

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE* (*RANUNCULACEAE*) В ЮЖНО-УРАЛЬСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)

© 2020 г. О. В. Юсупова^{1,2,3,*}, Л. М. Абрамова^{2,***}, И. Р. Юсупов^{1,**}

¹ Южно-Уральский государственный природный заповедник
Центральная усадьба, д. Реветь, Белорецкий р-н, 453560, Россия

² Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение
Уфимского федерального исследовательского центра РАН
ул. Менделеева, 195/3, г. Уфа, 450080, Россия

³ Национальный парк “Зюраткуль”
ул. Комсомольская, 13, г. Сатка, Саткинский р-н, 456910, Россия

*e-mail: yusupova_ov@mail.ru

**e-mail: i777yus@yandex.ru

***e-mail: abramova.lm@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2020 г.

После доработки 06.05.2020 г.

Принята к публикации 19.05.2020 г.

Представлены результаты изучения разногодичной динамики морфометрических параметров и виталитетной структуры пяти ценопопуляций эндемичного вида Урала *Anemonastrum biarmense* s. l. на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника в Республике Башкортостан. Высокие средние значения морфометрических параметров отмечены у растений *A. biarmense* в урочище Василевские поляны и на хребте Белятур, минимальные значения большинства параметров – на хребте Нараташ в подгольцовом поясе. Наибольшей изменчивостью характеризуются следующие параметры: число цветonoсных побегов ($C_v = 19.55–62.87\%$), число розеточных листьев ($C_v = 17.61–40.34\%$), наименьшей – высота цветonoсного побега ($C_v = 9.76–21.48\%$), диаметр цветка ($C_v = 4.41–28.12\%$). На межпопуляционном уровне амплитуда изменчивости для шести из десяти признаков *A. biarmense* варьирует от средней до повышенной. Наиболее высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в ЦП Нараташ ($C_v = 20.32–49.88\%$) с самыми контрастными условиями произрастания. Низкая изменчивость отмечена в ценопопуляциях Дунан-сунган ($C_v = 12.06–29.19\%$), Юша ($C_v = 11.89–29.18\%$), Василевские поляны ($C_v = 12.03–30.20\%$), расположенных на относительно выровненных участках в луговых ценозах. Условия экотопа оказывают более сильное воздействие на параметры растений по сравнению с погодными условиями. Анализ жизненности ценопопуляций *A. biarmense* показал, что они неоднородны по своему составу: виталитетный тип их меняется от процветающего до депрессивного, в том числе и по годам исследований.

Ключевые слова: *Anemonastrum biarmense*, эндемичный вид, Южный Урал, особо охраняемая природная территория, морфометрические параметры, изменчивость, виталитет

DOI: 10.31857/S0006813620090100

Уральские эндемичные виды длительное время являются объектами изучения в связи с уникальностью и уязвимостью их популяций. Среди приоритетных направлений стратегии сохранения редких видов является территориальная охрана “in situ”, которая существует благодаря развитию и совершенствованию сетей особо охраняемых природных территорий (Mirkin et al., 2004; Viktorov, 2018). На Южном Урале многолетние научные исследования, направленные на изучение популяций редких видов растений, ве-

дутся в Южно-Уральском государственном природном заповеднике на территории Республики Башкортостан.

В составе флоры этой особо охраняемой природной территории, богатой редкими видами сосудистых растений, встречается высокогорно-луговой эндемичный вид ветреник пермский – *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub (Ranunculaceae). Представители рода *Anemonastrum* распространены в горных системах по всему миру, в том

числе в Евразии и на Аляске, и образуют между собой близкие переходные виды.

Во флоре России известно девять видов, а на Урале встречается три — *A. biarmiense*, *A. crinitum* (Juz.) Holub, *A. sibiricum* (L.) Holub (Mamaev, Knyazev, 1995; Endemic plants ..., 2013). На Северном и Приполярном Урале *A. biarmiense* замещается восточносибирско-дальневосточным *A. sibiricum*, а на Южном Урале образует смешанные популяции с южносибирским высокогорным *A. crinitum* (Tzvelev, 2001). Реликтовая популяция *A. crinitum*, по литературным данным, известна на вершине хребта Большой Нургуш (Mamaev, Knyazev, 1995).

Первые результаты изучения биологии *A. biarmiense* нами опубликованы ранее (Karimova et al., 2013; Yusupova et al., 2016; 2017; 2018). Учитывая высказывание Н.Н. Цвелева (Tzvelev, 2001) о том, что процесс взаимного поглощения и вторичного сближения видов рода *Anemonastrum* в уральской части ареала происходит и в настоящее время, мы рассматриваем *A. biarmiense* в широком понимании.

До настоящего времени ведутся исследования биологии и экологии, таксономии и филогении рода *Anemonastrum*, изучается распространение его представителей в разных горных системах по всему миру (Dutton et al., 1995; Malinovs'kij, 2002; Hoot et al., 2012; Abdaladze et al., 2015; Mosyakin, 2016; 2018; Mosyakin, Lange, 2018 и др.).

Для *A. biarmiense* в литературе имеются сведения об анатомо-морфологических особенностях строения растений, возрастной структуре популяций, изменчивости признаков, семенной продуктивности, распространении и экопологической приуроченности на Северном и Приполярном Урале (Vernigor, 1981; Mineeva, 1985; Bobretsova, 2002; Degteva, 2008; Plotnikova, 2009; Poletaeva, 2015; Valuiskikh, Kanev, 2019). На территории Южно-Уральского заповедника особенности структуры популяций *A. biarmiense* и его биологии выявлены впервые.

Целью данной работы является исследование варьирования морфометрических признаков *Anemonastrum biarmiense* в пяти локалитетах Южно-Уральского заповедника в разные годы и характеристика виталитетной структуры ценопопуляций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

A. biarmiense — эндемичный вид Урала, распространенный в горном поясе от Южного Урала до южной части Полярного Урала. Согласно классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1959), вид является розеточным короткокорневищным травянистым поликарпиком с моноподиальным нарастанием осевого побега.

Приурочен к приручейным разнотравным горно-тундровым лужайкам и травяно-моховым тундрам, способен выступать в качестве доминанта на участках, занимаемых горно-тундровыми сообществами. Заходит в горно-лесной пояс, где произрастает по лесным полянам и опушкам. По происхождению принадлежит к Уральской викарной расе полиморфных видовых комплексов, широко распространенных в высокогорьях различных горных систем Северной Евразии и Голарктики в целом, возникших в результате дифференциации и раздробления ареала общего предкового вида (Endemic plants..., 2013).

A. biarmiense мы относим к типично высокогорным растениям по причине его выраженных адаптационных черт к экстремальным условиям (укороченный вегетационный сезон, перепады температур с летними заморозками, морозобои, обедненные маломощные почвы, интенсивные инсоляция и ветер). Комплекс адаптаций, включающий компактную жизненную форму, миниатюризацию, отсутствие специализированного защитного покрова почек возобновления и их раннего формирования, геофитизацию, ксерофитизацию и психроморфность, раннее подснежное развитие, И.В. Волков (Volkov, 2007) относит к пассивному комплексу, способствующему увеличению устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды.

На Южном Урале вид встречается на всех горных хребтах с отметками от 1000 до 1640 м над ур. м., также места его произрастания отмечаются в горно-лесном поясе, ниже 1000 м над ур. м. Как эндемичный вид, рекомендован к охране во всем Уральском регионе (Gorchakovskiy, Shurova, 1982; Kucherov et al., 1987). С третьей категорией редкости вид включен в Красные книги Свердловской области (Krasnaya ..., 2018), Республики Коми (Krasnaya ..., 2019), Ханты-Мансийского (Krasnaya ..., 2013) и Ямало-Ненецкого (Krasnaya ..., 2010) автономных округов.

Исследования на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника (Республика Башкортостан) проводились с 2015 по 2018 г. Мониторинговые наблюдения вели в пяти ценопопуляциях (рис. 1), расположенных в Центральной (Уфимско-Бельской) подпровинции горно-лесной провинции, к которой относятся Таганайско-Ямантауский гольцово-таежный округ и Инзерско-Масимский лугово-лесной увалисто-хребтовый округ (Fiziko-geograficheskoe..., 1964; Kadilnikov, 1966).

Таганайско-Ямантауский округ Уфимско-Бельской подпровинции представляет наиболее высокую часть среднегорий Южного Урала (горные массивы Большой Ирмель и Большой Нургуш, гора Уван, хребты Таганай, Москаль, Зигальга, Машак, Нары, Нараташ). Хребты сложе-

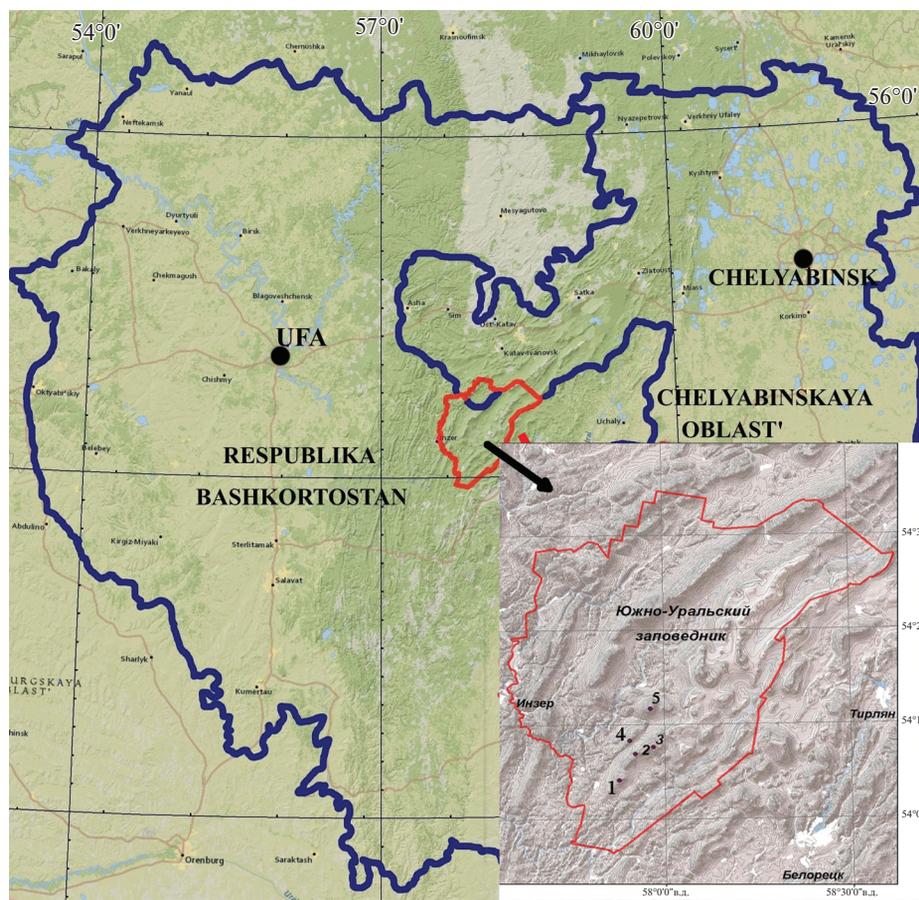


Рис. 1. Карта-схема расположения Южно-Уральского заповедника на Южном Урале и локализации ценопопуляций *Anemonastrum biarmiense* на данном ООПТ.

Fig. 1. Schematic map of the South Ural Reserve location in the South Urals, and localization of *Anemonastrum biarmiense* coenopopulations in this protected area.

ны кварцитами, межгорные понижения — сланцами и доломитами (Gorichev, 2008). В растительности выделяются три пояса — горно-таежный, подгольцовый и горно-тундровый. В горно-лесном поясе распространены горно-лесные серые, бурые и дерновоподзолистые почвы, а горно-тундровые, горно-луговые — в высокогорной области. В составе растительности преобладают горно-таежные пихтово-еловые леса. Среднемесячные температуры июля и января соответственно $+17^{\circ}\text{C}$ и -15.8°C .

В Инзерско-Масимский округ входят несколько районов, из которых нами обследован Караташско-Юрматаский р-н (хребты Белятур, Юша). В сложении горных пород участвуют сланцы, песчаники, конгломераты, алевролиты, аргиллиты, известняки и доломиты. Климат округа более континентальный. Среднегодовая температура воздуха на вершинах высоких хребтов колеблется от 1°C до -0.5°C . В связи с расчлененностью рельефа почвенный покров пестрый. На хребтах развиты светло-серые лесные и мало-

мощные горные почвы, в межгорных понижениях почвы более богаты гумусом. В растительном покрове преобладают березовые, осиновые и сосновые леса.

Краткая характеристика местообитаний изученных ценопопуляций представлена в табл. 1.

Согласно эколого-флористической классификации растительности Башкортостана (Yamalov et al., 2012), три из исследованных ценопопуляций (Дунан-сунган, Юша, Василевские поляны) произрастают в сообществах высокотравных послелесных лугов союза *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985 порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999 класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937, среди них ЦП Дунан-сунган приурочена к сообществу *Dracocephalum ruyschiana-Tephrosieris integrifolia* ксерофитных лугов, а ЦП Василевские поляны и Юша — к ассоциации *Anemonastrum biarmiense-Calamagrostietum arundinaceae* Shirokikh et al. 2018 (Shirokikh, 2018). ЦП Белятур приурочена к березово-лиственничному редколесью союза *Trollio europaea-Pinion syl-*

Таблица 1. Характеристика местообитаний изученных ценопопуляций (ЦП) *Anemonastrum biarmiense*
Table 1. Habitat characteristics for the studied coenopopulations (CP) of *Anemonastrum biarmiense*

Название ЦП/ Name of CP	Местонахождение ЦП/ Location of CP	Пояс растительности/ Belt vegetation	Высота над ур. м., м; координаты/ Altitude, m a. s. l.; coordinates	Местообитание, экоотоп/Habitat, ecotope	Синтаксономическая единица растительности/ Syntactic unit of vegetation
Дунан-сунган/ Dunan-Sungan	Горный хребет Юша/ Yusha Ridge	Горно-лесной/ Montane forest	943 м/м N 54.0686 E 57.8768	Горный высокотравный ксерофитный луг/ Montane tall-grass dry meadow	Сообщество/ Community Dracocephalum ruyschiana-Tephrosieris integrifolia
Василевские поляны/ Vasilevskiye Glades	"-	"-	1020 м/м N 54.1234 E 57.9578	Горный высокотравный луг/Tall-grass montane meadow	Ассоциация/ Association Anemonastrum biarmiense-Calamagrostietum arundinaceae
Юша/Yusha	"-	"-	977 м/м N 54.1149 E 57.9212	"-	"-
Белятур/ Belyatur	Горный хребет Белятур/ Belyatur Ridge	"-	967 м/м N 54.1384 E 57.9059	Березово-лиственничное редколесье/ Birch-larch woodland	Ассоциация/ Association Anemonastrum biarmiense-Laricetum sukaczewii
Нараташ/ Naratash	Горный хребет Нараташ/ Naratash Ridge	Подгольцовый/ Subalpine	1162 м/м N 54.1945 E 57.9625	Тундроподобное сообщество/ Tundra-like community	Ассоциация/ Association Diantho-Festucetum igoschiniae

vestris Fedorov ex Ermakov et al. 2000 порядка **Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris** Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000 класса **Brachypodium pinnati-Betuletea pendulae** Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 (асс. **Anemonastrum biarmiense-Laricetum sukaczewii** Solomeshch et Martynenko 2009 prov.). ЦП Нараташ произрастает в тундроподобном сообществе елово-березового криволесья союза **Anemonastrum sibiricae-Festucion ovinae** Chytry et al. 1993 порядка **Juncetalia trifidi** Daniels 1994 класса **Caricetea curvulae** Br.-Bl. 1948 (асс. **Diantho-Festucetum igoschiniae** Ishbirdin et al. 1996).

На основании показаний термохронов (устройство 21A3EF2D0000008F DS1921G-F5: от -40°C до $+85^{\circ}\text{C}/0.5^{\circ}\text{C}$), установленных на территории Южно-Уральского заповедника в горной части, составлен график данных по минимальной температуре с мая по июль 2015–2018 гг. (рис. 2).

В дополнение к графику приведена краткая метеорологическая характеристика вегетационных сезонов с 2015 по 2018 гг. из материалов “Летописей природы Южно-Уральского государ-

ственного природного заповедника” (Letopis’ ..., 2015–2018 гг.). Включены данные наблюдений, сделанных на центральной усадьбе заповедника – минимальные и максимальные суточные температуры, наличие осадков (табл. 2).

Влияние погодных условий на раннецветущие растения сильнее отражается в период их активного роста и цветения, преимущественно в мае-июне. Опираясь на полученные цифры, следует указать, что из совокупности дней с заморозком, наибольшее их число отмечено для 2017 г. (9 дней), и не отмечено вовсе для 2015 г. Из совокупности дней с осадками, выпавшими за время вегетационного сезона, дождливыми являются 2017 г. (70 дней), 2015 г. (68 дней), 2018 г. (67 дней). Меньше всего осадков отмечено для 2016 г. (55 дней). Из совокупности дней с температурой от 15 до 30°C наиболее теплым является 2016 г. (124 дня), наименее – 2015 г. (61 день).

Условия обитания ветреника пермского в горно-тундровой области Южного Урала характеризуются высокой влажностью субстрата за счет

Таблица 2. Метеорологическая характеристика вегетационных сезонов 2015–2018 гг.
Table 2. Meteorological characteristics of vegetation seasons 2015–2018

Год Year	Окончание весны Late spring			Лето Summer			
	Месяцы (дни) Months (days)	Число дней Number of days		Месяцы (дни) Months (days)	Число дней Number of days		
		с заморозком with freeze	с осадками with precipitation		with $t > 25^{\circ}\text{C}$	with $t > 30^{\circ}\text{C}$	с осадками with precipitation
2015	Май/May (1–28)	–	17	Май/May (29–31)	3	3	2
	Всего/Total	–	17	Июнь/June	21	16	15
				Июль/July	10	–	22
2016	Май/May (1–19)	6	15	Август/August (1–23)	8	–	12
	Всего/Total	6	15	Всего/Total	42	19	51
				Май/May (20–31)	8	1	3
2017	Июнь/June (1–12)	1	9	Июнь/June	17	4	15
	Всего/Total	9	25	Июль/July	28	8	14
	Май/May	8	16	Август/August (1–29)	27	25	8
2018	Июнь/June (1–18)	–	11	Всего/Total	80	38	40
	Всего/Total	7	22	Июнь/June (13–30)	6	–	13
	Май/May	7	16	Июль/July	11	3	23
			Август/August	15	4	7	
			Сентябрь/September (1–7)	4	1	2	
			Всего/Total	36	8	45	
			Июнь/June (19–30)	7	1	6	
			Июль/July	21	7	12	
			Август/August (1–26)	9	–	16	
			Всего/Total	37	8	34	

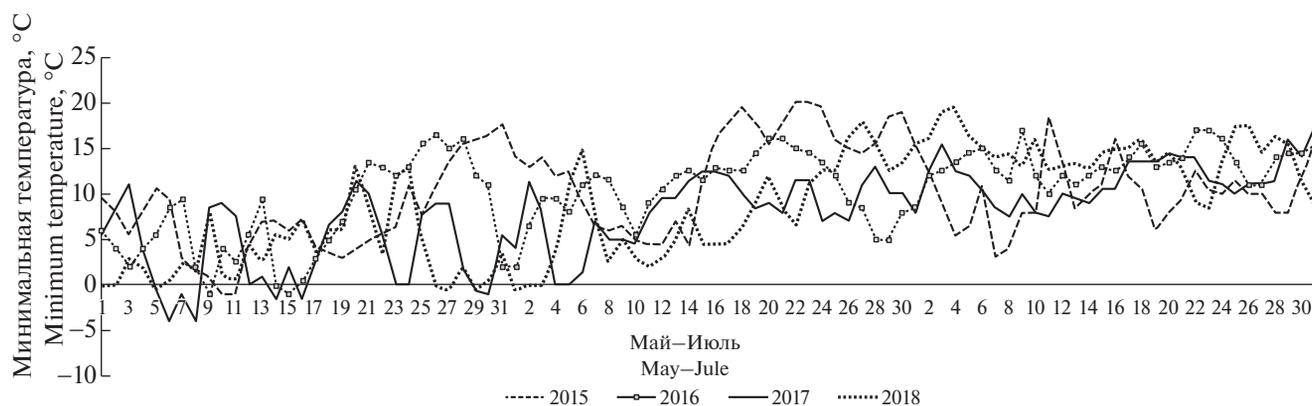


Рис. 2. Показания минимальных температур в период вегетации *Anemonastrum biarmense* в Южно-Уральском заповеднике с 2015 по 2018 гг.

Fig. 2. Values of minimum temperatures during the growing seasons of *Anemonastrum biarmense* in the South Ural Reserve from 2015 to 2018.

конденсации влаги, происходящей в результате восходящего движения воздушных масс, повышенной суммой осадков, а также укороченным вегетационным сезоном. В каждой конкретной ценопопуляции условия экотопа отличаются — например, в расположенной на высоте 1162 м над ур. м. ценопопуляции Нараташ средние температуры ниже, чем на высотах 943–967 м над ур. м.; имеют значение экспозиция склона, почвенный покров, затенение и прочие абиотические и биотические факторы.

Изучение морфометрии в природных условиях проводилось согласно методу В.Н. Голубева (Golubev, 1962) на 25 средневозрастных особях во всех ценопопуляциях *A. biarmense*. Наблюдения и измерения проводились в фазе цветения, при этом учитывались следующие параметры: Ngs — число цветоносных побегов на одно растение; H — высота цветоносного побега (см); D — диаметр стебля (см); Nl — число розеточных листьев в розетке; Ll — длина листового сегмента, (см); Sl — ширина листового сегмента (см); Lp — длина черешка розеточного листа (см); Li — длина цветоножки (см); Nfl — число цветков в соцветии; Dfl — диаметр цветка (см).

Изучение виталитетного состава проводилась по методике Ю.А. Злобина (Zlobin, 1989), основанной на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовались растения средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на семенное самоподдержание ценопопуляций. Предварительно были проведены факторный и корреляционный анализы для определения детерминирующего комплекса признаков. После обработки данных были составлены виталитетные спектры, отражающие соотношения растений высшего (a), про-

межучного (b) и низшего (c) классов виталитета, а также определен индекс качества (Q) ценопопуляции и виталитетные типы: процветающие, равновесные, депрессивные.

Статистический анализ провели в MS Excel 2007 при помощи пакета статистических программ Statistica 6.0 с использованием стандартных показателей. При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения и их ошибки ($M \pm m$) (Zaytsev, 1990). Общую межпопуляционную и внутривидовую изменчивость морфометрических параметров растений оценивали по абсолютным средним значениям изучаемых признаков и значениям коэффициента вариации (C_v , %) с учетом эмпирической шкалы изменчивости С.А. Мамаева (Мамаев, 1975): очень низкая — меньше 7%, низкая — 8–12%, средняя — 13–20%, повышенная — 21–30%, высокая — 31–40%, очень высокая — больше 40%.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Морфометрические методы являются одним из основных способов получения репрезентативного объема данных об особях и состоянии конкретных популяций, произрастающих в разных экологических условиях и находящихся под разной степенью антропогенного воздействия. С применением данных методов можно зафиксировать изменения габитуса растений в горно-лесном и горно-тундровом поясах и, таким образом, выявить адаптационные возможности *A. biarmense* в условиях высокогорий.

В таблице 3 представлены значения параметров растений ценопопуляций *A. biarmense* в разные годы исследований. Установлено, что по максимальным средним значениям морфометри-

Таблица 3. Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков *Anemonastrum biarmense* в ценопопуляциях
Table 3. Intrapopulation variability of morphometrical characteristics of *Anemonastrum biarmense* in the coenopopulations

Годы наблюдений Years of observations		Средние значения морфометрических параметров (n = 25) Average values of morphometric parameters										
		Ngs	H	D	Ni	Li	Sl	Lp	Li	Nfl	Dfl	
Дунап-сунган/Dunap-Sungan												
2015	M ± m	4.48 ± 0.30	44.68 ± 0.94	0.68 ± 0.01	10.72 ± 0.40	7.59 ± 0.25	10.20 ± 0.37	20.64 ± 0.56	9.90 ± 0.31	5.56 ± 0.17	4.08 ± 0.07	
	C _v , %	32.93	10.54	10.91	18.56	16.21	17.91	13.61	15.71	15.64	8.00	
2016	M ± m	4.00 ± 0.20	52.41 ± 1.60	0.59 ± 0.02	9.72 ± 0.41	8.63 ± 0.27	9.23 ± 0.35	22.04 ± 0.74	10.45 ± 0.28	5.12 ± 0.15	3.78 ± 0.11	
	C _v , %	25.00	15.28	20.06	21.32	15.4	18.71	16.85	13.26	14.17	14.18	
2017	M ± m	3.60 ± 0.19	31.52 ± 1.02	0.71 ± 0.02	8.28 ± 0.29	6.46 ± 0.14	7.09 ± 0.25	14.52 ± 0.35	5.32 ± 0.18	4.88 ± 0.17	3.16 ± 0.07	
	C _v , %	26.59	16.18	16.77	17.61	10.73	17.46	12.06	17.24	17.06	11.3	
2018	M ± m	4.20 ± 0.27	57.45 ± 1.35	0.71 ± 0.04	8.24 ± 0.39	9.15 ± 0.30	8.95 ± 0.34	28.38 ± 0.83	10.68 ± 0.25	4.96 ± 0.15	3.76 ± 0.11	
	C _v , %	32.24	11.75	25.76	23.57	16.3	19.23	14.61	11.63	14.81	14.75	
2015–2018	min	2.0	20.5	0.4	5	5.1	4.5	11.7	4.2	3.0	2.3	
	max	9.0	74.3	1.0	14	12.4	13.7	38.1	15.8	8.0	5.4	
Юша/Yusha												
2015	M ± m	4.10 ± 0.26	50.38 ± 1.06	0.65 ± 0.03	9.48 ± 0.51	8.81 ± 0.17	9.61 ± 0.27	25.20 ± 0.84	11.84 ± 0.20	5.28 ± 0.11	3.60 ± 0.08	
	C _v , %	33.07	10.51	24.85	26.74	9.87	13.86	16.57	8.25	10.26	10.85	
2016	M ± m	4.36 ± 0.29	40.78 ± 1.05	0.69 ± 0.03	9.56 ± 0.50	7.39 ± 0.26	7.73 ± 0.33	17.77 ± 0.69	7.47 ± 0.36	5.56 ± 0.17	3.47 ± 0.06	
	C _v , %	33.68	12.93	18.44	26.34	17.39	21.28	19.41	24.16	15.65	8.38	
2017	M ± m	4.48 ± 0.21	31.62 ± 0.85	0.74 ± 0.03	8.96 ± 0.37	6.48 ± 0.19	7.53 ± 0.29	14.65 ± 0.43	4.49 ± 0.17	5.20 ± 0.22	3.07 ± 0.10	
	C _v , %	23.34	13.46	16.95	20.51	14.35	19.18	14.57	18.73	21.5	15.54	
2018	M ± m	4.60 ± 0.24	40.81 ± 0.87	0.72 ± 0.03	8.84 ± 0.41	8.03 ± 0.30	8.13 ± 0.28	19.82 ± 0.60	6.40 ± 0.23	5.20 ± 0.16	3.41 ± 0.10	
	C _v , %	26.62	10.69	18.37	23.02	18.59	17.08	15.11	17.72	15.7	15.2	
2015–2018	min	2.0	22.6	0.4	4.0	4.8	5.2	11.3	3.2	4.0	2.2	
	max	8.0	59.8	1.0	15.0	11.0	13.2	34.7	13.1	8.0	4.9	
Белягур/Belyatur												
2015	M ± m	2.64 ± 0.15	52.49 ± 1.51	0.62 ± 0.02	9.04 ± 0.54	8.66 ± 0.32	9.99 ± 0.34	30.38 ± 0.86	10.96 ± 0.21	5.56 ± 0.23	3.42 ± 0.09	
	C _v , %	28.68	14.39	19.24	29.87	18.32	16.95	14.17	9.48	20.82	13.31	
2016	M ± m	2.96 ± 0.19	48.66 ± 1.20	0.64 ± 0.02	9.00 ± 0.47	7.53 ± 0.25	8.02 ± 0.25	23.37 ± 0.98	9.18 ± 0.33	4.96 ± 0.19	3.25 ± 0.10	
	C _v , %	31.57	12.29	19.24	26.25	16.86	15.3	20.92	17.99	18.84	15.09	
2017	M ± m	3.21 ± 0.30	48.93 ± 1.75	0.62 ± 0.03	8.16 ± 0.44	8.81 ± 0.28	10.02 ± 0.44	25.55 ± 0.87	9.89 ± 0.38	5.04 ± 0.27	3.25 ± 0.09	
	C _v , %	46.87	17.91	22.79	27.09	16.15	22.07	17.01	19	26.54	13.85	
2018	M ± m	3.60 ± 0.34	49.38 ± 1.49	0.66 ± 0.03	9.44 ± 0.44	8.38 ± 0.31	9.22 ± 0.37	24.38 ± 1.04	9.37 ± 0.42	5.52 ± 0.24	3.37 ± 0.09	
	C _v , %	46.76	15.09	23.16	23.12	18.48	19.95	21.42	22.42	21.64	13.66	

Таблица 3. Окончание

Годы наблюдений Years of observations		Средние значения морфометрических параметров ($n = 25$) Average values of morphometric parameters												
		Ngs	H	D	Nl	Li	Sl	Lp	Li	Nfl	Dfl			
2015–2018		2.0 6.0	25.6 72.6	0.4 1.0	4.0 14.0	5.5 12.4	6.1 18.6	9.4 36.8	6.2 14.1	3.0 9.0	2.1 4.7			
Василевские поляны/Vasilevskiyе Glades														
2015	M ± m C _v %	3.76 ± 0.26 34.57	45.37 ± 0.98 10.81	0.67 ± 0.03 20.83	9.36 ± 0.49 25.96	8.24 ± 0.26 15.91	8.81 ± 0.24 13.37	21.20 ± 0.77 18.16	8.38 ± 0.36 21.37	6.01 ± 0.24 19.84	3.54 ± 0.10 14.59			
2016	M ± m C _v %	4.08 ± 0.30 36.71	45.42 ± 0.89 9.76	0.64 ± 0.03 20.74	9.08 ± 0.41 22.68	7.54 ± 0.25 16.79	8.89 ± 0.37 20.89	22.97 ± 0.66 14.44	8.16 ± 0.25 15.43	5.44 ± 0.21 19.23	3.72 ± 0.07 9.94			
2017	M ± m C _v %	4.64 ± 0.18 19.55	57.54 ± 1.44 12.51	0.76 ± 0.03 16.99	10.08 ± 0.42 20.63	9.21 ± 0.23 12.49	10.64 ± 0.41 19.09	29.35 ± 0.91 15.31	9.96 ± 0.23 11.54	5.04 ± 0.17 16.68	3.82 ± 0.10 13.44			
2018	M ± m C _v %	4.12 ± 0.25 29.99	38.36 ± 1.15 15.03	0.76 ± 0.02 16.24	8.36 ± 0.35 20.68	7.30 ± 0.22 15.29	7.88 ± 0.31 19.61	17.93 ± 0.71 19.82	6.94 ± 0.25 17.85	4.92 ± 0.19 19.39	3.42 ± 0.10 14.68			
2015–2018	min max	2.0 8.0	30.2 75.4	0.5 1.1	5.0 15.0	5.2 11.5	4.6 17.7	10.5 36.6	4.9 12.7	3.0 6.0	2.4 4.8			
Нарагаш/Naragash														
2015	M ± m C _v %	2.12 ± 0.18 41.57	33.49 ± 1.32 19.71	0.46 ± 0.02 23.75	7.28 ± 0.59 40.34	6.45 ± 0.30 23.58	6.84 ± 0.33 24.06	15.99 ± 0.86 26.87	5.28 ± 0.13 12.73	5.64 ± 0.26 22.82	3.30 ± 0.11 16.41			
2016	M ± m C _v %	2.36 ± 0.19 40.35	30.28 ± 1.46 24.08	0.40 ± 0.01 18.19	8.28 ± 0.50 29.89	6.01 ± 0.24 20.14	6.28 ± 0.28 22.55	12.84 ± 0.68 26.55	5.33 ± 0.44 41.16	5.16 ± 0.24 22.85	3.34 ± 0.12 18.00			
2017	M ± m C _v %	2.48 ± 0.27 54.75	20.27 ± 0.74 18.33	0.49 ± 0.02 21.09	8.16 ± 0.35 21.71	4.57 ± 0.17 18.79	4.59 ± 0.22 23.73	9.14 ± 0.47 25.75	3.79 ± 0.20 26.69	4.76 ± 0.19 19.44	2.09 ± 0.16 28.12			
2018	M ± m C _v %	2.52 ± 0.32 62.87	19.92 ± 0.78 19.69	0.49 ± 0.02 21.09	8.16 ± 0.35 21.71	4.57 ± 0.17 18.79	4.59 ± 0.22 23.73	9.14 ± 0.47 25.75	2.71 ± 0.19 34.65	4.76 ± 0.19 19.44	3.31 ± 0.14 20.81			
2015–2018	min max	1.0 7.0	11.7 46.9	0.3 0.7	4.0 18.0	3.1 9.7	2.7 10.7	6.1 18.6	1.1 9.1	2.0 9.0	1.1 4.6			
Средние значения/ Average values		3.45	44.05	0.62	9.09	7.90	8.45	21.28	9.25	5.17	3.28			

Примечание. Ngs – число цветоносных побегов на одно растение; H – высота цветоносного побега, см; D – диаметр стебля, см; Nl – число розеточных листьев в розетке; Li – длина листового сегмента, см; Sl – ширина листового сегмента, см; Lp – длина черешка розеточного листа, см; Li – длина цветоножки, см; Nfl – число цветков в соцветии; Dfl – диаметр цветка, см.

Note. Ngs – the number of flower-bearing shoots per plant, pcs.; H – height of flower-bearing shoot, cm; D – stem diameter, cm; Nl – the number of rosette leaves per rosette, pcs.; Li – the length of leaf segment, cm; Sl – the width of leaf segment, cm; Lp – the length of rosette leaf petiole, cm; Li – peduncle length, cm; Nfl – the number of flowers per inflorescence, pcs.; Dfl – flower diameter, cm.

ческих показателей отличаются растения из ценопопуляций, произрастающие в березовом редколесье на хр. Белятур и в высокоотравном мезофильном луговом сообществе в урочище Василевские поляны. Наиболее высокие средние значения параметров выявлены у растений из ценопопуляции Василевские поляны. Повышенные значения параметров у растений из лугового местопроизрастания обусловлены, на наш взгляд, обилием влаги, образующейся вследствие таяния мощных слоев снега, поступающей в виде дождей. Растения из ценопопуляции Белятур также отличаются высокими средними значениями по многим из линейных параметров, такими как высота цветоносных побегов, длина и ширина листового сегмента розеточного листа, длина черешка розеточного листа и др. Среди числовых параметров у растений этой ценопопуляции нет высоких значений, к примеру, число цветоносных побегов варьирует по годам от 2.64 до 3.60. Аналогичные результаты получены в Печоро-Илычском заповеднике, где наиболее крупные размеры особей наблюдались в горном березняке на Северном Урале (Bobretsova, 2002; Plotnikova, 2009). Вероятно, из-за присутствия в сообществе деревьев, которые определяют произрастание на данном участке многих опушечных и лесных видов растений, занимающих доминирующее положение по высоте и продукции (*Crepis sibirica* L., *Aconitum nemorosum* Vieb. ex Reichenb., *Pleurospermum uralense* Hoffm. и др.), особи *A. biarmiense* таким образом приспосабливаются к условиям с недостатком солнечного света, максимально высоко вынося соцветия и листья относительно травостоя.

Менее высокие значения среди параметров отмечены у растений из ценопопуляций Дунасунган и Юша, при этом большинство параметров имеют близкие значения в каждой из них. Данные ценопопуляции приурочены к высокоотравным лугам горно-лесного пояса. Они отличаются экспозицией склона и составом трав, но имеют сходство по высоте, на которой расположены (943 и 977 м над ур. м.).

Характерной особенностью растений из этих ценопопуляций является образование повышенного числа цветков и их большего диаметра. Так диаметр цветков на хр. Юша варьирует от 2.2 до 4.9 см, а на горе Дунасунган — от 2.3 до 5.4 см, у растений ЦП Дунасунган также отмечено наибольшее значение длины цветоножки (15.8 см), в сравнении с растениями из других ценопопуляций. По-видимому, более благоприятный термический режим позволяет растениям затрачивать больше энергетических ресурсов на репродукцию.

Минимальные средние значения среди параметров отмечены для ценопопуляции Нараташ,

где сказываются наименее благоприятные по температурным характеристикам климатические условия для роста растений. Следует отметить, что на хр. Нараташ у растений возрастает вариабельность числа цветков в соцветии (от 2 до 9) и диаметр цветка варьирует от 1.1 до 4.6 см.

Общеизвестно, что чем выше амплитуда адаптивной изменчивости вида, тем больше у него возможностей противостоять стрессовому воздействию и тем выше его устойчивость в растительном сообществе (Rostova, 2002). Полученные данные свидетельствуют, что изменчивость признаков во всех исследуемых ценопопуляциях примерно однотипна. Наибольшей изменчивостью обладают следующие параметры: число цветоносных побегов ($C_v = 19.55–62.87\%$), число розеточных листьев ($C_v = 7.61–40.34\%$). Наименьшей изменчивостью — высота цветоносного побега ($C_v = 9.76–21.48\%$), диаметр цветка ($C_v = 4.41–28.12\%$). Очень высокие и низкие коэффициенты вариации для перечисленных параметров обусловлены, на наш взгляд, высотным градиентом: чем выше высота над ур. м., тем вариабельнее становятся признаки.

На рисунке 3 отражен график с показателями межпопуляционной изменчивости (C_v , %) морфометрических признаков в природных ценопопуляциях *A. biarmiense*. На межпопуляционном уровне амплитуда изменчивости исследуемых признаков *A. biarmiense* варьирует в следующих пределах: число цветоносных побегов — от повышенной до очень высокой ($C_v = 29.18–49.88\%$); высота цветоносного побега — от низкой до средней ($C_v = 11.89–20.45\%$); длина листового сегмента варьирует в средних пределах ($C_v = 14.66–20.32\%$); диаметр цветка — от низкой до средней ($C_v = 12.06–20.83\%$). Остальные параметры — диаметр стебля ($C_v = 16.14–21.11\%$), число розеточных листьев ($C_v = 20.26–28.56\%$), ширина листового сегмента ($C_v = 17.27–23.51\%$); длина черешка ($C_v = 14.28–26.23\%$); длина цветоножки ($C_v = 14.46–28.81\%$); число цветков в соцветии ($C_v = 15.42–21.96\%$) характеризуются изменчивостью от среднего до повышенного уровня. Самая высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в ценопопуляции Нараташ ($C_v = 20.32–49.88\%$) с самыми контрастными условиями, где растения сгруппированы между обломочными породами на мелкоземе с чередованием открытых участков и можжевеловых зарослей в еловом криволесье. Для большинства изучаемых параметров выявлена высокая изменчивость также в ценопопуляции Белятур ($C_v = 13.97–38.47\%$), где условия приближены к контрастным. Низкая изменчивость отмечена в луговых ценопопуляциях Дунасунган ($C_v = 12.06–29.19\%$),

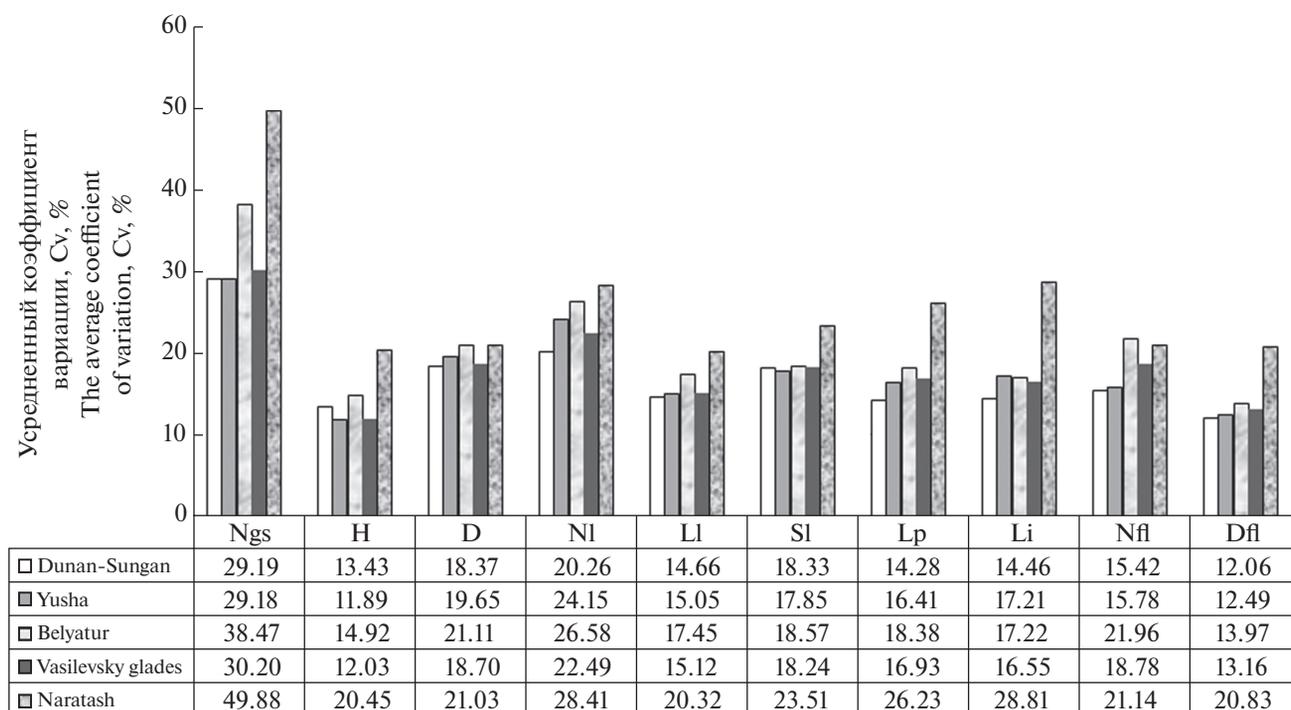


Рис. 3. Межпопуляционная изменчивость морфометрических параметров растений в природных ценопопуляциях (расшифровка аббревиатуры параметров в примечании к табл. 3).

Fig. 3. Interpopulation variability of morphometric parameters of plants in natural coenopopulations (see the note to Table 3 for a key to abbreviations).

Юша ($C_v = 11.89–29.18\%$), Василевские поляны ($C_v = 12.03–30.20\%$), произрастающих на относительно выровненных участках с менее контрастными условиями обитания.

Средние значения параметров различаются в каждой ценопопуляции по годам. В более благоприятном по температурным условиям 2015 г. большинство метрических и количественных признаков имели повышенные значения и наоборот, более низкие значения параметров растений отмечены в неблагоприятном 2017 г. По-видимому, растения как можно эффективнее используют ресурсы среды, путем увеличения габитуса.

Для оценки влияния погодных условий и условий экотопа ценопопуляции на морфометрические параметры *A. biarmense* применен двухфакторный дисперсионный анализ. Результаты проведенного двухфакторного дисперсионного анализа массива данных по *A. biarmense* представлены в табл. 4.

Оценка влияния комплекса условий экотопа и погодных условий года вегетации и их совместно-го воздействия на морфометрические параметры растений *A. biarmense* показала, что данные факторы статистически значимы для всех параметров, но в большей или меньшей степени (расшифровка аббревиатуры параметров в примечании к табл. 3). Более высокое в процентном

соотношении воздействие фактора погодных условий года вегетации на параметры растений отмечено для некоторых линейных признаков — высота цветоносного побега, длина черешка, длина цветоножки, диаметр цветка (21.1–45.6%), а для количественных признаков влияние фактора почти не выражено (3.1–9.8%). Значимое влияние фактора погодных условий на упомянутые параметры можно объяснить с позиции лимитирующего воздействия пониженных температур дождливых и холодных вегетационных сезонов на процессы роста растений. В холодный весенний сезон 2017 г. с колебаниями минимальной и максимальной температуры от 0 до 15°C и с заморозком на почве, во время проведения измерений в луговых сообществах растения имели угнетенный вид и приземистую форму, и напротив, в 2015 г., когда не наблюдалось заморозка на почве и в более теплом 2016 г. растения были намного мощнее и выше.

Влияние условий экотопа на параметры растений выражено сильнее в сравнении с воздействием фактора погодных условий года вегетации. Значения варьируют от 2.38% до 71.71%, при этом максимальные значения выявлены для линейных признаков — высота цветоносного побега (71.71%), длина цветоножки (70.84%), длина черешка розеточного листа (67.97%), длина и шири-

Таблица 4. Оценка влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры растений *Anemonastrum biarmense***Table 4.** Assessment of the influence of environmental factors complex on the morphometric parameters of *Anemonastrum biarmense* plants

Параметры/ Parameters	Сила влияния факторов, %/ The power of influence of factors, %			Генеральные средние по градам факторов/ General averages by gradation of factors								
	A	B	AB	A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	B5
Ngs	3.39	32.31**	2.51	3.40	3.55	3.68	3.81	4.15	2.37	4.36	3.10	4.07
H	26.38***	71.71***	30.96***	45.28	43.51	37.97	41.18	46.67	25.99	40.89	49.86	46.51
D	11.27***	39.66**	2.29	0.62	0.59	0.66	0.69	0.70	0.46	0.70	0.64	0.67
NI	3.08	6.82	3.79	9.18	9.13	8.73	8.61	9.22	7.97	9.21	8.91	9.24
LI	9.85	48.48***	14.21***	7.95	7.42	7.10	7.49	8.07	5.40	7.68	8.34	7.96
SI	16.01***	48.81***	10.73***	9.09	8.03	7.97	7.75	9.06	5.57	8.25	9.31	8.87
Lp	21.65***	67.97***	28.44***	22.68	19.79	18.72	19.93	22.96	11.78	19.36	25.92	21.39
Li	45.57***	70.84***	30.87***	9.27	8.11	6.69	7.22	8.36	4.27	7.55	9.85	9.09
Nfl	9.78	2.38	2.57	5.61	5.25	4.98	5.07	5.35	5.08	5.31	5.27	5.13
Dfl	21.11***	23.29***	9.10	3.59	3.51	3.08	3.45	3.62	3.01	3.39	3.33	3.70

Примечание. Фактор А – погодные условия года вегетации (А1 – 2015 г., А2 – 2016 г., А3 – 2017 г., А4 – 2018 г.); фактор В – условия экотопа ценопопуляции (В1 – Василевские поляны, В2 – Нараташ, В3 – Юша, В4 – Белятур, В5 – Дунан-сунган). Жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров; * – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.05$; ** – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.01$; *** – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.001$.

Note. Factor A – weather conditions of the growing year (A1 – 2015, A2 – 2016, A3 – 2017, A4 – 2018); factor B – ecotope conditions of coenopopulation (B1 – Vasilevskiye Glades, B2 – Naratash, B3 – Yusha, B4 – Belyatur, B5 – Dunan-Sungan). The maximum values of the parameters are shown in bold. * – the influence of the factor is reliable at a significance level $p < 0.05$; ** – the influence of the factor is reliable at a significance level $p < 0.01$; *** – the influence of the factor is reliable at a significance level $p < 0.001$.

на листового сегмента (48.48% и 48.81%). Среди количественных параметров наибольшее влияние отмечено для параметра число цветonoсных побегов (32.31%). Совместное воздействие двух факторов неодинаковое, нередко они компенсируют друг друга. Изучаемые популяции, как уже говорилось, расположены в лесном и подгольцовом поясах, условия экотопа в них меняются от умеренных до экстремальных. Исследуемые параметры имеют большие значения (высоту, длину и пр.) в горно-лесном поясе и меньшие – в подгольцовом поясе. Таким образом проявляется защитная приспособительная реакция растений к экстремальным условиям обитания – растения уменьшаются в размерах (миниатюризация), но при этом нормально цветут и плодоносят.

Максимальные значения средних по многим из параметров выделены для ценопопуляции Белятур, которая расположена в более благоприятных термических условиях (занимает южный прогреваемый склон в привершинной части хребта под пологом деревьев) и ценопопуляции Василевские поляны, характеризующейся условиями большей увлажненности (занимает высокогорный мезофильный луг). Минимальные значения показателей отмечены для ценопопуляции Нараташ, которая расположена в подгольцовом редколесье между скалами на высоте 1162 м

над ур. м. Для разногодичных наблюдений максимальные значения факториальных средних отмечены в 2015 году, характеризующемся более дождливым и относительно теплым весенним периодом. Напротив, минимальные значения факториальных средних наблюдались в 2017 г. с наименее благоприятными погодными условиями для вегетации.

Важный показатель для оценки состояний ценопопуляций – виталитет, это характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост, продукцию растений (Zlobin, 1989). Предварительно проведенный факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди исследованных биометрических показателей *A. biarmense* детерминирующий комплекс признаков: число генеративных побегов и число листьев, которые в дальнейшем были использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций.

Распределение особей *A. biarmense* по классам виталитета приведено в табл. 5. Среди луговых ценопопуляций следует выделить группу растений на хр. Юша, т.к. особям этой ценопопуляции свойственно устойчиво высокое жизненное состояние на протяжении четырех лет наблюдений. В ценопопуляции Дунан-сунган жизненное со-

Таблица 5. Распределение особей *Anemonastrum biarmiense* по классам виталитета
Table 5. Distribution of *Anemonastrum biarmiense* plants by vitality classes

Дата наблюдений/ Date of observation	Относительная частота размерных классов/ Relative frequency of dimensional classes			Качество популяции/ Population quality, Q	Виталитетный тип ЦП/ Vitality type of coenopopulation
	c	b	a		
Дунан-сунган/Dunan-Sungan					
27.06.18	0.28	0.28	0.44	0.36	Процветающая/Thriving
07.06.17	0.40	0.12	0.48	0.30	Депрессивная/Depressive
31.05.16	0.24	0.24	0.52	0.38	Процветающая/Thriving
02.06.15	0.16	0.04	0.80	0.42	"-
Юша/Yusha					
20.06.18	0.12	0.16	0.72	0.44	Процветающая/Thriving
11.06.17	0.15	0.11	0.84	0.47	"-
01.06.16	0.25	0.28	0.50	0.39	"-
10.06.15	0.28	0.36	0.36	0.36	"-
Белятур/Belyatur					
15.06.18	0.28	0.36	0.36	0.36	Процветающая/Thriving
20.06.17	0.52	0.20	0.28	0.24	Депрессивная/Depressive
25.05.16	0.52	0.32	0.16	0.24	"-
10.06.15	0.58	0.32	0.12	0.22	"-
Василевские поляны/Vasilevskiye Glades					
20.06.18	0.32	0.20	0.44	0.32	Равновесная/Equilibrium
12.06.17	0.28	0.04	0.68	0.36	Процветающая/Thriving
01.06.16	0.20	0.48	0.32	0.40	"-
06.06.15	0.52	0.12	0.36	0.24	Депрессивная/Depressive
Нараташ/Naratash					
21.06.18	0.32	0.36	0.32	0.34	Равновесная/Equilibrium
06.05.17	0.52	0.12	0.36	0.24	Депрессивная/Depressive
30.05.16	0.52	0.20	0.28	0.24	"-
09.06.15	0.68	0.16	0.16	0.16	"-

стояние растений преимущественно процветающее, но становится депрессивным в неблагоприятном 2017 г. Проведение измерений морфометрических параметров ветреника в ЦП Дунан-сунган в 2017 г. состоялось 7 июня, на рис. 1 видно, что температура в этот момент времени не превышала 5°C, при этом местами наблюдался снег. В 2018 г. цветение ветреника было поздним и измерение параметров проведено уже в теплое время.

В ценопопуляции Василевские поляны виталитетный тип меняется от процветающей к равновесной и депрессивной. Во время проведения измерений в 2015 г. значение средней температуры зафиксировано около 7°C, и виталитетный тип ценопопуляции оказался депрессивным. В последующие годы исследований жизненное состояние растений меняется в сторону его повы-

шения. Следовательно, жизненное состояние растений во многом зависит от погодных, прежде всего, температурных условий года вегетации и от воздействия лимитирующих факторов, свойственных местоположению на высоте 1020 м над ур. м.

Ценопопуляция растений *A. biarmiense* на хр. Белятур характеризуется низким жизненным состоянием. Местообитание данного вида расположено на облесенном участке склона и высоте более 900 м над ур. м., где растения ограничены в солнечном освещении, в отличие от луговых ценопопуляций. Как упоминалось ранее, растения этой ценопопуляции свойственны увеличенные размеры листьев, побегов и соцветий, но расположены растения более разреженно. В 2018 г. популяция стала процветающей. Вероятно, во второй декаде июня растения восстановились по-

сле перенесенных заморозков этого года, и цветение уже окрепших растений продолжилось позднее обычного срока.

Ценопопуляция Нараташ локализована в поясе елового криволеся, на самой большой высоте из всех исследуемых ценопопуляций, что объясняет ежегодно угнетенное жизненное состояние растений с позиции неоптимальности их местообитания. В 2018 г. цветение продлилось до конца июня и растения к этому времени заметно окрепли, отличаясь более крупными листьями, высокими побегами, в связи с чем виталитетный тип данной ценопопуляции сменился на равновесный.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что наиболее высокие средние значения морфометрических показателей имеют растения *A. biarmiense* из березового редколесья на склоне хр. Белятур по причине произрастания среди лесного и опушечного крупнотравья, также из высокотравного мезофильного лугового сообщества в урочище Василевские поляны, вследствие обильного увлажнения, поступающего со сходом снега с горных вершин. В остальных горных высокотравных луговых сообществах Дунан-сунган и Юша средние значения параметров растений ниже, но число цветков и их диаметр больше, в связи с чем следует предполагать наличие здесь более благоприятных климатических условий для семенного размножения. Минимальные средние значения параметров отмечены у растений из елового криволеся на склоне хр. Нараташ в подгольцовом поясе, где сказываются менее благоприятные условия для роста растений.

Среди изученных параметров наибольшей изменчивостью обладают число цветonoсных побегов, число розеточных листьев, наименьшей — высота цветonoсного побега, диаметр цветка. Очень высокие и низкие коэффициенты вариации для перечисленных параметров, на наш взгляд, обусловлены расположением ценопопуляций на высотном градиенте.

На межпопуляционном уровне амплитуда изменчивости для шести из десяти признаков *A. biarmiense* варьирует от средней до повышенной. Самая высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в ценопопуляции Нараташ с самыми контрастными условиями, а самая низкая — в луговых ценопопуляциях Дунан-сунган, Юша, Василевские поляны, расположенных на выровненных участках с более благоприятными условиями обитания.

Разногодичная внутривидовая изменчивость по большинству признаков во всех ценопопуляциях слабо выражена, однако прослежи-

вается повышение коэффициента вариации среди большинства параметров в более теплые, благоприятные по погодным условиям годы наблюдений.

Исследования показали, что условия экотопа оказывают более сильное воздействие на природные ценопопуляции, в сравнении с разногодичными погодными условиями. Приспособление к экстремальным условиям высокогорий проявляется в уменьшении размеров растений, при этом число цветков возрастает от луговых местообитаний к еловому криволестью подгольцового пояса. Неблагоприятные погодные условия года вегетации оказывают значимое влияние в период цветения растений, угнетая рост генеративных органов и, тем самым, снижая семенную продуктивность растений и ценопопуляций в целом, что отрицательно сказывается на семенном возобновлении данного вида.

В условиях достаточного увлажнения, несмотря на высокую конкуренцию со стороны других видов сообщества, в ценопопуляциях сохраняется высокий уровень жизнеспособности отдельных особей. На фоне ухудшения погодных условий процессы роста особей *A. biarmiense* значительно подавляются. Среди луговых ценопопуляций в ЦП Юша отмечено преобладание особей высшего класса виталитета ежегодно, и она отнесена к категории процветающих. В остальных двух луговых ценопопуляциях данная категория выявлена с меньшим постоянством, однако особи высшего класса встречены почти ежегодно. Ценопопуляция растений *A. biarmiense* на хр. Белятур отличается более низким жизненным состоянием от предыдущих популяций. Ценопопуляция Нараташ расположена в подгольцовом поясе, что объясняет ежегодное угнетенное жизненное состояние растений с позиции неблагоприятности их местообитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdaladze O., Nakhutsrishvili G., Batsatsashvili K., Gigauri K., Jolokhava T., Mikeladze G. 2015. Sensitive Alpine Plant Communities to the Global Environmental Changes (Kazbegi Region, the Central Great Caucasus). — *Am. J. Environ. Prot.* 4 (3–1): 93–100. <https://doi.org/10.11648/j.ajep.s.2015040301.25>
- [Bobretsova] Бобрецова И.А. 2002. Популяционная биология ветреницы пермской в Печоро-Ильчском заповеднике. — В сб.: Материалы док. “Актуальные проблемы биологии и экологии”. Сыктывкар. С. 123–124.
- [Degteva] Дегтева С.В. 2008. Сообщества травянистых растений Печоро-Ильчского заповедника. — *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН.* 9 (131): 18–20.

- Dutton B.E., Reveal J.L., Keener C.S., Gandhi K.N. 1995. Proposal to conserve the orthography of *Anemone narcissiflora* L. (*Anemonastrum narcissiflorum*; Ranunculaceae). — *Taxon*. 44 (3): 421–422. <https://doi.org/10.2307/1223419>
- [Endemic plants...] Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. 2013. Екатеринбург. 610 с.
- [Fiziko-geograficheskoe...] Физико-географическое районирование Башкирской АССР. 1964. Уфа. 210 с.
- [Golubev] Голубев В.Н. 1962. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи. Воронеж. 511 с.
- [Gorchakovskiy, Shurova] Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. 1982. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М. 208 с.
- [Gorichev] Горичев Ю.П. 2008. Природные особенности Южно-Уральского государственного природного заповедника. — В сб.: “Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника”. Уфа. С. 13–56.
- Hoot S.B., Meyer K.M., Manning J.C. 2012. Phylogeny and reclassification of *Anemone* (*Ranunculaceae*), with an emphasis on Austral species. — *Syst. Bot.* 37 (1): 139–152. <https://doi.org/10.1600/036364412X616729>
- [Kadilnikov] Кадильников И.П. 1966. Физико-географическое районирование Южного Урала. — *Труды МОИП*. 18: 107–120.
- [Karimova et al.] Каримова О.А., Жигунов О.Ю., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. 2013. Характеристика ценопопуляций редких горно-скальных видов в Зауралье Республики Башкортостан. — *Вестник Томского гос. ун-та*. 2 (22): 70–83.
- [Krasnaya...] Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы. 2018. Екатеринбург. 450 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Коми. 2019. Сыктывкар. 768 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа — Югры: животные, растения, грибы. 2013. Екатеринбург. 460 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. 2010. Екатеринбург. 308 с.
- [Kuchergov et al.] Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галева А.Х. 1987. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М. 204 с.
- [Letopis'...] Летопись природы Южно-Уральского государственного природного заповедника. 2016. Белорецк. С. 12–13; 2017, С. 13–14; 2018, С. 12–14; 2019, С. 1 2–13.
- [Malinovskij] Малиновский К.А. 2002. Рослинні угруповання високогір'я Українських. Ужгород. 244 с.
- [Mamaev] Мамаев С.А. 1975. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений. — В сб.: Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск. С. 3–14.
- [Mamaev, Knyazev] Мамаев С.А., Князев М.С. 1995. Ветреницы в природе и культуре. Екатеринбург. 18 с.
- [Mineeva] Минеева О.Н. 1985. Анатомо-морфологические особенности ветреницы пермской на Северном Урале. — В сб.: Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск. С. 63–70.
- [Mirkin et al.] Миркин Б.М., Мулдашев А.А., Мартыненко В.Б., Маслова Н.В. 2004. Охрана биологического разнообразия Башкортостана: современное состояние исследований и их перспективы. — *Вестник Академии наук Республики Башкортостан*. 9 (1): 38–47.
- Mosyakin S.L. 2016. Nomenclatural notes on North American taxa of *Anemonastrum* and *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*), with comments on the circumscription of *Anemone* and related genera. — *Phytoneuron*. 79: 1–12.
- Mosyakin S.L. 2018. Further new combinations in *Anemonastrum* (*Ranunculaceae*) for Asian and North American taxa. — *Phytoneuron*. 55: 1–11.
- Mosyakin S.L., Lange P.J. 2018. *Anemonastrum tenuicaule* and *A. antucense* (*Ranunculaceae*), new combinations for a New Zealand endemic species and its South American relative. — *PhytoKeys*. 99: 107–124. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.99.26489>
- [Plotnikova] Плотникова И.А. 2009. Ветреница пермская. — В кн.: Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург. С. 86–118.
- [Poletaeva] Полетаева И.И. 2015. Структура популяций *Anemonastrum biarmiense* в горной части Печоро-Илычского заповедника. — В сб.: Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной Фенноскандии. Апатиты. С. 75–76.
- [Rostova] Ростова Н.С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. СПб. 307 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1959. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. — *Вопросы биологии растений*. 100 (5): 3–27.
- [Shirokih] Широких П.С., Мартыненко В.Б., Баишева Э.З., Бикбаев И.Г. 2018. О новой ассоциации лугов на вырубках светлохвойных бореальных лесов Южного Урала. — *Известия Уфимского научного центра РАН* 3: 67–78.
- [Tzelev] Цвелев Н.Н. 2001. Род *Anemonastrum* Holub — Ветреница. — *Флора Восточной Европы*. 10: 77–79.
- [Valuiskikh, Kanev] Валуйских О.Е., Канев В.А. 2019. Новые сведения о распространении редких видов сосудистых растений на хребте Поясовый камень (Северный Урал). — *Бот. журн.* 104 (9): 1475–1482. <https://doi.org/10.1134/S000681361909014X>
- [Vernigor] Вернигор Р.А. 1981. Изменчивость и структура популяций высокогорного уральского эндемика ветреницы пермской (*Anemone biarmiensis* Jus.): Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 193 с.
- [Viktorov] Викторов В.П. 2018. Стратегии сохранения редких видов растений. — *Вестник Тверского гос. ун-та*. 3: 106–129.
- [Volkov] Волков И.В. 2007. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Томск. 412 с.
- [Yamalov et al.] Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З., Баянов А.В.

2012. Продо́рум растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа. 100 с.
- [Yusupova et al.] Юсупова О.В., Абрамова Л.М., Каримова О.В. 2016. К биологии и экологии эндема *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub в Южно-Уральском государственном природном заповеднике. – Вестник Пермского ун-та. 3: 222–228.
- [Yusupova et al.] Юсупова О.В., Абрамова Л.М., Мустафина А.Н. 2017. К биологии и экологии эндема *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub на Южном Урале. – Slovak international scientific journal. 7 (7): 7–13.
- [Yusupova et al.] Юсупова О.В., Абрамова Л.М., Юсупов И.Р. 2018. Оценка влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры эндемичного вида *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub в ценопопуляциях горного Урала. – Известия Уфимского научного центра РАН. 4: 65–70.
- [Zaytsev] Зайцев Г.Н. 1990. Математика в экспериментальной биологии. М. 296 с.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 1989. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений: учебно-методическое пособие. Казань. 146 с.

DYNAMICS OF *ANEMONASTRUM BIARMIENSE* (RANUNCULACEAE) POPULATIONS IN THE SOUTH URAL RESERVE (REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN)

O. V. Yusupova^{a,b,c,#}, L. M. Abramova^{b,##}, and I. R. Yusupov^{a,###}

^a South Ural State Nature Reserve

Tsentrāl'naya Str., 1, Revet' village, Beloretsk District, Republic of Bashkortostan, 453560, Russia

^b South Ural Botanical garden-Institute – a Separate Structural Unit of the Ufa Federal Research Center RAS
Mendeleev Str., 195/3, Ufa, 450080, Russia

^c National Park "Zyuratkul"

Komsomolskaya Str., 13, Satka, Republic of Bashkortostan, 456910, Russia

#e-mail: yusupova_ov@mail.ru

##e-mail: abramova.lm@mail.ru

###e-mail: i777yus@yandex.ru

The results of studying the dynamics of morphometric parameters and the vitality structure of five coenopopulations (CP) of the Ural endemic species *Anemonastrum biarmense* s. l. in different years in the South Ural State Nature Reserve (Republic of Bashkortostan) are presented. High average values of morphometric parameters were observed in *A. biarmense* plants in the Vasilevskiy Glades tract and on the Belyatash Ridge, the minimum values of most parameters were found on the Naratash Ridge in the subalpine zone. The following parameters show the greatest variability: the number of flower-bearing shoots ($C_v = 19.55\text{--}62.87\%$), the number of rosette leaves ($C_v = 17.61\text{--}40.34\%$); the smallest variability is observed in the height of the flower-bearing shoot ($C_v = 9.76\text{--}21.48\%$), and the flower diameter ($C_v = 4.41\text{--}28.12\%$). At the interpopulation level, the amplitude of variability for six out of ten characters of *A. biarmense* varies from medium to high. The highest variability of all studied parameters is observed in the Naratash CP ($C_v = 20.32\text{--}49.88\%$) with the most contrasting growing conditions. Low variability was noted in CPs of Dunan-Sungan ($C_v = 12.06\text{--}29.19\%$), Yusha ($C_v = 11.89\text{--}29.18\%$), Vasilevskiy Glades ($C_v = 12.03\text{--}30.20\%$), located in relatively flat areas in meadow coenoses. Ecotope conditions have a stronger effect on plant parameters compared to weather conditions. An analysis of the vitality of *A. biarmense* CPs has shown that they are heterogeneous in composition: their vitality type changes from prosperous to depressive, including in different years of the research.

Keywords: *Anemonastrum biarmense*, endemic species, Southern Urals, specially protected natural area, morphometric parameters, variability, vitality

REFERENCES

- Abdaladze O., Nakhutsrishvili G., Batsatsashvili K., Gigauri K., Jolokhava T., Mikeladze G. 2015. Sensitive Alpine Plant Communities to the Global Environmental Changes (Kazbegi Region, the Central Great Caucasus). – Am. J. Environ. Prot. 4 (3–1): 93–100. <https://doi.org/10.11648/j.ajep.s.2015040301.25>
- Bobretsova I.A. 2002. Populyatsionnaya biologiya vetrenitsy permskoi v Pechoro-Ilychskom zapovednike [Population biology of *Anemone biarmense* in the Pechoro-Ilych reserve]. – In: Aktual'nye problemy biologii i ekologii. Syktyvkar. P. 123–124 (In Russ.).
- Degteva S.V. 2008. Soobshchestva travyanistykh rastenii Pechoro-Ilychskogo zapovednika. [Communities of herbaceous plants of the Pechoro-Ilych reserve]. – Vestnik Instituta biologii Komi NC UrO RAN. 9 (131): 18–20 (In Russ.).
- Dutton B.E., Reveal J.L., Keener C.S., Gandhi K.N. 1995. Proposal to conserve the orthography of *Anemone narcissiflora* L. (*Anemonastrum narcissiflorum*; Ranunculaceae).

- ceae). —Т axon. 44 (3): 421–422.
<https://doi.org/10.2307/1223419>
- Endemichnye rasteniya Urala vo flore Sverdlovskoi oblasti. 2013. [Endemic plants of the Urals in the flora of the Sverdlovsk region]. Ekaterinburg. 610 p. (In Russ.).
- Fiziko-geograficheskoe raionirovanie Bashkirskoi ASSR. 1964. [Physical and geographical zoning of the Bashkir ASSR]. Ufa. 210 p. (In Russ.).
- Golubev V.N. 1962. Osnovy biomorfologii travyanistykh rastenii Tsentral'noi lesostepi. [Fundamentals of biomorphology of herbaceous plants of Central forest-steppe]. Voronezh. 510 p. (In Russ.).
- Gorchakovskiy P.L., Shurova E.A. 1982. Redkie i ischezayushchie rasteniya Urala i Priural'ya [Rare and endangered plants of the Ural Mountains and the Ural region]. Moscow. 208 p. (In Russ.).
- Gorichev Yu.P. 2008. Prirodnye osobennosti Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Natural features of the South Ural State Nature Reserve]. — In: Trudy Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika. Ufa. P. 13–56 (In Russ.).
- Hoot S.B., Meyer K.M., Manning J.C. 2012. Phylogeny and reclassification of *Anemone* (Ranunculaceae), with an emphasis on Austral species. — Syst. Bot. 37 (1): 139–152.
<https://doi.org/10.1600/036364412X616729>
- Kadil'nikov I.P. 1966. Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie Yuzhnogo Urala [Physographical zoning of the Southern Urals]. — Trudy MOIP. 18: 107–120 (In Russ.).
- Karimova O.A., Zhigunov O.Yu., Golovanov Ya.M., Abramova L.M. 2013. Kharakteristika tsenopopulyatsii redkikh gorno-skal'nykh vidov v Zaural'e Respubliki Bashkortostan [Characteristics of cenopopulations of rare rock species in the Eastern Urals of the Republic of Bashkortostan]. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. 2 (22): 70–83 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Sverdlovskoi oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby. 2018. [Red data book of Sverdlovsk region: animals, plants, mushrooms]. Ekaterinburg. 450 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Komi. 2019. [Red data book of the Komi Republic]. 768 p.
- Krasnaya kniga Hanty-Mansijskogo avtonomnogo okruga – Yugry: zhivotnye, rasteniya, griby. 2013. [Red data book of Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug-Ugra: animals, plants, mushrooms]. Ekaterinburg. 460 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga: zhivotnye, rasteniya, griby. 2010. [Red data book of Yamalo-Nenets Autonomous Okrug: animals, plants, mushrooms]. Ekaterinburg. 308 p. (In Russ.).
- Kucherov E.V., Muldashev A.A., Galeeva A.H. 1987. Okhrana redkikh vidov rastenii na Yuzhnom Urale [Protection of rare plant species in the Southern Urals]. Moscow. 204 p. (In Russ.).
- Letopis' prirody Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika. 2016. [Chronicle of nature of the South Ural state Nature Reserve]. Beloretsk. P. 12–13; 2017, P. 13–14; 2018, P. 12–14; 2019, P. 12–13 (In Russ.).
- Malinovsky K.A. 2002. Plant groups of the highlands of the Ukrainian Carpathians. — Uzhgorod. 24 p. (In Ukr.).
- Mamaev S.A. 1975. Osnovnye printsipy metodiki issledovaniya vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii [The basic principles of the methodology for the study of intraspecific variability of woody plants]. — In: Individual'naya i ekologo-geograficheskaya izmenchivost' rastenii. Sverdlovsk. P. 3–14 (In Russ.).
- Mamaev S.A., Knyazev M.S. 1995. Vetrenitsy v prirode i kul'ture [Anemones in nature and culture]. Ekaterinburg. 18 p. (In Russ.).
- Mineeva O.N. 1985. Anatomico-morfologicheskie osobennosti vetrenitsy permskoi na Severnom Urale [Anatomical and morphological features of *Anemone biarmiensis* in the Northern Urals]. — In: Rastitel'nyi mir Urala i ego antropogennye izmeneniya. Sverdlovsk. P. 63–70 (In Russ.).
- Mirkin B.M., Muldashev A.A., Martynenko V.B., Maslova N.V. 2004. Okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bashkortostana: sovremennoe sostoyanie issledovaniya i ikh perspektivy [Protection of biological diversity of Bashkortostan: the current state of research and its prospects]. — Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan. 9 (1): 38–47 (In Russ.).
- Mosyakin S.L. 2016. Nomenclatural notes on North American taxa of *Anemonastrum* and *Pulsatilla* (Ranunculaceae), with comments on the circumscription of *Anemone* and related genera. — Phytoneuron. 79: 1–12.
- Mosyakin S.L., Lange P.J. 2018. *Anemonastrum tenuicaule* and *A. antucense* (Ranunculaceae), new combinations for a New Zealand endemic species and its South American relative. — PhytoKeys. 99: 107–124.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.99.26489>
- Mosyakin S.L. 2018. Further new combinations in *Anemonastrum* (Ranunculaceae) for Asian and North American taxa. — Phytoneuron. 55: 1–11.
- Plotnikova I.A. 2009. Vetrennik permskii [*Anemonastrum biarmiensis*]. — In: Biologiya i ekologiya redkikh rastenii Respubliki Komi. Ekaterinburg. P. 86–118 (In Russ.).
- Poletaeva I.I. 2015. Struktura populyatsii *Anemonastrum biarmiensis* v gornoi chasti Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Population structure of *Anemonastrum biarmiensis* in the mountainous part of the Pechora-Ilychsky reserve]. — In: Problemy izucheniya i sokhraneniya rastitel'nogo mira Vostochnoi Fennoskandii. Apatity. P. 75–76 (In Russ.).
- Rostova N.S. 2002. Korrelyatsii: struktura i izmenchivost' [Correlations: structure and variability]. St. Petersburg. 307 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1959. Tipy razvitiya pobegov u travyanistykh mnogoletnikov i faktory ikh formirovaniya [Types of shoot development in herbaceous perennials and factors of their formation]. — Voprosy biologii rastenii. 100 (5): 3–27 (In Russ.).
- Shirokih P.S., Martynenko V.B., Baisheva E.Z., Bikbaev I.G. 2018. On a new association of meadows in clear-cuttings of light coniferous boreal forests in the South Urals. — Izvestiya Ufimskogo nauchnogo centra RAN. 3: 67–78 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2001. Rod *Anemonastrum* Holub – Vetrenik. — Flora Vostochnoi Evropy. 10: 77–79 (In Russ.).

- Valujskikh O.E., Kanev V.A. 2019. New data on distribution of rare vascular plant species at the Poyasovi kamen ridge (Northern Urals). – *Botanicheskii zhurnal*. 104 (9): 1475–1482 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S000681361909014X>
- Vernigor R.A. 1981. *Izmenchivost' i struktura populyatsii vysokogornogo ural'skogo endemika vetrenitsy permskoi (Anemone biarmiensis Jus.)* [Variability and structure of populations of the high Ural endemic *Anemone biarmiensis* Jus.]: Dis. ... Kand. Sci. Sverdlovsk. 193 p. (In Russ.).
- Viktorov V.P. 2018. *Strategii sokhraneniya redkikh vidov rastenii* [Strategies for the conservation of rare plant species]. – *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*. 3: 106–129 (In Russ.).
- Volkov I.V. 2007. *Biomorfologicheskie adaptatsii vysokogornyykh rastenii* [Biomorphological adaptations of Alpine plants]. Tomsk. 412 p. (In Russ.).
- Yamalov S.M., Martynenko V.B., Abramova L.M., Golub V.B., Baisheva E.Z., Bayanov A.V. 2012. *Prodromus rastitel'nyh soobshchestv Respubliki Bashkortostan* [Prodromus of plant communities of the Republic of Bashkortostan]. Ufa. 100 p. (In Russ.).
- Yusupova O.V., Abramova L.M., Karimova O.V. 2016. *K biologii i ekologii endema Anemonastrum biarmense (Juz.) Holub v Yuzhno-Ural'skom gosudarstvennom prirodnom zapovednike* [By the biology and ecology of endem *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub in the South Ural state nature reserve]. – *Vestnik Permskogo universiteta*. 3: 222–228. (In Russ.).
- Yusupova O.V., Abramova L.M., Mustafina A.N. 2017. *By the biology and ecology of endemic Anemonastrum biarmense (Juz.) Holub in South Ural.* – *Slovak international scientific journal*. 7 (7): 7–13 (In Russ.).
- Yusupova O.V., Abramova L.M., Yusupov I.R. 2018. *Otsenka vliyaniya kompleksa ekologicheskikh faktorov na morfometricheskie parametry endemichnogo vida Anemonastrum biarmense (Juz.) Holub v tsenopopulyatsiyakh gornogo Urala* [Evaluation of the impact of a set of environmental factors on the morphometric parameters of the endemic species *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub in cenopopulations of the mountain Urals]. – *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo centra RAN*. 4: 65–70 (In Russ.).
- Zaytsev G.N. 1990. *Matematika v eksperimental'noi biologii* [Mathematics in experimental biology]. Moscow. 296 p. (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 1989. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsii rastenii: uchebno-metodicheskoe posobie* [Principles and methods of studying coenotic populations of plants: a teaching manual]. Kazan'. 146 p. (In Russ.).