

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 58.009:582.751.76

## ЭКОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ZYGOPHYLLUM PINNATUM* CHAM. (ZYGOPHYLLACEAE) В ПРЕДУРАЛЬЕ И ЗАПАДНОМ КАЗАХСТАНЕ

Альфия Науфалевна Мустафина<sup>1</sup>, Лариса Михайловна Абрамова<sup>2</sup>,  
Ярослав Михайлович Голованов<sup>3</sup>, Ольга Александровна Каримова<sup>4</sup>

<sup>1,2,3,4</sup> Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия

**Автор, ответственный за переписку:** Альфия Науфалевна Мустафина,  
alfverta@mail.ru

**Аннотация.** Представлены результаты изучения экологии, фитоценотической приуроченности и онтогенетической структуры 16 ценопопуляций редкого вида *Zygophyllum pinnatum* Cham. в двух регионах Российской Федерации (Предуралье Республики Башкортостан и Оренбургская обл.) и северо-западном Казахстане (Подуральское плато, Актюбинская обл.). Вид встречается в разных вариантах петрофитных сообществ. Преобладающими типами растительности в северной части градиента являются гребенчатожитняковые, южнее – солянковиднопопынные, солянковиднопопынно-ежовниковые кальцефитные сообщества. Наибольшее разнообразие фитоценозов с участием *Z. pinnatum* отмечено в Оренбургской обл., что связано со значительной гетерогенностью субстратов. Общая плотность исследованных ценопопуляций варьирует от 2,2 до 14,8 экз./м<sup>2</sup>, эффективная плотность составляет 2,0–5,3 экз./м<sup>2</sup>. Усредненный онтогенетический спектр центрированный, с доминированием средневозрастных особей. Оценка возрастности и эффективности позволила установить, что ценопопуляции варьируют от молодых до стареющих (наибольшее разнообразие в ценопопуляциях Оренбургской обл.). Несмотря на то, что по большей части исследованные ценопопуляции не обеспечены мерами охраны, популяции *Zygophyllum pinnatum* находятся в удовлетворительном состоянии.

**Ключевые слова:** *Zygophyllum pinnatum* Cham., Республика Башкортостан, Оренбургская область, Республика Казахстан, редкий вид, онтогенетическая структура

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН по теме АААА-А18-118011990151-7.

**Для цитирования:** Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Каримова О.А. Экология и структура ценопопуляций *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) в Предуралье и Западном Казахстане // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2021. Т. 126. Вып. 4. С. 21–35.

ORIGINAL ARTICLE

**ECOLOGY AND STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS  
OF *ZYGOPHYLLUM PINNATUM* CHAM. (ZYGOPHYLLACEAE)  
IN THE CIS-URALS AND WESTERN KAZAKHSTAN**

**Alfiya N. Mustafina<sup>1</sup>, Larisa M. Abramova<sup>2</sup>, Yaroslav M. Golovanov<sup>3</sup>,  
Olga A. Karimova<sup>4</sup>**

<sup>1,2,3,4</sup> South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Laboratory of Wild-growing Flora and Introduction of Herb Plants, Republic of Bashkortostan, Ufa, Russia

**Corresponding author: Alfiya N. Mustafina**, [alfverta@mail.ru](mailto:alfverta@mail.ru)

**Abstract.** The ecological and phytocoenotic results as well as ontogenetic structure of 16 cenopopulations of the rare species *Zygophyllum pinnatum* Cham. in two regions of the Russian Federation (Cis-Urals of the Bashkortostan Republic and the Orenburg region) and northwestern Kazakhstan (Sub-Ural plateau, Aktobe region) are presented. The species is found in various types of pterophytic communities. The predominant types of vegetation in the northern part of the gradient are steppes with a dominant *Agropyron pectinatum*, to the south – calcephytic communities with a dominant and co-dominance *Artemisia salsoloides* and *Anabasis cretacea*. The greatest diversity of habitats of *Z. pinnatum* was discovered in the Orenburg region. The greatest diversity of phytocenoses with the participation of *Z. pinnatum* was noted in the Orenburg region, which is associated with the significant heterogeneity of the substrates. The total density of the studied cenopopulations varies from 2.2 to 14.8 ind./m<sup>2</sup>, the effective density is 2.0–5.3 ind./m<sup>2</sup>. The average ontogenetic spectrum is centered, with the dominance of average-age individuals. Assessment of age and efficiency revealed that cenopopulations vary from young to old (the greatest diversity in cenopopulations of the Orenburg region). Despite the fact that most of the studied cenopopulations are not provided with protection measures, the *Zygophyllum pinnatum* populations are in stable conditions.

**Keywords:** *Zygophyllum pinnatum* Cham., Republic of Bashkortostan, Orenburg Region, Republic of Kazakhstan, rare species, ontogenetic structure

**Financial Support.** The work was carried out within the framework of the state assignment of the South-Ural Botanical Garden-Institute of the Ufa Federal Scientific Center RAS (AAAA-A18-118011990151-7).

**For citation:** Mustafina A.N., Abramova L.M., Golovanov Y.M., Karimova O.A. Ecology and Structure of Cenopopulations of *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) in the Cis-Urals and Western Kazakhstan // Byul. MOIP. Otd. biol. 2021. T. 126. Vyp. 4. S. 21–35.

Популяционно-онтогенетические методы играют важную роль в изучении биологии и экологии редких видов, так как позволяют получить информацию о онтоморфогенезе, жизненных стратегиях, возобновлении и устойчивости растений к антропогенным факторам, а также определить оптимальные условия для популяций и основные адаптационные механизмы, позволяющие преодолеть стрессовые воздействия. Онтогенетической структурой и демографическими показателями популяций во многом обусловлена жизнеспособность популяционной системы, ее самовосстановление, самоподдержание,

стабильность и лабильность (Harper, 1974, 1977; Заугольнова, Смирнова, 1978). Научно обоснованная разработка мер охраны конкретных видов редких растений возможна только при выявлении и обследовании большей части локальных популяций.

Мониторинг популяций редких видов растений представляет собой один из способов их детального исследования в области биологии и экологии растений (Жукова, 1995; Злобин, 2013; Dirzo, Sarukhan, 1984; Kunin, 1997; Westoby et al., 2002). На протяжении многих лет нами проводятся исследования структуры и состояния популяций редких видов флоры Южного Урала

(Абрамова и др., 2001, 2011, 2019; Каримова и др., 2015, 2016; Abramova et al., 2014; 2020).

В настоящей работе объект исследования – *Zygophyllum pinnatum* Cham. (парнолистник перистый), относится к семейству Zygophyllaceae (парнолистниковые). К роду *Zygophyllum* относятся до 100 видов, распространенных преимущественно в пустынях Африки, Восточном Средиземноморье, Аравии, Средней и Центральной Азии, Австралии (Борисова, 1949). *Zygophyllum pinnatum* – восточноевропейско-передне-среднеазиатский горно-степной вид, ксерофит. Ареал охватывает Южный Урал, Западную Сибирь, Среднюю Азию (Арало-Каспийскую обл., Прибалхашье, Каракумы, Тянь-Шань, Памиро-Алтай), Иран. Растет на гипсовых, меловых и глинистых склонах, реже на солонцах (Красная книга..., 2011). Редкое растение в Предуралье (Кучеров и др., 1987), включен в Красные книги Республики Башкортостан (2011), Оренбургской (Красная книга..., 2019) и Челябинской (Красная книга..., 2017) областей, Республики Алтай (Красная книга..., 2017), Алтайского края (Красная книга..., 2016). На данных территориях вид находится на северной границе своего основного ареала.

В силу географической изоляции и особенностей экологии местообитаний краевые популяции растений обладают своеобразной пространственно-онтогенетической структурой, (Работнов, 1950). Ограниченные и неоптимальные условия для произрастания, гибридогенные процессы и другие факторы, как правило, вносят существенные изменения во внутреннюю организацию популяций и жизненное состояние особей редких видов. Эти популяции нередко находятся в условиях двойного стресса – наряду с нетипичными для видов экологическими условиями на границе ареала может возрастать и антропогенная нагрузка. Поэтому многие виды растений на краю ареала попадают в региональные Красные книги. Исследования краевых популяций имеют важное значение для понимания адаптационных возможностей и лимитирующих факторов для видов.

Цель работы состояла в изучении и сравнении особенностей онтогенетической структуры ценопопуляций *Zygophyllum pinnatum* в двух регионах Российской Федерации (Республика Башкортостан и Оренбургская обл.) и северо-западного Казахстана (Актюбинская обл.). В задачи исследования входило распределение ценопопуляций (ЦП) по типам онтогенетических спектров, выявление их де-

мографических показателей, а также оценка плотности популяций.

### Материал и методы

*Zygophyllum pinnatum* – многолетний полукустарничек, 10–20 см высотой, корень многоглавый, деревянистый. Стебли многочисленные, образующие дернину, простерто-ветвистые, частично прямостоячие. Стебли, черешки листьев и цветоножки более или менее шероховатые от жестковатых, очень коротких сосочков. Листья парноперистые, на черешках, с 8–12 небольшими овальными, наверху тупыми листочками, до 12 мм длиной, 2–6 мм шириной, толстоватые. Цветки в пазухах листьев, по 2–3 на цветоножках до 7 мм длиной, при цветении прямых, при плодах, поникающих. Чашелистики эллиптические, до 6 мм длиной, 4–5 мм шириной. Лепестки в 1,5 раза длиннее чашечки, обратно-йцевидные, на верхушке тупые, иногда выемчатые, оранжевые. Плод – крупная коробочка, округло-овальная, повислая, с широкими, до 12 мм шириной, перепончатыми крыльями. Цветет в апреле–мае. Плодоносит в мае–августе. Размножается семенами (Борисова, 1949, Красная книга..., 2011).

Исследование популяций вида осуществлялось в 2015–2019 гг. в Предуралье Республики Башкортостан (РБ, три района), Предуралье Оренбургской области (ОО, пять районов) и на Подуральском плато в Актюбинской области (АО, два района) Республики Казахстан (РК). Всего изучено 16 ценопопуляций (ЦП) *Z. pinnatum*. Название ЦП давалось по ближайшему к ней населенному пункту или географическому объекту. Краткая характеристика природно-климатических условий регионов исследований приведена в табл. 1. Изученные ценопопуляции *Z. pinnatum* расположены преимущественно в пределах степной зоны Восточной Европы и Западного Казахстана с засушливым климатом, черноземными и каштановыми почвами. Значительно реже вид отмечается в лесостепной зоне с достаточным уровнем увлажнения.

Для оценки фитоценотической приуроченности ЦП в каждой ценопопуляции с использованием традиционных геоботанических методов выполнялось описание сообщества на площадках 10–100 м<sup>2</sup> в пределах границ фитоценоза. Для каждого описания указывались общее проективное покрытие, средняя высота травостоя, а также основные эдафические условия в конкретном местообитании.

Т а б л и ц а 1

Характеристика природно-климатических условий регионов исследований

Регион	Зона	Номер ЦП	Климат			Тип почвы
			среднегодовое количество осадков, мм	гидротермический коэффициент увлажнения	сумма активных температур, °С	
РБ	Лесостепная (центр)	1–2	500–550	1,0	2200	выщелоченные карбонатные черноземы
РБ, ОО	Степная (центр)	3–6	400–450	0,8	2600	выщелоченные, типичные черноземы
ОО, РК	Степная (юг)	7–15	300–350	0,6	2800	черноземы южные и темно-каштановые
РК	Степная (юг)	16	200–250	0,5	3100	светло-каштановые

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывались 25 пробных площадок размером 1 м<sup>2</sup>. Порядок заложения (линейный или шахматный) и шаг трансекты (5 или 10 м) зависели от площади, занимаемой конкретной ценопопуляцией. В случае малочисленности популяций учет особей производился в реальном контуре фитоценоза. Определялись ведущие популяционные характеристики, такие как общая и эффективная плотность особей, а также онтогенетический состав.

При определении онтогенетической структуры ЦП согласно стандартным критериям (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976), учитывались следующие онтогенетические состояния: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g<sub>1</sub>), средние генеративные (g<sub>2</sub>), старые генеративные (g<sub>3</sub>), субсенильные (ss), сенильные (s). На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП.

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли такие демографические показатели, как индекс восстановления (Жукова, 1995) и индекс старения (Глотов, 1998). Для оценки состояния ЦП был применен критерий «дельта-омега» Л.А. Животовского (Животовский, 2001), основанный на совместном использовании индексов возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001), на основании которых определялась их принадлежность к одному из типов: молодые, зреющие, зрелые, переходные, стареющие, старые. Анализ данных

провели в MSExcel 2010 с использованием стандартных показателей (Зайцев, 1990).

**Результаты и их обсуждение**

Локализация изученных ЦП *Z. pinnatum* представлена на рис. 1, их краткая характеристика приведена в табл. 2. Вид встречается в различных вариантах петрофитных и кальцефитных степей. Наиболее северные ценопопуляции, отмеченные в пределах лесостепной зоны Башкирского Предуралья, расположены исключительно на обнажениях гипсов. Преобладающим типом растительности являются гребенчатожитняковые петрофитные степи. Южнее на территории ОО и сопредельных районов РБ приуроченность к определенным горным породам не просматривается и *Z. pinnatum* встречается на выходах известковистых песчаников и загипсованных глин, а также мелов. В первом случае он произрастает в солянковиднополюнных петрофитных степях, во втором – в составе специфичных солянковиднополюнных и пупавковых кальцефитных степях, характерных только для меловых возвышенностей ОО и Западного Казахстана. В АО и на юге ОО *Z. pinnatum* отмечался нами в разреженных, маловидовых многолетнесолянковых сообществах (солянковиднополюно-ежовниковые, пупавково-ежовниковые) пустынного облика с высокой долей туранских видов во флористическом составе.

Наибольшее разнообразие сообществ с участием *Z. pinnatum* отмечено в ОО. Это объясняется значительной гетерогенностью субстратов

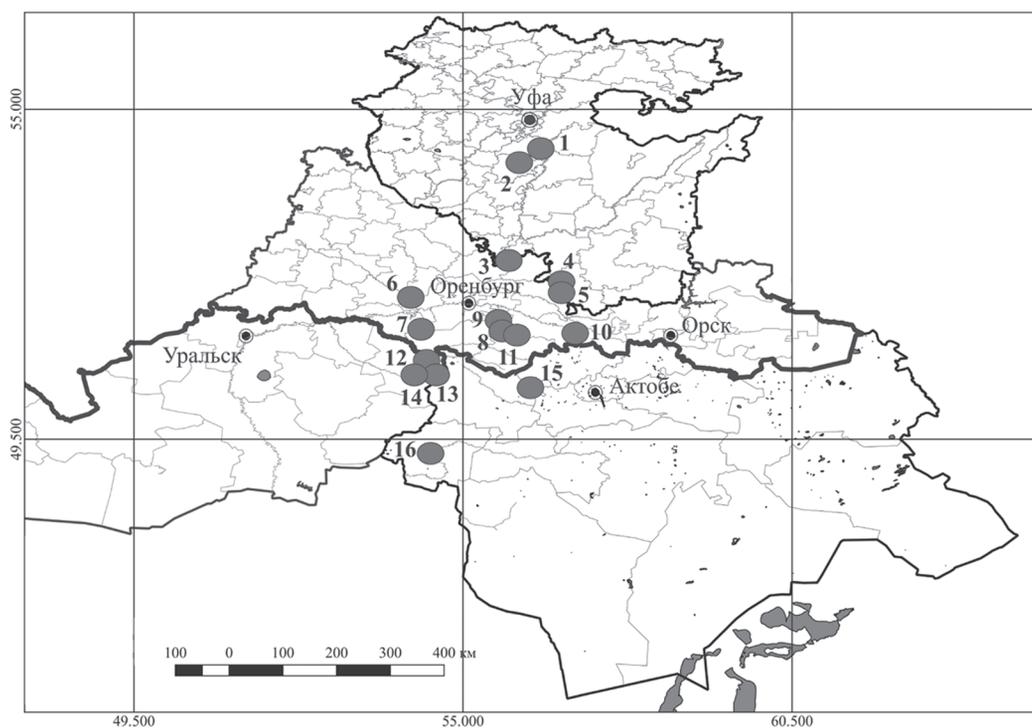


Рис. 1. Схема расположения ценопопуляций *Z. pinnatum* на изучаемой территории. Цифрами обозначены номера ценопопуляций (в соответствии с табл. 2)

(гипсы, загипсованные глины, известковые песчаники, мела) и соответственно петрофитных сообществ на территории области.

В пределах Южного Урала и Западного Казахстана наряду с *Z. pinnatum* отмечаются следующие виды рода: *Z. fabago* L. (на бугристых песках, засоленных почвах, пустынных степях, как сорное на дорогах и пустырях), *Z. oxuanum* L. (на солончаковых почвах), *Z. turcomanicum* Fisch. ex Bunge (по меловым горам и известняковым склонам), *Z. lehmannianum* Bunge (на глинистых засоленных почвах, солонцах), *Z. ovigerum* Fisch. et S.A. Mey. ex Bunge (на засоленных почвах, меловых и известняковых выходах) (Флора Казахстана..., 1963). По экологии к исследуемому виду близки *Z. turcomanicum* и *Z. ovigerum*, приуроченные к каменистым местообитаниям. Их ареал охватывает юго-западную часть РК (плато Устюрт, п-ов Мангышлак). *Z. pinnatum* обладает протяженным ареалом и наиболее широкой экологической амплитудой среди перечисленных видов, встречаясь как на солонцеватых и глинистых почвах, так и в петрофитных местообитаниях на различных субстратах (от выходов мелов до обнажений гипсов и известняков).

Онтогенетические состояния изучены в природных ЦП. Поскольку онтогенез *Z. pinnatum* ра-

нее не был описан другими авторами, приводим краткую характеристику и критерии выделения онтогенетических состояний вида в соответствии с методическими рекомендациями (Уранов, 1975; Жукова, 1995; Онтогенетический..., 1997).

В онтогенезе *Z. pinnatum* выявлены 3 онтогенетических периода (прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 9 онтогенетических состояний. В целом, онтогенез *Z. pinnatum* представляет собой довольно длительный процесс (15–20 лет).

**Проростки.** Однопобеговые растения, с двумя яйцевидными семядолями и двумя ассимилирующими листьями. Хорошо развитый гипокотиль формирует ось побега. Корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем, длиной 1,3–2,5 см с боковыми корнями первого порядка.

**Ювенильные** растения высотой 1,0–1,2 см. Отмирание семядолей происходит у особей с 2–3 настоящими листьями. Продолжается нарастание ортотропного удлинённого побега. Растение имеет 4–6 шт. парноперистых листьев, длиной 0,8–1,0 см, шириной 0,4–0,6 см. С появлением листьев наблюдается интенсивный рост и утолщение главного корня, проникающего на глубину до 10 см.

**Имматурные** растения высотой 2,0–2,5 см. Начинается видимое ветвление побегов, что

Т а б л и ц а 2

Фитоценотическая характеристика местообитаний *Z. pinnatum*

Номер ЦП	Регион	Название местообитания	Долгота	Широта	Общее проективное покрытие, %	Средняя высота травостоя, см	Преобладающий тип фитоценозов	Эдафические условия местообитания	Характерные виды	Обеспеченность охраной
1	РБ	Карламанская пещера	54.28891	56.16916	50	30	гребенчато-житняковый	обнажения гипсов	<i>Agropyron pectinatum</i> , <i>Artemisia marschalliana</i> , <i>Festuca pseudovina</i> , <i>Gypsophila paniculata</i>	да
2	РБ	Исмагилово	54.17669	55.96293	50	35–45	гребенчато-житняковый	обнажения гипсов	<i>Agropyron pectinatum</i> , <i>Alyssum lenense</i> , <i>Artemisia marschalliana</i> , <i>Astragalus helmii</i>	нет
3	РБ	Разномойка	52.48725	55.85400	35	35	скально-качимовый	обнажения гипсов	<i>Euphorbia segueriana</i> , <i>Gypsophila rupestris</i> , <i>Koeleria sclerophylla</i> ,	нет
4	РБ	Юлдыбаево	51.85920	56.63587	55	25	солянковидно-попынный	обнажения известковистых песчаников	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Elytrigia pruinifera</i> , <i>Hedysarum gazotomwianum</i> , <i>Thymus guberlinensis</i>	нет
5	ОО	Верблюдка	52.00527	56.64194	40–55	25–40	солянковидно-попынный	обнажения известковистых песчаников	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Astragalus tenuifolius</i> , <i>Elytrigia pruinifera</i> , <i>Hedysarum argyrophyllum</i> , <i>H. gazotomwianum</i>	нет

Продолжение табл. 2

Номер ЦП	Регион	Название местообитания	Долгота	Широта	Общее проективное покрытие, %	Средняя высота травостоя, см	Преобладающий тип фитоценозов	Эдафические условия местообитания	Характерные виды	Обеспеченность охраной
6	ОО	Чесноковские меловые горы	51.69217	54.02450	60–65	25–35	солянковидно-полюно-скальнокачимовый	обнажения мела	<i>Anthemis trotzkiana</i> , <i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Gypsophila rupestris</i> , <i>Matthiola fragrans</i> , <i>Onosma simplicissima</i>	да
7	ОО	Большая песчанка	51.27422	54.17627	30–40	25–45	солянковидно-полюнный	обнажения заглипсованных глин	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Astragalus tenuifolius</i> , <i>Hedysarum grandiflorum</i> , <i>Onosma simplicissima</i>	нет
8	ОО	Итгашкан 1	51.22816	55.56187	60–75	20	солянковидно-полюнный	обнажения мелов	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Psephellus marschallianus</i> , <i>Thymus guberlinensis</i>	нет
9	ОО	Итгашкан 2	51.19561	55.56714	50–60	10–15	пупавковый	обнажения мелов	<i>Alyssum tortuosum</i> , <i>Anthemis trotzkiana</i> , <i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Matthiola fragrans</i>	нет
10	ОО	Луговской	51.18416	56.92783	60–75	20–25	солянковидно-полюнный	обнажения гипсов	<i>Artemisia salsoloides</i> , <i>Atraphaxis frutescens</i> , <i>Elytrigia pruinifera</i> , <i>Hedysarum gazoumowianum</i> ,	да

Окончание табл. 2

Номер ЦП	Регион	Название местообитания	Долгота	Широта	Общее проективное покрытие, %	Средняя высота травостоя, см	Преобладающий тип фитоценозов	Эдафические условия местообитания	Характерные виды	Обеспеченность охраной
11	ОО	Покровские меловые горы	51.09733	55.71650	40–70	20–30	пушковый	обнажения мелов	<i>Anthemis troitzkiana</i> , <i>Jurinea kirghisorum</i> , <i>Lepidium meyeri</i> , <i>Matthiola fragrans</i>	да
12	ОО	Верхнечебинские меловые горы	50.68136	54.47448	25	10–20	солянковиднополюно-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea</i> , <i>Crambe aspera</i> , <i>Hedysarum tscherkassovae</i> , <i>Matthiola fragrans</i>	да
13	ОО	Троицкие меловые горы 1	50.65000	54.53000	20–30	10–20	солянковиднополюно-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea</i> , <i>Anthemis troitzkiana</i> , <i>Crambe aspera</i> , <i>Jurinea kirghisorum</i> , <i>Lepidium meyeri</i>	да
14	ОО	Троицкие меловые горы 2	50.64254	54.46276	15–20	10–15	многолетне-солянковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea</i> , <i>Jurinea kirghisorum</i> , <i>Lepidium meyeri</i> , <i>Nanophyton erinaceum</i>	да
15	РК	Жанталап	50.40968	56.04748	30–40	10–15	солянковидно-полюно-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea</i> , <i>Anthemis troitzkiana</i> , <i>Artemisia saulooides</i> , <i>Matthiola fragrans</i>	нет
16	РК	Терекпятау	49.43052	54.58327	10–30	5–15	пушково-ежовниковый	обнажения мелов	<i>Anabasis cretacea</i> , <i>Anthemis troitzkiana</i> , <i>Matthiola fragrans</i>	нет

является признаком перехода к морфотипу взрослого растения. Формируется 8–10 шт. парноперистых листьев, длиной 1,2–1,5 см, шириной 0,6–0,7 см с 6–8 листочками, длиной 0,3 см, шириной 0,15 см. Рядом с поверхностью почвы происходит утолщение верхних участков главного корня до 0,4 см, длиной 10–15 см. Формируется каудекс. Появляются корни третьего порядка.

**Виргинильные** растения обладают характерным для взрослой особи сформированным габитусом высотой 5–8 см. Листья парноперистые, на черешках, с 6–8 небольшими овальными, наверху тупыми листочками. Длина листа 2,5–3,0 см, ширина 0,9–1,0 см, листочки длиной 0,3–0,4 см, шириной 0,15–0,20 см. Корневая система до 15–18 см длиной. Главный корень имеет диаметр 0,4–0,5 см, с многочисленными боковыми корнями.

**Молодые генеративные** растения. Побеги высотой 8–12 см, в количестве 10–15 шт. Листьев 8–10 шт., их длина 3,0–3,5 см, ширина 1,0–1,2 см. Корневая система удлиняется до 20 см. Благодаря интенсивному росту, значительному утолщению боковых и придаточных корней главный корень постепенно утрачивает свое значение. Продолжается нарастание каудекса, диаметр достигает 1,5 см.

**Средневозрастные генеративные** растения достигают своего максимального развития, высотой до 20 см. Имеют в среднем от 15 до 40 побегов. Парноперистых листьев 12–16 шт. (длина 4,0–5,0 см, ширина 1,5–2,0 см), листочков 8–12 шт. (длина 0,9–1,3 см, ширина 0,2–0,4 см). Цветки на цветоножках, по 2–3 шт. в пазухах листьев, до 7 мм длиной. Корневая система представлена многоглавым деревянистым корнем. Каудекс достигает максимального утолщения (до 3 см).

**Старые генеративные** растения высотой 15–17 см. Для этой стадии характерно снижение репродуктивной активности – число побегов сокращается до 10–25 шт. Число листьев и их размеры также уменьшаются. Замедляется корне- и побегообразование. Начинаются процессы гниения и разрушения каудекса.

**Субсенильные** растения высотой до 7–10 см. После утраты физиологической зрелости побеги только вегетативные. Как правило, формируется 10–15 шт. побегов с 4–6 листьями, длиной 2–3 см и шириной 0,6–0,7 см. Корень разрушается, сохраняется лишь основание, входящее в состав старого, разрушающегося каудекса.

**Сенильные** растения высотой 2,0–2,5 см. Сохраняется 3–5 шт. слабых побегов на отми-

рающем каудексе. Листья имматурного типа. Каудекс разрушен, сохраняются полусгнившие части. Боковые корни на этом этапе развития отмирают.

Общая и эффективная плотность, онтогенетические состояния и демографические показатели представлены в табл. 3. Общая плотность в обследованных ЦП *Z. pinnatum* варьирует от 2,2 до 14,8 экз./м<sup>2</sup>, эффективная плотность составляет 2,0–5,3 экз./м<sup>2</sup>. В РБ наибольшие значения плотности выявлены в ЦП 4 (4,5 экз./м<sup>2</sup>), где преобладает прегенеративная фракция. В ОО максимальные значения общей плотности имеют ЦП 14 и 9 (14,8 и 13,0 экз./м<sup>2</sup> соответственно), где преобладает доля прегенеративных особей. В этих популяциях также наиболее выражено различие по показателям плотности. В РК общая плотность выше в ЦП 16 (3,1 экз./м<sup>2</sup>), здесь наблюдается небольшое преобладание генеративных особей.

Усредненные онтогенетические спектры *Z. pinnatum* в трех исследуемых регионах центрированные (рис. 2) с максимумом на средневозрастных генеративных особях. Генеративная фракция составляет в среднем 63,5%, прегенеративная – 29,2%, постгенеративная – 7,3%. Такой тип спектра характерен, когда возобновительный процесс слабо выражен, а период пребывания особей в субсенильном или сенильном состоянии короткий. Только в Оренбургской обл. в спектре присутствуют проростки и значительно выше участие ювенильных растений, сенильные особи полностью отсутствуют в спектре казахских ценопопуляций, т.е. в наиболее засушливых условиях местообитания.

Онтогенетическая структура конкретных ЦП *Z. pinnatum* имеет два типа спектров: левосторонний и центрированный. Полный перечень онтогенетических состояний представлен в ЦП 9, в остальных случаях наблюдаются различные отклонения от полночленного онтогенетического спектра. Наиболее типичным является отсутствие в спектре проростков и ювенильных особей, которые первыми подвергаются воздействию неблагоприятных условий и антропогенной нагрузки, а также сенильных особей, поскольку в основном на субсенильных особях заканчивается жизненный цикл этих растений. В большинстве популяций пик приходится на среднегенеративные особи, эту онтогенетическую группу составляют растения с разным календарным возрастом, которые в большей степени устойчивы к воздействию неблагоприятных условий.

Т а б л и ц а 3

Распределение особей по онтогенетическим состояниям и демографические показатели ЦП *Z. pinnatum*

Номер ЦП	Эффективная плотность, экз./м <sup>2</sup>	Плотность, экз./м <sup>2</sup>	Онтогенетическое состояние, %										Демографические показатели				
			p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s	Δ	ω	тип ЦП	I <sub>B</sub>	I <sub>Ст</sub>	
14	4,7	14,8	0,0	60,3	4,8	7,1	7,1	11,5	8,7	0,4	0,0	0,17	0,32	молодая	2,64	0,09	
9	5,3	13,0	1,5	21,3	25,9	11,0	11,0	11,0	8,7	0,8	0,5	0,19	0,41	молодая	2,16	0,10	
4	2,3	4,5	0,0	5,3	23,0	6,2	6,2	23,0	3,5	10,6	2,6	0,32	0,50	молодая	1,65	0,14	
7	1,9	3,1	0,0	2,6	14,1	7,7	7,7	32,1	7,7	1,3	0,0	0,30	0,62	зреющая	1,08	0,09	
11	4,8	7,5	0,0	2,1	10,6	4,8	4,8	34,0	11,2	2,7	0,0	0,33	0,64	зреющая	0,98	0,14	
16	2,0	3,1	0,0	3,9	14,3	5,2	5,2	39,0	9,1	9,1	0,0	0,39	0,65	переходная	0,71	0,18	
5	1,7	2,2	0,0	0,0	7,4	7,4	7,4	48,1	13,0	0,0	0,0	0,39	0,76	зрелая	0,46	0,13	
15	2,3	2,7	0,0	0,0	1,5	22,4	22,4	55,2	13,4	0,0	0,0	0,44	0,87	зрелая	0,10	0,13	
8	1,3	2,5	0,0	3,1	23,4	1,6	1,6	35,9	28,1	6,3	0,0	0,46	0,67	зрелая	0,43	0,34	
6	2,7	3,5	0,0	2,3	0,0	14,8	17,0	42,0	17,0	6,8	0,0	0,46	0,78	зрелая	0,22	0,24	
3	2,1	2,9	0,0	2,8	2,8	18,1	9,7	38,9	12,5	15,3	0,0	0,47	0,71	зрелая	0,39	0,28	
13	2,1	2,3	0,0	0,0	2,9	0,0	13,2	70,6	10,3	2,9	0,0	0,49	0,91	зрелая	0,03	0,13	
1	3,0	3,6	0,0	0,0	1,1	6,7	11,1	53,3	17,8	10,0	0,0	0,52	0,83	зрелая	0,09	0,28	
2	3,0	3,5	0,0	0,0	0,0	5,7	10,3	64,4	5,7	13,8	0,0	0,52	0,85	зрелая	0,07	0,20	
10	2,0	2,5	0,0	0,0	0	9,5	4,8	38,1	33,3	14,3	0,0	0,58	0,78	стареющая	0,13	0,48	
12	2,1	2,3	0,0	0,0	0,0	1,7	62,1	31,0	31,0	5,2	0,0	0,59	0,90	стареющая	0,00	0,36	

Левосторонний спектр формируется в ЦП 4, 7, 9, 11 и 14, где максимум приходится на прегенеративную фракцию, что позволяет сделать вывод о хорошей способности этих популяций к самовозобновлению и наличии благоприятных условий для прорастания семян. Большинство из вышеназванных ценопопуляций расположены в нижних частях склонов или у их подножия, где происходит накопление семян при смыве со склонов. В ЦП 4, 7 и 11 левосторонний онтогенетический спектр имеет два пика. Первый пик приходится на виргинильные особи: ЦП 4 (25,7%), ЦП 7 (34,6%), ЦП 11 (34,6%). Второй пик приходится на среднегенеративные особи: ЦП 4 (23,0%), ЦП 7 (32,1%), ЦП 11 (34,0%). Данные ЦП располагаются преимущественно на обнажениях меловых пород, на пологих, невысоких склонах, что способствует хорошему возобновлению и достаточно быстрому переходу молодых особей в генеративное состояние.

В остальных обследованных ЦП *Z. pinnatum* отмечается центрированный онтогенетический спектр, с преобладанием среднегенеративных особей. Растения прегенеративной фракции представлены небольшим числом особей (или они полностью отсутствуют). Возможно, это связано с затрудненным прорастанием семян и дальнейшим развитием молодых растений, что обусловлено влиянием на них ценогенетического окружения, биоэкологией вида, а также высокой гибелью проростков и ювенильных особей в сухих склоновых местообитаниях, подверженных эрозии. Центрированные он-

тогенетические спектры характерны для ЦП с устойчивым положением в растительных сообществах.

Оценка возрастности  $\Delta$  (дельта) и эффективности  $\omega$  (омега) (табл. 3) показала, что молодыми являются ЦП 14, 9, 4, ( $\Delta = 0,17-0,33$ ;  $\omega = 0,32-0,50$ ), где больше всего представлены прегенеративные особи, плотность особей в них достигает 4,5–14,8 экз./м<sup>2</sup>, эффективная плотность составляет 2,3–5,3 экз./м<sup>2</sup>. В этих ценопопуляциях формируются благоприятные условия для прорастания семян и роста молодых растений. ЦП 7 и 11 относятся к зреющим ( $\Delta = 0,30$ ;  $\omega = 0,62$  и  $\Delta = 0,33$ ;  $\omega = 0,64$ ), в них идет накопление молодых и средневозрастных генеративных особей. ЦП 16 является переходной ( $\Delta = 0$ ;  $\omega = 0,65$ ). Здесь наблюдается накопление прегенеративных особей, значительна также доля генеративных и постгенеративных растений. Большинство ЦП зрелые ( $\Delta = 0,39-0,52$ ;  $\omega = 0,76-0,85$ ). В составе зрелых ЦП доля средневозрастных генеративных особей велика, а доля прегенеративных мала. Эти ЦП относительно устойчивы, плотность особей в них варьирует от 2,2 до 3,6 экз./м<sup>2</sup>, эффективная плотность 1,3–3,0 экз./м<sup>2</sup>. К стареющим относятся ЦП 10 и 12 ( $\Delta = 0,58$ ;  $\omega = 0,78$  и  $\Delta = 0,59$ ;  $\omega = 0,90$ ). В составе этих ЦП очень мало прегенеративных особей (или они полностью отсутствуют), плотность в них низкая (до 2,5 экз./м<sup>2</sup>), эффективная плотность до 2,1 экз./м<sup>2</sup>.

Проведено также сравнение индексов восстановления ( $I_B$ ) и старения ( $I_{CT}$ ), отражающих

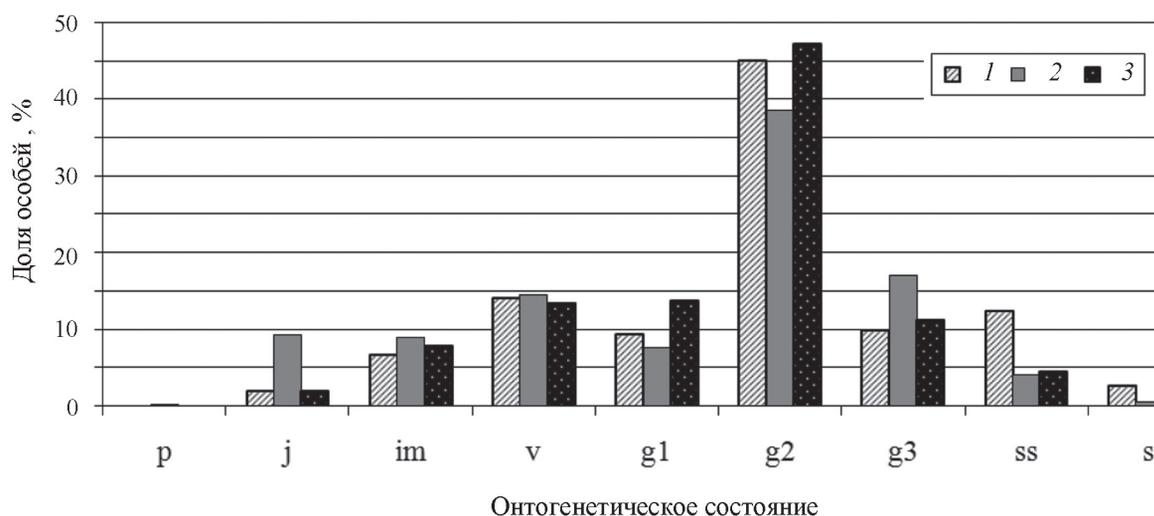


Рис. 2. Онтогенетические спектры ЦП *Z. pinnatum* в исследуемых регионах (1 – РБ, 2 – ОО, 3 – РК). По оси X: – онтогенетическое состояние: p – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; по оси Y – доля особей данного онтогенетического состояния, %

динамические процессы ценопопуляций. Индекс восстановления равен нулю в ЦП 12, где отсутствуют прегенеративные особи. В большинстве ЦП индекс восстановления составляет 0,03–0,98, в этих популяциях мало или полностью отсутствуют ювенильные и иматурные особи. В ЦП 4, 7, 9, 14 индексы восстановления выше единицы (1,08–2,64), это свидетельствует о хорошем пополнении молодыми особями и преобладании прегенеративной фракции. В ЦП 7 и 14 индекс старения близок к нулю (0,09), это связано с тем, что большая часть особей отмирает в старом генеративном или субсенильном состоянии. В остальных ЦП представлены особи старого генеративного или субсенильного состояния (индекс старения 0,10–0,48).

### Заключение

Таким образом, проведенные исследования 16 ЦП *Z. pinnatum* на территориях РБ, ОО и РК показали, что данный вид встречается в разных вариантах петрофитных и кальцефитных степей. Преобладающими типами растительности в северной части градиента являются гребенчатожитняковые, южнее преобладают солянковиднопопынные, солянковиднопопынно-ежовниковые петрофитные и кальцефитные. Наибольшее разнообразие фитоценозов с участием *Z. pinnatum* отмечено в Оренбургской обл., где выявлены также значительные различия в плотности популяций и демографических показателях.

Большая часть исследованных ЦП отличаются невысокой плотностью и неполночленным онтогенетическим спектром, связанным со своеобразием местообитаний *Z. pinnatum* на обнажениях и осыпях меловых, гипсовых и прочих кальцефитных субстратов, быстро пересыхающих в засушливый летний период, что способствует элиминации проростков и ювенильных растений, а также скорому отмиранию сенильных растений. Усредненные онтогенетические спектры *Z. pinnatum* сходны – центрированные, с выраженным максимумом на средневозрастных генеративных растениях. Различия спектров разных популяций связаны с условиями произрастания. Например, в Оренбургской обл., где, вероятно, складываются наиболее благоприятные для вида условия, у *Z. pinnatum* в спектрах высока доля прегенеративных растений и возобновление хорошее. По классификации «дельта-омега» наблюдается разнообразие ЦП – от моло-

дых до стареющих. В Республике Башкортостан вид представлен преимущественно зрелыми ЦП и одной молодой. В Оренбургской обл. наблюдается наибольшее разнообразие – по две ЦП, относящихся к молодым, зреющим, зрелым и стареющим. В Республике Казахстан отмечены по одной ЦП переходной и зрелой.

Не обнаружено зависимости демографических показателей и плотности популяций *Z. pinnatum* от приуроченности популяций к определенным типам фитоценозов. Оптимальными для вида, скорее, являются крупные меловые массивы с большими площадями осыпей и разреженной растительностью, где возобновлению вида не мешают другие виды растений, и где нет антропогенного влияния (например, Покровские и Троицкие меловые горы, Итчашкан (ЦП 9, 11 и 14) в Оренбургской обл. На северном пределе градиента в Республике Башкортостан (ЦП 1–3) возобновление снижено из-за межвидовой конкуренции в гребенчатожитняковых сообществах, а сами популяции немногочисленные, обычно не более 100–200 ос. Южнее в северо-западном Казахстане (ЦП 15, 16) возобновление снижено из-за неоптимальных условий (крайней засушливости) местообитаний вида.

Несмотря на то, что общее состояние обследованных популяций оценивается как удовлетворительное, следует отметить, что большая часть исследованных ценопопуляций не обеспечены должными мерами охраны. В Республике Башкортостан, на самой северной границе ареала, вид охраняется только на территории одного памятника природы (Карламанская пещера, расположенная в Кармаскалинском р-не Республики Башкортостан). Значительно лучше *Z. pinnatum* обеспечен охраной в пределах Оренбургской обл., где расположены крупные меловые массивы, на которых произрастает большое число «краснокнижных» видов растений (Голованов, Абрамова, 2019). В пределах Республики Казахстан изученные ценопопуляции не охраняются. Малочисленные изолированные северные ценопопуляции *Z. pinnatum*, расположенные на территории Республики Башкортостан на крайнем пределе ареала, нуждаются в дальнейшем мониторинге и организации их охраны. Кроме того, в мониторинге нуждаются те ценопопуляции, где отмечено низкое возобновление. К ним относится ЦП 12, расположенная на Верхнечебендинских меловых горах, на крайнем юге Оренбургской обл.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.М., Баширова Р.М., Муртазина Ф.К., Усманов И.Ю. Характеристика ценопопуляций *Glucyrrhiza korshinskyi* Grig. на юго-востоке Республики Башкортостан // Растительные ресурсы. 2001. Т. 37. № 2. С. 24–29.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Андреева И.З. Современное состояние и структура природных популяций *Dictamnus gymnostylis* Stev. на Южном Урале. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. № 5. С. 32–38.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Каримова О.А., Голованов Я.М., Шигапов З.Х. Структура и состояние популяций трех редких видов рода *Hedysarum* (Fabaceae) на Южном Урале. Ботанический журнал. 2019. Т. 104. № 5. С. 729–740.
- Борисова А.Г. Род. 840. Парнолистник – *Zygophyllum* / Флора СССР. 1949. Т. 14. С. 182–183.
- Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Меловые возвышенности Оренбургской области – уникальные местообитания редких видов растений и растительных сообществ. Аридные экосистемы. 2019. Т. 9, № 2. С. 18–26.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК, «Ланар», 1995. 224 с.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. 1990. М.: Наука. 296 с.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика. Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 6. С. 849–857.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Каримова О.А., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М. Современное состояние и виталитетная структура природных популяций редкого вида *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. на Южном Урале. Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 2015. № 3 (31). С. 27–39.
- Каримова О.А., Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Возрастной состав ценопопуляций *Patrinia sibirica* (Valerianaceae) на Южном Урале. Растительные ресурсы, 2016. Т. 52. № 1. С. 49–65.
- Красная книга Алтайского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов Т. 1 / науч. ред. А.И. Шмаков, М.М. Силантьева. Барнаул, 2016. 292 с.
- Красная книга Республики Алтай: Растения / под ред. А.Г. Манеева. Горно-Алтайск, 2017. 267 с.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Растения и грибы. Уфа, 2011. 384 с.
- Красная книга Оренбургской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Воронеж, 2019. 488 с.
- Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. А.В. Лагунов. М., 2017. 504 с.
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 204 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. / под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола, 1997. 240 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Семиотрочева Н.Л. Сем. *Zygophyllaceae* Lindl. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1963. Т. 6. С. 32–51.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. Characteristic of coenopopulations of a rare species *Hedysarum grandiflorum* Pall. in stony steppes of the Cis-Urals. Italian Science Review. 2014. N 2 (11). P. 241–244.
- Abramova L.M., Ilyina V.N., Mitroshenkova A.E., Mustafina A.N., Shigapov Z.H. Features of the demographic structure and the condition of populations of the rare relic *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) in peripheral and central parts of its distribution range // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B: Natural, Exact, and Applied Sciences. 2020. Vol. 74, N 6. P. 385–395.
- Harper J.L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977. 892 p.
- Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 419–463.
- Dirzo R., Sarukhan J. Perspectives on plant population ecology. Sinauer ass. Sunderland, Mass. 1984. 478 p.
- Kunin W.E. The biology of rarity / W.E. Kunin, K.J. Gaston ed. 2012. 280 p.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. Plant ecology strategies: some leading dimensions of variation between species // Annual Review of Ecology and Systematics. 2002. Vol. 33. N 1. P. 125–159.

REFERENCES

- Abramova L.M., Bashirova R.M., Murtazina F.K., Usmanov I.Yu. Kharakteristika tsenopopulyatsii *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. na yugo-vostoke Respubliki Bashkortostan // Rastitel'nye resursy. 2001. T. 37. № 2. S. 24–29.
- Abramova L.M., Mustafina A.N., Andreeva I.Z. Sovremennoe sostoyanie i struktura prirodnykh populyatsii *Dictamnus gymnostylis* Stev. na Yuzhnom Urale. Byull. MOIP. Otd. biol. 2011. T. 116. № 5. S. 32–38.
- Abramova L.M., Mustafina A.N., Karimova O.A., Golovanov Ya.M., Shigapov Z.Kh. Struktura i sostoyanie populyatsii trekh redkikh vidov roda *Hedysarum* (Fabaceae) na Yuzhnom Urale. Botanicheskii zhurnal. 2019. T. 104. № 5. S. 729–740.
- Borisova A.G. Rod. 840. Parnolistnik – *Zygophyllum* / Flora SSSR. 1949. T. 14. S. 182–183.
- Glotov N.V. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii. Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede. Ch. 1. Ioshkar-Ola, 1998. S. 146–149.
- Golovanov Ya.M., Abramova L.M. Melovye vozvyshenosti Orenburgskoi oblasti – unikal'nye mestoobitaniya redkikh vidov rastenii i rastitel'nykh soobshchestv. Aridnyeekosistemy. 2019. T. 9. № 2. S. 18–26.
- Zhivotovskii L.A. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii. Ekologiya. 2001. № 1. S. 3–7.
- Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.
- Zaitsev G.N. Matematika v eksperimental'noi biologii. 1990. M., 296 s.
- Zaugol'nova L.B., Smirnova O.V. Vozrastnaya struktura tsenopopulyatsii mnogoletnikh rastenii i ee dinamika. Zhurn. obsch. biologii. 1978. T. 39. № 6. S. 849–857.
- Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimentov A.A. Populyatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metoda izucheniya. Sumy, 2013. 439 s.
- Karimova O.A., Mustafina A.N., Abramova L.M. Sovremennoe sostoyanie i vitalitnaya struktura prirodnykh populyatsii redkogo vida *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. na Yuzhnom Urale. Vestnik Tomsk. gos. un-ta. Biologiya. 2015. № 3 (31). S. 27–39.
- Karimova O.A., Mustafina A.N., Golovanov Ya.M., Abramova L.M. Vozrastnoi sostav tsenopopulyatsii *Patrinia sibirica* (Valerianaceae) na Yuzhnom Urale. Rastitel'nye resursy. 2016. T. 52. № 1. S. 49–65.
- Krasnaya kniga Altaiskogo kraya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii i gribov. T. 1 / nauch. red. A. I. Shmakov, M. M. Silant'eva. Barnaul, 2016. 292 s.
- Krasnaya kniga Respubliki Altai: Rasteniya / pod red. A.G. Maneeva. Gorno-Altaysk, 2017. 267 s.
- Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. T.1. Rasteniya i griby. Ufa: MediaPrint, 2011. 384 s.
- Krasnaya kniga Orenburgskoi oblasti: redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rastenii i gribov. Voronezh, 2019. 488 s.
- Krasnaya kniga Chelyabinskoi oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby / otv. red. A.V. Lagunov. Moskva, 2017. 504 s.
- Kucherov E.V., Muldashev A.A., Galeeva A.Kh. Okhrana redkikh vidovrastenii na Yuzhnom Urale. M., 1987. 204 s.
- Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii. Uchebnoe posobie. / pod red. L.A. Zhukovoi. Ioshkar-Ola, 1997. 240 s.
- Rabotnov T.A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh. Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 1950. Vyp. 6. S. 7–204.
- Semiotrocheva N.L. Sem. Zygophyllaceae Lindl. // Flora Kazakhstana. Alma-Ata, 1963. T. 6. S. 32–51.
- Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii). M., 1976. 217 s.
- Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov. Biol. nauki. 1975. № 2. S. 7–34.
- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. Characteristic of coenopopulations of a rare species *Hedysarum grandiflorum* Pall. in stony steppes of the Cis-Urals. Italian Science Review. 2014. N 2 (11). P. 241–244.
- Abramova L.M., Ilyina V.N., Mitroshenkova A.E., Mustafina A.N., Shigapov Z.H. Features of the demographic structure and the condition of populations of the rare relic *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) in peripheral and central parts of its distribution range // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B: Natural, Exact, and Applied Sciences. 2020. Vol. 74. N 6. P. 385–395.
- Harper J.L. Population biology of plants. L., 1977. 892 p.
- Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 419–463.
- Dirzo R., Sarukhan J. Perspectives on plant population ecology. Sinauer ass. Sunderland, Mass., 1984. 478 p.
- Kunin W.E. The biology of rarity / W.E. Kunin, K.J. Gaston ed. 2012. 280 p.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. Plant ecology strategies: some leading dimensions of variation between species // Annual Review of Ecology and Systematics. 2002. Vol. 33, N 1. P. 125–159.

**Сведения об авторах**

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук (ЮУБСИ УФИЦ РАН), лаборатория дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений. Республика Башкортостан, 450080, г. Уфа, ул. Менделеева, 195/3.

Мустафина Альфия Науфалевна – ст. науч. сотр., канд. биол. наук, [alfverta@mail.ru](mailto:alfverta@mail.ru);

Абрамова Лариса Михайловна – глав. науч. сотр. докт. биол. наук, профессор, [abramova.lm@mail.ru](mailto:abramova.lm@mail.ru);

Голованов Ярослав Михайлович – ст. науч. сотр., канд. биол. наук, [jaro1986@mail.ru](mailto:jaro1986@mail.ru);

Каримова Ольга Александровна – ученый секретарь, канд. биол. наук, [karimova07@yandex.ru](mailto:karimova07@yandex.ru).

**Вклад авторов**

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

**Contribution of the authors**

the authors contributed equally to this article..

**Конфликт интересов**

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Conflicts of interests**

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 30.11.2020; одобрена после рецензирования 12.04.2021; принята к публикации 13.05.2021.

The article was submitted 30.11.2020; approved after reviewing 12.04.2021; accepted for publication 13.05.2021.