rasteniy [Plant ecology]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1979. 368 p. In Russian
34. Zolotareva NV, Podgayevskaya EN, Zolotarev MP. Records of rare vascular plant species in Sverdlovsk province. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2015; 120(6):81-83. In Russian, English summary
35. Balandin SV, Ladygin IV. Condition of population of *Astragalus kungurensis* (Fabaceae), a restricted endemic of Urals. *Botanicheskoy zhurnal – Botanical Journal*. 2008;93(11):1715-1724. In Russian, English summary
36. Molchanov AA. Vliyaniye lesa na okruzhayushchuyu sredu [Forest influence on environment]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 359 p. In Russian
37. Rahmanov VV. Gidroklimaticheskaya rol' lesov [Forest hydro-climatic function]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1984. 240 p. In Russian
38. Zaugolnova LB, Denisova LV, Nikitina SV. Approaches to estimating state of plants coenopopulations. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1993;98(5):100-106. In Russian
39. Klimenko AA, Zlobin YuA. Stability and dynamics of rare plant species populations in protected natural areas. *Biology Bulletin Reviews*. 2004;134(2):181-191. In Russian, English summary

Received 18 October 2016; Revised 14 February 2016;

Accepted 21 February 2017; Published 25 March 2017

Author info:

Podgayevskaya Elena N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: enp@ipae.uran.ru

Zolotareva Natalya V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: nvp@ipae.uran.ru