

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 3

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1984

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА МАЛЫХ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ УРАЛЬСКИХ ЭНДЕМИЧНЫХ АСТРАГАЛОВ

П. Л. Горчаковский, В. Н. Зуева

Изучены четыре эндемичных скально-горностепных вида астрагала, выявлены морфологические особенности их возрастных состояний, прослежена динамика структуры популяций на фоне антропогенных воздействий.

Группа уральских скально-горностепных эндемиков на Урале и в Приуралье (Горчаковский, 1969) резко обособлена как географически, так и экологически. Относящиеся к ней растения распространены преимущественно в южной части Уральской горной страны, где они произрастают в горных каменистых степях и на скалах. Кроме того, эндемики этой группы за пределами основного ареала встречаются севернее в ряде изолированных местонахождений на обнажениях различных горных пород, преимущественно карбонатных (известняк, гипс).

Узкая специализация скально-горностепных эндемиков, приспособленность к существованию в строго определенных условиях среды, на каменистом субстрате, при ослабленной конкуренции со стороны других растений обуславливают прерывистость их распространения даже в пределах основного ареала. Эта прерывистость еще более усилилась в последнее время в связи с нарастающими антропогенными воздействиями (распашка земель, выпас скота, рекреация). Такие эндемики составляют наиболее уязвимую часть местной флоры; изменение или разрушение биотопов приводит к их вымиранию, а освобождающиеся экологические ниши заполняются синантропными растениями с широкой экологической амплитудой и обширным ареалом (Горчаковский, 1979; Горчаковский, Шурова, 1982).

Изучение скально-горностепных эндемиков представляет интерес с теоретической точки зрения для выяснения закономерностей существования видов растений в форме малых изолированных популяций. Проблема малых популяций растений в последнее время приобретает большое значение и привлекает внимание ботаников и экологов (Zarzycki, 1976). Такого рода исследования необходимы в связи с тем, что раздробление популяций растений, сокращение их численности под влиянием человека — характерная черта современной эпохи. В недалеком будущем обширные богатые особями популяции многих видов перейдут в категорию малых популяций. С другой стороны, изучение малых популяций эндемичных растений необходимо и в практических целях для организации их мониторинга, разработки мер по охране.

В настоящей работе приводятся результаты изучения возрастных состояний, возрастной структуры и реакции на антропогенные воздействия малых изолированных популяций характерных представителей группы скально-горностепных эндемиков Урала и Приуралья — эндемичных видов астрагала (*Astragalus*). По своему объему изученные нами популяции в большинстве случаев крупнее ценопопуляций в понимании Т. А. Работнова (1975) и А. А. Уранова (1975).

Изучены популяции четырех видов астрагала: карелинского (*A. karelinianus* M. Pop.), Гельма (*A. helmii* Fisch.), клеровского (*A. clerceanus* Iljin et Krasch.) и кунгурского (*A. kungurensis* Boriss.). Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость этих видов охарактеризована в ранее опубликованной работе (Горчаковский, Зуева, 1982).

Исследования проводили в следующих пунктах: по астрагалу карелинскому — в каменистых горных степях Челябинской области, близ г. Вишневогорска на горах Еремиха и Каравай, близ г. Кыштыма на горе Егоза и в Башкирской АССР, неподалеку от пос. Биккузино; по астрагалу Гельма — в каменистых горных степях в Башкирской АССР, близ г. Стерлитамака на горе Куштау и в Оренбургской области, близ

с. Губерля; по астрагалу клеровскому — на гранитных скалах в Свердловской области, в окрестностях г. Свердловска у станции Северка, Палкино, а также близ станции Исеть на Чертовом Городище; по астрагалу кунгурскому — в единственном его местонахождении в Пермской области, близ г. Кунгура на гипсовой горе Подкаменной по р. Сылве. Далее в работе приняты краткие наименования популяций по их географическому положению («Еремиха», «Губерля» и т. п.). Все изученные популяции в той или иной мере подвержены антропогенным воздействиям (выпас скота, сбор ягод, рекреация и др.).

Структуру популяций изучали в естественных местах обитания на пробных площадях размером 10×10 м. Прежде всего были выяснены особенности различных возрастных состояний (Уранов, 1975) избранных видов. Затем на каждой пробной площадке проводился учет всех особей данного вида астрагала с распределением по возрастным группам. Каждую особь маркировали, их размещение наносили на схематическую карту. В последующие годы на тех же пробных площадях отмечали появление молодых экземпляров, переход особей из одного возрастного состояния в другое, отмирание особей. На этой основе была выявлена разногодичная динамика возрастной структуры популяций на фоне антропогенных воздействий. Наряду с полевыми исследованиями вели наблюдения за развитием растений, выращенных из семян в Ботаническом саду Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Это дало возможность уточнить особенности ранних возрастных состояний астрагалов (от проростков до иматурных особей).

Все изученные нами виды астрагала относятся к жизненной форме кустарничков, образующих многоглавый стеблекорень — каудекс. Это



Рис. 1. Возрастные состояния астрагала карелинского:

pl — проростки, j — ювенильные, im — иматурные, g₁ — молодые генеративные, g₂ — средневозрастные генеративные, g₃ — старые генеративные, s — сильные.

вегетативно неподвижные растения, размножающиеся только семенным путем.

Астрагал карелинский. У проростков этого астрагала корень слегка разветвленный, длиной до 6 см (рис. 1). Семядоли находятся у поверхности почвы или немного (0,5 см) выше. Вслед за семядолями появляется надсемядольный побег, несущий до трех первичных тройчатосложных листьев. Растения высотой не более 2 см.

В ювенильное состояние растения вступают в конце первого сезона роста. Главный корень более развит, длина его до 9 см, диаметр у корневой шейки до 1,5 мм. Стебель один, высотой около 5 см, листья сначала тройчатосложные, а затем непарноперистосложные (с двумя-тремя парами листочков). С появлением непарноперистосложного листа семядоли отмирают. В пазухах семядолей закладываются почки.

При переходе в иматурное состояние корень углубляется и слегка разветвляется. Начинается формирование каудекса: из почек, заложженных в пазухах семядолей, появляются боковые плагиотропные побеги с поднимающимися верхушками. Нижняя часть годичных побегов одревесневает. За счет втягивающего воздействия корня семядольный узел вместе с основаниями боковых побегов погружается в почву на

глубину до 1 см. Кусты высотой 5—7 см, густо облиственные. Число пар листочков в листьях увеличивается до 4—7.

В течение генеративного этапа жизни особей формируется мощный сильно разветвленный каудекс (диаметром 2—3 см, с числом глав до 7). Корень достигает длины 0,8—1,2 м, у старых особей сильно ветвистый. Древеснеющая многолетняя часть побегов длиной 10—15 см. Число пар листочков 7—8. При переходе особей из молодых в средневозрастные и затем в старые генеративные возрастает многоглавость каудекса, увеличивается число отмерших глав. Густота облиственности с возрастом уменьшается. Кусты достигают высоты 30—50 см, диаметра 50—80 см. У молодых генеративных особей развивается до 10 соцветий с 1—3 цветками; у средневозрастных — до 50 соцветий, с 6—7 цветками; у старых число соцветий снижается до 10—12.

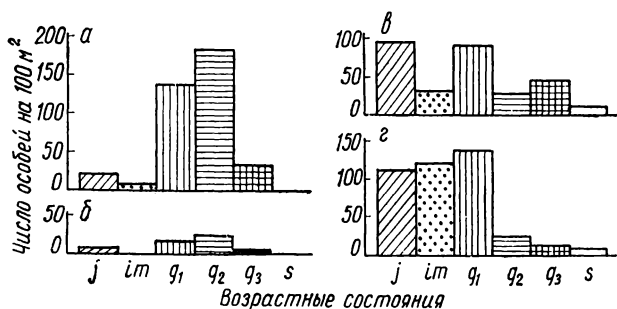


Рис. 2. Возрастная структура популяций астрагала карелинского.

Популяции: а — «Еремиха», 1976 г., 370 особей; б — «Каравай», 1979 г., 48 особей; в — «Егоза», 1979 г., 297 особей; г — «Биккузино», 1977 г., 415 особей на 100 м².

У сенильных особей облиственность очень слабая. Каудекс утолщенный, со многими отмершими главами. Все побеги вегетативные, цветки не формируются.

Сопоставление возрастных спектров четырех ценопопуляций астрагала карелинского (рис. 2) показывает, что все они относятся к категории нормальных (Уранов, 1975) или гомеостатических (Работнов, 1983). Популяции «Егоза» и «Биккузино» полночленные, тогда как в популяции «Каравай» (1979 г.) отсутствуют иматурные и сенильные особи, а в популяции «Еремиха» (1976 г.) — сенильные. Плотность большинства популяций — 300—400 особей на 100 м²; лишь в популяции «Каравай» она резко снижена (до 48 особей на 100 м²) в результате интенсивного выпаса скота и вытаптывания. Популяции «Еремиха» и «Каравай» — переходные от молодых к средневозрастным, остальные — молодые.

Все рассмотренные популяции испытывают антропогенные воздействия и находятся на разных стадиях восстановления после нарушений. Судя по большой доле иматурных особей, наиболее успешно идет восстановление популяции «Биккузино». Популяция «Каравай», находящаяся на склоне горы близ г. Вишневогорска, пострадала особенно сильно, о чем свидетельствует ее низкая плотность, а также неполночленность возрастного спектра (отсутствие иматурных и сенильных растений). Восстанавливается эта популяция медленно и слабо, само ее существование находится под угрозой.

О разногодичной динамике популяций астрагала карелинского можно судить на примере популяции «Еремиха», наблюдения над которой проводились в 1976, 1978, 1979 и 1983 гг. (рис. 3). За восемь лет до начала наблюдений, в 1968 г., на сопке Еремиха была проведена посадка сосны в плужные борозды, что сопровождалось частичным уничтожением растительного покрова. Обнажение субстрата способствовало

инвазии астрагала карелинского на свободные от растительности участки и усилению его доли в составе горностепного сообщества. К началу наблюдений (1976 г.) здесь сформировалась нормальная неполночленная популяция. Через два года, в 1978 г., она приобрела черты типичной средневозрастной полночленной (появились сенильные особи). В 1979 г. популяция перешла в разряд старых и вновь стала неполночленной, на этот раз за счет отсутствия иматурных особей. К 1983 г. она осталась старой неполночленной, но в ней уже отсутствовали ювенильные особи.

Плотность популяции с 1976 по 1979 гг. поддерживалась примерно на одном уровне (343—370 особей на 100 м²), но к 1983 г. она понизилась до 114 особей на 100 м². Таким образом, в конце периода наблюдений ухудшилось возобновление астрагала карелинского, произошло угасание его популяции в связи с увеличением сомкнутости тра-

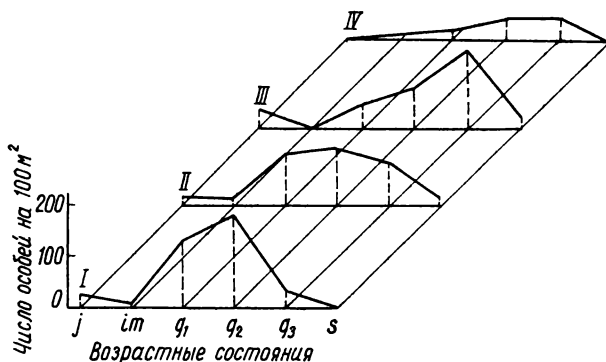


Рис. 3. Динамика возрастной структуры популяции «Еремиха» астрагала карелинского:

I — 1976 г., 370 особей; II — 1978 г., 356 особей; III — 1979 г., 343 особи; IV — 1983 г., 114 особей на 100 м².

вяного покрова и возрастающей конкуренцией со стороны степных дерновинных злаков.

Астрагал Гельма. Корень у проростков развивается быстрее стебля, 6—8 см длиной, неветвистый. Близ поверхности почвы имеются две семядоли и надсемядольный побег с несколькими простыми листочками. Высота растения 2,5—3 см.

У ювенильных растений корень достигает длины 8—10 см, слабо разветвленный, диаметр его 0,6—1,5 мм. Стебель высотой 3—4 см, неразветвленный, несет сначала несколько простых листочков, затем появляются тройчатосложные листья.

В иматурном состоянии корень более мощный, длиной 12—15 см, при диаметре 1,5—2 мм, с боковыми многочисленными ответвлениями до 2-го или 3-го порядка. В это время формируется каудекс (с 3—5 главами). Листья большей частью тройчатосложные, частично непарноперистые с двумя парами листочков.

У молодых генеративных особей корень длиной 15—20 см при диаметре 2—3 мм, сильно разветвленный. Каудекс хорошо развит, с многочисленными боковыми плагиотропными приподнимающимися побегами. При переходе к средневозрастному состоянию корень удлиняется до 30 см, ветвится до 4-го порядка. Каудекс диаметром 7—8 мм, сильно разветвленный. У старых генеративных особей каудекс 12—15 мм в диаметре, степень разветвленности его еще более возрастает. Многолетние части побегов достигают длины 5—6 см, имеется много отмерших побегов. Листья непарноперистые, в сложном листе у молодых и средневозрастных особей обычно три-четыре пары листочков, у старых генеративных — две-три. Цвети астрагал Гельма начинает во второй

половине мая. Иногда наблюдается вторичное цветение в июле или августе. Цветки одиночные или в малоцветковой кисти. У молодых особей в кисти до трех цветков, у средневозрастных — до шести цветков; у старых особей генеративная функция угасает. Кусты генеративных растений диаметром 15—20 см, высотой 14—18 см.

У сенильных растений каудекс диаметром около 2 см, часть его глав отмерла и разрушилась. Корень длиной 40—50 см, ветвление его до пятого порядка. Боковые ответвления корня диаметром 3—4 мм. Одревесневшие части побегов достигают в длину 7—8 см при диаметре

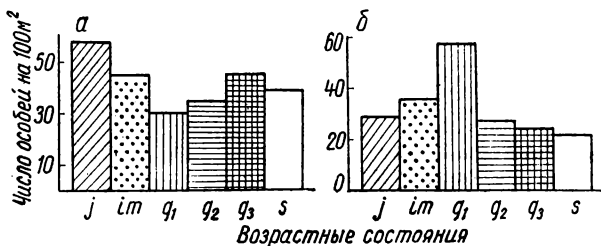


Рис. 4. Возрастная структура популяций астрагала Гельма.

Популяции: а — «Куштау», 1977 г., 251 особь; б — «Губерля», 1976 г., 185 особей на 100 м².

4—6 мм. Молодые побеги укороченные, возникают пучками из спящих почек на одревесневших частях стебля. Листья преимущественно тройчатосложные, частью — простые. Кусты раскидистые, мало облиствен-

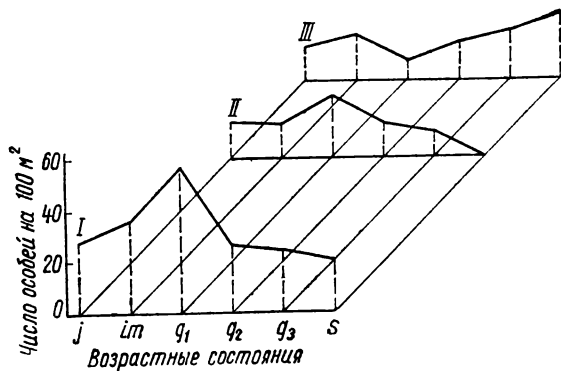


Рис. 5. Динамика возрастной структуры популяции «Губерля» астрагала Гельма:

I — 1976 г., 185 особей; II — 1979 г., 75 особей; III — 1983 г., 99 особей на 100 м².

ные, низкорослые, с многочисленными отмершими побегами. Генеративная функция утрачена. Сенильные особи живут два-три года, после чего отмирают.

Судя по возрастным спектрам (рис. 4), обе изученные популяции астрагала Гельма — нормальные полночленные. В популяции «Куштау» близ г. Стерлитамака генеративная группа подавлена, в ее составе преобладают старые особи. Много отмирающих сенильных особей. Весьма значительна доля ювенильных и иматурных растений. Спектр отражает смену нисходящей волны (отмирание) восходящей (восстановление).

Популяция «Губерля» в 1976 г. была молодой, в ней преобладали молодые генеративные особи, довольно велика была роль ювенильных и иматурных. Холодная и сухая весна 1979 г. (снег сошел 20 апреля, а первый дождь выпал 2 июня) оказала существенное влияние на со-

стояние этой популяции (рис. 5). Произошло массовое отмирание особей всех возрастных групп, плотность популяции значительно понизилась по сравнению с 1976 г. Популяция в 1979 г. стала неполночленной, так как выпали сенильные особи. Через четыре года, в 1983 г., популяция приобрела черты старой, в ней стали преобладать старые генеративные и сенильные особи. Однако присутствие ювенильных и имматурных особей свидетельствует, что и в этом случае нисходящая волна сменяется восходящей. По-видимому, обе популяции, несмотря на антропогенные воздействия, восстанавливаются вполне успешно.

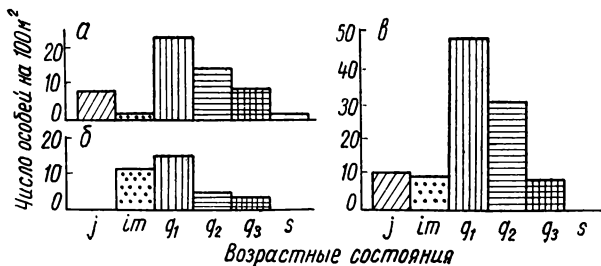


Рис. 6. Возрастная структура популяций астрагала клеровского.

Популяции: а — «Северка», 1979 г., 57 особей; б — «Чертово Городище», 1979 г., 35 особей; в — «Палкино», 1979 г., 100 особей на 100 м².

Астрагал клеровский. Проростки с неразветвленным корнем длиной до 3 см. Сначала появляются пара семядолей и надсемядольный побег, несущий один тройчатосложный лист; позднее формируются один-два непарноперистосложных листа (обычно с двумя парами листочков).

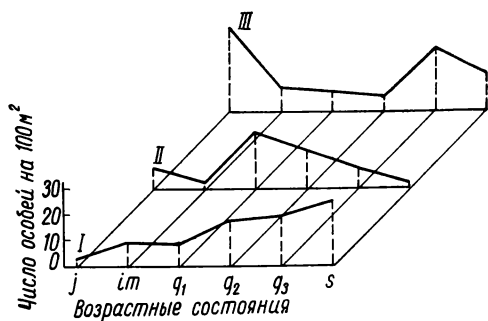


Рис. 7. Динамика возрастной структуры популяции «Северка» астрагала клеровского:

I — 1977 г., 86 особей; II — 1979 г., 57 особей; III — 1983 г., 98 особей на 100 м².

Корень ювенильных растений слабо ветвистый, длиной около 10 см и диаметром 0,5—0,7 мм. Стебель удлиняется, на нем появляется несколько непарноперистосложных листьев (с тремя-пятью парами листочков). В пазухах семядолей закладываются почки, а сами семядоли буреют и отмирают. Высота растений до 5—6 см.

Имматурные особи имеют более длинный (13—15 см) разветвленный корень диаметром 1—1,2 мм. Листья непарноперистые с четырьмя-пятью парами листочков. Из почек, заложенных в пазухах семядолей, появляются плагиотропные побеги (сначала с тройчатыми листьями); начинается формирование каудекса. Высота растений до 10—12 см.

В генеративном состоянии у растений корень еще более развит, длиной 15—20 см, ветвистый. Каудекс диаметром 3—4 мм, с тремя-четырьмя главками; на верхушке его сохраняются основания отмерших побегов. Куст рыхлый, диаметром 30—50 см, высотой 16—20 см. Боковые побеги распростерты, приподнимающиеся. Листья с 4—7 парами листочков и одним непарным. Каждое соцветие содержит до 12 цветков. По мере перехода от молодого генеративного состояния к средневоз-

растному и старому каудекс утолщается, увеличивается число его разветвлений и отмерших побегов.

Сенильные особи слабо облиственны, с многочисленными отмершими главами и остатками отмерших побегов.

Продолжительность жизни астрагала клеровского ниже, чем других изученных нами видов этого рода. Онтогенез в природных условиях длится около семи лет. При выращивании в ботаническом саду растения отмирают раньше, на третьем году жизни. Переход из одного возрастного состояния в другое осуществляется быстро. Многие особи отмирают уже в старом генеративном состоянии, делясь на один-два года; лишь незначительная часть особей переходит в сенильное состояние.

Популяции «Чертово Городище» и «Палкино» (рис. 6) — нормальные неполночленные молодые; в первой из них отсутствуют не только сенильные, но и ювенильные растения. Популяция «Северка» — нормальная полночленная. В 1977 г. завершился ее переход в состояние старой, было много сенильных растений. Однако уже через два года, в 1979 г., отмирание старого поколения закончилось и популяция перешла в разряд молодых (рис. 7). В 1983 г. в популяции завершилось отмирание старого поколения, но было много ювенильных и имматурных особей. Это указывает на быструю смену популяционных волн у данного вида астрагала. Плотность популяции в период наблюдений существенно не изменилась.

Астрагал кунгурский. Это редкий, критически угрожаемый вид, произрастающий у подножия горы Подкаменной, в нижней части крутого южного берегового склона р. Сылвы, покрытого остепненным сосновым лесом. Гора Подкаменная сложена гипсом, рельеф карстового типа. Карстовые воронки перехватывают значительную часть поверхностного стока. Уникальное сочетание эдафических и климатических факторов (легко разрушающийся, подвижный, непрерывно обнажающийся субстрат, щелочная реакция, богатство известью, интенсивное освещение, хороший прогрев поверхности) обусловило сохранение в этом месте на открытых полянах у кромки соснового леса эндемичного вида астрагала в форме единственной популяции. Т. П. Белковская (1978) указывает, что в 1976 г. популяция астрагала кунгурского насчитывала около 500 особей. По нашим данным, в 1980 г. здесь произрастало приблизительно 400 особей, а в 1983 г. после сильных дождей, вызвавших интенсивный размыв поверхности склона, их число снизилось приблизительно до 300 особей.

Проростки астрагала кунгурского имеют тонкий (диаметром 0,2—0,3 мм) неразветвленный корень длиной 3—5 см. Гипокотиль частично погружен в подстилку, 2—4 см длины. Семядоли хорошо развиты, довольно крупные. Эпикотиль в виде небольшого парноперистого листа (с двумя парами листочков).

У ювенильных растений корень длиной 12—15 мм, диаметром 0,4—0,6 мм. Над отмершими семядолями возвышаются обычно два листа, непарноперистых или парноперистых (с двумя парами листочков). Высота растения до 5 см.

Корень имматурных растений диаметром 2,5 мм, длиной 15 см, неветвистый. Подземный ствол (зачаток каудекса — пока еще неразветвленный, прямостоящий) длиной около 3 см и толщиной 3—4 мм покрыт остатками старых черешков и прилистников. Листья непарноперистые, с шестью-семью парами листочков.

У генеративных растений корень длиной 1—1,5 м, около 1 см толщиной. Каудекс диаметром 1,5—2 см с 4—6 главами. Листья непарноперистые, у молодых с 5—10 парами листочков, у средневозрастных — 10—19, а у старых — 10—24. Куст высотой 18—30 см и диаметром

20—30 см. У молодых растений образуется два-три цветоноса, у средневозрастных — шесть-восемь, у старых — два-четыре. Число цветков в соцветии достигает шести.

Сенильные растения слабо облиственные, каудекс многоглавый, несет большое количество остатков отмерших побегов.

О динамике возрастной структуры популяции можно судить по рис. 8. В 1980 г. популяция была нормальной неполночленной (отсутствовали сенильные растения), переходной от молодой к средневозрастной. В 1982 г. она стала полночленной, появились сенильные особи за счет уменьшения числа средневозрастных и старых генеративных. В 1983 г. популяция вновь стала неполночленной отмирающей, в ней преобладали сенильные особи, отсутствовали ювенильные и иммагур-

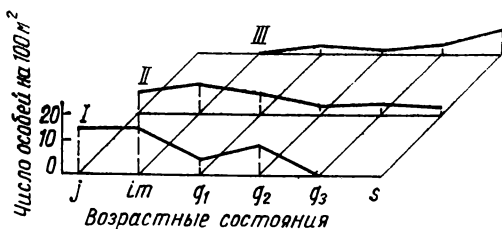


Рис. 8. Динамика возрастной структуры популяции «Подкаменная» астрагала кунгурского:

I — 1980 г., 45 особей; II — 1982 г., 36 особей; III — 1983 г., 15 особей на 100 м².

ные, а генеративные были представлены ничтожным количеством. Плотность популяции снизилась за период наблюдения с 45 до 15 особей на 100 м².

ВЫВОДЫ

1. Эндемичные для Урала и Приуралья виды астрагала (*Astragalus karelinianus*, *A. helmii*, *A. clerceanus*, *A. kungurensis*) относятся к жизненной форме кустарничков, образующих каудекс. В ходе их онтогенеза меняются тип, форма и размеры листьев, степень развития и расчлененность каудекса, соотношение между живыми и отмершими побегами, репродуктивная способность, что дает возможность достаточно четко выделить возрастные состояния, выявить возрастную структуру и разногодичную динамику популяций.

2. Все избранные для изучения виды астрагала — вегетативно неподвижные растения, размножающиеся только семенным путем, эрозиофилы, произрастающие в каменистых горных степях и на скалах, где ослаблена конкуренция со стороны других растений, прежде всего — дерновинных злаков, а субстрат постоянно обновляется и обнажается в результате выветривания горных пород, перемещения обломков вниз по склону, водной и ветровой эрозии. Их репродуктивная стратегия сводится к быстрому захвату свободных от растительности оголенных участков мелкозема, появляющихся в результате эрозии или воздействия копытных животных и человека. Такая особенность обеспечивает возможность длительного существования и выживания малых (по численности особей) популяций эндемичных астрагалов на ограниченной территории, в местах, где этому благоприятствуют эдафические условия (каменистые степные склоны, обнажения скал среди леса, подверженные водной эрозии).

3. Эндемичные уральские астрагалы существуют в виде малых популяций, изолированных друг от друга географическими, фитоценоотическими или фенологическими барьерами. Популяции их нормальные (гомеостатические), полночленные или неполночленные. Для этих ви-

дов характерна волнообразная динамика популяций с чередованием вспышек и угасаний возобновительных процессов, что обусловлено одновременным переходом большого числа особей из одного состояния в другое. В годы с неблагоприятными метеорологическими условиями наблюдается массовое отмирание особей всех возрастных групп. Длительность популяционных волн неодинакова у разных видов (короче — у астрагала клеровского, длиннее — у остальных изученных видов), что связано с разной продолжительностью онтогенеза. Антропогенные воздействия (рекреация, выпас скота) вызывают уменьшение плотности популяций, учащение популяционных волн.

4. Несмотря на небольшую численность отдельных популяций эндемичных астрагалов, нередко их значительную удаленность друг от друга, они в большинстве случаев выдерживают умеренные антропогенные воздействия (выпас скота, рекреация) и достаточно успешно возобновляются. Тем не менее при возрастающих уровнях антропогенных нагрузок, разрушении мест их обитания количество и численность популяций сокращаются, что может привести к полному вымиранию этих редких видов. Особую тревогу вызывает судьба астрагала кунгурского, существующего в виде единственной популяции, численность которой в последнее время снизилась приблизительно до 300 особей.

5. Эндемичные скально-горностепные астрагалы должны быть объектами особой охраны в характерных местах произрастания. Однако полное исключение таких мест из хозяйственного использования (заповедание) не может обеспечить сохранение малых популяций этих редких растений. Наиболее благоприятный для них режим — не заповедание, а умеренное регламентированное использование (в степных местообитаниях — выпас, в скальных — рекреация). Для содействия семенному возобновлению эндемичных растений этой группы в местообитаниях, где эрозионные процессы затухают, желательно время от времени проводить на отдельных участках оголение поверхности почвы от дернины злаков. Необходимо организовать мониторинг состояния популяций как эндемичных астрагалов, так и других редких и исчезающих растений.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
9 февраля 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Белковская Т. П. К экологии цветения, опыления и семенного размножения эндема уральской флоры — астрагала кунгурского. — В кн.: Экология опыления. Пермский гос. ун-т, 1978, с. 76—88.
- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: Уральский филиал АН СССР, 1969, 286 с.
- Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли. — Бот. ж., 1979, 64, № 12, с. 1697—1713.
- Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость уральских эндемичных астрагалов. — Экология, 1982, № 4, с. 20—27.
- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982, 208 с.
- Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1975, 80, № 2, с. 5—17.
- Работнов Т. А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд. МГУ, 1983, 292 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — НДВШ, Биол. науки, 1975, № 2, с. 7—33.
- Zagzyski K. Male populacje pieninskich roslin relictowych i endemicznych, ich zagrozenie i problemy ochrony. — Och. przyr., 1976, 41, с. 7—75.