

Онтогенетическая структура ценопопуляций некоторых редких видов растений Азербайджана

© Г.О. Османова¹, Н.П. Мехтиева², Р.Ф. Абдыева²

¹Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия
e-mail: gyosmanova@yandex.ru

²Институт Ботаники Национальной Академии Наук Азербайджана, г. Баку, Азербайджан
e-mail: naiba_m@mail.ru

Впервые с использованием популяционно-онтогенетического подхода в разных районах Азербайджана изучена онтогенетическая структура ценопопуляций редких видов растений разных жизненных форм (*Rhus coriaria*, *Parrotia persica*, *Pyrus salicifolia*, *Ornithogalum ponticum*, *Ophrys caucasica*). Рассчитаны демографические показатели, определены типы ценопопуляций по классификации «дельта-омега». Выявлено, что ценопопуляции всех изученных видов по возрастной структуре нормальные. Установлено, что сильное рекреационное воздействие губительно влияет на ценопопуляции *Parrotia persica* и *Ornithogalum caucasica*. Угроз для сокращения численности особей *Rhus coriaria*, *Pyrus salicifolia* и *Ornithogalum ponticum* нет, т.к. возобновление первых двух происходит как семенным, так и вегетативным способом, а последний вид хорошо размножается вегетативно.

Ключевые слова: Азербайджан, ценопопуляция, онтогенетическая структура, индекс возрастности, классификация ценопопуляций, *Rhus coriaria*, *Parrotia persica*, *Pyrus salicifolia*, *Ornithogalum ponticum*, *Ophrys caucasica*

Азербайджанская Республика расположена в юго-восточной части Европейского континента за Большим Кавказским хребтом на берегу Каспийского моря, граничит с Россией, Ираном, Турцией, Грузией и Арменией. Более половины территории Азербайджана занимают горы, относящиеся к системе Большого и Малого Кавказа. Вместе с Талышскими горами они охватывают Кура-Араксинскую низменность с севера, запада и юго-востока. Своеобразие рельефных и климатических особенностей страны создало в регионе благоприятные условия для развития богатой флоры. К сожалению, большинство представителей этой флоры нуждаются в охране.

Первое издание Красной книги Азербайджана, в которую было включено 140 видов высших растений вышло в 1989 г. (Kuliev, 1989). Обновленное и дополненное 2-е издание Красной книги опубликовано в 2013 г. (Ali-zade, 2013) и насчитывало уже 300 видов (266 видов высших растений, 13 видов лишайников, 1 вид мхов, 6 видов водорослей, 14 видов грибов). Во 2-м издании в отличие от 1-го была проведена оценка высших растений по категориям IUCN (2001). В новую Красную книгу вошли 90 видов из Красной книги 1-го издания и 41 вид из Красной книги СССР (Vorodin et al., 1984). В нее вошли эндемичные виды, среди которых – эндемики Азербайджана (31 вид), эндемики Кавказа (69 видов), реликты (18), гирканские (5 видов).

Снижение глобального биоразнообразия привело к необходимости глубокого изучения механизмов устойчивости популяций растений, особенно редких. Этим и определена цель нашего исследования.

Материал и методика

Впервые для Азербайджана в Институте Ботаники НАН Азербайджана проводятся работы по изучению и прогнозированию состояния популяций редких видов (Kozyreva et al., 2010; Mekhtieva et al., 2015; Osmanova, Rustamov, 2016; Abdyeva et al., 2016; Dadasheva et al., 2016; Abdyeva et al., 2017; и др.).

Работа ведется на популяционном и ценопопуляционном уровнях с применением классических методов морфологии, систематики, популяционной биологии и фитоценологии.

В данной работе, в качестве примера, нами приведены результаты изучения онтогенетической структуры и состояния ценопопуляций (ЦП) редких видов растений разных биоморф: сумаха дубильного (*Rhus coriaria* L.), парротии персидской (*Parrotia persica* (DC.) C.A. Mey.), груши иволистой (*Pyrus salicifolia* Pall.), птицемлечника понтийского (*Ornithogalum ponticum* Zahar) и офрис кавказской (*Ophrys caucasica* Woronow ex Grossh.).

Исследования проводили в 2015-2016 гг. в разных районах Азербайджана. Размеры площадок для древесных видов растений составили 20×20 м, для

травянистых – 1×1 м. При определении онтогенетических состояний особей использовали концепцию дискретного описания онтогенеза Т.А. Работнова (Rabotnov, 1950) и А.А. Уранова (Uranov, 1975). Были рассчитаны индексы: возрастности (Uranov, 1975), восстановления и замещения (Zhukova, 1995), старения (Glotov, 1998) и эффективности (Zhivotovskiy, 2001). Тип ЦП определяли по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (Zhivotovskiy, 2001).

Результаты и их обсуждение

Сумах дубильный (Сем. Сумаховые – Anacardiaceae) – небольшое дерево или кустарник, лекарственное. Растет на сухих склонах и опушках. Изучение онтогенетической структуры ЦП *R. coriaria* проводили в 4-х районах Азербайджана: Губинском (3 ЦП), Шабранском (2 ЦП), Сиязанском (2 ЦП) и Исмаиллинском (4 ЦП). С использованием классификации нормальных ЦП Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 2001) нами определен тип ЦП *R. coriaria* и построены онтогенетические спектры (Рис. 1, 2).

Согласно классификации «дельта-омега» и значениям индексов возрастности и эффективности из изученных 11 ЦП *R. coriaria* 3 ЦП – молодые (Ша-

бранский р-он, с. Тахтала и Исмаиллинский р-н вдоль дороги Исмаиллы-Габала), 3 ЦП – переходные (Губинский р-он, окр. с. Гедик, Исмаиллинский р-он, окр. с. Иснов и вдоль дороги Исмаиллы-Габала), 2 ЦП – зреющие (Губинский р-он, окр. с. Исновгышлаг; Шабранский р-он, с. Тахтала) и 2 ЦП – зрелые (Сиязанский р-он, окр. Галалты).

Значения индекса возрастности в этих ЦП варьирует от 0,262 до 0,668, а индекса эффективности – от 0,138 до 0,836. Для оценки процессов самоподдержания в ЦП *R. coriaria* нами рассчитаны индексы восстановления и замещения. Значения этих индексов варьируют от 0,44 до 38,75, соответственно. В переходных ЦП значения данных показателей не столь высоки (I_v – от 0,44 до 1,0; I_z – от 0,39 до 0,78). Это можно объяснить тем, что в данных ЦП не высока доля особей прегенеративного периода. Индекс старения во всех ЦП *R. coriaria* имеет невысокое значение и варьирует от 0,04 до 0,28.

Все 11 ЦП *R. coriaria* нормальные: 2 ЦП (Губинский р-он, окр. Гедик и Исмаиллинский р-он, горный склон) являются полночленными, а остальные 9 ЦП – неполночленные. Например, в Сиязанском р-не обе ЦП *R. coriaria* неполночленные и преимущественно состоят из особей генеративного

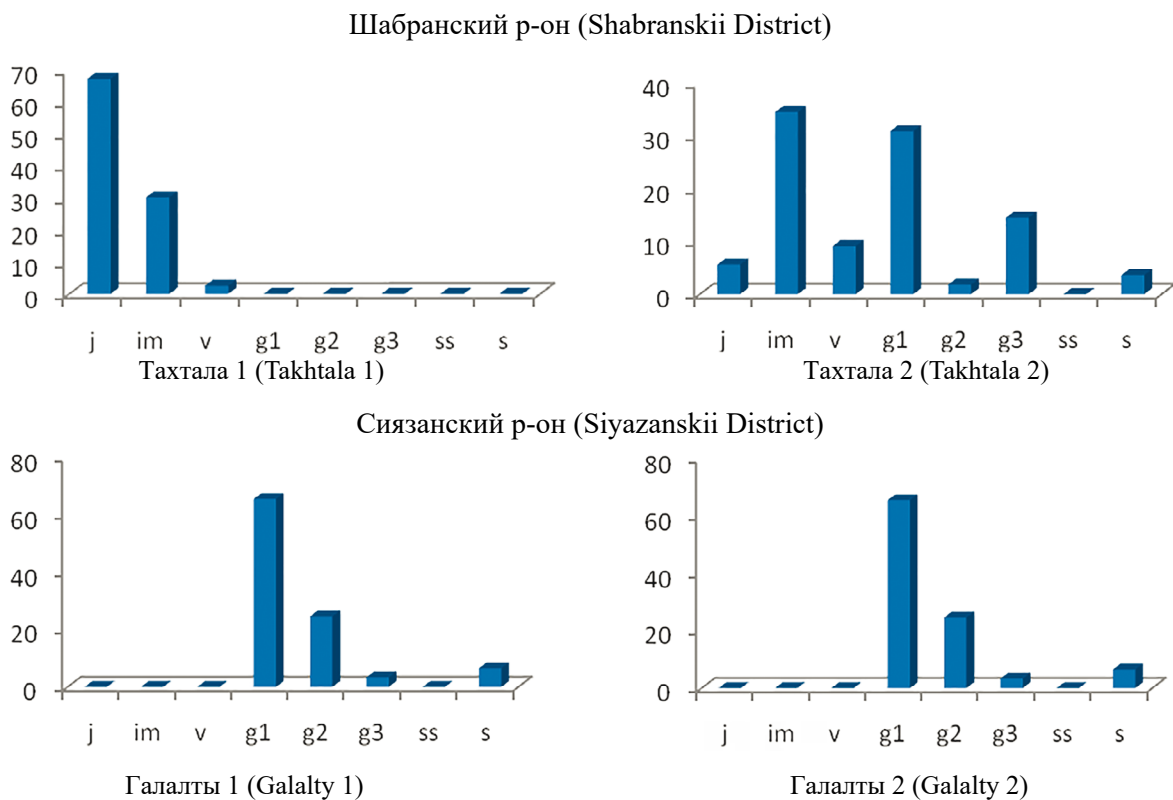


Рисунок 1. Спектры онтогенетических состояний *Rhus coriaria* (по оси ординат – доля особей в %; по оси абсцисс – онтогенетические состояния)

Figure 1. Spectra of ontogenetic states of *Rhus coriaria* (along the ordinate axis – the proportion of individuals in %, along the abscissa axis – ontogenetic states)

периода, поэтому эти ЦП согласно значениям индексов возрастности (0,3876; 0,366) и эффективности (0,7919; 0,0748) охарактеризованы нами как зрелые. Онтогенетические спектры преимущественно одновершинные с максимумом на особях генеративного периода.

Парротия персидская (железное дерево) – листопадное дерево, представитель сем. Гаммелисовые (Hamamelidaceae). Изучение онтогенетической структуры ЦП *P. persica* проводили в Ленкоранском, Астаринском и Массалинском р-ах. Все ЦП данного вида нормальные, но неполноценные из-за отсутствия особей *P. persica* ювенильного состояния.

Согласно значениям индексов возрастности и эффективности ЦП *P. persica* в Ленкоранском и Астаринском р-ах определены нами как старые (Рис. 3).

Подтверждением этому являются несколько высокие значения индекса старения (0,29 и 0,32). Следует отметить, что, несмотря на присутствие в этих ЦП особей прегенеративного периода (im и v) значения индексов восстановления (0,28 и 0,39) и замещения (0,18 и 0,24) низкие, что свидетельствует о слабом самоподдержании. ЦП *P. persica* в Массалинском р-не была переходной ($\Delta = 0,487$; $\omega = 0,628$). Индекс старения по сравнению с ЦП *P. persica* в Ленкоранском и Астаринском р-ах

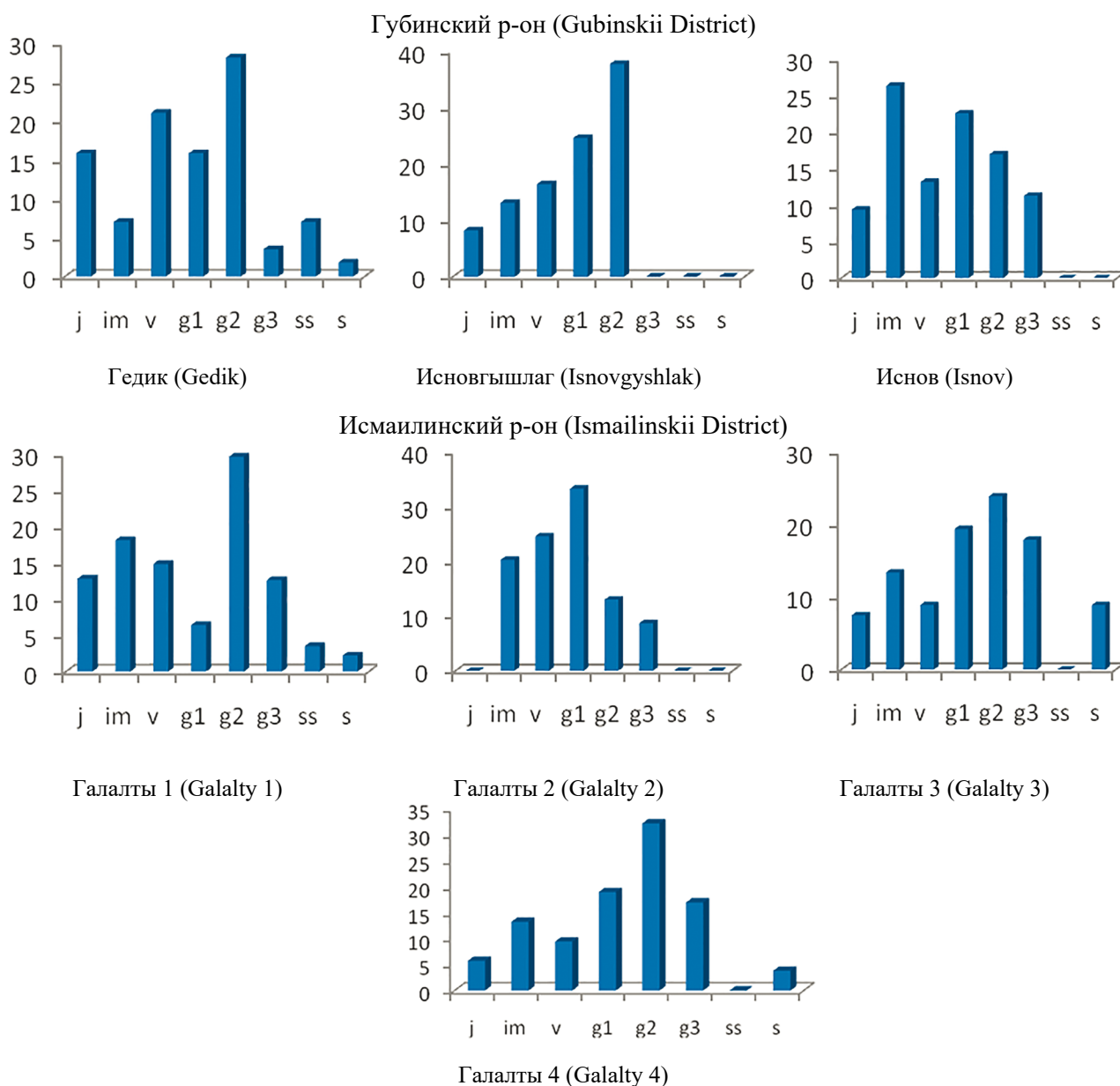


Рисунок 2. Спектры онтогенетических состояний *Rhus coriaria* (обозначения см. на рис. 1)
Figure 2. Spectra of ontogenetic states of *Rhus coriaria* (see the notation in Figure 1)

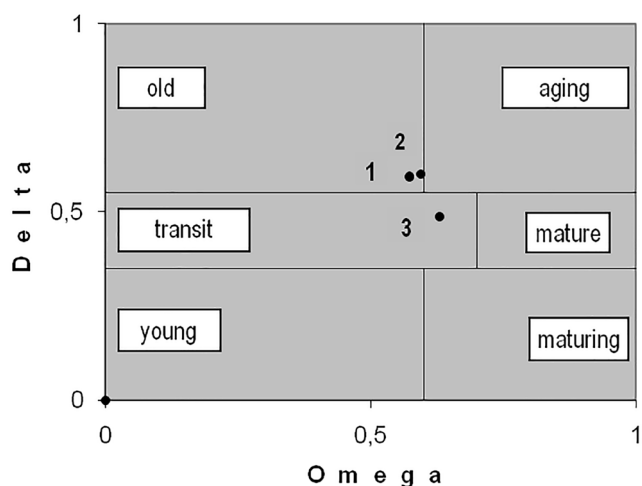


Рисунок 3. Распределение ценопопуляций *Parrotia persica* в системе координат «дельта-омега» в разных районах (1 – Ленкоранский; 2 – Астаринский; 3 – Масаллинский)

Figure 3. Distribution of the cenopopulations of *Parrotia persica* in the "delta-omega" coordinate system in different districts (1 – Lenkoranskii, 2 – Astarinskii, 3 – Masallinskii)

имеет не высокое значение (0,19), хотя значения индексов восстановления и замещения несколько высокие. Во всех изученных ЦП *P. persica* нами обнаружены отмершие особи.

Груша иволистная (сем. Розовые – Rosaceae) – листопадное дерево, иногда встречаются кустарниковые формы, произрастает на сухих предгорьях. Онтогенетическую структуру ЦП *P. salicifolia* изучали в Губинском р-не. Данный вид не образует зарослей, чаще встречается единично или образует малочисленные группы. ЦП *P. salicifolia* согласно классификации «дельта-омега» была охарактеризована как зреющая ($\Delta = 0,719$; $\omega = 0,291$). Несмотря на присутствие в ЦП генеративных особей индекс восстановления имеет низкое значение. Возобновление данного вида происходит как семенным, так и вегетативным способом. В последнем случае – за счет укоренения лежащих побегов кроны. Угроз для этого вида нет.

Птицемлечник понтийский (сем. Гиацинтовые – Nuacinthaceae) – многолетнее луковичное травянистое растение. Анализ онтогенетической структуры ЦП *O. ponticum* показал, что данный вид образует заросли с большим числом цветущих особей (на момент исследования) объем выборки варьировал от 16 до 348 особей. Плотность особей *O. ponticum* на 1 м² колеблется от 46 до 63. Во время исследования в ЦП были только цветущие молодые

генеративные растения. По-видимому, это связано с поздними сроками проведения работ. И лишь в Хызынском и Губинском р-х в ЦП были отмечены единичные особи *O. ponticum*, находящиеся в im и v онтогенетических состояниях. Поэтому рассчитать демографические показатели не представлялось возможным.

Офрис кавказская (сем. Орхидные – Orchidaceae) – многолетнее травянистое растение. По И.Г. Серебрякову (Serebryakov, 1962) *O. caucasica* можно отнести к травянистым многолетникам с корневыми клубнями, по И.В. Татаренко (Tatarenko, 1996) – к растениям со стеблекорневыми тубероидами. Офрис кавказская встречается на территории Азербайджана спорадически и очень редко. Зарослей не образует. В Сиязанском и Губинском р-х было обнаружено по одной ЦП. Объем выборки в ЦП составил 15 и 30 особей соответственно. В обеих ЦП были отмечены особи прегенеративного и генеративного периодов. В Сиязанском р-не (Бешбармаг) ЦП *O. caucasica* была зреющая ($\Delta = 0,719$; $\omega = 0,291$), а Губинском (Гедик) – зрелая ($\Delta = 0,352$; $\omega = 0,808$). Индекс восстановления имеет низкие значения (0,2 и 0,4). Возобновление данного вида преимущественно происходит вегетативно за счет клубней.

Выводы

Применение классических подходов популяционной экологии и демографии растений для изучения поведения особей и популяций растений, особенно редких, определение их демографических параметров позволяют выявить механизмы функционирования биосистем разных иерархических уровней и предложить меры для их сохранения и восстановления: расширить границы заповедников и национальных парков с включением в их состав сопредельных территорий; создание новых ООПТ на ключевых, с точки зрения сохранения вида, территориях; организация постоянного контроля за состоянием популяций *Rh. coriaria*, *P. persica* и *O. caucasica*; интродуцировать *O. caucasica* в ботанических садах Азербайджана с целью сохранения генофонда; плановое ведение хозяйственных мероприятий в местах произрастания популяций исследуемых видов; ограничить чрезмерную пастбищную нагрузку и запретить бессистемный выпас скота, а со стороны экологических служб – обеспечить контроль за деятельностью органов местного самоуправления.

Список литературы

- [Abdyeva] Абдыева Р.Т., Османова Г.О., Мехтиева Н.П., Дадашева А.Г., Али-заде В.М. 2016. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций редкого вида Азербайджана *Ophrys caucasica* Woronow ex Grossh. В сб.: *Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. шестой Международ. науч. конф.* Санкт-Петербург. С. 303–305.
- [Abdyeva] Абдыева Р.Т., Мехтиева Н.П., Османова Г.О. 2017. Влияние антропогенных факторов на состояние ценопопуляций *Rhus coriaria* L. В сб.: *Влияние климатических изменений на биоразнообразие растений: матер. Международ. науч. конф.* Баку. С. 248–251.
- [Ali-zade] Али-заде В.М. (ред.). 2013. Красная книга Азербайджанской Республики (редкие и исчезающие виды растений и грибов). Баку. 665 с. (на азерб. яз.).
- [Borodin] Бородин А.М., Банников А.Г., Соколов В.Е. и др. (ред.). 1984. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Том 1. 2-е изд. М. 392 с.
- [Dadasheva] Дадашева А.Г., Османова Г.О., Али-заде В.М., Мехтиева Н.П., Абдыева Р.Т. 2016. Онтогенетическая структура и состояние ценопопуляций некоторых редких и эндемичных видов Азербайджана. В сб.: *Актуальные проблемы биологии, экологии и химии: материалы научно-практической конференции.* Йошкар-Ола. С. 158–161.
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. В кн.: *Жизнь популяций в гетерогенной среде.* Ч. 1. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. 2001. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge. 31 p.
- [Kozyreva] Козырева С.В., Османова Г.О., Сеидова Л.Р., Али-заде В.М. 2010. Состояние ценопопуляций некоторых редких видов растений. В сб.: *Регионы в условиях неустойчивого развития: матер. Международ. науч.-практ. конф.* Кострома. С. 142–146.
- [Kuliev] Кулиев С. (ред.). 1989. Красная Книга Азербайджанской ССР. Баку. 544 с.
- [Mekhtieva] Мехтиева Н.П., Абдыева Р.Т., Османова Г.О., Али-заде В.М. 2015. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций редкого эндемичного вида *Iris acutiloba* C.A. Mey. В сб.: *Экологическая цивилизация, устойчивое развитие, окружающая среда: труды Азербайджанского Национального комитета «Человек и Биосфера» (MaB, Юнеско).* Т. 10. Баку. С. 109–118.
- [Osmanova, Rustamov] Османова Г.О., Рустамов Г.К. 2016. Онтогенетическая структура ценопопуляции астранции наибольшей (*Astrantia maxima* Pall.). В сб.: *Наука, образование, общество: тенденции и перспективы: матер. Международ. науч.-практич. конф.* М. №. 2–1 (5). С. 21–22.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. № 6. С. 23–26.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. С. 5–10.
- [Tatarenko] Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. 207 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки. № 2. С. 7–34.
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. Экология. № 1. С. 3–7.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.

Ontogenetic structure of cenopopulations of some rare plant in Azerbaijan

© G.O. Osmanova¹, N.P. Mehdiyeva², R.F. Abdieva²

¹Mari State University, Yoshkar-Ola, Russia
e-mail: gyosmanova@yandex.ru

²Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Azerbaydzhan
e-mail: naiba_m@mail.ru

The ontogenetic structure of cenopopulations of rare plant species of different life forms (*Rhus coriaria*, *Parrotia persica*, *Pyrus salicifolia*, *Ornithogalum ponticum*, *Ophrys caucasica*) was studied for the first time using the population-ontogenetic approach in different regions of Azerbaijan. Demographic indicators are calculated, types of cenopopulations according to the delta-omega classification are determined. It was revealed that the cenopopulations of all studied species are normal by the age structure. It has been established that a strong recreational effect is detrimental to the cenopopulation of *Parrotia persica* and *Ornithogalum caucasica*. Threats to reduce the number of individuals *Rhus coriaria*, *Pyrus salicifolia* and *Ornithogalum ponticum* are not present, because the renewal of the first two occurs both in the seed and vegetative manner, and the last one propagates well vegetatively.

Keywords: Azerbaijan, cenopopulation, ontogenetic structure, index, classification, *Rhus coriaria*, *Parrotia persica*, *Pyrus salicifolia*, *Ornithogalum ponticum*, *Ophrys caucasica*

References

- Abdyeva R.T., Osmanova G.O., Mekhtieva N.P., Dadasheva A.G., Ali-zade V.M. 2016. Ontogeneticheskaya struktura i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii redkogo vida Azerbaidzhana *Ophrys caucasica* Woronow ex Grossh. [Ontogenetic structure and assessment of the condition of cenopopulations of a rare species of Azerbaijan *Ophrys caucasica* Woronow ex Grossh.]. In: *Biologicheskoye raznoobraziye. Introduktsiya rastenii: Materialy shestoi Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii* [Biological diversity. Introduction of plants: Proceedings of the Sixth International Scientific Conference]. Saint-Petersburg. 303–305 pp. (In Russ.)
- Abdyeva R.T., Mekhtieva N.P., Osmanova G.O. 2017. Vliyaniye antropogennykh faktorov na sostoyaniye tsenopopulyatsii *Rhus coriaria* L. *Rhus coriaria* L. [Influence of anthropogenic factors on the condition of cenopopulations of *Rhus coriaria* L.]. In: *Vliyaniye klimaticheskikh izmenenii na bioraznoobraziye rastenii: Materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii* [The impact of climate change on plant biodiversity: Proceedings of the International Scientific Conference]. Baku. 248–251 pp. (In Russ.)
- Ali-zade V.M. (ed.). 2013. *Krasnaya Kniga Azerbaidzhanskoi Respubliki (redkiye i ischezayushchiye vidy rastenii i gribov)* [The Red Book of the Republic of Azerbaijan (rare and endangered species of plants and fungi)] Baku. 665 pp. (In Azerb.)
- Borodin A.M., Bannikov A.G., Sokolov V.E. et al. (ed.). 1984. *Krasnaya Kniga SSSR: Redkiye i nakhodyashchiy pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh i rastenii* [Red Data Book of the USSR: Rare and Endangered Species of Animals and Plants]. Vol 1. Second edition. M. 392 pp. (In Russ.)
- Dadasheva A.G., Osmanova G.O., Ali-zade V.M., Mekhtieva N.P., Abdyeva R.T. 2016. Ontogeneticheskaya struktura i sostoyaniye tsenopopulyatsii nekotorykh redkikh i endemichnykh vidov Azerbaidzhana [Ontogenetic structure and condition of cenopopulations of some rare and endemic species of Azerbaijan]. In: *Aktualnyye problem biologii, ekologii i khimii: materialy nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Actual problems of biology, ecology and chemistry: materials of the scientific-practical conference]. Yoshkar-Ola. 158–161 pp. (In Russ.)
- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii [On the evaluation of the parameters of the age structure of plant populations]. In: *Zhizn populyatsii v geterogennoi srede* [The life of populations in a heterogeneous environment]. Part 1. Yoshkar-Ola. 146–149 pp. (In Russ.)
- IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. 2001. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge. 31 p.
- Kozyreva S.V., Osmanova G.O., Seidova L.R., Ali-zade V.M. 2010. Sostoyaniye tsenopopulyatsii nekotorykh redkikh vidov rastenii [The condition of cenopopulations of some rare plant species]. In: *Regiony v usloviyakh neustoichivogo razvitiya: Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Regions in conditions of unsustainable development: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference]. Kostroma. 142–146 pp. (In Russ.)
- Kuliev S. (ed.). 1989. *Krasnaya Kniga Azerbaidzhanskoi SSR* [Red Book of the Azerbaijan SSR]. Baku. 544 pp. (In Russ.)

- Mekhtieva N.P., Abdyeva R.T., Osmanova G.O., Ali-zade V.M. 2015. Ontogeneticheskaya struktura i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii redkogo endemichnogo vida *Iris acutiloba* C.A. Mey [Ontogenetic structure and assessment of the condition of cenopopulations of a rare endemic species *Iris acutiloba* C.A. Mey]. In: *Ekologicheskaya tsivilizatsiya, ustoichivoye razvitiye, okruzhayushchaya sred: Trudy Azerbaidzhanskogo Natsionalnogo Komiteta "Chelovek i biosfera" (MaB, Yunesko)* [Ecological civilization, sustainable development, environment: Proceedings of the Azerbaijan National Committee "Man and the Biosphere" (MaB, Unesco)]. Vol. 10. Baku. 109–118 pp. (In Russ.)
- Osmanova G.O., Rustamov G.K. 2016. Ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsii astrantsii naibolshei (*Astrantia maxima* Pall.) [The ontogenetic structure of the cenopopulation of astrantia greatest (*Astrantia maxima* Pall.)]. In: *Nauka, obrazovaniye, obshchestvo: tendentsii i perspektivy: Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Science, Education, Society: Trends and Perspectives: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference]. Moscow. Vol. 2–1 (5). 21–22 pp. (In Russ.)
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. III. Geobotanika* [Trudy BIN AS of the USSR. Ser. III. Geobotany]. 6: 23–26. (In Russ.)
- Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoinykh* [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 5–10 pp. (In Russ.)
- Tatarenko I.V. 1996. *Orkhidnyye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy okhrany* [Orchids of Russia: life forms, biology, protection issues]. Moscow. 207 pp. (In Russ.)
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoi spektr fitotsenopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologicheskkiye nauki* [Biological Sciences]. 2: 7–34. (In Russ.)
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogeneticheskiye sostoyaniya, effektivnaya plotnost i klassifikatsiya populyatsii rastenii [Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 1: 3–7. (In Russ.)
- Zhukova L.A. 1995. *Populyatsionnaya zhizn lugovykh rastenii* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 pp. (In Russ.)