

СООБЩЕНИЯ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИТАЛИТЕТ
RINDERA TETRASPIS (BORAGINACEAE) В ЮЖНОМ ПРЕДУРАЛЬЕ
И ЗАПАДНОМ КАЗАХСТАНЕ

© 2024 г. А. Н. Мустафина¹, *, Л. М. Абрамова¹

¹Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского ФИЦ РАН
ул. Менделеева, 195/3, Уфа, 450080, Россия

*e-mail: alfverta@mail.ru

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.
Получена после доработки 15.04.2024 г.
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Проведены популяционные исследования *Rindera tetraspis* Pall. — редкого вида степной и пустынной зон европейской части России и Казахстана. Изучение местообитаний 11 популяций на территории Оренбургской области и Республики Казахстан показало, что данный вид приурочен к различным вариантам кальцефитных степей на меловых субстратах или песчаниках. По большинству морфометрических показателей лидирует северная ценопопуляция “Родничный”, минимальные значения отмечены в ценопопуляции “Верхнечебендинские меловые горы, северная оконечность”. Дискриминантный анализ выявил морфоструктурное различие особей большинства ценопопуляций. По виталитету четыре ценопопуляции — процветающие, семь — депрессивные. Оптимальные условия для произрастания вида складываются в северной части ареала, в более благоприятных по температуре и влажности климатических условиях, преимущественно на почвенных породах песчаного происхождения. При продвижении на юг наблюдается снижение размерных параметров особей, связанное с недостаточным увлажнением, при этом возрастает их морфологическое разнообразие. Состояние ценопопуляций *R. tetraspis* стабильное, но вид не обеспечен должными мерами по охране, поэтому необходим дальнейший мониторинг мест его произрастания и совершенствование природоохранных мероприятий.

Ключевые слова: *Rindera tetraspis* Pall., Оренбургская область, Республика Казахстан, редкий вид, изменчивость, виталитетная структура

DOI: 10.31857/S0006813624060021, EDN: PZYQKS

В разных климатических условиях адаптационный потенциал вида проявляется в первую очередь в изменениях морфологических признаков, поэтому в настоящее время все большее распространение получают исследования фенотипической пластичности редких видов растений как одного из путей их адаптации к условиям среды (Yablokov, 1980; Beissinger, 2002; Brigham, Schwartz, 2003; Callaway et al., 2003; Sultan, 2003; Klingenberg et al., 2012; Abramova et al., 2017 и др.). Исследование изменчивости как общебиологического явления имеет ряд основных аспектов. Исторически наиболее традиционными являются исследования морфологического разнообразия организмов в связи с проблемами систематики и таксономии, помогая разрешать спорные моменты. Изучение

данных вопросов также важно с точки зрения понимания адаптивной способности растений к условиям места произрастания, особенно в краевых популяциях. Результаты подобных исследований для редких и исчезающих видов имеют неоспоримую диагностическую ценность — они в полной мере отражают степень устойчивости и возможность существования растений в условиях стресса, вызванного различными причинами, а также дают представление о способности ценопопуляций к самостоятельному поддержанию и восстановлению в естественных условиях (Zlobin, 2011; Karimova et al., 2016, 2017, Mustafina et al., 2023a).

Объект нашего исследования — *Rindera tetraspis* Pall. (риндера четырехщитковая) из семейства

бурачничкоцветные (Boraginaceae) — вид, произрастающий в степной и пустынной зонах Евразии. На территории Южного Урала проходит северная граница распространения вида. Название объекта приведено согласно международной номенклатуре The World Checklist of Vascular Plants (The World..., 2023). Это понтийско-заволжско-казахстанский уязвимый степной вид, сокращающий численность и места обитания. Распространен на юге Европейской России, Северном Кавказе, юго-востоке Западной Сибири и севере Средней Азии (Krasnaya..., 2019). Гелиофит, мезоксерофит, гемикриптофит. Растет в степях, на сухих каменистых склонах, осыпях. К почвам нетребователен и может произрастать на малопродуктивной почве, тяготеет к карбонатным породам, особенно мелам, встречается на солонцеватых местах (Krasnaya..., 2019). Включен в Красные книги Алтайского (Krasnaya..., 2016) и Краснодарского края (Krasnaya..., 2017a), Оренбургской (Krasnaya..., 2019), Самарской (Krasnaya..., 2017b), Саратовской (Krasnaya..., 2021) областей и др. В Краснодарском крае вид находится на грани исчезновения, в Ставропольском крае уже исчез (Krasnaya..., 2017a). В Оренбургской области имеет категорию редкости 2 — вид, сокращающийся в численности, и находится на северной границе ареала (Krasnaya..., 2019).

R. tetraspis — малоизученный вид в плане ценопопуляционных исследований (Ilyina, Mitroshenkova, 2020; Shatko et al., 2020). Ранее нами были изучены особенности онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций *R. tetraspis* (Mustafina et al., 2023b).

Целью настоящего исследования было выявление особенностей изменчивости морфометрических параметров и современного состояния ценопопуляций (ЦП) *R. tetraspis* в Южном Предуралье и Западном Казахстане.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Риндера четырехщитковая (*Rindera tetraspis*) — травянистое поликарпическое растение, высотой 40–60 см. Корень на верхушке многоглавый, с несколькими розетками листьев. Стебли прямостоячие, голые. Нижние листья овальные или продолговатые, суженные в длинный черешок, прицветные — ланцетные; стеблевые листья сидячие, короткие, ланцетные. Соцветие — щитковидная метелка; цветоножки тонкие,

волосистые, удлинняющиеся при плодах. Венчик трубчатый, беловатый с пурпуровыми долями, превышающими чашечку в 2 раза. Чашечка белого цвета, шерстистая, с линейными тупыми долями. Плоды — сплюснутые орешки с широким цельнокрайним крылом (Flora..., 1994; Krasnaya..., 2017a, b). Цветение приходится на апрель–май, плодоношение — май–июнь.

Исследование популяций вида осуществлялось в трех районах Южного Предуралья Оренбургской области (ОО) (Переволоцкий, Акбулакский, Соль-Илецкий) и двух районах на территории Республики Казахстан (РК) (Хобдинский, Уилский) в 2016–2020 гг., в общей сложности на протяжении примерно 400 км. В результате были выявлены и изучены 11 ценопопуляций (ЦП) *R. tetraspis*. Ценопопуляции названы по ближайшим к ним населенным пунктам или географическим объектам. Для выявления типа сообществ, в которых произрастает данный вид, выполнялись геоботанические описания, затем определялось их положение в существующей системе синтаксонов (Yamalov, 2012).

В качестве учетной единицы принимали особь средневозрастного генеративного состояния, как это принято в методических работах популяционно-онтогенетического направления (Tseneropulyatsii..., 1976; Sharma, Pandit, 2011; Zlobin et al., 2013). Изучение морфометрии в природных условиях проводили согласно методу В. Н. Голубева (Golubev, 1962) на 25 средневозрастных генеративных особях во всех 11 популяциях *R. tetraspis*. Всего в анализе использовали 275 особей. Измерения проводили в фазе плодоношения, при этом учитывались следующие параметры: число генеративных побегов на 1 растение, шт. — Ngs; диаметр генеративного побега, см — ds; высота генеративного побега, см — hgs; число розеточных листьев на один побег, шт. — Nrl; длина розеточного листа, см — Lrl; ширина розеточного листа, см — Wrl; число стеблевых листьев на одном генеративном побеге, шт. — Nsl; длина стеблевого листа, см — Lsl; ширина стеблевого листа, см — Wsl; длина соцветия, см — Li; число плодов на одном побеге, шт. — Nfr; длина плода, см — Lfr; ширина плода, см — Wfr.

Многомерный анализ проводили по программе Statistica 6.0 для 11 выборок (Khalafyan, 2008). В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию, выраженную

расстоянием Махаланобиса. В кластерном анализе в качестве меры различия выборок по комплексу морфологических признаков использовали Евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу “одиной связи” (Pesenko, 1982). Оценку влияния условий местообитания на морфометрические параметры особей провели методом однофакторного дисперсионного анализа (Zaitsev, 1990).

Исследование виталитетной структуры популяций проводилось по методике Ю. А. Злобина (Zlobin et al., 2013). Для оценки виталитета ценопопуляций из ряда параметров с применением факторного анализа выделен детерминирующий комплекс признаков растений средневозрастного генеративного состояния. Составлены виталитетные спектры, определены индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы (Zlobin et al., 2013).

Анализ данных проведен в MS Excel 2010 с помощью пакета статистических программ Statistica 6.0 с использованием стандартных показателей, оценили степень варьирования коэффициента вариации (Zaitsev, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Локализация изученных ЦП *Rindera tetraspis* представлена на рис. 1, их краткая характеристика приведена ниже по тексту.

1. Родничный (52.27409° с.ш., 54.32914° в.д.). Ценопопуляция расположена в нижней части холма юго-западной экспозиции с уклоном 5°. Почвенный покров развитый, сформированный, представленный маломощными черноземами, подстилающие породы – песчаники. Травостой сомкнутый (ОПП = 85%) при средней высоте 45 см. В травостое преобладают *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности – разнотравно-лессингоковыльные степи.

2. Суворовка (52.273575° с.ш., 54.331071° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов западной экспозиции с уклоном 1–2°, почвенный покров слабо развит и представлен маломощными черноземами, подстилающие породы – песчаники. Травостой разреженный (ОПП = 50%) со средней высотой 20 см. В травостое преобладают

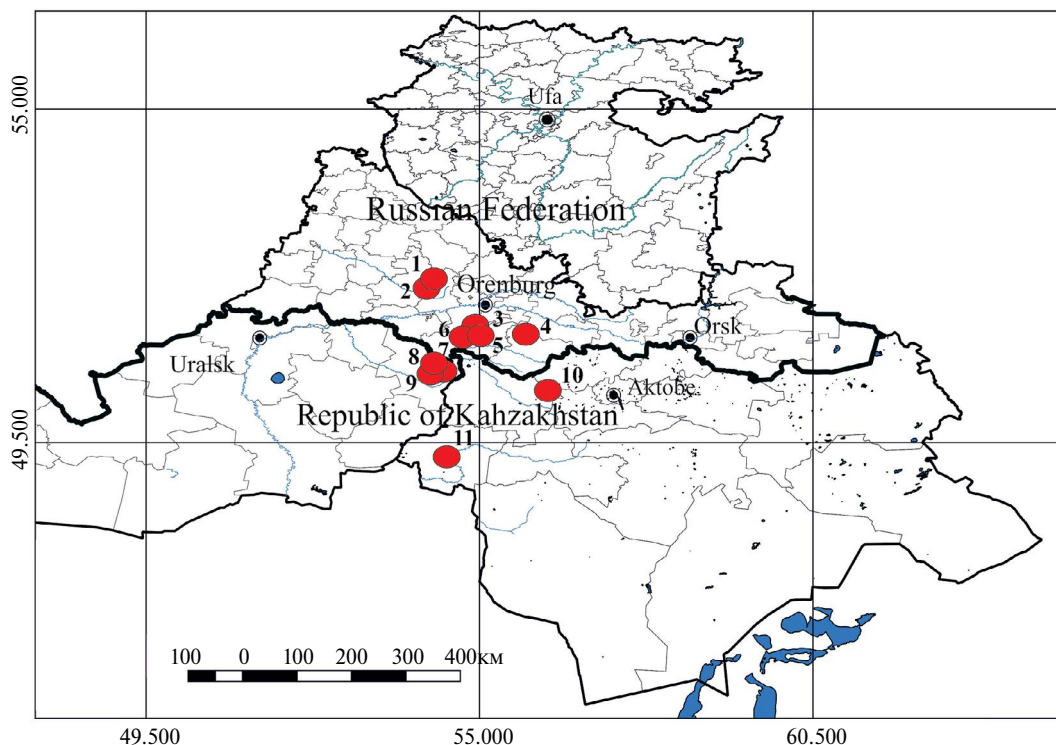


Рис. 1. Карта расположения изученных локалитетов *Rindera tetraspis*.

Fig. 1. Map of the studied localities of *Rindera tetraspis*.

Artemisia lercheana, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*. *R. tetraspis* встречается с постоянством +. Преобладающий тип растительности — разнотравно-ковыльные степи.

3. Землянский (51.248577° с.ш., 54.600034° в.д.). Ценопопуляция расположена по периферии выходов меловых пород западной экспозиции с небольшим уклоном 2°. Почвы представлены маломощными южными черноземами. Сообщества более сомкнутые (ОПП = 75%) со средней высотой 25 см. В травостое преобладают *Agropyron desertorum*, *Bassia prostrata*, *Poa bulbosa*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 2. Преобладающий тип растительности — типчаково-ковыльные степи.

4. Итчащкан (51.227706° с.ш., 55.895828° в.д.). Ценопопуляция расположена между двух холмов с выходами меловых пород. Почвенный покров представлен маломощными южными черноземами. Склон пологий (1–5°) восточной экспозиции. Травостой сомкнутый (ОПП = 80%) средней высотой 50 см. В травостое преобладают *Poa bulbosa*, *Festuca pseudovina*, *Bassia prostrata*, *Stipa capillata*. *R. tetraspis* встречается с постоянством +. Преобладающий тип растительности — типчаково-ковыльные степи.

5. Дивнополье (51.24000° с.ш., 54.47850° в.д.). Ценопопуляция расположена на небольшом выходе меловых пород юго-западной экспозиции с уклоном 20°. Почвенный покров представлен маломощными южными черноземами. Травостой разреженный ОПП = 50% со средней высотой 20 см. В травостое преобладают *Agropyron desertorum*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum razoumovianum*, *Scabiosa isetensis*. *R. tetraspis* встречается с постоянством +. Преобладающий тип растительности — типчаково-ковыльные степи.

6. Глубокий (51.1834196° с.ш., 54.459181° в.д.). Ценопопуляция расположена на склоне холма с небольшими выходами мергелистых пород западной экспозиции с уклоном 25°. Почвы представлены маломощными южными черноземами. Травостой сомкнутый (ОПП = 80%) при средней высоте 45 см. В травостое преобладают *Artemisia lerchiana*, *Hedysarum razoumovianum*, *Koeleria cristata*, *Poa bulbosa*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности — типчаково-ковыльные степи.

7. Троицкие меловые горы (50.64349° с.ш., 54.46564° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма восточной экспозиции с уклоном 3°. Травостой сомкнутый

(ОПП = 70%) со средней высотой 75 см. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Artemisia lercheana*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa lessingiana*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности — полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетне солянковые кальцефитные пустыни.

8. Верхнечибендинские меловые горы, северная оконечность (50.685467° с.ш., 54.471733° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма западной экспозиции с уклоном 15°. Травостой разреженный (ОПП = 35%) со средней высотой 30 см. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Artemisia salsoloides*, *Atraphaxis frutescens*, *Ephedra distachya*, *Bassia prostrata*, *Scabiosa isetensis*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 2. Преобладающий тип растительности — полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесолянковые кальцефитные пустыни.

9. Верхнечибендинские меловые горы, южная оконечность (50.657459° с.ш., 54.440846° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма северо-западной экспозиции с уклоном 2°. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. Травостой разреженный (ОПП = 55%) со средней высотой 30 см. В травостое преобладают *Artemisia lerchiana*, *Agropyron desertorum*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Astragalus tenuifolius*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 2. Преобладающий тип растительности — полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесолянковые кальцефитные пустыни.

10. Жанталап (50.422635° с.ш., 56.043596° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма западной экспозиции с уклоном 1–2°. Травостой разреженный ОПП = 50% со средней высотой 20 см. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми

почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Artemisia lerchiana*, *Nanophyton erinaceum*, *Agropyron desertorum*, *Bassia prostrata*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности — полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесолянковые кальцефитные пустыни.

11. Теректитау (49.43043° с.ш., 54.59928° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма северо-восточной экспозиции с уклоном 3°. Травостой более сомкнутый (ОПП = 60%) со средней высотой 35 см. Почвенный покров представлен светло-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Agropyron desertorum*, *Echinops meyeri*, *Galatella tatarica*, *Bassia prostrata*, *Krascheninnikovia ceratoides*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности — опустыненные степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесолянковые кальцефитные

пустыни.

Для изучения межпопуляционной изменчивости были использованы дисперсионный и кластерный анализ различия выборок по средневыворочным значениям морфометрических параметров растений.

Проведенный дисперсионный анализ влияния местообитания на морфометрические признаки (табл. 1) показал статистически значимое влияние данного фактора на все изучаемые признаки. В целом, показатель доли дисперсии для исследуемого фактора достаточно высокий, что свидетельствует о значительных различиях условий местообитания вида, произрастающего на меловых холмах или на песчаных почвах, в условиях разной степени увлажнения. Изучаемый фактор в большей степени оказывает влияние на количественные признаки: число генеративных побегов, розеточных листьев на один генеративный побег и число плодов.

Результаты кластерного анализа выборок *R. tetraspis* показаны на рис. 2 и в табл. 1. Из дендрограммы видно, что на самом высоком уровне

Таблица 1. Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков и оценка влияния условий местообитания на морфопараметры *Rindera tetraspis*.

Table 1. Intrapopulation variability of morphometric characters and assessment of the influence of habitat conditions on the morphoparameters of *Rindera tetraspis*.

Номер ЦП CP number	Средние значения морфометрических параметров / Average values of morphometric parameters												
	Ngs, pcs.	hgs, cm	ds, cm	Nrl, pcs.	Lrl, cm	Wrl, cm	Nsl, pcs.	Lsl, cm	Wsl, cm	Li, cm	Nfr, pcs.	Lfr, cm	Wfr, cm
Сила влияния фактора, % Strength of factor influence, %	0.672*	0.416*	0.592*	0.766*	0.526*	0.454*	0.556*	0.408*	0.298*	0.310*	0.686*	0.494*	0.382*
Кластер I / Cluster I													
3	1.5 ± 0.14	27.6 ± 0.47	0.5 ± 0.00	20.3 ± 1.09	16.0 ± 0.31	2.5 ± 0.10	7.4 ± 0.23	4.1 ± 0.07	1.2 ± 0.04	14.7 ± 0.30	42.1 ± 1.24	1.5 ± 0.02	1.3 ± 0.03
C _v , %	47.0	8.4	4.7	26.8	9.7	18.8	15.6	8.5	15.7	10.2	14.7	5.2	10.6
Кластер II / Cluster II													
10	1.3 ± 0.11	26.7 ± 0.86	0.3 ± 0.01	5.4 ± 0.23	14.7 ± 0.54	2.4 ± 0.10	8.1 ± 0.44	4.9 ± 0.24	1.3 ± 0.05	16.4 ± 1.05	19.8 ± 1.44	1.5 ± 0.02	1.3 ± 0.02
C _v , %	42.2	16.1	21.3	21.3	18.4	21.0	27.2	24.7	18.4	31.9	36.4	9.3	9.3
11	6.2 ± 0.52	32.1 ± 0.71	0.4 ± 0.01	8.2 ± 0.31	16.7 ± 0.43	2.7 ± 0.12	12.9 ± 0.56	4.9 ± 0.20	1.2 ± 0.05	17.5 ± 0.68	26.9 ± 1.86	1.4 ± 0.03	1.2 ± 0.03
C _v , %	42.6	10.7	12.9	19.3	12.9	22.8	21.8	19.8	21.7	19.5	34.5	10.3	11.9
6	1.1 ± 0.07	25.0 ± 0.49	0.4 ± 0.01	16.4 ± 1.04	15.7 ± 0.39	2.7 ± 0.11	10.8 ± 0.49	5.1 ± 0.27	1.1 ± 0.04	12.8 ± 0.47	23.8 ± 1.51	1.5 ± 0.02	1.3 ± 0.03
C _v , %	29.6	9.9	14.1	31.7	12.3	21.1	22.7	27.0	18.6	18.3	31.6	7.8	10.4

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Номер ЦП CP number	Средние значения морфометрических параметров / Average values of morphometric parameters												
	Ngs, pcs.	hgs, cm	ds, cm	Nrl, pcs.	Lrl, cm	Wrl, cm	Nsl, pcs.	Lsl, cm	Wsl, cm	Li, cm	Nfr, pcs.	Lfr, cm	Wfr, cm
Сила влияния фактора, % Strength of factor influence, %	0.672*	0.416*	0.592*	0.766*	0.526*	0.454*	0.556*	0.408*	0.298*	0.310*	0.686*	0.494*	0.382*
Кластер III / Cluster III													
2	3.2 ± 0.21	29.9 ± 0.51	0.4 ± 0.01	48.2 ± 1.05	<u>21.6 ± 0.62</u>	<u>3.6 ± 0.08</u>	12.0 ± 0.37	3.4 ± 0.11	1.4 ± 0.03	17.1 ± 0.43	14.2 ± 0.74	1.5 ± 0.01	1.4 ± 0.02
C _v , %	33.8	8.5	10.8	10.9	14.3	11.1	15.4	16.1	12.1	12.7	26.1	3.2	6.0
9	2.7 ± 0.14	31.7 ± 0.64	0.5 ± 0.01	32.5 ± 0.93	19.2 ± 0.33	3.1 ± 0.08	9.2 ± 0.45	4.0 ± 0.19	1.4 ± 0.03	<u>19.0 ± 0.46</u>	23.1 ± 1.20	1.6 ± 0.02	1.4 ± 0.02
C _v , %	24.9	10.0	8.3	14.4	8.6	13.0	24.3	23.9	11.2	12.2	26.0	6.8	5.4
1	4.4 ± 0.42	<u>33.1 ± 0.71</u>	0.4 ± 0.01	<u>39.3 ± 2.10</u>	20.5 ± 0.55	<u>3.6 ± 0.09</u>	12.8 ± 0.57	3.9 ± 0.09	<u>1.6 ± 0.04</u>	17.9 ± 0.50	18.7 ± 0.88	<u>1.8 ± 0.02</u>	<u>1.5 ± 0.02</u>
C _v , %	47.7	11.0	13.0	26.7	13.3	12.2	22.3	11.9	11.7	13.9	23.4	6.1	7.6
7	1.9 ± 0.13	25.4 ± 0.69	0.4 ± 0.01	37.1 ± 2.53	16.5 ± 0.30	2.6 ± 0.10	8.5 ± 0.34	4.3 ± 0.14	1.4 ± 0.06	14.4 ± 0.64	17.3 ± 0.56	1.4 ± 0.03	1.3 ± 0.03
C _v , %	35.4	13.6	10.3	34.1	9.0	19.4	19.9	16.2	23.8	22.2	16.1	10.0	10.8
4	2.6 ± 0.18	27.3 ± 0.59	<u>0.6 ± 0.02</u>	28.4 ± 1.70	19.6 ± 0.55	2.9 ± 0.09	11.0 ± 0.29	4.3 ± 0.14	1.4 ± 0.04	14.6 ± 0.26	15.0 ± 0.62	1.6 ± 0.01	1.5 ± 0.02
C _v , %	35.1	10.9	14.4	30.0	13.9	15.1	13.0	16.8	15.5	9.0	20.8	4.3	5.6
5	2.7 ± 0.36	27.2 ± 0.66	0.5 ± 0.02	35.0 ± 1.81	20.7 ± 0.40	2.4 ± 0.04	<u>14.5 ± 0.24</u>	3.8 ± 0.11	1.2 ± 0.03	15.0 ± 0.33	14.6 ± 0.87	1.5 ± 0.02	1.4 ± 0.03
C _v , %	66.7	12.2	17.5	25.9	9.6	8.1	8.2	14.8	13.9	11.2	29.9	6.6	9.8
8	<u>7.5 ± 0.38</u>	28.0 ± 0.56	0.2 ± 1.62	33.0 ± 1.62	15.9 ± 0.44	2.5 ± 0.06	12.7 ± 0.34	2.8 ± 0.07	1.2 ± 0.04	<u>13.0 ± 0.27</u>	<u>13.0 ± 0.54</u>	<u>1.3 ± 0.02</u>	<u>1.3 ± 0.02</u>
C _v , %	25.3	9.9	24.6	24.6	13.8	12.4	13.5	12.1	18.7	9.1	20.7	9.1	8.2

Примечание. Название ЦП приведено в разделе “Результаты и их обсуждение”. Расшифровка обозначений морфометрических параметров приведена в разделе “Материалы и методы”. * – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.001$. Подчеркнутым шрифтом выделены максимальные значения параметров, курсивом – минимальные. C_v – коэффициент вариации, %.

Note. The names and locations of the coenopopulations (CP) are given at the beginning of the “Results and Discussion” section. Morphometric parameters: Ngs – number of generative shoots per plant, pcs.; ds – diameter of generative shoot, cm; hgs – height of generative shoot, cm; Nrl – number of rosette leaves per shoot, pcs.; Lrl – length of rosette leaf, cm; Wrl – width of rosette leaf, cm; Nsl – number of stem leaves per generative shoot, pcs.; Lsl – length of stem leaf, cm; Wsl – width of stem leaf, cm; Li – length of inflorescence, cm; Nfr – number of fruits per shoot, pcs.; Lfr – length of fruit, cm; Wfr – width of fruit, cm.
* – the influence of the factor is significant at a significance level $p < 0.001$. Maximum parameter values are underlined, minimum values italicized. C_v – coefficient of variation, %.

(на расстоянии 19.1) отделяется ЦП 3 (Землянский), отнесенная к кластеру I. Здесь отмечены низкое фенотипическое разнообразие и средние показатели морфометрических параметров. Далее, на расстоянии 15.8, идет расхождение на две группы. Кластер II включает в себя казахские ЦП 10 и 11 и ЦП 6 из Оренбургской области. Растения в этих ЦП отличаются минимальными или средними значениями по большинству морфопараметров. Они произрастают в сухих

местообитаниях, подверженных ветровой эрозии. Кластер III, на расстоянии 10.3, объединил оставшиеся ЦП. Растения в этих популяциях более мощные по габитусу, у них высокие показатели по большинству параметров как в вегетативной, так и генеративной сферах. Занимают преимущественно склоны или подножья склонов западной или восточной экспозиции, видимо, здесь создаются более благоприятные условия для роста и возобновления особей. Максимальными параме-

трами по большинству признаков характеризуется ЦП 1. Данная ценопопуляция приурочена к сухим ковыльным степям и расположена на небольшом склоне юго-западной экспозиции. Из этой группы необходимо отметить ЦП 8, стоящую в самом конце кластера. В ней растения отличаются минимальными значениями по ряду генеративных признаков. Связано это скорее всего с тем, что данная ценопопуляция подвергается периодическим смывам субстрата в весенне-летний период, когда идет формирование основных репродуктивных органов. Основную роль в расхождении популяций по кластерам играет разделение особей по фенотипическим признакам.

По шкале степени варьирования коэффициента вариации большинство признаков обладают нормальной степенью изменчивости (C_v – 5.2–42.6%). Небольшое варьирование выявлено для диаметра генеративного побега (C_v – 4.7) и для длины плода (C_v – 3.2 и 4.3%), большое и значительное – для числа генеративных побегов (C_v – 47.0–66.7%). Вариативность параметров определяет фенотипические различия растений и может говорить о высокой способности особей к адаптации в разных условиях местообитания.

Для оценки внутри- и межпопуляционной изменчивости *R. tetraspis* под влиянием внешних факторов проведен дискриминантный анализ, показавший, что значения λ Уилкса очень низкие (при $p < 0.000$), что указывает на общую высокую статистическую достоверность полученных результатов. Обратившись к дискриминантному анализу, можно не только оценить достоверность межпопуляционного полиморфизма и оценить “расстояния” между популяциями, но и определить те признаки из числа учтенных, которые в первую очередь обуславливают межпопуляционные различия. Максимальный вклад в разделение групп вносит число плодов ($F = 39.465$), минимальный – ширина стеблевого листа ($F = 5.784$). Также оценена фенотипическая дистанция между объектами (расстояние Махаланобиса), на основании которой можно оценить компактность выделенных групп. В табл. 2 приведены средние расстояния каждой особи от центра той популяции, к которой данная особь относится. Наибольшее разнообразие по морфологической структуре наблюдается в ЦП 1, минимальное – в ЦП 2.

Дискриминантная модель представлена на рис. 3, где особи всех изучаемых ценопопуляций

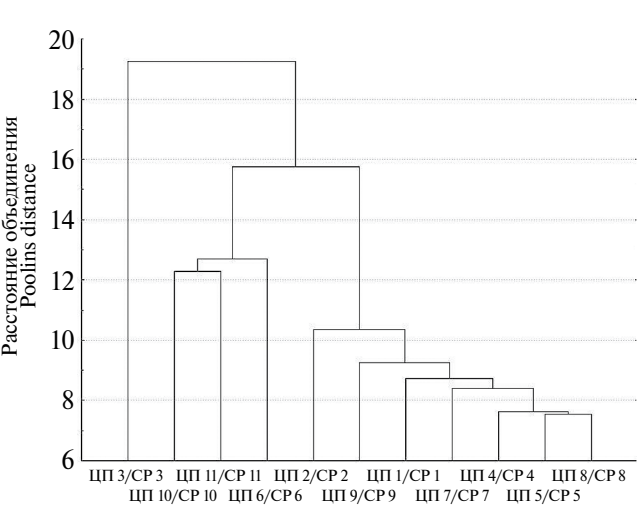


Рис. 2. Дендрограмма различий выборок *Rindera tetraspis* по средним морфометрическим параметрам растений.

Fig. 2. Dendrogram of differences between *Rindera tetraspis* samples according to the average morphometric parameters of plants.

Таблица 2. Оценка фенотипического сходства особей в ценопопуляциях *Rindera tetraspis*

Table 2. Assessment of phenotypic similarity of individuals in coenopopulations *Rindera tetraspis*

Номер ЦП CP number	Средние расстояния особей от центра популяции – квадраты расстояний Махаланобиса, $M \pm m$ Average distances of individuals from the population center – squared Mahalanobis distances, $M \pm m$
1	18.93 $\pm$ 1.642
10	15.10 $\pm$ 1.325
11	13.62 $\pm$ 1.701
7	13.54 $\pm$ 1.293
6	13.26 $\pm$ 1.539
5	12.95 $\pm$ 1.521
4	11.95 $\pm$ 1.171
9	10.00 $\pm$ 1.228
8	9.99 $\pm$ 1.238
3	9.29 $\pm$ 0.870
2	8.64 $\pm$ 1.086

Примечание. Название ЦП приведено в начале раздела “Результаты и их обсуждение”.

Note. The names and locations of the coenopopulations (CP) are given at the beginning of the “Results and Discussion” section.

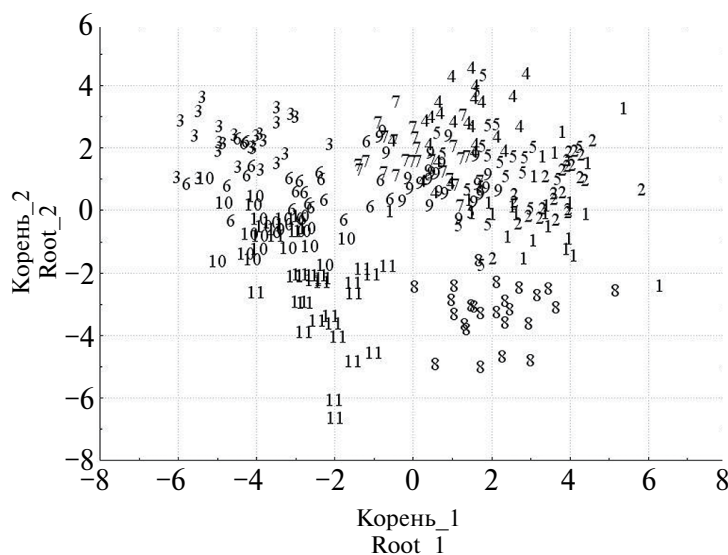


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа ЦП *Rindera tetraspis* по совокупности морфометрических признаков (1–11 номера ЦП).

Fig. 3. Results of discriminant analysis of *Rindera tetraspis* coenopopulations based on a set of morphometric characters (1–11 – CP numbers).

R. tetraspis представлены в пространстве первого и второго канонических корней. Из рисунка видно, что в большинстве ценопопуляций особи растений имеют довольно высокое морфоструктурное разнообразие. Вид произрастает в разных по температуре и влажности экологических условиях и на разных почвах, что объясняет фенотипические различия особей между собой. Видимо, специфические почвенные условия, на которых произрастает вид (осыпи и обнажения меловых пород или песчаников, характеризующиеся сухим и бедным субстратом), усиливают влияние климатического фактора, прежде всего, недостатка влаги. Особи из южных казахстанских ЦП 10 и 11, и из южноуральских ЦП 3, 6 – с низкими и средними морфометрическими значениями, расположились в левой части канонического пространства, перекрытие между ними незначительное. В правой части расположились ценопопуляции, где особи имеют максимальные морфометрические показатели по большинству параметров. ЦП 8, где отмечен рыхлый осыпной почвенный покров, стоит обособленно, здесь особи с минимальными параметрами. Полученные данные подтверждают и дополняют результаты кластерного анализа. На основе техники дискриминантного анализа, выполненного на базе десяти морфоструктурных признаков, установлено, что

изученные ценопопуляции *R. tetraspis* достоверно отличаются между собой при λ Уилкса 0.56 и $p = 0.000$.

Соотношение в ценопопуляции особей разного уровня виталитета дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях местобитания. Основные параметры, характеризующие виталитетные типы ценопопуляций *R. tetraspis*, приведены в табл. 3. Проведенный факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди исследованных биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков: высота генеративного побега и число плодов, которые в дальнейшем были использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций. В ЦП 1, 2, 9 и 11 отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ценопопуляций здесь максимален ($Q = 0.42–0.46$). Эти ценопопуляции приурочены к пологим склонам (уклон $1–5^\circ$) преимущественно западной экспозиции. В этих же сообществах находится экологический оптимум вида – здесь зарегистрированы максимальные значения размерных параметров растений и сохраняется высокий уровень жизнеспособности отдельных особей. Большинство исследованных ценопопуляций отнесены к депрессивным, качество популяции составляет от 0.04 до 0.30. В ЦП 6 и 8 отмечено

Таблица 3. Распределение особей *Rindera tetraspis* по классам виталитета

Table 3. Distribution of *Rindera tetraspis* individuals by vitality class

Номер ЦП CP number	Относительная частота размерных классов, % Relative frequency of dimensional classes			Индекс качества, <i>Q</i> Quality of population, <i>Q</i>	Виталитетный тип ЦП Vital type of CP
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>		
1	0.84	0.08	0.08	0.46	Прцветающая Prospering
2	0.76	0.16	0.08	0.46	То же
9	0.84	0.04	0.12	0.44	»
11	0.76	0.08	0.16	0.42	»
10	0.40	0.20	0.40	0.30	Депрессивная Depressive
3	0.28	0.20	0.52	0.24	То же
8	0	0.48	0.52	0.24	»
5	0.16	0.16	0.68	0.16	»
7	0.04	0.24	0.72	0.14	»
4	0.04	0.24	0.72	0.14	»
6	0	0.08	0.92	0.04	»

Примечание. Название ценопопуляций (ЦП) приведено в начале раздела “Результаты и их обсуждение”; *a* — особи высшего класса виталитета; *b* — особи промежуточного класса виталитета; *c* — особи низшего класса виталитета.

Note. The names and locations of the coenopopulations (CP) are given at the beginning of the “Results and Discussion” section; *a* — individuals of the highest vitality class; *b* — individuals of intermediate vitality class; *c* — individuals of the lowest vitality class.

полное отсутствие особей с высоким виталитетом. ЦП 6 частично расположена на мергелистых породах, на которых, видимо, процессы роста особей значительно подавляются.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования 11 ценопопуляций *Rindera tetraspis* на территории Оренбургской области и Республики Казахстан показали, что данный вид встречается в различных вариантах кальцефитных степей на меловых субстратах или песчаниках. Преобладающими типами растительности являются типчаково-ковыльные или полынно-злаковые степи. По большинству показателей как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует северная ЦП 1, расположенная на низком склоне, сложенном песчаниками, где основным типом растительности являются ковылковые сухие степи, также в ней отмечено наибольшее морфоструктурное разнообразие. Минимальные значения параметров отмечены в южноуральской ЦП 8, произрастающей в солянковиднополынных кальцефитных сообществах на небольшом склоне,

где меловые породы периодически подвергаются смыву субстрата. В этой ценопопуляции низкое морфоструктурное разнообразие. Дискриминантный анализ показал, что в большинстве ценопопуляций особи растений неоднотипны между собой по морфологической структуре. Виталитетный анализ выявил, что четыре ценопопуляции — процветающие, семь — депрессивные. По всем основным показателям наиболее благоприятные условия для произрастания *R. tetraspis* складываются в северном сегменте изученной части ареала вида, на почвенных породах песчаного происхождения, небольших или пологих склонах западной экспозиции, что связано, по-видимому, с лучшими условиями увлажнения. При продвижении на юг с повышением температур и уменьшением осадков наблюдается снижение размерных параметров особей, при этом возрастает их морфологическое разнообразие. Тем не менее следует заметить, что особи мелких размеров в ценопопуляциях в своей совокупности также играют свою роль в воспроизводстве популяций, поскольку они также цветут и производят жизнеспособные семена.

Общее состояние обследованных популяций *R. tetraspis* оценивается как удовлетворительное. Нужно отметить, что большинство исследованных ценопопуляций не обеспечено охраной. Из всех изученных ЦП только одна расположена на ООПТ “Троицкие меловые горы”. Необходимы детальное и глубокое изучение вида на всем ареале его распространения, получение подробной информации о существующих и поиск новых местообитаний, контроль за состоянием популяций и создание новых ООПТ по его сохранению.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме ЮУБСИ УФИЦ РАН “Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования” в рамках государственного задания УФИЦ РАН № 122033100041-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. 2017. Phenotypic Variation of the Rare Species *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. in the Republic of Bashkortostan, the South Urals. — Russian Journal of Ecology. 48(2): 83–91.
<https://doi.org/10.7868/S0367059717020032>
- Beissinger S.R. 2002. Population viability analysis: past, present, future. Population viability analysis. Chicago. P. 5–15.
- Brigham C.A., Schwartz M.W. 2003. Population viability in plants. Conservation, management and modeling of rare plants. New York. 366 p.
- Callaway R.M., Pennings S.C., Richards C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. — Ecology. 84(5): 1115–1128.
- [Flora...] Флора Сибири. Т. 7. Сем. Berberidaceae — Grossulariaceae. 1994. Новосибирск. С. 65.
- [Golubev] Голубев В.Н. 1962. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. — В кн.: Труды Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. Вып. 7. Воронеж. 602 с.
- Ilyina V., Mitroshenkova A. 2020. Indicator role of the ontogenetic structure of rare plant cenotic populations in the assessment of the ecological state of species under anthropogenic pressure (for example, *Rindera tetraspis* Pall.). — E3S WEB OF CONFERENCES. International Scientific and Practical Conference “Development of the Agro-Industrial Complex in the Context of Robotization and Digitalization of Production in Russia and Abroad”, Vol. 222.
<https://doi.org/10.1051/e3sconf/202022205003>
- Karimova O.A., Abramova L.M., Golovanov Ya.M. 2017. Analysis of the Current Status of Populations of Rare Plant Species of Nature Monument of Troicki Chalk Mountains (Orenburg Region). — Arid Ecosystems. 7(1): 54–62.
<https://doi.org/10.1134/S2079096123040091>
- [Karimova et al.] Каримова О.А., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М. 2016. Современное состояние природных популяций редкого вида *Medicago cancellata* Bieb. в Республике Башкортостан. — Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 3(35): 43–59.
<https://doi.org/10.17223/19988591/35/3>
- [Khalafyan] Халафян А.А. 2008. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. Москва. 512 p.
- Klingenberg C.P., Duttke S., Whelan S., Kim M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis on morphometric integration in the shape of compound leaves. — Journal of Evolutionary Biol. 25: 115–129.
- [Krasnaya...] Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Т. 1. 2016. Барнаул. 290 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы. 2017а. 3-е изд. Краснодар. 850 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Оренбургской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2019. Воронеж. 488 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. 2017b. Самара. 384 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. 2021. Саратов. 496 с.
- Mustafina A., Abramova L., Golovanov Y., Karimova O. 2023a. Morphological Variability of a Rare Species *Zygophyllum pinnatum* in the South Urals and Adjacent Territories. — International Journal of Plant Biology. 14: 755–769.
<https://doi.org/10.3390/ijpb14030056>
- Mustafina A.N., Abramova L.M., Karimova O.A. 2023b. The Ontogenesis and Structure of Population of *Rindera tetraspis* Pall. (Boraginaceae) in Orenburg Oblast. — Arid Ecosystems. 13(4): 412–418.
<https://doi.org/10.24412/1993-3916-2023-4-48-55>
- [Pesenko] Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. 287 p.
- Sharma S.K., Pandit M.K. 2011. Morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India. — Plant Systematics and Evolution. 297(1–2): 87–98.
- [Shatko et al.] Шатко В.Г., Горбунов Ю.Н., Крючкова В.А. 2020. Характеристика экологии и состояния популяции редкого вида *Rindera tetraspis* Pall. в Юго-Восточном Крыму. — Экологические системы и приборы. 7: 17–24.
<https://doi.org/10.25791/esip.07.2020.1167>
- Sultan S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case in ecological development. — Evolution and Development. 5(1): 25–33.

- The World Checklist of Vascular Plants. 2023. <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения 04.08.2023).
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 р.
- [Yablokov] Яблоков А.В. 1980. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии. — В кн.: Морфологические аспекты эволюции. К 90-летию со дня рождения Б.С. Матвеева. МОИП. Секция зоологии. М. С. 65–73.
- [Yamalov et al.] Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Байшева Э.З., Баянов А.В. 2012. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа. 100 с.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1990. Математика в экспериментальной биологии. М. 296 с.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 2011. Редкие виды растений: флористический, фитоценотический и популяционный подход. — Журнал общей биологии. 72(6): 422–435.
- [Zlobin et al.] Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы. 439 с.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND VITALITY OF *RINDERA TETRASPIS* (BORAGINACEAE) IN THE SOUTH URALS AND WESTERN KAZAKHSTAN

A. N. Mustafina¹, *, L. M. Abramova¹

¹South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Scientific Centre of RAS
Mendeleeva Str., 195/3, Ufa, 450080, Russia

*e-mail: alfverta@mail.ru

Population studies of *Rindera tetraspis* Pall., a rare endemic species of the steppe zone of the European part of Russia and Kazakhstan, were carried out. The study of the habitats of 11 populations in the Orenburg Region and the Republic of Kazakhstan has shown that the species is confined to various variants of calciphyte steppes on chalk substrates or sandstones. In terms of most morphometric indicators, the northern coenopopulation “Rodnichny” is the leader; the minimum values are noted in the coenopopulation “Verkhnechekendinskies Chalk Mountains, northern extremity”. The discriminant analysis has revealed morphostructural differences between individuals from the majority of coenopopulations. In terms of vitality, four coenopopulations are prosperous, seven ones are depressed. The optimal conditions for the species growth are in the northern part of its range, in more favorable climatic conditions in terms of temperature and humidity, mainly on soils of sand origin. When moving southward, a decrease in size parameters of individuals is observed, associated with insufficient moisture, while their morphological diversity increases. The state of *R. tetraspis* coenopopulations is stable, but the species is not provided with proper protection measures, so further monitoring of its habitats and improvement of conservation measures are necessary.

Keywords: *Rindera tetraspis* Pall., Orenburg Region, Republic of Kazakhstan, rare species, endemic, variability, vitality structure

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out on the topic of the South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Scientific Centre of RAS “Biodiversity of natural systems and plant resources of Russia: assessment of the state and monitoring of dynamics, problems of conservation, reproduction, increase and rational use” within the framework of the state assignment of the Ufa Federal Scientific Centre of RAS No. 122033100041-9.

REFERENCES

- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. 2017. Phenotypic Variation of the Rare Species *Cepalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. in the Republic of Bashkortostan, the South Urals. — Russian Journal of Ecology. 48(2): 83–91 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0367059717020032>
- Beissinger S.R. 2002. Population viability analysis: past, present, future. Population viability analysis. Chicago. P. 5–15.
- Brigham C.A., Schwartz M.W. 2003. Population viability in plants. Conservation, management and modeling of rare plants. New York. 366 p.
- Callaway R.M., Pennings S.C., Richards C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. — Ecology. 84(5): 1115–1128.

- Flora Sibiri. T. 7. Sem. Berberidaceae — Grossulariaceae. 1994. [Flora of Siberia. Vol. 7. Berberidaceae — Grossulariaceae]. Novosibirsk. P. 65 (In Russ.).
- Golubev V.N. 1962. Fundamentals of the biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe. — In: Proceedings of the Central Chernozem Reserve named after V.V. Alekhina. Vol. 7. Voronezh. 602 p. (In Russ.).
- Khalafyan A.A. 2008. STATISTICA 6. Statisticheskij analiz dannyx [STATISTICA 6. Statistical data analysis]. Moscow. 512 p. (In Russ.).
- Ilyina V., Mitroshenkova A. 2020. Indicator role of the ontogenetic structure of rare plant cenotic populations in the assessment of the ecological state of species under anthropogenic pressure (for example, *Rindera tetraspis* Pall). — In: International Scientific and Practical Conference “Development of the Agro-Industrial Complex in the Context of Robotization and Digitalization of Production in Russia and Abroad”, Vol. 222 (In Russ.). <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202022205003>
- Karimova O.A., Abramova L.M., Golovanov Ya.M. 2017. Analysis of the Current Status of Populations of Rare Plant Species of Nature Monument of Troicki Chalk Mountains (Orenburg Region). — *Arid Ecosystems*. 7(1): 54–62 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S2079096123040091>.
- Karimova O.A., Mustafina A.N., Abramova L.M. 2016. Current state of natural populations of the rare species *Medicago cancellata* Bieb. in the Republic of Bashkortostan. — *Bulletin of Tomsk State. un-ta. Biology*. 3(35): 43–59 (In Russ.). <https://doi.org/10.17223/19988591/35/3>
- Klingenberg C.P., Duttke S., Whelan S., Kim M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis on morphometric integration in the shape of compound leaves. — *Journal of Evolutionary Biol.* 25: 115–129.
- Krasnaya kniga Altayskogo kraja. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov. 2016 [Red Book of the Altai Territory. Rare and endangered species of plants and fungi]. Barnaul. Vol. 1. 290 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraja. Rasteniya i griby. 2017 [Red Book of the Krasnodar Territory. Plants and mushrooms]. 3rd ed. Krasnodar. 850 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Orenburgskoy oblasti: redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov. 2019 [Red Book of the Orenburg Region: rare and endangered species of animals, plants and mushrooms]. Voronezh. 488 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Samarskoy oblasti. T. 1. Redkie vidy rasteniy i gribov. 2017 [Red Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare species of plants and mushrooms]. Samara. 384 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Saratovskoy oblasti: Griby. Lishayniki. Rasteniya. Zhivotnye. 2021 [Red Book of the Saratov Region: Mushrooms. Lichens. Plants. Animals]. Saratov. 496 p. (In Russ.).
- Mustafina A., Abramova L., Golovanov Y., Karimova O. 2023a. Morphological Variability of a Rare Species *Zygophyllum pinnatum* in the South Urals and Adjacent Territories. — *International Journal of Plant Biology*. 14: 755–769 (In Russ.). <https://doi.org/10.3390/ijpb14030056>
- Mustafina A.N., Abramova L.M., Karimova O.A. 2023b. The Ontogenesis and Structure of Population of *Rindera tetraspis* Pall. (Boraginaceae) in Orenburg Region. — *Arid Ecosystems*. 13(4): 412–418 (In Russ.). <https://doi.org/10.24412/1993-3916-2023-4-48-55>
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal research]. Moscow. 287 p. (In Russ.).
- Sharma S.K., Pandit M.K. 2011. Morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India. — *Plant Systematics and Evolution*. 297(1–2): 87–98.
- Shatko V.G., Gorbunov Yu.N., Kryuchkova V.A. 2020. Characteristics of the ecology and population status of the rare species *Rindera tetraspis* Pall. in South-Eastern Crimea. — *Ekologich. sistemy i pribory*. 7: 17–24 (In Russ.). <https://doi.org/10.25791/esip.07.2020.1167>
- Sultan S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case in ecological development. — *Evolution and Development*. 5(1): 25–33.
- The World Checklist of Vascular Plants. 2023. <https://powo.science.kew.org/> (accessed: 04.08.2023).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura). 1976. [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Yablokov A.V. 1980. Populyatsionnaya morfologiya kak novaya vetv' evolyutsionnoy morfologii [Population morphology as a new branch of evolutionary morphology]. — In: *Morfologicheskie aspekty evolyutsii. K 90-letiyu so dnya rozhdeniya B.S. Matveeva. MOIP. Sektsiya zoologii*. Moscow. P. 65–73 (In Russ.).
- Yamalov S.M., Martynenko V.B., Abramova L.M., Golub V.B., Baisheva E.Z., Bayanov A.V. 2012. *Prodromus rastitel'nykh soobshchestv Respubliki Bashkortostan* [Prodromus of plant communities of the Republic of Bashkortostan]. Ufa. 100 p. (In Russ.).
- Zaitsev G.N. 1990. *Matematika v eksperimental'noy biologii* [Mathematics in Experimental Biology]. Moscow. 296 p. (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 2011. Redkie vidy rasteniy: floristicheskii, fitotsenoticheskii i populyatsionnyy podkhod [Rare plant species: floristic, phytocenotic and population approach]. — *Zhurnal obshchey biologii*. 72(6): 422–435 (In Russ.).
- Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. 2013. *Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya* [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy. 439 p. (In Russ.).