

ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ *ANEMONE REFLEXA* (RANUNCULACEAE)
В ГОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ*

A.N. Marinicheva, I.E. Yamskikh

POLYMORPHISM OF *ANEMONE REFLEXA* (RANUNCULACEAE)
POPULATIONS IN THE MOUNTAINS OF SOUTHERN SIBERIA

Мариничева А.Н. – асп. каф. водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии Сибирского федерального университета, г. Красноярск. E-mail: alexandra.marinicheva@outlook.com

Ямских И.Е. – д-р биол. наук, доц. каф. водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии Сибирского федерального университета, г. Красноярск. E-mail: iyamskikh@mail.ru

Marinicheva A.N. – Post-Graduate Student, Chair of Water and Land Ecosystems, Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University, Krasnoyarsk. E-mail: alexandra.marinicheva@outlook.com

Yamskikh I.E. – Dr. Biol. Sci., Assoc. Prof., Chair of Water and Land Ecosystems, Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University, Krasnoyarsk. E-mail: iyamskikh@mail.ru

Anemone reflexa (Steph.) Holub. – ветреница отогнутая – коротковегетирующее, ранневесеннее, многолетнее корневищное травянистое растение из семейства лютиковых (Ranunculaceae). Занесена в «Красную книгу Пермского края» (2008), «Красную книгу Челябинской области» (2008), «Красную книгу Свердловской области» (2005). Является характерным элементом черневых лесов, доминирующим вместе с ветреницей алтайской в травянистом ярусе в весенний период. В последние годы черневые леса интенсивно вырубаются, что представляет угрозу исчезновения вида. Цель исследования – оценка модификационной изменчивости и семенной продуктивности популяций *Anemone reflexa*, произрастающих в южной части Красноярского края и на юго-восточном побережье озера Байкал. Объект исследований – 15 популяций *A. reflexa*. При оценке фитоценотической приуроченности выявлено, что ветреница отогнутая распространена в Восточном и Западном Саяне, на юго-восточном побережье озера Байкал в березовых, осиновых, сосновых, пихтовых и смешанных лесах, а также в поймах рек и на вырубках. Проективное покрытие *A.*

reflexa в растительных сообществах варьирует от менее 1 до 30 %, а плотность – от 19 до 62 побегов на 1 м². В растительных сообществах вид выполняет роль ассектатора и содоминанта. Максимальные размеры вегетативных органов, реальная семенная продуктивность (14,7–18,3 шт. завязавшихся плодов на генеративный побег) и высокие значения коэффициента семенификации (86,4–88 %) отмечены для саянских популяций, произрастающих в черневых лесах. Неблагоприятные условия для семенного размножения ветреницы отогнутой отмечаются для популяций, произрастающих на незначительном удалении от г. Красноярск. На вырубках отмечается увеличение уровня внутривидовой изменчивости морфологических признаков, однако достоверное снижение размеров вегетативных органов зафиксировано только на вырубках, представленных луговыми фитоценозами.

Ключевые слова: *Anemone reflexa*, Западный Саян, юго-восточное побережье оз. Байкал, популяции, изменчивость морфологических признаков.

*Работа выполнена при поддержке КГАУ «Красноярский краевой фонд поддержки научной и научно-технической деятельности» в рамках участия в конкурсе по организации научных стажировок студентов, аспирантов и молодых ученых.

Anemone reflexa (Steph.) Holub. – windbreaker bent – is short vegetative early spring perennial root grass from the ranunculaceous family (*Ranunculaceae*) It is listed in the Red Book of Perm Region (2008), the Red Book of Chelyabinsk Region (2008), and the Red Book of Sverdlovsk Region (2005). It is a feature element of dark forests, dominating along with Altai windbreaker bent in the field stratum in spring. In recent years, dark trees in taiga have been extensively cut down, which constitutes a threat to the extinction of the species. The purpose of the research was to assess the modification variability and seed productivity of *A. reflexa* populations growing in the southern part of Krasnoyarsk Region and on the southeastern coast of the Lake Baikal. The object of our research was 15 populations of *A. reflexa*. While assessing phytocenotic confinement, it was revealed that windbreaker bent is widespread in the Eastern and Western Sayan, on the southeastern shore of Lake Baikal in birch, aspen, pine, fir and mixed forests, as well as on floodplain and cutover patches areas. Projective cover of *A. reflexa* in plant communities varies from less than 1 to 30 %, and the density varies from 19 to 62 shoots per 1 m². In plant communities the species take the roles of an assectator and a codominant. The maximum sizes of vegetative organs, real seed productivity (14.7–18.3 pieces of formed fruit per a reproductive shoot) and high values of the coefficient of seed formation (86.4–88 %) were noted for Sayan populations growing in dark woods. Unfavorable conditions for seed reproduction of the windbreaker bent are noted for the populations growing on small distance from Krasnoyarsk. On cuttings down the increase in level of intra population variability of morphological features is noted, however reliable decrease in the sizes of vegetative bodies is recorded only on the cuttings down presented by meadow phytocoenosis.

Keywords: *Anemone reflexa*, the West Sayan Mountains, the south-eastern coast of the Lake Baikal, populations, morphological traits variability.

Введение. *Anemone reflexa* (Steph.) Holub. – ветреница отогнутая – коротковегетирующее, ранневесеннее, многолетнее корневищное травянистое растение из семейства лютиковых (*Ranunculaceae*). Занесена в «Красную книгу Пермского края» (2008), «Красную книгу Челябинской области» (2008), «Красную книгу Свердловской области» (2005). Распространена в лесах Кемеровской, Томской, Иркутской областей, Красноярского края, Хакасии, Тувы, Республики Бурятии. Вне Сибири встречается на Урале, на Дальнем Востоке, а также на севере Монголии [1, 2].

Ветреница отогнутая является характерным элементом черневых лесов, доминирующим вместе с ветреницей алтайской в травянистом ярусе в весенний период. В последние годы черневые леса интенсивно вырубаются, что представляет угрозу исчезновения вида. Практически не изучены особенности биологии, экологии данного вида, полностью отсутствуют сведения о морфологической и генетической дифференциации его популяций.

Цель исследования: оценка модификационной изменчивости и семенной продуктивности популяций *A. reflexa*.

Материал, объект и методы исследования. Исследование проводилось в пределах основной части ареала: южной части Красноярского края (Красноярская лесостепь, Западный и Восточный Саяны) и на юго-восточном побережье озера Байкал. По физико-географическому районированию район исследования относится к Южной Сибири [3]. Объектом исследований служили 15 популяций ветреницы отогнутой.

На первом этапе исследований изучали фитоценотическую приуроченность ветреницы отогнутой. По общепринятым методикам [4] проведены геоботанические описания свыше 50 местообитаний видов. При оценке состояния 15 популяций вида определяли проективное покрытие, плотность побегов, оценивали изменчивость вегетативных и генеративных признаков. Геоботаническая характеристика местообитаний изучаемого вида приведена в таблице.

Геоботаническая характеристика местообитаний вида *Anemone reflexa*

№ ц/п	Сообщество (местоположение)	Состав древо- стоя (сомкну- тость крон)	Доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса
1	2	3	4
Красноярская лесостепь			
Ar1	Березово-еловый лес разнотравно-осочковый (окр. п. Элита)	6Е4Б+С+П (0,8)	<i>Carex macroura</i> (30 %) <i>Anemone altaica</i> (30 %) <i>Corydalis bracteata</i> (25 %) <i>Anemone reflexa</i> (8 %)
Восточный Саян			
Ar2	Березово-сосново-пихтовый лес разнотравный (заповедник «Столбы»)	5П3С2Б (0,6)	<i>Carex macroura</i> (15 %) <i>Anemone reflexa</i> (15 %) <i>Calamagrostis arundinacea</i> (10 %)
Ar3	Березово-сосново-пихтовый лес крупнотравный (долина р. Бирюса, окр. пос. Бирюса)	3П3С3Б1Л (0,5)	<i>Corydalis bracteata</i> (20 %) <i>Saussurea latifolia</i> (15 %) <i>Heracleum dissectum</i> (10 %) <i>Anemone reflexa</i> (5 %)
Западный Саян			
Ar4	Осинник крупнотравно-широкотравно-папоротниковый (Китаева гора)	8Ос2К (0,7)	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (70 %) <i>Brunnera sibirica</i> (30 %) <i>Anemone altaica</i> (30 %) <i>Anemone reflexa</i> (5 %)
Ar5*	14-летняя вырубка осинника широколиственно-папоротникового (хр. Веховой)	10Ос (0,7)	<i>Anemone baicalensis</i> (50 %) <i>Brunnera sibirica</i> (40 %) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (40 %) <i>Anemone altaica</i> (15 %) <i>Anemone reflexa</i> (5 %)
Ar6	Пихтарник анемоново-осочковый (водораздел Китаевой горы)	10П+С+Ос (0,8–0,9)	<i>Carex macroura</i> (60 %) <i>Anemone baicalensis</i> (50 %) <i>Anemone altaica</i> (20 %) <i>Anemone reflexa</i> (15 %)
Ar7	Сосново-пихтовый лес кислично-широкотравно-страусниковый (пойма р.М.Кебеж)	5П3С2К (0,9)	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (30 %) <i>Oxalis acetosella</i> L. (20 %) <i>Brunnera sibirica</i> (5 %) <i>Anemone reflexa</i> (3 %)
Ar8	Смешанный лес разнотравно-осочковый (пойма р. М. Кебеж)	3Ос3П2Б2К (0,7)	<i>Carex macroura</i> (20 %) <i>Calamagrostis obtusata</i> (15 %) <i>Anemone reflexa</i> (5 %)
Ar9	Пихтово-сосновый лес разнотравно-папоротниково-злаковый (дол. р. М.Кебеж)	8С2П (0,6)	<i>Calamagrostis obtusata</i> (15 %) <i>Millium effusum</i> (10 %) <i>Athyrium monomachii</i> (15 %) <i>Anemone reflexa</i> (8 %)
Ar10	Пихтарник папоротниковый (верховья р.2-я Белая)	10П (0,8)	<i>Dryopteris expansa</i> (40 %) <i>Anemone altaica</i> (20 %) <i>Anemone reflexa</i> (10 %)
Ar11*	19-летняя вырубка пихтарника папоротникового (верховья р. 2-я Белая)	Древостой отсутствует	<i>Aconitum septentrionale</i> (30 %) <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (30 %) <i>Anemone baicalensis</i> (30 %) <i>Anemone reflexa</i> (<1 %)

Окончание табл.

1	2	3	4
Ar12	Ивняк страусниково-широкотравный (пойма р. Б. Кебеж)	Древостой отсутствует	<i>Anemone baicalensis</i> (50 %) <i>Brunnera sibirica</i> (50 %) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (25 %) <i>Anemone reflexa</i> (1 %)
Юго-восточное побережье оз. Байкал			
Ar13	Березняк анемоновый (окр. г. Байкальск)	8Б1К1Т (0,7)	<i>Anemone baicalensis</i> (70 %) <i>Anemone altaica</i> (20 %) <i>Anemone reflexa</i> (20 %)
Ar14	Елово-пихтово-кедровый лес разнотравно-анемоновый (дол. р. Снежная)	5К3П2Е+Б (0,8)	<i>Anemone baicalensis</i> (30 %) <i>Anemone reflexa</i> (30 %) <i>Waldsteinia ternata</i> (10 %) <i>Anemone altaica</i> (5 %)
Ar15	Березово-кедровый лес анемоново- разнотравный (пойма р. Осиновка)	5К5Б (0,7)	<i>Anemone baicalensis</i> (40 %) <i>Vaccinium myrtillus</i> (20 %) <i>Anemone reflexa</i> (1 %)

Примечание: здесь и далее по тексту звездочкой помечены антропогенно-нарушенные местообитания; Ос – осина (*Populus tremula*), П – пихта (*Abies sibirica*), Е – ель (*Picea obovata*), К – кедр (*Pinus sibirica*), Б – береза (*Betula pendula*), С – сосна (*Pinus sylvestris*), Т – тополь душистый (*Populus suaveolens*).

В оценку изменчивости морфологических признаков включены размеры вегетативных и генеративных органов растений, приводимые в качестве диагностических при определении *A. reflexa* во «Флоре Сибири» [2]: длина стебля (x1), длина цветоноса (x2), длина черешка (x3), длина (x4) и ширина (x5) центрального сегмента листа, соотношение длины и ширины листа (x6), длина выреза на центральном сегменте (x7), количество зубчиков (x8), длина (x9) и ширина бокового сегмента листа (x10), количество зубчиков на боковом сегменте (x11), длина выреза на боковом сегменте (x12), длина (x13) и ширина (x14) лепестков, количество цветков (x15). Измерение вегетативных органов проводили при помощи штангенциркуля и линейки, ошибка измерений составляет $\pm 0,05$ и $\pm 0,5$ мм соответственно. Проведенный предварительно сравнительный анализ размеров трех стеблевых листьев и степени их рассеченности показал, что между ними нет существенных различий, что позволило нам методически обоснованно выбрать для дальнейших исследований любой из них.

Показатели семенной продуктивности ветреницы отогнутой определяли по методике Г.П. Дюрягиной, М.М. Ивановой [5]. Замеряли следующие параметры: реальную семенную

продуктивность (количество семян на генеративный побег) (с1), потенциальную семенную продуктивность (количество семяпочек на генеративный побег) (с2), коэффициент семенификации (с3). Измерения проводили на 30 генеративных особях, отобранных в популяциях методом случайных выборок [6]. Учетной единицей служил парциальный побег. Расстояние между исследованными растениями было не менее 5 м.

Математическую обработку результатов проводили параметрическими статистическими методами. Внутрипопуляционную изменчивость признаков оценивали с помощью коэффициента вариации (C_v). Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков *A. reflexa* использовали однофакторный дисперсионный анализ. Различие считалось достоверным при уровне значимости $p < 0,05$. Анализ сходства популяций по морфологическим признакам проводили с помощью кластерного анализа. В обработке применялся метод Уорда. В качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние.

Результаты исследования и их обсуждение. При оценке фитоценотической приуроченности выявлено, что ветреница отогнутая рас-

пространена в Восточном и Западном Саяне, на юго-восточном побережье озера Байкал в березовых, осиновых, сосновых, пихтовых и смешанных лесах, а также в поймах рек и на вырубках. Проективное покрытие *A. reflexa* в растительных сообществах варьирует от менее 1 до 30 %. Максимальные значения данный показатель имеет в байкальских сообществах: в елово-пихтово-кедровом разнотравно-анемоновом лесу (Ar14, 30 %) и в березняке анемоновом (Ar13, 20 %). Также относительно высокие показатели численности ветреницы были зафиксированы в западносаянских пихтарнике анемоново-осочковом (Ar6, 15 %), пихтарнике папоротниковом (Ar10, 10 %) и восточносаянском смешанном лесу разнотравном (Ar2, 15 %). На 19-летней вырубке пихтарника папоротникового (Ar11*) отмечено резкое снижение проективного покрытия особей вида (с 10 до менее 1 %), по сравнению с контролем. Сопутствующими видами для *A. reflexa* являются *Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb., *Anemone altaica* Fischer ex C.A. Meyer. В растительных сообществах вид выполняет роль ассектатора и содоминанта.

Была изучена плотность 6 популяций, произрастающих в Красноярской лесостепи и на территории Западного Саяна. Выявлено, что среднее количество побегов ветреницы отогнутой на 1 м² варьирует от 19 до 62 шт. Максимальная плотность зафиксирована на территории березово-елового леса разнотравно-осочкового (Ar1, окр. п. Элита). В сосново-пихтовом лесу кислотно-широколистном-страусниковом (Ar7) отмечено 25±2,45 побегов, в пихтово-сосновом лесу разнотравно-папоротниково-злаковом (Ar9) – 22±4,28 побега, а в смешанном лесу разнотравно-осочковом (Ar8) – 27±5,44 побегов на 1 м². Максимальная плотность для западносаянских популяций выявлена на территории пихтарника папоротникового (Ar10) – 48±9,56 побегов на 1 м². Минимальная плотность отмечена для популяции, произрастающей на территории 14-летней вырубки осинника широколиственно-папоротникового (Ar5*), – 19±3,76 побегов.

Анализ результатов исследования внутривидовой изменчивости показал, что большинство изученных вегетативных признаков вида характеризуется средним и высоким уровнем

изменчивости, согласно шкале С.А. Мамаева [7]. Наиболее изменчивыми признаками являются: ширина центрального и бокового сегментов листа (x5, x10), глубина его рассечения (x7, x12), количество зубчиков (x8, x11), а также параметры, характеризующие семенную продуктивность вида (с1, с2). Максимальный уровень внутривидовой изменчивости отмечается для популяций, произрастающих в заповеднике «Столбы» (Ar2), и в пойменных местообитаниях (Ar8, Ar15) (рис. 1).

Для особей, произрастающих на вырубках, отмечается увеличение уровня внутривидовой изменчивости не зависимо от степени восстановления сообщества и возраста вырубки. Так, повышенным уровнем варибельности характеризуются признаки особей, произрастающих как на 14-летней вырубке осинника с восстанавливающимся древесным пологом, так и на 19-летней вырубке пихтарника, представленной в настоящее время луговым фитоценозом. Например, в популяции Ar5* значение коэффициента вариации длины черешка листа по сравнению с контролем (Ar4) возрастает с 19 до 22 %, а показатель изменчивости коэффициента семенификации – с 13 до 28 %.

Максимальные размеры осевых органов *A. reflexa* наблюдаются у растений, произрастающих в байкальском березово-кедровом лесу (Ar15) и западносаянском пихтово-сосновом лесу (Ar9). Здесь средняя длина стебля составляет 23,4±0,78 и 23,8±0,59 см, а длина цветоноса – 3,2±0,09 и 3,5±0,13 см соответственно. Наибольшие размеры листьев выявлены у особей популяций Ar6 (Западный Саян, пихтарник анемоново-осочковый) и Ar7 (Западный Саян, сосново-пихтовый лес) (рис. 2). Среднепопуляционные значения длины листа растений данных местообитаний составляют 6,1±0,22 и 7,2±0,18 см соответственно. Относительно мелкими размерами вегетативных органов характеризуются западносаянские популяции Ar11 и Ar12, произрастающие на 19-летней вырубке пихтарника и в пойме р. Б. Кебезь в ивняке страусниково-широколистном. Достоверных различий в размерах листьев особей, произрастающих на территории 14-летней вырубки осинника (Ar5*), по сравнению с контролем обнаружено не было.

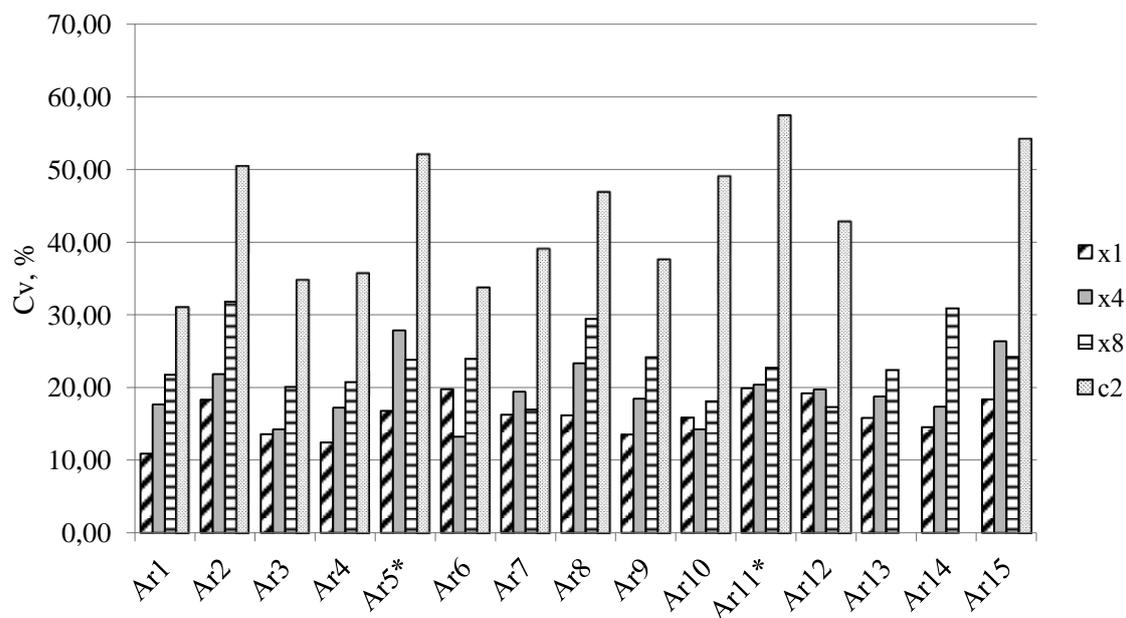


Рис. 1. Изменчивость морфологических признаков *Anemone reflexa*: x1 – длина стебля; x4 – длина центрального сегмента листа; x8 – количество зубчиков на центральном сегменте; c2 – количество семязачатков

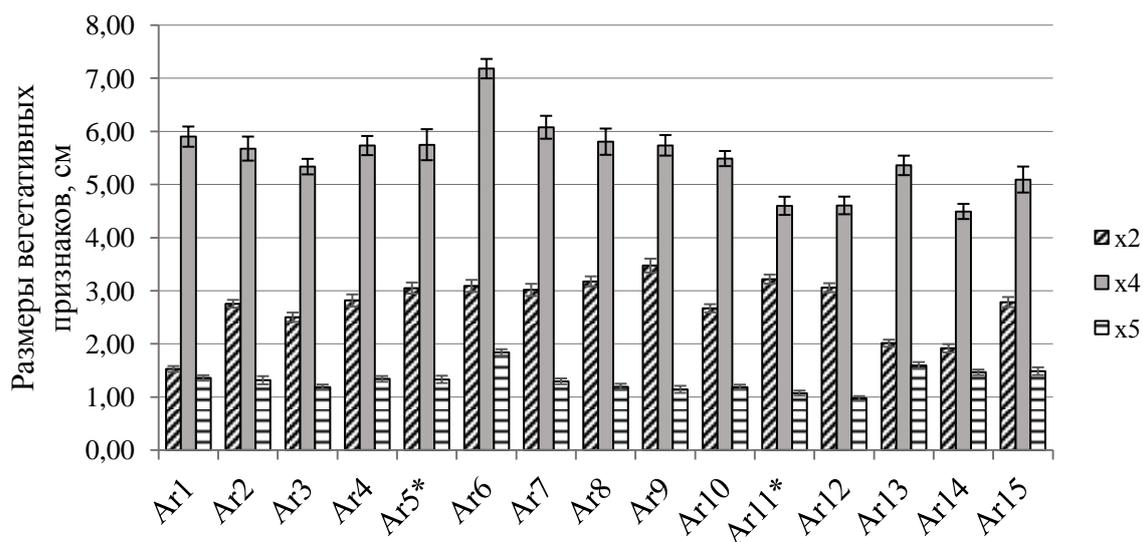


Рис. 2. Размеры вегетативных органов *A. reflexa*: x2 – длина черешка; x4 – длина и x5 – ширина центрального сегмента листа (здесь и на рисунке 3 доверительными интервалами показана ошибка среднего арифметического)

Максимальная реальная семенная продуктивность отмечена для саянских популяций Ar4 (14,7 шт. завязавшихся плодов), Ar8 (17,7 шт.) и Ar9 (18,3 шт.), произрастающих в черневых лесах, особи данных популяций также характеризуются высокими значениями коэффициента семенификации (86,4; 87 и 88 % соответственно). Минимальные показатели семенной продуктивности отмечены для растений, произра-

стающих в сообществах Красноярской лесостепи и Восточного Саяна (Ar1–Ar3), т. е. в местобитаниях, расположенных на незначительном удалении от г. Красноярска. Здесь реальная семенная продуктивность составляет всего 0–1,4 шт., а коэффициент семенификации – 0–14,53 %. Полностью отсутствует плодоношение у особей, произрастающих в окрестностях п. Элита (Ar1) (рис. 3).

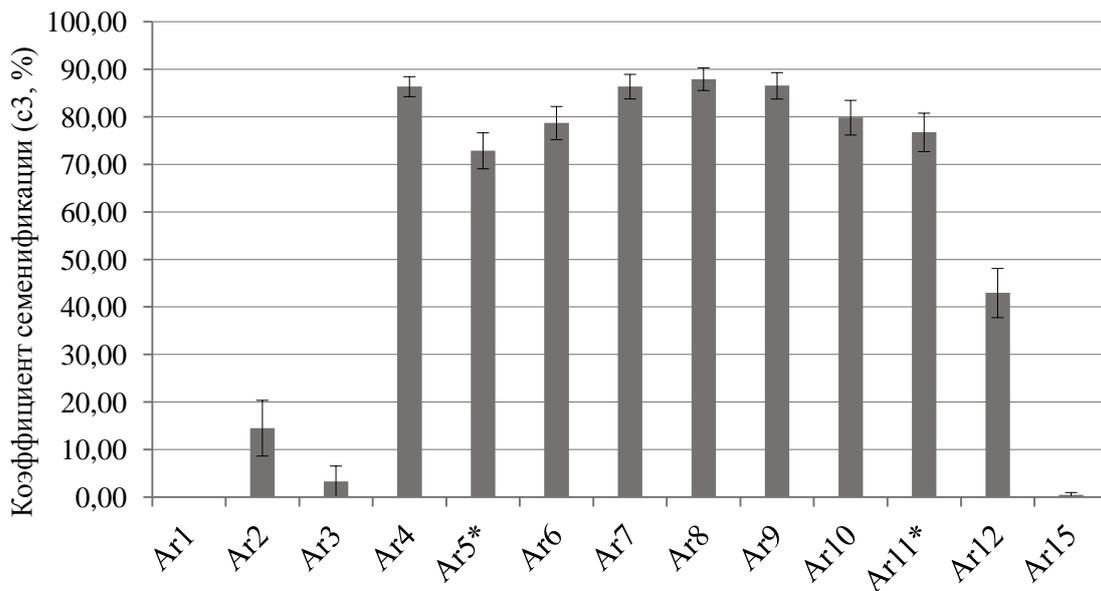


Рис. 3. Среднепопуляционные значения коэффициента семенификации

Кластерный анализ сходства популяций *A. reflexa* проведен по изучаемым морфологическим признакам. На дендрограмме (рис. 4) прослеживается разделение совокупности популяций на 2 кластера. Первый кластер включает большинство изученных популяций и подразделяется на 3 субкластера. В первый из них объединяются западносибирские и байкальские популяции, произрастающие в пойменных местообитаниях (Ar15 и Ar12), а также Ar11*, обитающая на территории 19-летней вырубке. Особи данных популяций характеризуются относительно

крупными размерами осевых органов и мелкими листьями. Во второй субкластер входят морфологически близкие друг другу популяции из западносибирского осинника (Ar4) и его 14-летней вырубке (Ar5*) с восстанавливающимся древостоем. Третий субкластер объединяет как западносибирские популяции из черневых лесов (Ar7–Ar10), так и восточносибирские Ar2 и Ar3. Особи данных популяций характеризуются крупными размерами листьев и небольшим количеством зубчиков на них.

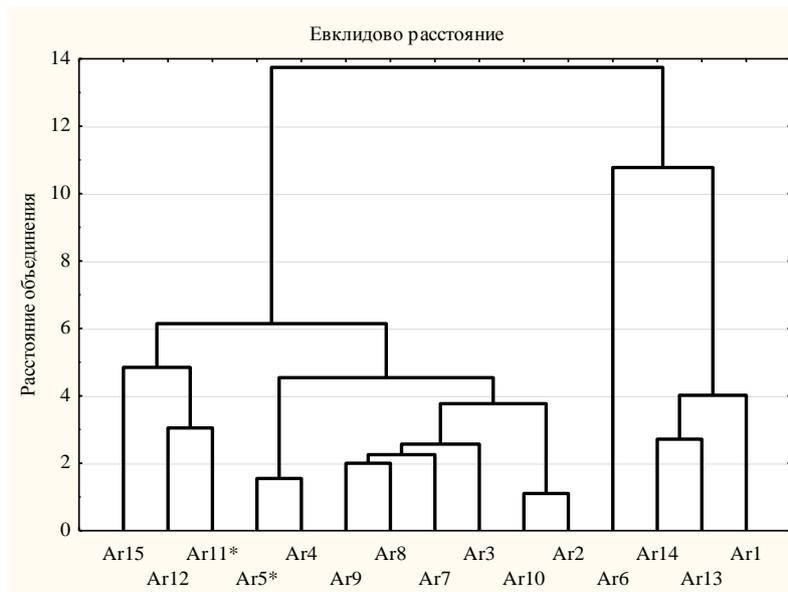


Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций *Анетопе reflexa* на основе морфологических данных (x1–x12)

Второй кластер объединяет красноярскую Ar1 и байкальские популяции Ar13 и Ar14 с широкой формой сегментов листа и максимальной изрезанностью их краев. Обособленное положение в данном кластере занимает западносибирская Ar6, характеризующаяся максимальными размерами листьев.

Таким образом, на дендрограмме сходства отсутствует четкая дифференциация популяций *A. reflexa* по географическому принципу. Популяция, произрастающая на территории вырубке с восстанавливающимся древостоем, практически не отличается от контрольной. Диагностическими признаками, играющими большую роль в дифференциации популяций, являются размеры сегментов листа и количество зубчиков на них.

Заключение. Проведенные исследования показали, что *Anemone reflexa* распространена в южной части Красноярского края, а также на юго-восточном побережье озера Байкал в березовых, сосновых, пихтовых и смешанных лесах, а также в поймах рек. Проективное покрытие *A. reflexa* в растительных сообществах варьирует от 1 до 30 %. Для популяций, произрастающих в черневых лесах Западного Саяна, отмечается увеличение размеров вегетативных органов растений, наблюдаются максимальные показатели семенной продуктивности. Неблагоприятные условия для семенного размножения ветреницы отогнутой отмечаются для популяций, произрастающих на незначительном удалении от г. Красноярск. На вырубках зафиксировано увеличение уровня внутривидовой изменчивости, однако достоверное снижение размеров вегетативных органов зафиксировано только на вырубках, представленных луговыми фитоценозами.

Литература

1. Ефимик Е.Г. Новые находки *Anemone reflexa* Steph. на территории Пермского

- края // Вестн. Пермского ун-та. – 2009. – Вып. 10. – С. 6–8.
2. Флора Сибири: в 14 т. Т. 6: *Portulacaceae – Ranunculaceae* / сост. С.А. Тимохина, Н.В. Фризен, Н.В. Власова [и др.]. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1993. – С. 145–149.
3. Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Азиатская часть. – М.: Географгиз, 1963. – 572 с.
4. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1973. – 384 с.
5. Дюрюгина Г.П., Иванова М.М. Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии // Бот. журн. – 1985. – Т. 70, № 11. – С. 1529–1538.
6. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.
7. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1972. – 284 с.

Literatura

1. Efimik E.G. Novye nahodki *Anemone reflexa* Steph. na territorii Permskogo kraja // Vestn. Permskogo un-ta. – 2009. – Vyp. 10. – S. 6–8.
2. Flora Sibiri: v 14 t. T. 6: *Portulacaceae – Ranunculaceae* / sost. S.A. Timohina, N.V. Frizen, N.V. Vlasova [i dr.]. – Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie, 1993. – S. 145–149.
3. Gvozdeckij N.A., Mihajlov N.I. Fizicheskaja geografija SSSR. Aziatskaja chast'. – M.: Geografgiz, 1963. – 572 s.
4. Voronov A.G. Geobotanika. – M.: Vyssh. shk., 1973. – 384 s.
5. Djurjagina G.P., Ivanova M.M. Harakteristika cenopopuljacij redkih vidov flory Burjatii // Bot. zhurn. – 1985. – T. 70, № 11. – S. 1529–1538.
6. Shmidt V.M. Matematicheskie metody v botanike. – L.: Izd-vo LGU, 1984. – 288 s.
7. Mamaev S.A. Formy vnutrividovoj izmenchivosti drevesnyh rastenij. – M.: Nauka, 1972. – 284 s.