

ЮЖНО-УРАЛЬСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ – ОБОСОБЛЕННОЕ
СТРУКТУРНОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ
ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО НАУЧНОГО
УЧРЕЖДЕНИЯ
УФИМСКОГО ФЕДЕРАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ЦЕНТРА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Лаборатория дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений

На правах рукописи



Юсупова Оксана Васлямовна

БИОЛОГИЯ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE*
(JUZ.) HOLUB НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

03.02.01. Ботаника

Диссертация на соискание ученой
степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
заслуженный деятель науки РФ и РБ
доктор биологических наук, профессор
Абрамова Лариса Михайловна

УФА – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава I История изучения <i>Anemonastrum biarmiense</i> (Juz.) Holub s.l. (литературный обзор)	11
1.1 Систематическое положение и распространение <i>Anemonastrum biarmiense</i> на Урале	11
1.2 Современное состояние изученности <i>Anemonastrum biarmiense</i>	17
1.3 Общая характеристика вида и его биологические особенности	23
Глава II Природные условия района, сбор материала и методы исследований	28
2.1 Природные условия района исследований	28
2.2 Сбор материала и методы исследований	31
2.3 Метеорологическая характеристика вегетационных сезонов с 2015 по 2018 гг.	36
Глава III Фитоценотическая приуроченность и экология <i>Anemonastrum biarmiense</i>	38
3.1 Общая характеристика изученных ценопопуляций	39
3.2 Фитоценотическая приуроченность	50
3.3 Особенности экологии вида	61
Глава IV Онтогенез, структура ценопопуляций и динамика онтогенетических состояний <i>Anemonastrum biarmiense</i>	71
4.1 Онтогенетическая структура	71
4.2 Особенности организации ценопопуляций	77
4.3 Динамика онтогенетических состояний в ценопопуляциях	88
Глава V Особенности биологии в природных ценопопуляциях <i>Anemonastrum biarmiense</i>	96
5.1 Фенотипическая изменчивость морфометрических параметров	96
5.2 Многомерный анализ	106

5.3	Динамика морфометрических параметров	111
5.4	Оценка влияния экологических факторов на изменчивость морфометрических параметров	118
5.5	Виталитетная структура природных ценопопуляций	122
5.6	Динамика виталитетной структуры ценопопуляций	124
Глава VI	Семенная продуктивность <i>Anemonastrum biarmiense</i> в природных ценопопуляциях	130
6.1	Оценка семенной продуктивности в 14 ценопопуляциях	130
6.2	Динамика семенной продуктивности	137
6.3	Оценка влияния комплекса экологических факторов на семенную продуктивность	146
6.4	Морфологическая разнокачественность семян	149
	Заключение	153
	Список литературы	155
	Приложение А (справочное)	176
	Приложение Б (обязательное)	177
	Приложение В (обязательное)	205

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Исследование распространения редких и эндемичных растений, характеристика современного состояния их популяций являются основополагающими этапами изучения разнообразия растительного мира ключевых территорий, поскольку именно популяции являются естественно-исторической и эволюционной единицей существования вида, а также важным критерием при планировании природоохранной деятельности человека (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

На территории нашей страны сосредоточен ряд научно-исследовательских учреждений и особо охраняемых природных территорий (ООПТ) федерального и регионального значения, где ведутся научные исследования популяций редких и исчезающих видов растений и животных, основывающиеся на таких подходах как молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотически-биосферный (Яблоков, Остроумов, 1985). Приоритетным направлением стратегии сохранения редких, исчезающих, эндемичных и реликтовых видов является территориальная охрана «in situ», которая существует благодаря развитию и совершенствованию сетей ООПТ (Миркин и др., 2004; Викторов, 2018).

Эндемичные и реликтовые виды растений долгое время являются объектами изучения с точки зрения своей уникальности и уязвимости (Горчаковский, Зуева, 1982; 1993; Минеева, 1984; 1985; Мулдашев и др., 1985; Горчаковский, Степанова, 1994; Абрамова и др., 2001; Горчаковский, Хохлова, 2001; Баландин, Ладыгин, 2008; Мулдашев и др., 2010; 2019 Каримова и др., 2013; 2016; Куватова, Маслова, 2015) и служат ценным материалом в познании закономерностей изменения флоры, ее формирования и развития. Они возникли в горных системах земного шара в результате географической изоляции, совместно с отбором форм, и, впоследствии, накоплением морфологических и эколого-ценологических отличий от исходных видов (Горчаковский, 1966). Эндемичные и реликтовые виды растений произрастают в самых отдаленных и малодоступных

местах планеты, частично или вовсе избегая эксплуатации растительных ресурсов.

К одной из древнейших горных цепей земного шара принадлежит Уральский горный узел, который является крупнейшим рефугиумом для ряда эндемичных и реликтовых элементов флоры, распространенных в прошлом гораздо шире, но на данный момент сохранившихся в местах с особыми эдафическими условиями. В позднем неогене – антропогене высокогорья Урала оказались областью формообразования для многих видов растений, следствием чего явилось возникновение уральского флористического эндемизма (Горчаковский, 1975). Благодаря своему пограничному положению между Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинами, большой протяженности с севера на юг и барьерному эффекту, Урал является областью контакта и взаимодействия компонентов различных флор – европейской, сибирской, арктической, туранской.

Одним из широко распространенных семейств голарктического флористического царства умеренных и холодных областей земного шара является семейство Лютиковые (*Ranunculaceae* Juz.), которое содержит ряд редких и эндемичных родов и видов, большинство которых приуроченно к горно-лесному поясу. В их числе род *Anemonastrum* (Juz.) Holub – ветреник, характеризующийся аркто-монтанным типом распространения с разорванным ареалом, почти не выходящим за пределы Старого Света (Стародубцев, 1991). Типовая подсекция *Anemonastrum* представляет собой трудную в систематическом отношении группу очень близких между собой переходных видов, ранее объединявшихся в один полиморфный вид – ветреница нарциссоцветная (*Anemone narcissiflora* L.) (Юзепчук, 1937)

На территории Уральской горной страны род *Anemonastrum* принято разделять на несколько видов ветреников – *A. biarmiense* (Juz.) Holub – в. пермский, *A. crinitum* (Juz.) Holub – в. косматый, *A. sibiricum* (L.) Holub – в. сибирский (Мамаев, Князев, 1995). *A. biarmiense* (ветреник пермский) являясь эндемиком Урала, широко распространен в верхних поясах гор на протяжении

всего горного Урала, от Южного Урала до южной части Полярного Урала. На Южном Урале встречается на всех высоких горных хребтах, превышающих уровень границы леса. *A. crinitum* (ветреник косматый) – преимущественно южносибирский высокогорный вид и его «уральские» природные популяции по литературным данным встречаются исключительно в виде обособленных, реликтовых группировок в горно-тундровом поясе хр. Нургуш. Предположительно, в. косматый в значительной мере оказался поглощен в результате гибридизации с *A. biarmiense*, и их совместные популяции представляют собой скопления гибридов, преобладающих над «чистыми» родительскими формами (Цвелев, 2001; Эндемичные растения..., 2013). *A. sibiricum* (ветреник сибирский) – сибирский арктоальпийский вид, замещающий на Полярном Урале ветреник пермский. Морфологически и биологически очень близок к двум рассмотренным выше видам.

Степень разработанности темы. При работе над диссертацией были изучены коллективные труды и отдельные монографии российских и зарубежных авторов, посвященные изучению систематической принадлежности, филогении, распространению, биологии видов рода *Anemonastrum* (Юзепчук, 1937; Работнов, 1945; Вайнагий, 1974; Holub, 1977; Виравчева, 1983; Стародубцев, 1991; Dutton et al., 1995; Цвелев, 2001; Malinovskij, 2002; Нухимовский, 2002; Рідкісні, ендемічні..., 2002; Hoot et al., 2012; Кияк, 2013; Abdaladze et al., 2015; Mosyakin, 2016; 2018; Mosyakin, Lange, 2018), а также труды, посвященные изучению экологических и биологических особенностей, распространению *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub на Урале (Вернигор, 1981; Минеева, 1985; Мамаев, Князев, 1995; Бобрецова, 2002; Куликов, 2005; Дегтева, 2008; Дегтева, Дубровский, 2009; Плотникова, 2009; 2010; Дубровский и др., 2013; Эндемичные растения..., 2013; Канев, 2014; Полетаева, 2015; Валуйских и др., 2017а; б; Валуйских, Канев, 2019). В проведенных ранее исследованиях не были рассмотрены вопросы экологии и популяционной биологии исследуемого вида, синтаксономии сообществ с его участием, временной динамики популяций на Южном Урале.

Цели и задачи исследования. Цель работы: на основе комплексного анализа выявить эколого-биологические особенности *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub для оценки состояния ценопопуляций вида в природной среде в горной области Южного Урала.

Для достижения данной цели решались следующие задачи:

1. Охарактеризовать эколого-фитоценоотическую приуроченность *Anemonastrum biarmiense* на Южном Урале и определить синтаксономическое положение сообществ с его участием в системе высших единиц растительности Башкортостана. Выявить особенности экологии вида;
2. Описать онтогенез, возрастную структуру и демографические характеристики природных ценопопуляций, их динамику;
3. Проанализировать изменчивость морфометрических параметров исследованных ценопопуляций растений в высотно-поясном ряду и выявить их разногодичную динамику. Оценить влияние комплекса экологических и сезонных факторов на морфометрические параметры растений;
4. Выявить виталитетную структуру ценопопуляций и ее временную динамику;
5. Определить семенную продуктивность исследуемого вида в разных поясах растительности и выявить разногодичную динамику показателей семенной продуктивности.

Научная новизна. Впервые на Южном Урале проведено комплексное изучение эколого-биологических особенностей высокогорного эндемичного вида *A. biarmiense*. Получены оригинальные данные о плотности, возрастном составе, жизненности и структуре его ценопопуляций, семенной продуктивности. Впервые изучены сезонная и разногодичная динамика морфометрических параметров растений и семенной продуктивности в природных ценопопуляциях.

Практическая значимость. Выявленные особенности биологии, экологии изучаемого вида могут быть востребованы при организации системы мониторинга состояния популяций редких и эндемичных растений на ООПТ, а также могут быть использованы при чтении курсов ботаники, экологии и охраны природы.

Методология и методы исследований. Работа выполнена с применением системного подхода: совокупности методов эколого-флористической классификации, экологических шкал, популяционной и репродуктивной биологии, а также методов статистических расчетов при ботанических исследованиях.

Основные положения выносимые на защиту.

1. *Anemonastrum biarmense* на Южном Урале имеет широкую эколого-ценотическую амплитуду, наиболее оптимальными местообитаниями являются влажные травяно-моховые тундровые луга и подгольцовые редколесья, о чем свидетельствует высокая плотность особей и виталитет ценопопуляций.

2. С повышением высотного градиента в горах Южного Урала от высокоотравных лугов до тундровых сообществ проявляется адаптация растений *A. biarmense* в виде миниатюризации и компактности жизненной формы.

3. Показатели семенной продуктивности вида имеют высокие значения в горно-лесном поясе.

Степень достоверности результатов проведенных исследований. Достоверность результатов диссертационной работы базируется на большом репрезентативном фактическом материале, собранном из горной области Южного Урала и обеспечивается применением современных методов изучения ценопопуляций растений и адекватной их статистической обработкой.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на юбилейной Всероссийской научно-практической конференции «Природа, наука и туризм», посвященной 30-летию юбилею Национального парка «Башкирия» (2016); на XVI Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2017); на VII Международной научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2019); в сборнике «Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника».

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 12 печатных работ, из них 1 – в журнале Scopus, 6 – в журналах ВАК, 4 – в сборниках материалов конференций и 1 – в международном журнале.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов, литературы (205 источников), трех приложений. Работа изложена на 219 страницах машинописного текста, включает 21 таблицу и 51 рисунок.

Декларация личного участия автора. Тема, цель, задачи и методы исследований определены автором совместно с научным руководителем. Сбор и обработка материалов в течение полевых сезонов 2015–2018 гг., статистическая обработка, анализ и обсуждение полученных результатов осуществлен лично автором. Вклад автора в написание совместных публикаций составляет более 70%.

Автор выражает глубокую признательность и сердечную благодарность научному руководителю д.б.н., профессору Абрамовой Ларисе Михайловне, мужу к.б.н. с.н.с. ЮУГПЗ И.Р. Юсупову прежде всего за проявленное понимание и поддержку, а также за ценный вклад в настоящую работу. За помощь при статистической обработке материала автор выражает глубокую благодарность сотрудникам лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений к.б.н. А.Н. Мустафиной и О.А. Каримовой. За ценные советы и рекомендации при выборе темы – сотрудникам Уфимского ИБ УФИЦ РАН к.б.н. А.А. Мулдашеву и к.б.н. Н.В. Масловой, за помощь при работе с разделами по синтаксономии и экологии сообществ к.б.н. П.С. Широких, и за помощь в определении мохообразных – д.б.н. Э.З. Баишевой. За содействие при проведении экспедиционных полевых работ на хр. Машак – директору Уфимского ИБ УФИЦ РАН д.б.н., профессору В.Б. Мартыненко, также к.б.н. А.А. Мулдашеву, д.б.н. г. н. с. лаборатории экологии и геоботаники Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН Н.Н. Лацинскому. За ценные рекомендации при выборе района исследований – заведующему лабораторией экспериментальной экологии и акклиматизации растений Ботанического сада УрО РАН д.б.н. М.С.

Князеву. За содействие в ходе организации научных исследований – директору ЮУГПЗ Ф.Х. Алибаеву, директору национального парка «Зюраткуль» А.В. Брюханову, заместителю директора по научной работе в ЮУГПЗ к.б.н. Ю.П. Горичеву, заместителю директора по научной работе в НП «Зюраткуль» С.А. Городилову. За помощь при проведении полевых работ – сотрудникам ЮУГПЗ Р.Г. Байтерякову, Ф.Ю. Ахметовой, к.б.н. М.Ш. Барлыбаевой. Также особую благодарность автор выражает к.б.н. с.н.с. лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН Е.Ю. Захаровой. За содействие в ходе организации экспедиционных работ автор выражает благодарность дирекции и сотрудникам национального парка «Таганай» и природного парка «Иремель».

ГЛАВА I ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE* (JUZ.) HOLUB
S.L. (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

**1.1 Систематическое положение и распространение *Anemonastrum biarmense*
(Juz.) Holub s.l. на Урале**

Объектом настоящего исследования является высокогорно-луговой эндемичный вид Урала из семейства *Ranunculaceae* Juss. *Anemonastrum biarmense* – ветреник пермский (рисунок 1).



Рисунок 1 – Общий вид *Anemonastrum biarmense*

Семейство является одним из древних и узловых в голарктическом флористическом царстве умеренных и холодных областей земного шара, включающее 61 род и свыше 2500 видов, распространенных преимущественно в северном полушарии (Tamura, 1993; Wu et al., 2003). В становлении систематики данного семейства значимая роль принадлежит К. Линнею (Linnaeus, 1753) - основоположнику всей систематики растительности, А. Декандоллю (De Candolle, 1824), как основателю ранней наиболее полной системы семейства из 5 триб и 28 родов, К. Прантлю (Prantl, 1887), поделившему семейство всего на 3 трибы, но расширившему ряд родов, О. Лангле (Langlet, 1932), поделившему семейство на две группы по типам хромосом (*Ranunculoideae*, *Thalictroideae*), М. Тамуре (Tamura, 1963–1968, 1995), обобщившему сведения по анатомо-морфологическим особенностям, и дополнительно – по кариотипам и плодам, в последующем разработавшему систему, состоящую из 5 подсемейств, 10 триб и 14 подтриб. Значительный вклад в систематику Лютиковых внесла С.Н. Зиман (1981), использовавшая сведения по морфологии и жизненным формам, дополнившая ее такими таксономическими рангами, как секции и подсекции. Итогом ее работ стала система из 5 подсемейств, 14 триб и 47 родов.

Род *Anemone* L. s.l. – одна из крупнейших групп семейства *Ranunculaceae* Juss., включающая около 180 видов, широко распространенных во внетропических областях обоих полушарий и заходящих в высокогорья тропиков (Стародубцев, 1991). Указанная группа в систематическом отношении является слабо изученной, т.к. образует достаточно обширные эволюционные связи с наличием переходных форм и экологических групп. До недавнего времени среди таких зарубежных авторов, как К. Линней, Ф. Миллер (Miller, 1754), М. Адансон (Adanson, 1763); А. Жюссье (Jussieu, 1789); К. Вильденов (Willdenow, 1810), К. Шпренгель (Sprengel, 1825), Э. Шпах (Spach, 1839), Г. Притцель (Pritzel, 1841), Д. Бентам и Д. Хукер (Bentham, Hooker, 1862), Т. Томсон (Thomson, 1855), Э. Янчевский (Janczewski, 1897) и др., существовала тенденция к расширению рода *Anemone* s.l., в зависимости от понимания его объема, с включением в него некоторых видов по определенным систематическим признакам, что послужило основанием для

дискуссий среди систематиков. В последующем, происходит сужение рода *Anemone* s.l. до более мелких рангов в работах таких авторов как Ф. Шур (Schur, 1866), О. Ульбрих (Ulbrich, 1905; 1929), С.В. Юзепчук (1937), Т. Накай (Nakai, 1941), Й. Голуб (Holub, 1974), В.Н. Стародубцев (1991), предложивших рассматривать некоторые подроды как самостоятельные роды (*Pulsatilla*, *Hepatica*, *Anemonastrum*, *Anemonoides* и др.).

Далее, приводя краткий обзор по систематическим сводкам отдельных авторов, следует выделить систему рода *Anemone* L. О. Ульбриха, которая являлась детальной на тот момент времени. В трактовке С.В. Юзепчука (1937) по О. Ульбриху род состоит из шести подродов (*Anemonanthea*, *Anemonidium*, *Pulsatilloides*, *Eriosephalus*, *Omalocarpus*, *Rivularidium*) и 15 рядов. Позднее японским монографом М. Тамурой была разработана более современная систематическая сводка. В системе рода *Anemone* L., по мнению М. Тамуры, всего 9 секций – это *Anemone*, *Anemonidium* Spach, *Omalocarpus* DC., *Pulsatilloides* DC., *Rivularidium* Jancz., *Oriba* (Adans.) Spach, *Keiskea* Tam., *Begoniifolia* Tam., *Anemoclema* (Wang.) Tam.. Спустя некоторое время советский монограф С.Н. Зиман обнародует свою таксономическую сводку по семейству и, в частности, детально приводит систематическое положение каждого рода. По классификации С.Н. Зиман род *Anemone* L. включает 13 секций: *Anemone*, *Pulsatilloides* DC., *Omalocarpus* DC., *Anemonidium* Spach, *Oriba* (Adans.) Spach, *Eriosephalus* Hook. et Thom., *Rivularidium* Jancz., *Rivularis* sect. nov., *Vitifolia* sect. nov., *Himalajicae* sect. nov., *Parviflora* sect. nov., *Richardsonia* sect. nov., *Flaccida* sect. nov. Позднее В.Н. Стародубцевым (1989) обосновывается новая система потрибы ветреницевых (*Anemoninae*), в которой происходит разделение рода *Anemone* s.l. на самостоятельные роды, основываясь на анатомо-морфологических, кариологических, палинологических и др. признаках ветреницевых. Потриба ветреницевых состоит из 10 родов (*Anemonidium* (Spach). Holub, *Anemone* L. s.str., *Anemonastrum* Holub, *Tamuria* Starodub., *Pulsatilla* Mill., *Hepatica* Mill., *Anemonoides* Mill., *Pulsatilloides* (DC.) Starodub., *Barneoudia* Gay, *Arsenjevia* Starodub.), включая новый описанный В.Н. Стародубцевым для науки вид

Arsenjevia и принятые им в ранге рода *Tamuraia* и *Pulsatilloides*. Все же, принятая им система не нашла сторонников среди систематиков, и на сегодняшний день общепринятой считается классификация С.Н. Зиман и М. Тамуры.

Род *Anemonastrum* Holub характеризуется аркто-монтанным типом распространения с разорванным ареалом, почти не выходящим за пределы Старого Света, за исключением Аляски в Северной Америке. В него входят молодые горные системы альпийского орогенеза (Альпы, Карпаты, Кавказ, Алтай, Саяны, Гималаи и др.) с одной стороны, и арктические тундры Восточной Сибири – с другой (Стародубцев, 1991). Данный род объединяет близкие между собой переходные виды ветрениц, ранее объединявшихся в один полиморфный вид – ветреница нарциссоцветная (*Anemone narcissiflora* L.) (Юзепчук, 1937; Куликов, 2005). В ранге самостоятельного вида впервые был описан С.В. Юзепчуком (1937) как *Anemone biarmiensis* Juz. из ряда *Narcissiflorae* Juz. подрода *Omalocarpus* (DC.) Juz. рода *Anemone* L. В дальнейшем чешский ботаник Й. Голуб выделил род *Anemonastrum* из состава рода *Anemone* в 1977 г. и виду было дано современное название – *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub. В настоящее время таксономическое положение вида выглядит следующим образом:

Класс *Magnoliopsida* (*Dicotyledones*)

Подкласс *Ranunculidae*

Сем. *Ranunculaceae* Juss.

Подсем. *Ranunculoideae*

Триба *Anemoneae* DC.

Подтриба *Anemoninae* Spach

Типовая подсекция *Anemonastrum*

Секция *Anemonastrum*

Вид *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub

Согласно таксономической обработке ветрениц В.Н. Стародубцева, род *Anemonastrum* включает 14 видов ветрениц, распространенных в Европе и Азии: китайский *A. chinense* (Kitag.) Holub, китайско-гималайский *A. demissum* (Hook. ex Thoms.) Holub, средневропейский *A. narcissiflorum* (L.) Holub, кавказские *A.*

fasciculatum (L.) Holub, *A. impexum* (Juz.) Holub и *A. speciosum* (Adams ex G. Pritz.) Holub, горносреднеазиатский *A. protractum* (Ulbr.) Holub (из которого иногда выделяется *A. chrenkianum* (Juz.) Holub), уральский *A. biarmiense* (Juz.) Holub и группа из 6 сибирских и дальневосточных видов, объединенных в вид-агрегат *A. aggr. sibiricum* (L.) Holub: *A. crinitum* (Juz.) Holub (южносибирский), *A. calvum* (Juz.) Holub (восточносибирский), *A. sibiricum* (L.) Holub s. str. (восточносибирско-дальневосточный, заходящий на Аляску) и дальневосточные *A. brevipedunculatum* (Juz.) Holub, *A. sachalinense* (Juz.) Starodub., *A. villosissimum* (Juz.) Holub. Всего известно около 25 видов, распространенных в горных системах Евразии и заходящих в Арктику на северо-востоке Азии, а также на Аляску. Из них во флоре России произрастает 9 видов, на Урале встречаются 3.

По мнению А.Л. Тахтаджяна (1957), С.Н. Зиман (1982), В.Н. Стародубцева (1985), и ряда других авторов, подтриба *Anemoninae* имеет горное происхождение, о чем свидетельствуют особенности современного распространения ее представителей, а также общие для них эколого-биологические свойства. Возникновение исходных форм данной группы, по их мнению, происходило политопно в различных горных системах Евразии. В течение ледниковых эпох плейстоцена представители подсекции *Anemonastrum* неоднократно мигрировали в низкогорья и на равнины, при этом ранее изолированные в различных горных системах виды контактировали и гибридизировали между собой, что приводило в одних случаях к полному поглощению одних видов другими, в других – к вторичному сближению ранее дивергировавших видов и формированию видов-агрегатов.

Для флоры Восточной Европы Н.Н. Цвелевым (2001) указаны четыре вида из рода *Anemonastrum*, один из которых – *A. narcissiflorum* (L.) Holub (в. нарциссоцветковый) (= *Anemone narcissiflora* L. – ветреница нарциссоцветная) распространен в Карпатах, горных системах Европы и Средиземноморья. Включен в Красную книгу Украины с охранным статусом «уязвимый вид» (Редкие и исчезающие..., 1978; Червона книга, 2009; Черепанин Р.М., 2017).

Широко распространенный в горах Урала и эндемичный для этой области вид *A. biarmiense* (ветреник пермский) образует смешанные реликтовые популяции с южносибирским видом *A. crinitum* (Juz.) Holub на Южном Урале, а с восточносибирско-дальневосточным *A. sibiricum* – на Северном и Приполярном Урале (Мамаев, Князев, 1995; Цвелев, 2001; Куликов, 2005). Процесс взаимного поглощения и вторичного сближения видов рода *Anemonastrum* в уральской части ареала происходит и в настоящее время. По мнению Н.Н. Цвелева само происхождение ветреника пермского связано с гибридизацией в. косматого и в. сибирского, проникших на Урал с юга-востока и северо-востока.

Ветреник пермский распространен в верхних поясах гор от Южного Урала до южной части Полярного Урала. Имеет широкую эколого-фитоценологическую приуроченность. На Южном Урале произрастает в горно-тундровом, подгольцовом и лесном поясах горных хребтов (Иремель, Ямантау, Шатак, Таганай, Зюраткуль, Нургуш, Уреньга, Зигальга, Машак и др.). Его классическое местонахождение расположено на горе Юрма (Цвелев, 2001). В горно-тундровом поясе произрастает в каменистых, лишайниковых, кустарниковых, травяно-моховых и комплексных тундрах, в подгольцовом поясе – в мелкотравных и кустарничково-травяно-моховых березовых, еловых и лиственничных редколесьях и на лугах. В горно-лесном поясе произрастает в сосновых, лиственничных и березовых лесах, на остепненных склонах, по берегам горных рек (на хребтах Крака, вершинах Б. и М. Иремель, в верховьях рек Юрюзань и Белая). На восточном склоне Южного Урала вид изредка встречается у скал среди петрофитных степей на вершинах хребтов Нурали, Уй-Таш, Крыкты, Ирендык (Куликов, 2005). На Среднем Урале в связи с отсутствием высокогорной растительности вид имеет разрыв ареала и встречается только в долине р. Чусовая. На Северном Урале вид широко распространен на всех горных хребтах, достигающих уровня верхней границы леса, а также спускается в наиболее верхнюю часть горно-лесного пояса. Вне высокогорий произрастает на западном макросклоне Урала по берегам рек Кырья, Косьва, Вишера, Унья, Илыч, Подчерье, Щугор, в верховьях и изредка в среднем течении р. Печора. Как эндемичный вид, рекомендован к охране во всем Уральском

регионе (Горчаковский, Шурова, 1982; Кучеров и др., 1987). Включен в список таксонов Российской Федерации, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и мониторинге (Красная книга РФ, 2008). С третьей категорией редкости вид включен в Красную книгу Свердловской области (2018), Красную книгу Республики Коми (2019), в Красные книги Ханты-Мансийского (2013) и Ямало-Ненецкого (2010) автономных округов.

Как правило горные растения обладают рядом полезных свойств, в том числе ветреницы, которые имеют узкое применение в медицине в виде настоев, отваров, вытяжек и т. п. из-за содержания анемонола (протоанемонин), который при распаде в организме вызывает поражения кожи, воспаление, угнетение сердечной деятельности. По этой же причине присутствие ветреницы в большом количестве на пастбищах и сенокосах опасно для сельскохозяйственных животных. Но с медицинской точки зрения ядовитые растения являются лекарственными, потому что яд растений, как правило, используется в лечении тяжелых онкологических заболеваний. В частности протоанемонин испытан в качестве противогрибкового средства (Martin et al., 1990). Благодаря высокой декоративности в. пермский является перспективным видом для озеленения (Трофимова, 1961; Князев, 1982; Мамаев, Князев, 1995). При этом ветреник пермский относится к раннецветущим видам, образующие белый аспект весной и ранним летом на горных лугах, лесных опушках, горных склонах.

1.2 Современное состояние изченности *Anemonastrum biarmiense*

Представители рода *Anemonastrum*, как уже упоминалось ранее, распространены в горных системах по всему миру, в том числе в Евразии и на Аляске, и образуют между собой близкие переходные виды ветрениц.

До настоящего времени ведутся исследования биологии и экологии, таксономии и филогении рода *Anemonastrum*, изучается распространение его представителей в разных горных системах по всему миру и влияние антропогенных факторов на изменения структуры популяций (Dutton et al., 1995;

Malinovskij, 2002; Рідкісні, ендемічні..., 2002; Hoot et al., 2012; Кияк, 2013; Abdaladze et al., 2015; Mosyakin, 2016; 2018; Mosyakin, Lange, 2018 и др.).

Для *A. biarmiense* в литературе имеются сведения об анатомо-морфологических особенностях строения растений, возрастной структуре популяций, изменчивости признаков, семенной продуктивности, распространении и экотопологической приуроченности на Северном и Приполярном Урале (Вернигор, 1981; Минеева, 1985; Бобрецова, 2002; Дегтева, 2008; Дегтева, Дубровский, 2009; Плотникова, 2009; 2010; Дубровский и др., 2013; Канев, 2014; Полетаева, 2015; Валуйских и др., 2017а; б; Валуйских, Канев, 2019). Для Южного Урала авторами выявлены онтогенетическая и демографическая структура популяций, семенная продуктивность, а также измерены морфометрические параметры (Каримова и др., 2013; Юсупова и др., 2016а; б; в; Юсупова, Абрамова, 2017а; б; Юсупова и др., 2017а;б; 2018; 2019а; б; 2020а;б).

Распространение и экотопологическая приуроченность указанного вида достаточно хорошо изучены на Северном и Приполярном Урале. На основании эколого-фитоценологического подхода в Печоро-Илычском заповеднике и национальном парке Югыд ва выявлены ассоциации с ветреником пермским, связанные с пойменными террасами, березовыми редколесьями, горными тундрами, в которых *A. biarmiense* встречается достаточно часто.

В литературе имеется немного сведений о растительности горных тундр Уральского региона или они представлены фрагментарно. В основе классификации горных тундр П.Л. Горчаковским выделено шесть основных этапов сукцессионных смен растительности (Горчаковский, 1966). В соответствии с данной классификацией на Южном Урале для массива Ирмель описаны каменистые, лишайниковые, кустарниковые, травяно-моховые и комплексные тундры, в составе которых произрастает ветреник пермский (Шарафутдинов, 1983; Ишбирдин и др., 1996). На Северном Урале в ряде работ охарактеризована растительность горно-лесного, подгольцового и гольцового поясов, а также подробно описаны типичные виды горных тундр, что включают в свой состав ветреник пермский (Фамелис и др., 1983; Баландин, Ладыгин, 2002; Баландин, 2009; 2010).

Классификация сообществ с ветреником пермским на Южном Урале ранее не была представлена, поскольку целенаправленных исследований по классификации лесных и нелесных типов растительности с его участием не проводились. В период изучения вторичных сукцессий на вырубках светлохвойных бореальных лесов Южного Урала сотрудниками лаборатории геоботаники УФИЦ РАН выявлена ассоциация *Anemonastro biarmiense-Calamagrostietum arundinaceae*, относящаяся к группе лесных лугов (Широких и др., 2018).

Структура популяций *A. biarmiense* также ранее изучалась на Северном Урале. В частности, анализируя изменчивость макро- и микроморфологических фенотипических признаков вида, Р.А. Вернигором (1981) установлено, что в высотном направлении значения макроморфологических признаков от подгольцового пояса к горно-тундровому в горах Косьвинский камень и Б. Ирмель убывают, а значения микроморфологических признаков – возрастают, и с увеличением высоты растения приобретают ксероморфные черты строения. В широтном направлении среди макроморфологических признаков изменения касаются в основном формы листовой пластинки (от округлой на г. Б. Ирмель до почковидной на г. Косьвинский камень) и формы листочков околоцветника (от округлой до вытянутой). Среди микроморфологических признаков существенно изменяются густота опушения и длина волосков. Северные растения опушены более сильнее, чем южные, но волосками меньшей длины. Подробно охарактеризована онтогенетическая структура *A. biarmiense* и первоначально отмечены растения в постгенеративном периоде на стадии старения, способные образовывать необособленные партикулы. При описании стадии проростков и ювенильных растений, автор указывает в качестве проростков всходы с трехлопастной формой пластинки, что является ошибочным, поскольку проростки *A. biarmiense* имеют два семядольных листочка. Приведен базовый возрастной спектр с максимумом на имматурных и зрелых генеративных растениях. Отмечено также, что плотность растений уменьшается от подгольцового пояса к горно-тундровому (от 15,7 до 3,6 ос./м²). Прослежена трехлетняя динамика ценопопуляций и выявлено, что ухудшение погодных

условий ведет к уменьшению численности и плотности растений в ценопопуляциях. Большой жизненный цикл растений замедляется в экстремальных условиях горных тундр. В результате исследований пространственной структуры популяций показано, что растениям в. пермского характерно групповое распределение особей с тремя уровнями агрегированности без выраженного плотного центра, при этом молодые растения расположены в центре таких скоплений, а взрослые – по периферии. В годы с более суровыми погодными условиями гибнут проростки и ювенильные растения, расположенные по периферии скоплений или вблизи них, напротив, внутри скоплений выпадает молодых растений не происходит. На основе наблюдений за воздействием антропогенных факторов на растения в. пермского на туристических площадках, автором выявлена гибель отдельных особей в популяциях со смещением возрастного спектра в правую сторону, отмечено также нарушение возобновления вида и сокращение численности растений.

Позднее О. Н. Минеевой (1985) дана характеристика некоторых возрастных состояний указанного вида с подробным описанием анатомо-морфологического строения стеблей, черешков и листьев, также почек возобновления и корневой системы. Наряду с морфологическими фенотипическими признаками автором исследованы структурно-анатомические признаки растений в трех ассоциациях г. Косьвинский Камень. Выявлено возрастание ксероморфных черт строения (толщина слоя кутикулы верхнего и нижнего эпидермиса, число устьиц верхнего и нижнего эпидермиса на 1 мм^2) от влажных к сухим местообитаниям по мере увеличения высоты над ур. м. Напротив, толщина губчатой паренхимы и толщина листовой пластинки возрастают в более увлажненных местообитаниях по мере снижения высоты над ур. м. Автором впервые выявлено наличие крахмала и жироподобных веществ в паренхиме клеток, повышающих морозоустойчивость зимующих органов растений.

В Печоро-Илычском заповеднике И. А. Плотниковой (2009) описаны сообщества, в которых произрастает *A. biarmiense*, изучена структура 13 ценопопуляций в различных экотопах в предгорном и горном поясе. Установлено,

что по многим морфометрическим признакам отличаются лесные ценопопуляции с наибольшими значениями по многим параметрам. На основании рассмотренной онтогенетической структуры ценопопуляций выявлен усредненный возрастной спектр с преобладанием прегенеративной доли растений. По критерию «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001) почти все ценопопуляции являются молодыми. Отмечена высокая плотность популяций в луговых ценозах, по сравнению с тундровыми ценозами.

Следует отметить также, что Е. Л. Нухимовским (2002) описан биоморфотип *Anemonastrum crinitum*.

В литературе имеются некоторые сведения по семенной продуктивности некоторых видов рода *Anemonastrum* на Кавказе, Украине, Урале. В работе Т.А. Работнова (1945) приводится состав популяций *Anemone fasciculata* L. (= *A. fasciculatum* (L.) Holub) в разных луговых ценозах горного Кавказа. В зависимости от характера расположения луга, доля цветоносных побегов составила от 20 до 80%, при этом выявлено, что антропогенное вмешательство в виде выпаса, распашки и сенокосения резко сокращает число растений в ценозах. Автором установлено, что в высокотравном луговом сообществе образуется наибольшее число семян на одно растение (132,7 шт.), при этом зафиксировано до 18% особей, имеющих по 3 цветоносных побега, тогда как в остальных ценозах намного меньше. К тому же зафиксировано в том же ценозе по 6,2 цветка на одно соцветие, и 11,5 цветков на одну особь, затем число семян на плод составило 12,7 шт, на побег – 75,2 шт. Приведенные показатели семенной продуктивности в данном сообществе являются наиболее высокими, по сравнению с такими же показателями из других изученных им сообществ. В результате наблюдений автором выявлено, что корреляция существует между относительным числом генеративных особей и средним числом семян в плоде, что связано с жизненным состоянием растения в данных условиях. Однако прямой корреляции между составом популяций и средней мощностью особей им не выявлено.

Семенная продуктивность у *A. narcissiflorum* определена И.В. Вайнагий (1974) в природных ценопопуляциях Украинских Карпат. По результатам

исследований в среднем на одно растение в альпийском поясе насчитывается 1,17 побегов, из которых на один побег приходится 3,82 соплодия, а на особь – 4,47 соплодий. На один плод из ста насчитывается 21,70 семян, из которых образуется 13,75 полноценных семян, при этом процент семенификации составляет 63,36%. Всего на одно растение приходится 97 семязачатков, из которых образуется 61,46 семян. Автором также определена всхожесть и энергия прорастания семян в зависимости от условий температуры и влажности в период хранения. В результате опыта по лабораторной всхожести семян, длительностью до 500 дней, отмечено, что первые проростки появились спустя 50 дней после посева семян и к моменту его окончания лабораторная всхожесть семян составила 23%. Изучалась также возможность стимулирования прорастания семян низкими положительными температурами, при этом низкий процент всхожести семян (2–4%) выявлен в условиях холодильной камеры. В целом для вида отмечено стимулирующее влияние низких положительных температур на всхожесть семян *A. narcissiflorum*.

На Урале Р.А. Вернигором изучена динамика семенной продуктивности и всхожесть семян в верхних поясах г. Косьвинский камень и г. Б. Иремель для *A. biarmiense*. В течении трех лет наблюдений с 1977–1979 гг. число цветоносов на побег составило от 4,3 до 5,1 шт., но показатели семенной продуктивности в целом оказались низкими. Так число семязачатков на один цветонос варьировало от 6,6 до 26,7 шт., а число семян – от 2,7 до 18,7 шт. Процент семенификации составил 40–84%. На ряду с полученными результатами указанных ранее авторов, им выявлена тесная связь между количеством семязачатков и числом семян на один цветоносный побег. Выявлено, что потенциальная и реальная семенная продуктивность зависят от климатических условий года вегетации. Высокие показатели семенной продуктивности отмечены в подгольцовом поясе г. Б. Иремель, а самые низкие – на вершине г. Косьвинский камень (на промежутке между горной тундрой и началом гольцовой пустыни). Также изучена всхожесть семян в пермского, для которых установлен продолжительный латентный период. Из всего числа посеянных семян в течении трех лет проросло от 30 до

64%, следовательно, слабое прорастание семян является стратегией вида в процессе выживания в суровых климатических условиях верхних поясов гор.

В Печоро-Илычском заповеднике И.А. Плотниковой (2009) также определены показатели семенной продуктивности в шести ценопопуляциях. Формирование высокого числа семян выявлено в горных лугах, где на один генеративный побег образуется от 19 до 25 семян, а для растения целиком этот показатель в среднем меняется от 195 до 278 семян. Высокое число семян также выявлено в горных тундрах (до 296 семян на растение), что обусловлено повышенным числом цветков и цветonoсных побегов на особь в данных местообитаниях.

По имеющимся литературным данным биология *A. biarmiense* на Урале и репродуктивная способность вида в условиях культуры изучалась Л.И. Томиловой (1976; 1982), М.С. Князевым в Ботаническом саду УрО РАН (Мамаев, Князев, 1995). Семенная продуктивность *A. crinitum* в условиях Заполярья при интродукции изучена Л.Л. Вирачевой (1983) в Полярно-альпийском ботаническом саду Кольского филиала АН СССР. Автором отмечено увеличение диаметра цветков в условиях культуры, а также высокий адаптационный потенциал последующих поколений растений. Помимо стандартных семенных показателей, получены данные по весу семян, длине зародыша и эндосперма семян. Так вес 1000 шт. семян составляет 5,2 г. Соотношение длины зародыша к длине эндосперма составляет до 31%, при этом зародыш имеет длину до 0,93 мм, а эндосперм – до 2,99 мм. В процессе наблюдения за лабораторной всхожестью семян, выявлено, что низкие положительные температуры от 0 до +5°C являются наиболее оптимальными в период проращивания семян, так как исключительно в таких условиях всходы появились на 94 день после посева и в течении 210 дней всхожесть семян составила 84%. При комнатной температуре происходило заплесневение и загнивание большей части семян.

1.3 Общая характеристика вида и его биологические особенности

Anemonastrum biarmiense – короткокорневищное многолетнее растение. Корневище укороченное, вертикальное или косо восходящее, утолщенное, покрытое волокнистыми остатками оснований черешков отмерших розеточных листьев. Розеточные листья развиваются одновременно с цветоносом, в числе 3–5 или более собранные в розетку, длинночерешковые, с пластинкой в очертании округло-почковидной, сверху почти голой, снизу покрытой рассеянными короткими волосками, рассеченной на три широко-ромбических 2–3-раздельных сегмента 2–5 см длиной и шириной, расположенных на хорошо развитых черешочках от 1,2 до 2 см длиной. Цветоносные стебли пазушные, прямостоячие, 15–65 см высотой, вместе с черешками розеточных листьев покрытые довольно густыми длинными прямыми горизонтально оттопыренными волосками. На стебле под соцветием имеется обертка (покрывало) из 4 мутовчатых, накрест супротивных сидячих листьев, на 2/3 раздельных, с 2–3-надрезанными на верхушке долями. Соцветие зонтиковидное, из 2–6 (8) цветков 1,8–3 см в диаметре, очень редко цветки одиночные. Цветоножки в начале цветения приблизительно равные по длине листьям обертки, позднее в несколько раз длиннее их, при плодах сильно удлинённые, покрытые негустыми тонкими курчавыми волосками. Листочки околоцветника в числе 5–6 шт., белые, эллиптические или обратнойцевидные, с обеих сторон голые. Плод ветреника – апокарпный многоорешек – состоит из нескольких односемянных невскрывающихся плодиков (орешков), кожистый околоплодник которых, образованный стенкой завязи, обычно плотно прилегает к семени. Орешки голые, очень редко – жестковолосистые, заметно приплюснутые с боков, имеющие крыловидные выступы перикарпа, саблевидный стилодий. Эндокарп всегда однослойный; мезокарп сложен большей частью склерифицированной паренхимой, клетки которой отличаются утолщенными оболочками. Орешки около 7 мм длиной. Цветет в мае-июне. Размножается семенами (Стародубцев, 1991; Флора Сибири, 1993; Эндемичные растения, 2013).

Согласно классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (1959, 1962), *A. biarmiense* является розеточным короткокорневищным травянистым поликарпиком с моноподиальным нарастанием осевого побега. По биоморфотипу, определенному Ю.А. Бобровым и др. (2019) вид является кистекокорневым травянистым поликарпиком. Для него характерно раннее отмирание главного корня и формирование коротких вертикальных или восходящих корневищ, развивающих мочковатую систему ветвящихся придаточных корней. Снаружи корневища покрыты волокнистым чехлом из остатков черешков отмерших прикорневых листьев.

Ветреник пермский – типичное высокогорное растение, у которого в ходе эволюции сформировался ряд адаптационных черт к экстремальным условиям произрастания в «гипердинамичных средах» (укороченный вегетационный сезон, перепады температур с летними заморозками и морозность, обедненные маломощные почвы, интенсивная инсоляция, ветер). Комплекс адаптаций включает наличие компактной жизненной формы, миниатюризацию, отсутствие специализированного защитного покрова почек возобновления и их раннего формирования, геофитизацию, ксерофитизацию и психроморфность, раннее подснежное развитие, временный покой. Подобный комплекс особенностей растений, способствующий увеличению устойчивости их к неблагоприятным факторам среды, отнесен И.В. Волковым к пассивному (Мирославов, 1994; Волков, 2006). Далее приведена краткая характеристика адаптаций.

Рассматривая жизненную форму в. пермского следует отметить, что приспособительное значение розеткообразования было подробно изучено в работе Т.И. Серебряковой (1971). Благодаря розеточной жизненной форме у растений повышается выносливость при воздействии лимитирующих факторов обычных для условий открытых сухих или холодных местообитаний. Преобладание видов с розеточной и полурозеточной побеговыми системами характерно для высокогорий Урала (Горчаковский, 1975), Алтая (Волков, 2006), Кавказа (Нахуцришвили, 1974). Образование плотно собранной розетки листьев, иначе «закрытой» жизненной формы, расположенной близко к поверхности

почвы, способствует сохранению гомеостаза, своей наносреды в экстремальных условиях произрастания (Волков, 2007). Ежегодное моноподиальное нарастание ветреника, с сохранением верхушечной почки, позволяет виду рано зацвести. Т. е. наблюдается раннее подснежное развитие, при котором рост цветочных побегов происходит одновременно с появлением розеточных листьев. Такое явление обусловлено обособлением заложенных соцветий в почках возобновления в период их увеличения со второй половины лета до осени. Подобное поведение характерно для большинства ранневесенних растений, и ветрениц в том числе (Трофимов, 1939; 1954). После таяния снега рост побегов переходит в активную фазу. Перечисленные особенности повышают энергетические ресурсы вида путем увеличения фотосинтезирующей активности в укороченном вегетационном ритме.

К анатомо-морфологическим адаптациям, обеспечивающие существование вида в условиях аридного и морозного климата горного пояса относится защитный восковой покров эпидермиса. *A. biarmiense* характеризуется наличием слоя кутикулы на поверхности всех органов, воздухоносных полостей и межклетников в паренхиме первичной коры стебля и мезофилле листьев, а также крахмала и жироподобных веществ, повышающих морозоустойчивость зимующих органов растений (Минеева, 1985). Происходит изменение анатомо-морфологических признаков в сторону ксерофитизации от влажных местообитаний к сухим, путем увеличения слоя кутикулы и количества устьиц верхнего и нижнего эпидермиса, а также увеличения слоя столбчатой паренхимы и уменьшения губчатой. Опушение стебля и листовых пластинок становится гуще и длиннее (Вернигор, 1981).

Миниатюризация растений наблюдается во всех исследованных местообитаниях горно-тундрового пояса Южного Урала. Подобная приспособительная реакция возникла у растений в ходе эволюции в суровых местообитаниях, позволяя таким образом поддерживать обмен веществ на оптимальном уровне. Если в лесном поясе, преимущественно в луговых ценозах габитус растений может достигать 80 см в высоту, то в тундровых ценозах как

правило высота растений не превышает 20 см (Большой Нургуш) и 30 см (Большой Иремель), 20–50 см (хр. Машак). Также миниатюризацией обусловлены размеры листьев (сегменты), не превышающие 5 и 8 см в длину и ширину в горно-тундровом поясе. Таким образом с увеличением высоты происходит уменьшение площади листовой поверхности, числа розеточных листьев в розетке и биомассы растений.

К особенностям развития ветреника пермского в горах относится ранее закладывание почек возобновления в начале вегетационного периода. Подобное явление наблюдается у ряда высокогорных растений (Серебряков, 1964; Хохлова, 2000). При этом почки дифференцированы на листовые и цветочные зачатки и лишены специализированных почечных чешуй (Вернигор, 1981; Минеева, 1985). Почки возобновления защищены чехлом из остатков прошлогодних листьев и отсутствие защитных покровов у альпийских растений обусловлено превращением их в ассимиляционный аппарат, который помогает продлить фазу фотосинтеза в условиях короткого вегетационного периода (Серебряков, 1964).

Для ветреника пермского характерна мощная разветвленная корневая система, представляющая стеблекорень, от которого отходят боковые и придаточные корни до трех порядков ветвления. В целом радиус распространения корневой системы достигает 45 см почвенного горизонта (Минеева, 1985). При этом наблюдается склонность к геофитизации, выраженная втягивающим действием контрактильных корней стеблекорня в почву, способствующая дополнительной защите почек возобновления от вымерзания. Подобная тенденция отмечена для большинства высокогорных растений (Волков, 2006).

Одной из важнейших адаптаций, направленных на перенесение неблагоприятных условий в пассивном состоянии, является вторичный или временный покой (Работнов, 1950). Чаще всего в покоящемся состоянии пребывают семена ветреника под слоем почвы, развивая корешок, а семядоли появляются на поверхность в следующем году. Редко растения пребывают в состоянии вторичного покоя в виде жизнеспособных корневищ, лишенных облиственной розетки.

ГЛАВА II ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА, СБОР МАТЕРИАЛА И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Природные условия района исследований

Для высокогорных поясов Урала характерен суровый климат с продолжительной морозной зимой, коротким прохладным летом, сильными ветрами, довольно обильными атмосферными осадками, высокой влажностью воздуха и резкими колебаниями температуры в период вегетации. Южный Урал расположен в области с более мягким и теплым климатом по сравнению с другими округами ботанико-географической провинции Урала, вследствие этого увеличен вегетационный период растений (Горчаковский, 1966).

Согласно схеме физико-географического районирования (Кадильников, 1964; 1966) на Южном Урале обследованы две подпровинции горно-лесной провинции: Центральная (Уфимско-Бельская) подпровинция, к которой относятся Таганайско-Ямантауский гольцово-таежный округ (массив Б. Иремель, Б. Нургуш, г. Уван, хр. Таганай, Б. и М. Москаль, Зигальга, Машак, Нары, Нараташ), Инзерско-Масимский лугово-лесной увалисто-хребтовый округ с Караташско-Юрматауским (хребты Белятур, Юша) и Баштауским районом (г. Б. Шатак); Восточная (Прибельско-Уралтауская) подпровинция, Приверхнебельский лугово-лесной хребтово-увалистый округ с Тирлянско-Сюрюнзякским районом (хр. Ялангас, хр. Золотые шишки), Прибельско-Кракинский лугово-лесной сопочно-хребтово-увалистый округ с Кракинским районом (хр. Крака), Уралтауский лесной хребтово-сопочно-грядовой округ с Северо-Уралтауским районом (хр. Урал-тау). Далее приводится характеристика районов исследований.

Таганайско-Ямантауский округ включает Машакско-Ямантауский и Иремельско-Авалякский районы, образующие наиболее высокую часть среднегорий ЮУ (массивы Б. Ямантау и Б. Иремель, хр. Нургуш, хр. Машак). Хребты сложены кварцитами, межгорные понижения – сланцами и доломитами. В растительности выделяются три пояса– горно-таежный, подгольцовый и горно-тундровый. В нижней части подгольцового пояса господствуют высокотравные

луга, осоково-пушициевые и моховые болота, в верхней части еловые и можжевельниковые стланики с травяно-моховым покровом. Выше 1300 м над ур.м. начинается гольцовый пояс с террасами и вершинами, к которым приурочены горные тундры. Под горно-тундровой растительностью распространены горно-тундровые почвы, подразделяющиеся на торфянисто-перегнойные и дерновые перегнойные подтипы. Первые имеют под слоем мхов и лишайников торфянисто-перегнойный горизонт, под которым залегает минеральный горизонт (мелкозем), переходящий в толщу каменистого материала. Вторые развиваются под травянистой тундровой растительностью, под которой залегает дерново-перегнойный горизонт (Почвы Башкортостана, 1995). В подгольцовых редколесьях и лугах распространены горно-луговые альпийские дерновые и субальпийские типичные почвы со слабодифференцированным почвенным профилем, формирующиеся на суглинистом сильнощебнистом элювии. Под субальпийским редколесьем формируются горные лесо-луговые или лугово-лесные почвы. Также встречаются горно-лесные бурые кислые, горно-лесные дерново-подзолистые почвы. В составе растительности преобладают горно-таежные пихтово-еловые леса. Среднемесячные температуры июля и января соответственно $+17^{\circ}\text{C}$ и $-15,8^{\circ}\text{C}$.

Баштауский район *Инзерско-Масимского* округа отличается от остальных районов данного округа по высоте среднегорного рельефа (1200 м над ур.м.). В округ также входит Караташско-Юрматауский район. В сложении горных пород участвуют сланцы, кварцевые и аркозовые песчаники, конгломераты, алевролиты, аргиллиты, известняки и доломиты. Климат более континентальный. Среднегодовая температура воздуха на вершинах высоких хребтов колеблется от 1°C до $-0,5^{\circ}\text{C}$. В связи с расчлененностью рельефа почвенный покров пестрый. На хребтах развиты светло-серые лесные, серые и маломощные горные почвы. В связи с нарастанием континентальности климата почвы межгорных понижений более богаты гумусом. В растительном покрове преобладают березовые, осиновые и сосновые леса, роль последних значительна.

Приверхнебельский округ характеризуется значительным развитием открытых пространств с черноземами, сочетающихся с осиновыми и березовыми лесами на серых и светло-серых лесных почвах. Рельеф сопочно-хребтовый средне-и-низкогорный, развитый на метаморфических, изверженных и различных осадочных слабометаморфизованных и неметаморфизованных породах. Вершинная поверхность гряд волнистая, обычно осложнена останцами коренных пород в виде столбов, пирамид и зубьев высотой до 10 м. Над прилегающими депрессиями гряды приподняты от 5–100 м до 150–250 м. Климат более континентальный в сравнении с западными подпровинциями, в основном умеренно-теплый и достаточно влажный. Среднегодовая температура от +1 до -1°C, а годовая сумма осадков от 550 мм на западе до 426 мм на востоке. Почвенно-растительный покров представлен светлохвойными и березовыми лесами на подзолистых и светло-серых лесных почвах. Тирлянско-Сюрюньзякский район отличается преобладанием низких горных хребтов меридионального простирания и приподнятых сопочных массивов с участками елово-пихтовых лесов, березового криволесья и горных лугов. В межгорных депрессиях значительное место занимают болота.

Прибельско-Кракинский округ охватывает среднюю часть Верхнего Прибелья с горами Крака. Кракинское поднятие лежит в основе системы гор Крака, представляющих собою три приподнятых плосковерхих массива с крутыми склонами, разделенных многочисленными глубокими долинами и пониженными увалистыми пространствами. Каждый массив системой мелких долин и распадков расчленен на веерообразно расходящиеся отроги, осложненные эрозионными цирками. Климат округа умеренно-теплый, достаточно влажный, континентальный, с ярко выраженными температурными инверсиями в депрессиях. Сумма температур за период со среднесуточными температурами выше 10°C составляет 1600–1800°C. Почвенный покров пестрый, что обусловлено разнообразием пород и расчлененностью рельефа. По северным склонам увалов распространены в основном серые и светло-серые лесные почвы. На крутых склонах южной экспозиции развиты маломощные черноземовидные

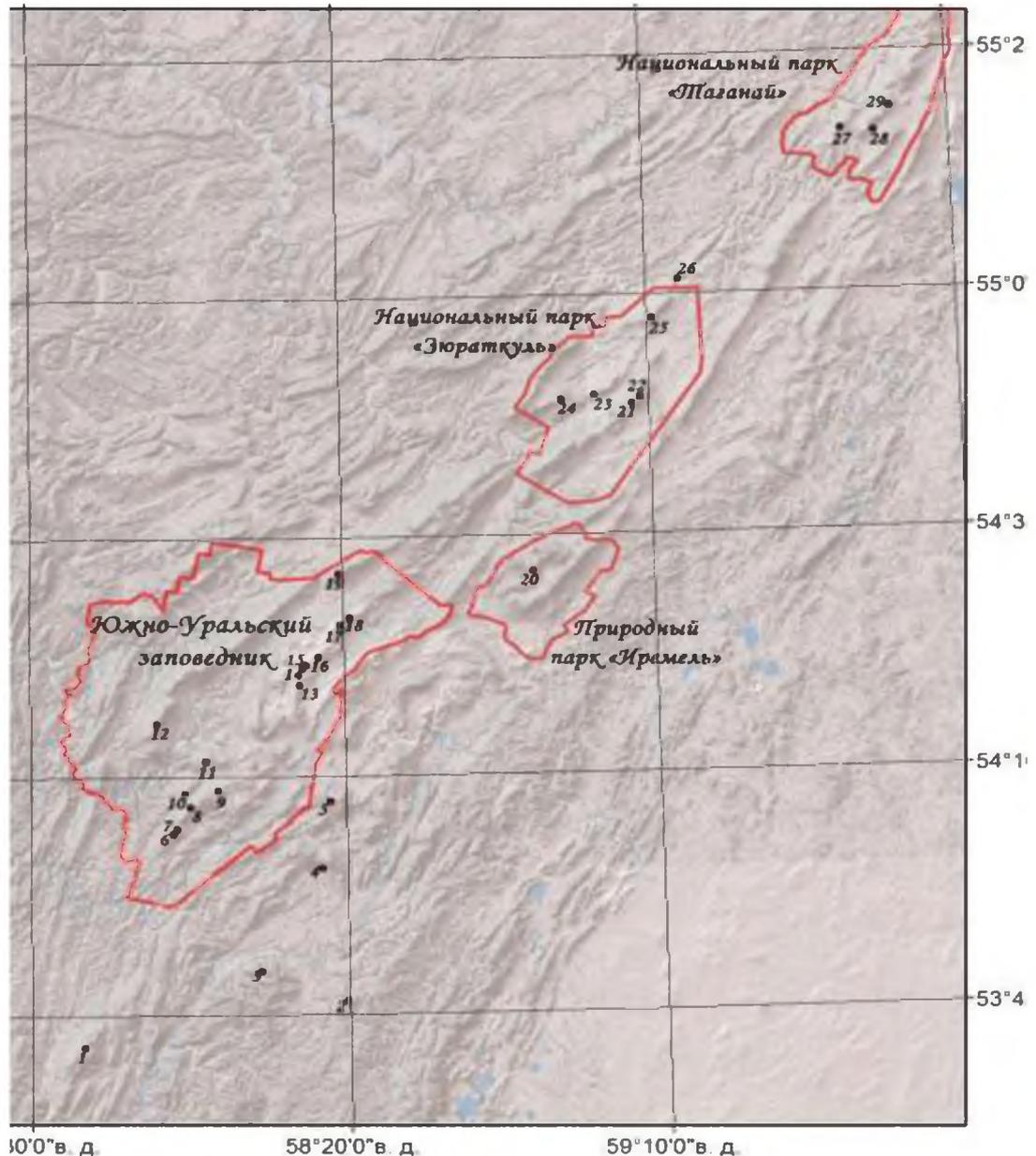
почвы. К пологим склонам, покрытым делювием, и надпойменным террасам приурочены оподзоленные черноземы, темносерые лесные и вторично одернованные серые лесные почвы. Растительный покров округа составляют светлохвойные и мелколиственные леса, перемежающиеся со степями и лугами, т. е. он имеет типично лесостепной характер.

Уралтауский округ соответствует хребту Урал-Тау. Характеризуется сильной залесенностью, преобладанием сосновых и сосново-березовых лесов на подзолистых, светло-серых лесных и маломощных грубоскелетных почвах. Хребет Урал-Тау представляет собой систему параллельных гряд, увалов и сопок. Крутосклонные гряды приурочены к конгломератам, кварцитам и кварцевым сланцам. Обрывистые склоны развиты в поперечных долинах, где реки делают крутые излучины и подрезают высокие междуречья. Климат умеренно-теплый хорошо увлажненный. Сумма температур за период со среднесуточными температурами выше 10°C составляет от 1600 до 1800°C. Среднеиюльская температура – 15–17°C тепла, среднеянварская – 15–17°C мороза. Почвенный покров округа образуют дерново-подзолистые, горные дерново-подзолистые и светло-серые лесные почвы. На крутых склонах – маломощные грубоскелетные почвы, а по нижним частям пологих склонов – черноземы. В растительном покрове доминируют сосновые и березовые леса, перемежающиеся с луговыми полянами.

2.2 Сбор материала и методы исследований

Исследования природных ценопопуляций проводилось с 2015 по 2018 гг. в горной области Южного Урала, на территориях Южно-Уральского государственного природного заповедника (Республика Башкортостан), Природного парка «Иремель» и Национальных парков «Зюраткуль» и «Таганай» (Челябинская область), а также в приграничных областях в пределах указанной природной зоны. Изучение популяционных характеристик и биологических особенностей *A. biarmiense* проводилось в 29 локалитетах вида, в общей

сложности на 870 пробных площадях. Названия ценопопуляциям давались согласно горным возвышенностям, на которых расположены популяции или населенному пункту, объекту в национальном парке, к которому популяции примыкают (рисунок 2). Координаты местообитаний популяций приведены в десятичном формате в системе WGS-84.



Примечание: 1 – Б. Шатак; 2 – Арвяк-рязь; 3 – Крака; 4 – Золотые шишки; 5 – Ялангас; 6 – Дунан-сунган; 7 – Дунан-сунган с-в; 8 – Юша; 9 – Василевские поляны; 10 – Белятур; 11 – Нараташ; 12 – Казабиль; 13 – Условно Угловая (хр. Машак); 14 – Безымьянная (хр. Машак); 15 – Именинная (хр. Машак); 16 – седловина хр. Машак; 17 – Плечо г. Медвежьей; 18 – г. Медвежья; 19 – Б. Шелом; 20 – Б. Иремель; 21 – Б. Нургуш 2; 22 – Б. Нургуш; 23 – Москаль; 24 – Уван; 25 – Зюраткуль; 26 – Магнитка; 27 – Черная скала; 28 – Гремучий ключ; 29 – Круглица.

Рисунок 2 – Схема расположения ценопопуляций *Anemonastrum biarmense* на территории Южного Урала

Для анализа фитоценотической приуроченности сообществ с участием *Anemonastrum biarmense* были использованы собственные материалы и опубликованные данные (Ишбирдин и др., 1996; Мартыненко и др., 2003, 2005, Флора и растительность..., 2008; Широких и др., 2010, 2012, 2018; Ямалов и др., 2012; Кунафин, 2014). Для оценки экологии вида задействовано 350 геоботанических описания, из них 283 – из базы данных лаборатории геоботаники и растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН (Martynenko et al., 2012), а также 67 собственных описаний автора за период 2015–2018 гг., выполненных в пределах Южно-Уральского заповедника, национальных парков «Зюраткуль» и «Таганай», природного парка «Иремель», и в приграничных с ними областях. Описания площадок и дальнейшая их обработка выполнялись по методике Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1978; Миркин и др., 2000). Участие вида в растительном покрове оценивалось по шкале Браун-Бланке: г – вид встречен единично; + – имеет проективное покрытие до 1 %; 1 – от 1 до 5 %; 2a – от 5 до 15 %; 2b – от 15 до 25 %; 3 – от 25 до 50 %; 4 – от 50 до 75 %; 5 – выше 75 %.

Для обработки материалов использовались база данных TURBOVEG (Hennekens, 1995) и программа JUICE (Tichý et al., 2011). Номенклатура синтаксонов приведена в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Weber et al., 2000; Вебер и др., 2005). Ординация растительных сообществ выполнена DCA-методом, реализованным в приложении CANOCO (Ter Braak, Smilauer, 2002). Для оценки экологических параметров местообитаний применена откорректированная для Южно-Уральского региона шкала Д.Н. Цыганова (Широких, Зверев, 2012). Подсчет средневзвешенных значений экологических переменных проводился в интегрированной геоботанической системе IBIS (2007). Названия растений даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (Черепанов, 1995).

Онтогенетическую структуру ценопопуляций вида в разных экотопах изучали методом трансект (Ценопопуляции, 1988). Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывалось 30 пробных площадок размером 1 м². Порядок заложения

(линейный или шахматный) и шаг трансекты (1–5 м) зависели от площади, занимаемой конкретной ЦП. Определялись ведущие популяционные характеристики: общая и эффективная плотность особей, возрастной состав. При выделении возрастных состояний и изучения особенностей онтогенеза использовали методические принципы и подходы, изложенные в работах Т.А. Работнова (1950), И.Г. Серебрякова (1964б), Ценопопуляции... (1988), Л.А. Жуковой (1995), Л.Г. Наумовой, Ю.А. Злобина (2009), М.В. Маркова (2012). Согласно стандартным критериям учитывались следующие возрастные состояния: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), средние генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (ss) и сенильные (s). На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП по общепринятой методике (Уранов, 1975; Ценопопуляции, 1976; 1988).

Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций применяли следующие демографические показатели: индекс восстановления (I_B) (Жукова, 1995), индекс старения (I_c) (Глотов, 1998). Для оценки состояния ЦП был применен критерий «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001), основанный на совместном использовании индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω). При изучении динамики возрастных состояний, в каждой ценопопуляции ежегодно на 1 м² подсчитывали число особей всех возрастных групп. Всего таких площадок в каждой ценопопуляции закладывалось 30, расположенных в случайном порядке.

Изучение морфометрии в природных условиях проводилось согласно методу В.Н. Голубева (1962) на 25 среднегенеративных особях во всех ценопопуляциях *A. biarmiense*, общий объем выборки 725 особей. Наблюдения и измерения проводились в фазе цветения, при этом учитывались следующие параметры: N_g – число цветоносных побегов на одно растение, шт.; H – высота цветоносного побега, см; D – диаметр стебля, см; Nl – число розеточных листьев в розетке, шт.; Ll – длина листового сегмента, см; Sl – ширина листового сегмента, см; Lp –

длина черешка розеточного листа, см; L_i – длина цветоножки, см; N_{fl} – количество цветков в соцветии, шт.; D_{fl} – диаметр цветка, см.

Методика оценки виталитетного состава была основана на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовались средневозрастные генеративные растения, которые вносят наибольший вклад в самоподдержание ценопопуляции. Предварительно были проведены факторный и корреляционный анализы, которые позволили выделить среди биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков. Для обработки полученных данных были составлены виталитетные спектры, отражающие соотношения растений высшего (*a*), промежуточного (*b*) и низшего (*c*) классов виталитета (Злобин, 1989), а также определен индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы: процветающие, равновесные, депрессивные.

Статический анализ провели в MS Excel 2007 при помощи пакета статистических программ Statistica 6.0 с использованием стандартных показателей (Доспехов, 1985; Зайцев, 1984). При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения и их ошибки ($M \pm m$), среднеквадратичное отклонение σ , коэффициент вариации ($C_v, \%$) (Зайцев, 1990; Лакин, 1990). Общую межпопуляционную и внутривидовую изменчивость морфометрических параметров растений оценивали по абсолютным средним значениям изучаемых признаков и значениям коэффициента вариации ($C_v, \%$) с учетом эмпирической шкалы изменчивости С. А. Мамаева (1975): очень низкая – меньше 7 %, низкая – 8–12, средняя – 13–20, повышенная – 21–30, высокая – 31–40, очень высокая – больше 40 %.

Многомерный анализ проводили в программе Statistica 6,0 (Кулаичев, 1996; Халафян, 2008). В кластерном анализе в качестве меры различия выборок использовали евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу «одиночной связи» (Песенко, 1982), при котором объединяются два наиболее близких объекта, имеющие максимальную меру сходства. В процессе

дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию – расстояние Махаланобиса (Песенко, 1982).

Оценка влияния комплекса экологических факторов (особенностей экотопов и погодных условий года вегетации) была проведена с использованием двухфакторного дисперсионного анализа MS Excel 2007. Уровень факторизации (сила влияния факторов) для морфометрических параметров растений оценивался по Снедекору (Лакин, 1990).

Семенную продуктивность определяли по общепринятой методике (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974; Левина, 1981). Учитывали число семян и семязачатков в соплодии на особь, измеряли длину и ширину, вес семени. Путем пересчета определяли реальную (среднее число семян в соплодии) и потенциальную (среднее число семязачатков) продуктивность, коэффициент продуктивности (отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной).

2.3 Метеорологическая характеристика вегетационных сезонов 2015-18 гг.

На основании показаний термохронов (устройство 21A3EF2D0000008F DS1921G-F5: от -40°C до $+85^{\circ}\text{C}/0.5^{\circ}\text{C}$), установленных на территории Южно-Уральского заповедника в высокогорной части, составлен и приведен график данных по минимальной температуре с мая по июль 2015–2018 гг. (рисунок 3).

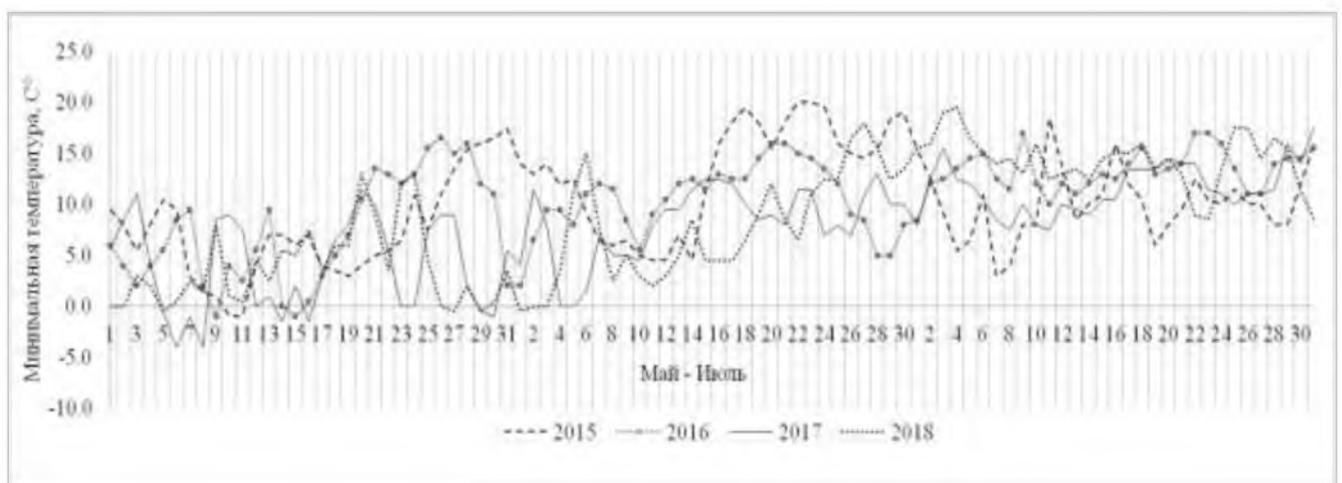


Рисунок 3 – Показания минимальных температур в период вегетации *Anemonastrum biarmienne* в Южно-Уральском заповеднике с 2015 по 2018 гг.

Влияние погодных условий на раннецветущие растения сильнее отражается в период их активного роста и цветения, преимущественно в мае-июне. Опираясь на полученные цифры, следует указать, что из совокупности дней с заморозком, наибольшее их число отмечено для 2017 г. (9 дней), и не отмечено вовсе для 2015 г. Из совокупности дней с осадками, выпавших за время вегетационного сезона, дождливыми являются 2017 г. (70 дней), 2015 г. (68 дней), 2018 г. (67 дней). Меньше всего осадков отмечено для 2016 г. (55 дней). Из совокупности дней с температурой от 15 до 30°C, наиболее теплым является 2016 г. (124 дня), наименее теплыми остальные года.

Таблица 1 – Метеорологическая характеристика вегетационных сезонов

Год	Окончание весны				Лето			
	Месяцы (дни)	Число дней			Месяцы (дни)	Число дней		
		с заморозком	осадками	$t_{\max} > 15^{\circ}\text{C}$		с $t_{\max}^0 > 25^{\circ}$	с $t_{\max}^0 > 30^{\circ}$	с осадками
1	2	3	4	5	6	7	8	9
2015	Май (1-28)	-	17	нет данных	Май (29-31)	3	3	2
					Июнь	21	16	15
					Июль	10	-	22
					Август (1-23)	8	-	12
	Всего	-	17	-	Всего	42	19	51
2016	Май (1-19)	6	15	6	Май (20-31)	8	1	3
					Июнь	17	4	15
					Июль	28	8	14
					Август (1-29)	27	25	8
	Всего	6	15	6	Всего	80	38	40
2017	Май	8	16	17	Июнь (3-30)	6	-	13
	Июнь (1-12)	1	9	9	Июль	11	3	23
					Август	15	4	7
					Сентябрь (1-7)	4	1	2
	Всего	9	25	26	Всего	36	8	45
2018	Май	7	22	16	Июнь (19-30)	7	1	6
	Июнь (1-18)	-	11	14	Июль	21	7	12
					Август (1-26)	9	-	16
	Всего	7	33	30	Всего	37	8	34

ГЛАВА III ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ЭКОЛОГИЯ

ANEMONASTRUM BLARMIENSE

Разделение поясов растительности приведено согласно высотному подразделению гор Урала П.Л. Горчаковским (1966). В лесном поясе расположено 13 ценопопуляций (Арвяк-рязь, Крака, Золотые шишки, Дунан-сунган, Дунан-сунган с-в, Юша, Василевские поляны, Ялангас, Белятур, Москаль, Магнитка, Черная скала, Гремучий ключ), не превышающие отметку 1100 м над ур. м., примерно до верхней границы леса. Выше указанных отметок следует подгольцовый пояс, который включает 10 ценопопуляций, (Б. Шатак, Нараташ, Казабиль, седловина Машак, плечо г. Медвежьей, Б. Шелом, Б. Нургуш 2, Уван, Зюраткуль, Круглица), расположенные выше верхнего предела горно-лесного пояса среди елового паркового редколесья, в подгольцовом мезофильном лугу или можжевельникового стланника. К горно-тундровому поясу отнесено 6 популяций, расположенные на высоте от 1300 м над у.м. и выше, это ряд пиков хребта Машак – г. Медвежья, Условно-угловая (1363), Именинная (1333,6), Безымянная, а также горные массивы Б. Иремель и Б. Нургуш. Большинство ценопопуляций (Дунан-сунган, Юша, Белятур, Василевские поляны, Нараташ, Казабиль, седловина Машак, склон г. Медвежьей, Б. Шелом, г. Медвежья, 1363, 1333,6, Безымянная) находятся на охраняемой территории ЮУГПЗ, где строго соблюдается заповедный режим, поэтому влияние рекреационной деятельности в них исключено. ЦП Арвяк-рязь, Крака, Золотые шишки, Ялангас, Магнитка, Б. Шатак испытывают рекреационную нагрузку, в связи с близким расположением к населенным пунктам Рысакаево, Уткалево, Серменево, Отнурок, Белорецк, Магнитка, Исмакаево, Авзян. ЦП Москаль, Черная скала, Гремучий ключ, Б. Нургуш 2, Уван, Зюраткуль, Круглица расположены в центре национальных парков, вдоль популярных туристических маршрутов, поэтому указанные ценопопуляции также испытывают ощутимое антропогенное влияние (Назаренко, 2009).

3.1 Общая характеристика изученных ценопопуляций

Характеристика местообитаний ценопопуляций *A. biarmiense* приведена по результатам проведенных исследований.

ЦП Большой Шатак имеет привязку к наиболее высокой части хр. Баштау на отметке 1119 м над ур. м. с координатами с.ш. 53,69593, в.д. 57,63745. Экспозиция южная, с уклоном 20°. Площадь описания составляет 50 м². Растительность распределена пятнами не равномерно по всему описываемому участку, поскольку выражена каменистость до 90%. Значительную часть растительности образуют мхи и лишайники с общим покрытием до 40% – *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Dicranum scoparium* Hedw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. Кустарниковый ярус хорошо выражен и представлен *Juniperus sibirica* Burgsd. Травяной ярус с высоким обилием образуют *Anemonastrum biarmiense*, *Festuca ovina* L., *Gypsophila uralensis* Less., *Vaccinium myrtillus* L., *Aster alpinus* L., *Campanula rotundifolia* L., *Aconogonon alpinum* (All.) Schur. Высота травостоя не превышает 50 см., ОПП составляет 60–70%. На участке произрастают петрофитно-степные виды, такие, как *Aconitum nemorosum* Vieb. ex Reichenb., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., при этом верхняя граница леса примыкает к вершине.

ЦП Арвяк–рязь произрастает у подножья самого высокого пика хр. Уралтау на высоте 1013 м над ур. м. Основную часть растительности образуют петрофитно-степные виды, разрастающиеся среди обломочных камней. Координаты: с.ш. 53,77351, в.д. 58,32701. Площадь описания составляет 50 м². Высота травяного яруса не превышает 70 см, ОПП составляет 80–90%. Каменистость не превышает 40%. Кустарниковый ярус образует *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszcz.) Klaskova. Мохово-лишайниковый ярус слабо выражен и его покрытие составляет до 30%. Травяной ярус с высоким обилием образуют виды – *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *Sedum hybridum* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Festuca valesiaca* Gaudin. Со средним обилием встречаются – *Viscaria viscosa* (Scop.) Aschers., *Veronica spicata* L., *Helictotrichon*

desertorum (Less.) Nevski, *Silene baschkirorum* Janisch., *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Cerastium arvense* L. и др.

ЦП Крака произрастает на выровненном, выжженном участке лиственнично-березового леса южной экспозиции, расположенном на северном отроге хр. Северный Крака с отметкой 975 м над ур. м. Координаты: с.ш. 53,82738, в.д. 58,10391. Площадь описания составляет 50 м². Травостой разреженный под пологом леса. ОПП травяного яруса составляет 60%. Сомкнутость крон – 0,6. Средняя высота трав – 70 см. Древесный ярус образуют *Larix archangelica* Laws., *Betula pendula* Roth. Кустарниковый ярус образуют *Caragana frutex* (L.) С. Koch., *Rubus idaeus* L., также присутствует кустарничковый ярус с высоким обилием из *Vaccinium myrtillus* L., *Rubus saxatilis* L. Травяной ярус с высоким обилием образуют виды – *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Anemonastrum biarmiense*. Со средним обилием встречаются виды – *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem., *Aconogonon alpinum* и др.

ЦП Ялангас занимает склон юго-западной экспозиции в верхней части одноименного хребта у подножия одного из его пиков на высоте 1045 м над ур. м. с координатами с.ш. 54,12343, в.д. 58,28998. Основным типом растительного сообщества является горный высокотравный луг с присутствием в сообществе опушечных видов. ОПП травяного яруса варьирует от 70 до 100%. Высота травостоя составляет 90–160 см. Основную долю травостоя составляют – *Anemonastrum biarmiense*, *Dianthus superbis* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Hieracium albocostatum* Norrl. ex Juxip, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Thalictrum simplex* L., *Aconogonon alpinum*, *Carex pallescens* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Angelica sylvestris* L., *Origanum vulgare* L., *Alchemilla aggr.*, *Tragopogon orientalis* L., *Silene nutans* L. Кустарниковый ярус представлен *Chamaecytisus ruthenicus*, его ОПП составляет 20%.

ЦП Золотые шишки расположена в средней части склона южной экспозиции одноименного хребта на опушке сосново-черничного леса, вдоль линии квартальной просеки. Имеет отметку на высоте 681 м над ур. м. и

координаты с.ш. 54,05581, в.д. 58,26731. В состав растительного покрова входят лесные, опушечные и луговые виды. Проективное покрытие трав составляет 60%. Травяной ярус образуют *Anemonastrum biarmiense*, *Calamagrostis arundinacea*, *Agrostis tenuis* Sibth., *Adenophora lilifolia* (L.) A. AD., *Melampyrum pratense* L., *Hypericum maculatum* Crantz. Кустарниковый ярус представлен *Chamaecytisus ruthenicus*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* L. На долю последних приходится 70% обилия. Имеется развитый моховый ярус представленный *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., его ОПП составляет 90%.

ЦП Дунан-сунган находится в привершинной части склона с южной стороны, на одноименной горной оконечности, примыкающей к хр. Юша с юга. ЦП произрастает в разнотравном луговом сообществе на высоте 943 м над ур.м. с участием петрофитно-степной растительности. Координаты с.ш. 54,06863, в.д. 57,87681. Имеется уклон местообитания до 20°. Площадь описания составляет 100 м². В составе сообщества единично произрастают *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula*. ОПП травяного яруса составляет 85%, средняя и максимальная высота травостоя составляет 45–90 см. Доминируют виды: *Potentilla erecta*, *Pulsatilla patens*, *Trollius europaeus* L., *Anemonastrum biarmiense*. С менее высоким постоянством травяной ярус образуют виды – *Calamagrostis arundinaceae*, *Festuca austrouralensis* Kulikov, *Filipendula vulgaris* Moench, *Hieracium albocostatum*, *Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh. и т. д. ОПП кустарникового яруса составляет 15%, он представлен *Rosa majalis* Herrm. и *Chamaecytisus ruthenicus*.

ЦП Дунан-сунган северо-восточный расположена в северо-восточной средней части одноименной вершины хр. Юша. Растительность представлена разнотравно – злаковым сообществом горных лугов на отметке 895 м над ур. м. с координатами с.ш. 54,07613, в.д. 57,88524. Местами наблюдаются выходы грунтовых вод на поверхность. Уклон составляет 10°. ОПП травяного яруса составляет 90%. Травостой имеет высоту от 60 до 120 см. В растительном покрове доминируют *Anemonastrum biarmiense*, *Anthoxanthum odoratum* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. *Calamagrostis arundinacea*, *Potentilla erecta*, *Hieracium albocostatum*, *Trollius europaeus*, *Bupleurum longifolium* L., *Dactylorhiza fuchsia*

(Druce) Soo, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. Кустарниковый ярус представлен *Vaccinium myrtillus*, его ОПП составляет 60%.

ЦП Юша расположена в седловине хр. Юша, разделяющей вершины Каинтюбе и Торнаташ, в верхней части северо-западного склона с уклоном 25–30°. Ценопопуляция расположена на высоте 977 м над ур. м. с координатами с.ш. 54.1149, в.д. 57.9212. Площадь описания составляет 64 м², в которой присутствует древесный ярус, образованный редкостоящими деревьями *Pinus sylvestris*, *Larix archangelica*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia* L. ОПП травяного яруса варьирует в пределах 60–80%. Средняя и максимальная высота травостоя составляет 50–80 см. В составе сообщества доминируют *Potentilla erecta*, *Anemonastrum biarmiense*, *Aconogonon alpinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Trollius europaeus*. Со средним обилием произрастают *Sanguisorba officinalis*, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Lupinaster pentaphyllus* Moench, *Adenophora lilifolia*, *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer, *Hieracium albocostatum* и т.д. Кустарниковый ярус представлен *Vaccinium myrtillus* и *Chamaecytisus ruthenicus*. ОПП кустарникового яруса составляет 10–25%.

ЦП Василевские поляны занимает небольшую площадь горного высокоотравного луга на юго-восточном склоне хребта Юша. Площадь описания составляет 100 м² с отметкой 1020 м над ур. м. Координаты с.ш. 54,12341, в.д 57,95783. Имеется уклон до 10°. ОПП травяного яруса составляет 100%. Во время проведения измерений максимальная высота травостоя достигала от 50 до 80 см. Доминантами в травостое являются *Calamagrostis arundinacea*, *Aconogonon alpinum*, *Hieracium albocostatum*, *Vupleurum longifolium*, *Anemonastrum biarmiense*, *Crepis sibirica* L., *Potentilla erecta*, *Trollius europaeus*. В составе сообщества присутствуют *Veratrum lobelianum* Bernh., *Gymnadenia conopsea*, *Angelica sylvestris*. И др. Кустарниковый ярус представлен *Chamaecytisus ruthenicus*, *Vaccinium myrtillus*, его ОПП составляет 20–30%.

ЦП Белятур занимает верхнюю залесенную часть петрофитного склона одноименного хребта среди березово-лиственничного редколесья на высоте 967 м над ур.м. Склон южной экспозиции, с уклоном в 30°. Координаты: с.ш. 54,13842,

в.д. 57,90591. Площадь описания охватывает 56 м², на которой имеется разреженный полог деревьев. В составе 1-го яруса – *Betula pendula* и единично *Larix archangelica*, 2-го яруса – *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, подроста – *Picea obovata* Ledeb. Сомкнутость крон составляет 0,3–0,4. Травяной ярус составляют лесные, луговые и опушечные виды – *Bistorta major* S.F. Gray, *Origanum vulgare*, *Inula aspera* Poir., *Solidago virgaurea* L. и др.; частично присутствуют степные и петрофитные виды – *Filipendula vulgaris*, *Veronica spicata*, *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Tephroses integrifolia* (L.) Holub. ОПП меняется от 75 до 90%, высота растений 70–100 см. Каменистость почвы составляет 30–50%. Кустарниковый ярус представлен *Spiraea crenata* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (dom.), *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. Ex Blytt. ОПП кустарникового яруса варьирует от 45 до 90%. Мохово-лишайниковый ярус развит на камнях, его ОПП составляет 5–25%.

ЦП Нараташ расположена на вершине одноименного хребта, среди скальных осыпей в елово-березовом криволесье, на высоте 1162 м над ур. м. с координатами с.ш. 54.19451, в.д. 57.96252. Занимает склон южной экспозиции, с уклоном в 45°. Каменистость почвы составляет 90%. Древесный ярус состоит из *Betula czerepanovii* Orlova (h–2,5 m) и *Picea obovata* (h–3 m), на последнюю приходится основная доля деревьев. Сомкнутость крон варьирует от 0,4 до 0,6. Травяной ярус представлен тундроподобным растительным сообществом с участием петрофитных видов. ОПП травяного яруса составляет 40–50%, с относительной высотой травостоя 20–50 см. Он сложен такими видами, как *Anemonastrum biarmiense*, *Festuca igoschiniae* Tzvel., *Bistorta major*, *Aster alpinus*, *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *Campanula rotundifolia*, *Saussurea controversa* DC. Кустарники образуют два яруса, с ОПП в 70-90%. Верхний ярус образуют *Juniperus communis* L., *Cotoneaster melanocarpus*, нижний представлен *Vaccinium myrtillus* (dom.), *Vaccinium vitis-idea* (dom.), *Thymus baschkiriensis* Klok. Et Shost. На камнях имеется развитый мохово-лишайниковый ярус, с ООП близким к 50% – *Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. Ex Hedw.) Loeske, *Barbilophozia barbata* (Schmid.) Loeske, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*.

ЦП Казабиль расположена в верхней части склона хр. Нары, в урочище Казабиль, на высоте 1045 м над ур. м. Координаты с.ш. 54.26021, в.д. 57.83379. Занимает склон северо-западной экспозиции, с уклоном 10°. Растительность представлена подгольцовым луговым высокотравьем среди березового редколесья. Общее проективное покрытие травяного яруса на момент проведения замеров составлял 50%. Высота травостоя составляла 20–70 см. Каменистость почвы – 10–20%. В составе травостоя доминируют *Aconogonon alpinum*, *Bistorta major*, *Anemonastrum biarmiense*. Кустарниковый ярус слабо развит и представлен *Rubus idaeus*.

ЦП Именинная расположена на хр. Машак и занимает вершину ветреницево-лишайниковой тундры, на высоте 1333,6 м над ур. м. Имеет координаты: с.ш. 54,35752, в.д. 58,22777. Описана на склоне южной экспозиции с уклоном от 8 до 15° и на выровненном участке у основания скальных выходов. ОПП травяного яруса составляет 40-60%, высота – 10–25 см. Травяной ярус образуют *Anemonastrum biarmiense*, *Hieracium iremelense* Juxip, *Festuca igoschiniae*, *Rhodiola iremelica* Boriss. ОПП мохово-лишайникового яруса составляет 30-60%, с большой долей лишайников – *Cladonia mitis* Sandst., *C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Rhytidium rugosum*.

ЦП Условно Угловая расположена на одной из вершин хр. Машак, в осоково-лишайниковой тундре, на выровненном участке. Отметка 1363 м над ур. м. Координаты: с.ш. 54,33277, в.д. 58,22611. ОПП травяного яруса 30-55%, высота растений – 10–15 см. Состав травяного яруса образуют *Carex vaginata* Tausch.(dom.), *C. rupestris* All.(dom.), *Festuca igoschiniae*, *Anemonastrum biarmiense*, *Juncus trifidus* L., *Campanula rotundifolia*. ОПП мохово-лишайникового яруса составляет 50-70%, с большой долей лишайников – до 70%. В состав входят: *Cetraria laevigata* Rass., *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. mitis*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell, *Rhytidium rugosum*.

ЦП Безымянная имеет привязку к горной тундре вершины г. Безымянной, в южной оконечности хр. Машак, на высоте 1317 м. над ур. м. Занимает юго-

восточную экспозицию, с координатами с.ш. 54,34527, в.д. 58,21333, уклон – 18–20°. ОПП травяного яруса составляет 30%, высота – 15–25 см. Доминируют *Anemonastrum biarmiense*, *Juncus trifidus*, *Carex vaginata*. ОПП мохово-лишайникового яруса – 80%, с высокой долей лишайников: *Cladonia stellaris*, *C. mittis*, *C. amaurocraea*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cuculata*.

ЦП Седловина Машак находится в седловине хр. Машак, разделяющей вершины 1333,6 м и Караульная. Занимает участок разреженного елового криволесья на высоте 1229 м над ур. м. с координатами с.ш. 54,35972, в.д. 58,25166. Экспозиция склона северо-западная. ОПП травяного яруса составляет 60% с доминированием *Anemonastrum biarmiense*, *Hieracium umbellatum* L., *Campanula rotundifolia*. В кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus*. Значительное покрытие имеет моховый ярус – 40%, в составе которого представлены *Polytrichum commune* Hedw., *Dicranum polysetum* Sw.

ЦП Плечо г. Медвежьей расположена в подгольцовом поясе на хр. Машак, к югу от главной вершины г. Медвежьей, в средней части склона. Занимает северо-западную экспозицию, с уклоном 10–12°, на отметке 1220 м над ур. м. и координатами с.ш. 54,42861, в.д. 58,32611. Растительность имеет угнетенный характер. Основным сообществом является елово-зеленомошный лес. Выражен древесный ярус, в составе 1 яруса – *Betula czerepanovii*, *Picea obovata* (dom.); 2-го яруса – *Betula tortuosa* Ledeb. Сомкнутость крон – 0,3–0,4. В составе травостоя доминируют *Festuca austrouralensis*, *Anemonastrum biarmiense*, *Trientalis europaeus* L. ОПП травяного яруса составляет 25%. Ярко выражен мохово-лишайниковый ярус с ОПП мохового покрова – 70%, лишайникового – 20%, в составе которого представлены *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Cladonia stellaris*.

ЦП г. Медвежья расположена на одноименной вершине хр. Машак, в осоково-лишайниковой тундре, с отметкой 1307 м над ур. м. и координатами с.ш. 54,43694, в.д. 58,33138. Встречается в горно-тундровом поясе на склоне южной экспозиции с уклоном 5–7°. Каменистость почвы составляет 20%. Незначительно выражена вертикальная структура, где в состав травяного яруса входят: *Saussurea uralensis* Lipsch., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Juncus trifidus*, *Anemonastrum*

biarmiense, *Vaccinium uliginosum* L., *Carex rupestris*. ОПП травяного яруса варьирует от 40 до 50%, средняя высота травостоя составляет 10–15 см. ОПП мохово-лишайникового яруса составляет до 45–60%, в состав которого входят: *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*.

ЦП Большой Шелом занимает привершинную часть хр. Зигальга южной экспозиции в еловом криволесье с можжевельниковым стлаником, на отметке 1308 м над ур. М. Координаты: с.ш. 54,51931, в.д. 58,32354. В сообществе значительную часть занимает кустарниковый ярус, образованный *Juniperus sibirica* его ОПП составляет 60–70%. Редко встречается *Salix glauca* L. В составе травяного яруса произрастают *Anemonastrum biarmiense*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idea*, *Trientalis europaeus*, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и др.

ЦП Большой Иремель расположена на вершине массива с отметкой 1582 м над ур. м. Координаты: с.ш. 54,52020, в.д. 58,84231. Исследуемый участок занимает выровненное плато из каменных нагромождений кварцита, где растения ерываются от ветра на маломощных почвах между обломочными породами и валунами. Площадь описания составляет 100 м². ОПП травяного яруса составляет 60%, высота не превышает 40 см. Основную часть растительности образуют травяно-моховые, осоково-лишайниковые тундры в составе которых доминируют *Anemonastrum biarmiense*, *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Carex ensifolia* Turcz. Ex V. Krecz., *Festuca igoschiniae*, *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. Et Serg., *Gypsophila uralensis* Less., *Campanula rotundifolia*. В состав мохово-лишайникового яруса входят *Rhytidium rugosum*, *Cladonia rangiferina*, *C. amaurocraea*.

ЦП Большой Нургуш 2 занимает привершинную часть подгольцового пояса хр. Нургуш, на отметке 1221 м над ур. м. Координаты: с.ш. 54,80952, в.д. 59,11940. Экспозиция юго-западная, с уклоном 30°. Произрастает среди редко расположенных еру ine в ковых зарослей и обломочных камней. Каменистость участка составляет 80%. Высота трав варьирует от 20 до 50 см. Хорошо развит мохово-лишайниковый ярус, при этом доля мхов составляет 60%,

а доля лишайников – 70%. В состав мохово-лишайникового яруса входят – *Bryum capillare* Hedw., *Dicranum spadiceum* J.E. etterst., *Hypnum pallescens* (Hedw.) Mitt., *Rhytidium rugosum*, *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina*, *Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt et A. Thell. Кустарниковый ярус представлен преимущественно *Juniperus sibirica*, также развит кустарничковый ярус, образованный *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idea*. ОПП травяного яруса его 70%. В состав травяного яруса входят *Anemonastrum biarmiense*, *Festuca igoschiniae*, *Cerastium krylovii* Schischk. Et Gorczak., *Tephrosieris integrifolia*, *Rhodiola rosea* L. и др.

ЦП Большой Нургуш расположена в горно-тундровом поясе хр. Нургуш, на выровненной платообразной вершине с отметкой 1403 м над ур. м. Имеет координаты: с.ш. 54,81998, в.д. 59,14346. В сложении растительного покрова принимают участие эндемичные и реликтовые виды. Каменистость составляет 85%. ОПП травяного яруса варьирует от 50 до 70%. Максимальная высота трав не превышает 30 см. Растительность имеет угнетенный вид. Доминантами в тундровом сообществе являются – *Festuca igoschiniae*, *Lloydia serotina* (L.) Reichenb, *Vaccinium uliginosum*, *Anemonastrum biarmiense*, *Carex ensifolia*, *Bistorta vivipara*, *Ranunculus subborealis* Tzvel. Стелющуюся форму принимает *Salix glauca*. Реже встречаются виды *Pedicularis oederi* Vahl, *Lagotis uralensis* Schischk., *Rhodiola rosea*, *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Patrinia sibirica*. Хорошо развит моховой ярус, представленный *Rhytidium rugosum*, его ОПП составляет до 70%.

ЦП Москаль произрастает в елово-березовом лесу, расположенном на юго-восточном склоне хребта Москаль, вдоль гребня из скальных выходов кварцитов и песчанников на высоте 838 м над ур. м. с координатами с.ш. 54,82580, в.д. 59,01967. Растительное сообщество образуют опушечные и луговые виды с примесью степных кустарников. ОПП травянистого яруса составляет 80%, древесного – 40%. Каменистость составляет 50%. В сложении травостоя участвуют виды – *Rubus saxatilis* L., *Saussurea controversa*, *Adenophora lilifolia*, *Calamagrostis arundinacea*, *Hieracium umbellatum* и т.д.

ЦП Уван расположена на вершине одноименной горы, с чередованием еменно-глыбовых россыпей и елового криволесья на отметке 1219 м над ур. м. В сложении растительного покрова принимают участие виды горно-тундрового растительного комплекса. ОПП кустарникового яруса образуют *Juniperus sibirica*, с покрытием 30%. Древесный ярус образуют *Picea obovata*, *Larix archangelica*, *Pinus sylvestris*, *Betula czerepanovii*. Сомкнутость крон – 0,3. Каменистость – 90%. Мохово-лишайниковый ярус имеет покрытие до 90%, при этом основную долю образуют *Rhytidium rugosum*, *Cetraria islandica*. ОПП травянистого яруса составляет 50%, который образуют виды – *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Vaccinium uliginosum*, *Gypsophila uralensis*, *Campanula rotundifolia*, *Trientalis europaeus*, *Maianthemum bifolium* и т.д.

ЦП Зюраткуль занимает выровненную часть вершины основного хребта, среди каменных россыпей, на отметке 1179 м над ур. м. На склоне юго-западной экспозиции растительное сообщество представлено елово-березовым редколесьем с большой долей участия эндемичных и реликтовых видов с чередованием тундроподобных группировок. Координаты: с.ш. 54,95684, в.д. 59,17969. ОПП травянистого яруса составляет 100%. Максимальная высота травостоя не превышает 60 см. ОПП кустарникового яруса – 15%, образованный *Juniperus sibirica*, хорошо развит кустарничковый ярус из *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum* с ОПП до 80%. Каменистость участка составляет 40%. ОПП мохового яруса – 70%. Травяной ярус образуют виды – *Juncus trifidus*, *Myosotis asiatica*, *Sanguisorba officinalis*, и т.д. В составе мохового яруса доминантом является *Rhytidium rugosum*.

ЦП Магнитка произрастает в березово-сосновом лесу, вдоль дороги, ведущей к контрольно-информационному посту (КИП) рядом с населенным пунктом Магнитка. Популяция имеет отметку 619 м над ур. м. Координаты с.ш. 55,02317, в.д. 59,25450. Площадь описания составляет 100 м². Древесный ярус образован *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*. Высота деревьев варьирует от 20 до 30 м. Под их пологом редко произрастает *Sorbus aucuparia*. Сомкнутость крон составляет 0,4–0,5. Кустарниковый ярус образуют *Caragana frutex* и *Padus avium* Mill. ОПП

кустарникового яруса составляет 10%. Высота травяного яруса – 50 см, и его ОПП составляет 40–50%. В состав травяного яруса входят виды – *Trollius europaeus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pilosa* Scop., *Anemonoides altaica* (С.А. Mey.) Holub, *Stellaria holostea* L., *Rubus saxatilis* и др.

ЦП Черная скала расположена в одноименном урочище хребта Назминский на отметке 846 м над ур. м. в березово-еловом лесу. Координаты с.ш. 55,16760, в.д. 59,42553. Древесный ярус образуют *Betula tortuosa*, *Picea obovata*. Редко встречается *Larix archangelica*. В составе древесных насаждений часто встречается *Sorbus aucuparia*. Площадь описания составляет 50 м². Высота деревьев не превышает 10 м. Высота травяного яруса составляет 50 см, его ОПП – 70%. Травяной ярус образуют виды – *Sanguisorba officinalis*, *Bupleurum longifolium*, *Aconogonon alpinum*, *Trollius europaeus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ranunculus polyanthemos* L. и др.

ЦП Гремучий ключ произрастает в пихтово-березовом черничном лесу с рябиновым подлеском, расположенном у подножья северной вершины (Бараньи лбы) двуглавой сопки основного хребта Таганай. Имеет отметку 830 м над ур. м. Координаты: с.ш. 55,16493, в.д. 59,47879. Площадь описания составляет 50 м². В составе древесного яруса доминирует *Abies sibirica* Ledeb. до 25 м высотой и 30 см в диаметре. Подлесок образует *Sorbus aucuparia* и редко *Padus avium*. Кустарниковый ярус образует *Rubus idaeus*. Травяной ярус разреженный, с высоким обилием мхов, среди которых основную долю составляет *Hylocomium splendens*. ОПП травяного яруса не превышает 50%, высота – 30 см. В сложении растительного покрова участвуют *Calamagrostis arundinacea*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р. Fuchs, *Vaccinium myrtillus*, *Senecio nemorensis* L. и др.

ЦП Круглица занимает северо-восточный склон платообразной вершины хр. Таганай, на высоте 1101 м над ур. м. в окружении изреженного елового криволесья с можжевельниковыми зарослями. Координаты: с.ш. 55,18919, в.д. 59,50495. Значительную часть растительного сообщества занимает кустарниковый ярус, образованный *Juniperus sibirica*. Также хорошо выражен

кустарничковый ярус, образованный *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, его ОПП составляет до 80%. Мохово-лишайниковый ярус составляет 50%, который образован – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Rhytidium rugosum*, *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*, *Cladonia stellaris*. В составе травяного яруса присутствуют виды – *Festuca ovina*, *Anemonastrum biarmiense*, *Bistorta vivipara*, *Maianthemum bifolium*.

3.2 Фитоценотическая приуроченность *Anemonastrum biarmiense*

В отличие от лесов, все нелесные типы растительности Южного Урала слабо изучены в синтаксономическом плане, поэтому отнесение сообществ нелесной растительности к высшим единицам эколого-флористической классификации (в особенности тундровых сообществ) является предварительным и представлено в рамках разработанной классификации ЮУР (Ямалов и др., 2012).

В результате проведенного синтаксономического анализа было выявлено, что *Anemonastrum biarmiense* произрастает в сообществах, относящихся к 7 классам, 8 порядкам, 9 союзам, 4 подсоюзам, 19 ассоциациям, 12 субассоциациям и 12 сообществам. Ниже представлен продромус синтаксонов. Поскольку все синтаксономические единицы опубликованы, в диссертации представлено лишь краткое описание растительности высших единиц.

Продромус растительности с участием вида *Anemonastrum biarmiense*

Класс LOISELEURIO-VACCINIETEA Egger ex Schubert 1960

Порядок RHODODENDRO-VACCINIETALIA Br.-Bl. Ex Daniëls 1994

Союз *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* Br.-Bl. In Br.-Bl. Et Jenny 1926

Асс. *Salici arbusculae-Betuletum humilis* Ishbirdin et al. 1996

Асс. *Empetro-Vaccinietum uliginosi* Br.-Bl. In Br.-Bl. Et Jenny 1926

Сообщество *Vaccinium myrtillus-Juncus trifidus*

Сообщество *Hylocomium splendens-Vaccinium myrtillus*

Сообщество *Carex vaginatum-Cladonia uncialis*

Союз **Juniperion nanae** Br.-Bl. Et al. 1939

Асс. *Aconogonono alpini-Juniperetum sibiricae* Ishbirdin et al. 1996

Класс CARICETEA CURVULAE Br.-Bl. 1948

Порядок JUNCETALIA TRIFIDI Daniels 1994

Союз *Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae* Chytry et al. 1993

Асс. *Rhodiolo-Caricetum ensifoliae* Ishbirdin et al. 1996

Асс. *Lagoto-Eriophoretum vaginati* Ishbirdin et al. 1996

Асс. *Anemonastro-Juncetum trifidi* Ishbirdin et al. 1996

Асс. *Diantho-Festucetum igoschiniae* Ishbirdin et al. 1996

Сообщество *Juncus trifidus-Carex rupestris*

Сообщество *Lagotis uralensis-Carex rupestris*

Сообщество *Lagotis uralensis-Dryas octopetala*

Сообщество *Gypsophilla uralensis*

Сообщество *Hieracium iremelense-Cladonia arbuscula*

Сообщество *Patrinia sibirica-Cladonia arbuscula*

Класс MULGEDIO-ACONITETEA Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Порядок TROLLIO-CREPIDETALIA SIBIRICAE Guinochet ex Chytry et al. 1993

Союз *Calamagrostion villosae* Pawłowski et al. 1928

Подсоюз *Diantho-Bistortenion majoris* Ishbirdin et al. 1996

Сообщество *Vaccinium uliginosum-Rhytidium rugosum*

Сообщество *Vaccinium myrtillus-Calamagrostis arundinacea*

Асс. *Hylocomio-Bistortetum majoris* Ishbirdin et al. 1996

Асс. *Aconogonono alpini-Deschampsietum cespitosae* Ishbirdin et al. 1996

Союз *Calamagrostion arundinaceae* (Luquet 1926) Oberdorfer 1957

Подсоюз *Crepido sibirici-aconogononetum ery i* Ishbirdin et al. 1996

Асс. *Anemonastro-Aconogononetum alpini* Ishbirdin et al. 1996

Асс. *Cicerbito uralensis-Aconogononetum alpini* Ishbirdin et al. 1996

Класс MOLINIO-ARRHENATHERETEA R. Tx. 1937

Порядок CARICI MACROURAE-CREPIDETALIA SIBIRICAE Ermakov et al.
1999

Союз *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985

Подсоюз *Polygonenion krasheninnikovii* Mukhamediarova ex Yamalov et Sultangareeva 2010

Асс. *Anemonastro biarmiensis-Calamagrostietum arundinaceae* Shirokikh et al. 2018

Сообщество *Dracocephalum ruyschiana-Tephrosieris integrifolia*

Класс VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. In Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядок PINETALIA SYLVESTRIS Oberd. 1957

Союз *Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris* Martynenko et al. 2012 prov.

Асс. *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003

Субасс. *P.u.-P.s. digitalietosum grandiflorae* Martynenko 2009 prov.

Субасс. *P.u.-P.s. anemonastretosum biarmiensis* Martynenko 2009 prov.

Порядок PICEETALIA EXCELSAE Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 192

Союз *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928

Подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* Zaugolnova et al. 2009

Асс. *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.

Субасс. *B.m.-P.o. aconogonietosum alpini* Martynenko 2009 prov.

Субасс. *B.m.-P.o. dianthetosum superbutis* Shirokikh et al. 2012 prov.

Субасс. *B.m.-P.o. betuletosum pubescentis* Shirokikh et al. 2012 prov.

Подсоюз *Eu-Piceenion abietis* K.-Lund 1981

Асс. *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962

Субасс. *L.b.-P.a. abietosum sibiricae* Martynenko et al. 2008

Класс BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991

Порядок CHAMAECYTISO RUTHENICI-PINETALIA SYLVESTRIS Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000

Союз *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* Ermakov et al. 2000

Асс. *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae* Solomeshch in Ermakov et al. 2000

Субасс. *S.g.-B.p. saussureetosum controversae* Solomeshch et Martynenko 2009 prov.

Асс. *Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris* Solomeshch in Ermakov et al. 2000

Субасс. *P.c.-P.s. typicum* Solomeshch et Martynenko 2009 prov.

Союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

Асс. *Anemonastro biarmiensis-Laricetum sukaczewii* Solomeshch et Martynenko 2009 prov.

Асс. *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

Субасс. *B.l.-P.s. typicum* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

Субасс. *B.l.-P.s. lathyretosum pisiformitis* Fedorov et Martynenko 2009 prov.

Субасс. *B.l.-P.s. betuletosum pendulae* Kunafin 2014 prov.

Класс ASARO EUROPAEI-ABIETETEA SIBIRICAE Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016

Порядок ABIETETALIA SIBIRICAE (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006

Союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. Ex Martynenko et al. 2008

Подсоюз *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008

Асс. *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. Ex Martynenko et al. 2008

Субасс. *C.p.-P.o. pulmonarietosum mollis* Martynenko et al. 2008

Далее представлена характеристика классов растительности, в которых отмечен *Anemonastrum biarmiense*.

Класс LOISELEURIO-VACCINIETEA Egger ex Schubert 1960

Класс объединяет кустарниковые и кустарничково-мохово-лишайниковые тундры субальпийского пояса, бореально-неморальных высокогорий преимущественно гольцового пояса. Помимо флористического, одним из основных критериев отличия является физиономический – доминирование одного или нескольких листопадных или вечнозеленых видов *Ericaceae*,

Diapensiaceae и *Empetraceae*. Классификация тундровых сообществ усложняется тем, что большая часть видов встречается почти повсеместно и имеет широкую экологическую амплитуду (Матвеева, 2006). Поэтому определение состава характерных видов становится затруднительным.

На территории Южного Урала класс представляет комплексы растительности горных тундр союза *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* и сообществ можжевельниковых стлаников союза *Juniperion nanae*, распространенные как на вершинах хребтов, так и в нижнем гольцовом и подгольцовом поясах на неблагоприятных к заселению деревьями маломощных горно-тундровых почвах с умеренным увлажнением. В горах Южного Урала *Anemonastrum biarmiense* встречается в 3-х ассоциациях и 3-х сообществах, дифференциация которых представлена в таблице Б.17 (Приложение Б).

Среди исследованных ценопопуляций к данному классу растительности относятся четыре – Условно-Угловая, Б. Шелом, Зюраткуль, Круглица (Приложение В, рисунок В.37, В.41, В.47, В.51).

Класс CARICETEA CURVULAE Br.-Bl. 1948

Класс объединяет циркумполярные альпийские, субальпийские, арктические и субарктические низкотравные злаково-осоковые луга и пустоши на кислых почвах. В ЮУР сообщества встречаются на платообразных вершинах хребтов Южно-Уральских гор (Зигальга, Машак, Нары, Нургуш, Кумардак и на массиве Ямантау). Для сообществ класса Южного Урала в отличие от Северного Урала характерно значительное олуговение или «отравянивание» (Игошина, 1964). Этому способствует достаточно влажный и теплый климат высокогорий Южного Урала.

В сообществах этого класса часто доминируют виды рода *Festuca*, *Carex ensifolia*, *Juncus trifidus*, *Salix glauca*, *Cerastium krylovii*, *Diphasiastrum complanatum*, *Bistorta major*, *Bistorta vivipara*, *Lagotis uralensis*, *Vaccinium uliginosum*, *V. Vitis-idaea*, *Veratrum lobelianum*, *Polytrichum commune*, *P. Piliferum*,

Cetraria cucullata, *C. Islandica*, *Cladonia alpestris*, *C. amaurocraea*, *C. Rangiferina*, *C. Sylvatica*.

В рамках этого класса *Anemonastrum biarmiense* встречается в 4-х ассоциациях и в 6-ти сообществах, дифференциация которых представлена в таблице Б.18 (Приложение Б).

Среди исследованных ценопопуляций к данному классу растительности относятся восемь – Б. Шатак, Именинная, плечо г. Медвежьей, г. Медвежья, Б. Иремель, Б. Нургуш 2, Б. Нургуш, Уван (Приложение В, рисунок В.24, В.36, В.39, В.40, В.41, В.43, В.44, В.46).

Класс MULGEDIO-ACONITETEA Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Объединяет евросибирские субарктические, субальпийские (подгольцовые) и альпийские высокотравья, кустарниковые сообщества и редколесья. Подгольцовые луга обычно приурочены к нижней части подгольцового пояса. В ЮУР сообщества класса распространены в верхней части хребтов на границе лесного пояса, среди куртин кустарников или осыпей на более или менее выровненных или слабо покатых склонах и логах, спускающихся с вершин. Выше, обычно, на более крутых склонах и уступах террас в их составе постепенно увеличивается роль кустарничков (голубика, брусника, черника, шикша), а также других видов, характерных для гольцового пояса (*Hieracium iremelense*, *Juncus trifidus*, *Luzula sibirica*, *Solidago lapponica* и др.). В этих сообществах появляются лишайники и мхи. Почвы становятся менее развитыми и более каменистыми. Таким образом, подгольцовые луга переходят в «тундроподобные сообщества», которые, по-видимому, являются временными образованиями, отражающими периодическую динамику колебаний верхней границы леса.

Своеобразие этих лугов определяют также куртины кустарничков: брусники, черники, голубики, шикши, реже – толокнянки (хр. Зигальга). С высоким постоянством встречаются также *Bistorta major*, *Aconogonon alpinum*, *Carex vaginata* и др. Среди лишайников доминируют: *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *Cetraria laevigata* и др., среди мхов – *Pleurozium*

schreberi, *Hylocomium splendens*, *Rhizidium rugosum*, *Polytrichum commune*, *Dicranum bonjenii* и др.

Дифференциация сообществ класса *Mulgedio-Aconitetea* с участием *Anemonastrum biarmiense* представлена в таблице Б.19 (Приложение Б).

В рамках проведенных исследований к данному классу растительности относится ЦП Казабиль и Нараташ (приложение В, рисунок В.34, В.35).

Класс MOLINIO-ARRHENATHERETEA R. Tx. 1937

Класс объединяет вторичные послелесные луга, формирующиеся на месте лесов на достаточно богатых незасоленных почвах, и на Южном Урале представлен множеством синтаксономических единиц от ранга ассоциации до союза. Однако, *Anemonastrum biarmiense* выявлен только в нескольких сообществах высокотравных лугов союза *Polygonion krascheninnikovii* (таблица Б.20, приложение Б), распространенные в верхней части лесного пояса на многих хребтах и горных массивах Южно-Уральских гор (Ямантау, Колпак, Нары, Юша, Кумардак и др.), но наиболее характерны для хребта Машак. Эти луга располагаются приблизительно на высотах от 1000 до 1100 м над ур. м. и вытянуты лентой шириной от 100 до 400 м вдоль покатых склонов. Они чередуются с массивами ельников на маломощных почвах или с висячими болотами на месте выходов ключей. У верхней границы распространения высокотравные луга через мелкие лесные поляны в редколесьях, или же непосредственно, контактируют с подгольцовой растительностью (подгольцовые редколесья и луга, заросли можжевельника и ивы сизой) или осыпями. В нижней части эти луга граничат с темнохвойными лесами или болотами с ивами и березой пушистой.

Своеобразие высокотравных лугов заключается также в их структуре и флористическом составе. Прежде всего, они полидоминантны. Обычно хорошо выражена ярусность этих сообществ. В 1-ярусе доминирует высокотравье, преимущественно представленное различными зонтичными (*Aconitum lycoctonum*, *Angelica archangelica*, *Angelica sylvestris*, *Bupleurum longifolium*, *Chaerophyllum*

prescottii, *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Heracleum sibiricum*, *Pleurospermum uralensis* и др.. Для 2-го яруса характерны злаки и разнотравье из других семейств: *Aconogonon alpinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Cirsium heterophyllum*, *Filipendula ulmaria*, *Milium effusum* и др. В 3-ем ярусе обычны виды лугового и лесного низкотравья: *Stellaria bungeana*, *S. holostea*, *Hypericum maculatum*, *Geum rivale*, *Rubus saxatilis*, *Rumex acetosa*, а также различные микровиды рода *Alchemilla*. Вследствие большого затенения эти виды, большей частью, не плодоносят. Моховой ярус, как правило, не выражен.

В рамках проведенных исследований к данному классу растительности относится восемь ценопопуляций – Арвяк-рязь, Золотые шишки, Ялангас, Дунан-сунган, Дунан-сунган с-в, Юша, Василевские поляны, Черная скала (приложение В, рисунок В.25, В.27–32, В.49).

Класс VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. In Br.-Bl., Siss. Et Vlieger 1939

Класс *Vaccinio-Piceetea* объединяет бореальные хвойные леса на бедных кислых почвах, которые являются зональным типом растительности бореальной зоны северного полушария. Основными ценозообразователями сообществ бореальных лесов России являются две группы видов, существенно различающихся по своим экологическим свойствам: темнохвойные (роды *Abies*, *Picea*) и светлохвойные (роды *Larix*, *Pinus*). Флора травяно-кустарничкового яруса небогата, кроме того, для этого яруса характерна упрощенная эколого-ценотическая структура. Обычно наиболее полно представлена группа бореальных кустарничков из родов *Vaccinium*, *Pyrola*, *Empetrum*, *Lycopodium*, таежного мелкотравья – *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, и реже – группа крупных папоротников и высокотравья (Заугольнова, Морозова, 2004).

Союз *Piceion excelsae* объединяет мезофитные и гигромезофитные темнохвойные зеленомошные леса, распространенные на бедных кислых почвах разного режима увлажнения. Ареал союза очень обширный, его сообщества встречаются по всей зоне тайги Западной и Восточной Европы. В ЮУР

сообщества темнохвойных бореальных лесов союза *Piceion excelsae* находятся на своей южной границе. Они занимают значительные площади центрально-возвышенной части Южного Урала, по тенивым крутым склонам берегов рек далеко проникают в зону широколиственных лесов западного макросклона и в зону светлохвойных травяных лесов восточного макросклона, а также небольшими массивами встречаются на песчаных почвах северо-запада Башкирии и на северных склонах Уфимского плато среди широколиственно-темнохвойных неморальнотравных лесов. На Южном Урале сообщества союза представлены 7 ассоциациями, но *Anemonastrum biarmiense* встречается только в сообществах ассоциаций *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* и *Bistorto majoris-Piceetum obovatae*, распространенные в верхней части хребтов центрально-возвышенной части Южного Урала.

Союз *Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris* объединяет мезоолиготрофные и олигомезотрофные ксерофитные и ксеромезофитные травяно-зеленомошные сосновые и лиственнично-сосновые леса Южного Урала. Чаще всего они граничат с травяными сосновыми, сосново-лиственничными и березово-сосновыми лесами порядка *Chamaecytiso-Pinetalia* класса *Brachypodio-Betuletea*.

В древесном ярусе сообществ подсоюза доминирует *Pinus sylvestris*, в некоторых случаях – *Larix sukaczewii*, небольшую долю в составе может иметь *Betula pendula*, которая более обильна во втором и третьем подъярусах. Ярусность древостоя достаточно выражена. В подлеске обычна *Sorbus aucuparia*. Кустарниковый ярус слабо развит, представлен небольшими экземплярами *Chamaecytisus ruthenicus*, *Atragene speciosa* и *Rosa majalis*. В травяно-кустарничковом ярусе сочетаются бореальные кустарнички, мелкотравье и виды травяных гемибореальных лесов класса *Brachypodio-Betuletea*. Доминирует *Calamagrostis arundinacea*, содоминантами являются *Vaccinium myrtillus*, *Rubus saxatilis* и *Brachypodium pinnatum*. С небольшим покрытием, но с высоким постоянством присутствует ряд ксеромезофитных и мезофитных видов – *Angelica sylvestris*, *Heracleum sibiricum*, *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Bistorta major*, *Viola mirabilis*, *Aegopodium podagraria*, *Cirsium heterophyllum* и др.

Моховый ярус хорошо развит, и представлен типичными бореальными мхами, наибольшее покрытие из которых имеют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

В составе союза на территории Южного Урала выделено 4 ассоциации (таблица Б.21, приложение Б). *Anemonastrum biarmiense* с высоким постоянством, но с незначительным обилием встречается в сообществах ассоциации *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris*. Леса этого типа приурочены, как правило, к средним и нижним частям склонов северной, северо-западной и северо-восточной экспозиций. Они описаны на склонах различной крутизны горного массива Южный Крак на территории Башкирского заповедника (Мартыненко и др., 2003), а также на склонах берегов рек в Белорецком, Учалинском, Бурзянском и Кугарчинском районах РБ.

Среди изученных ценопопуляций к союзу *Piceion excelsae* относится ЦП Седловина Машак (рисунок В.38 в приложении В).

Класс BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE Ermakov,
Korolyuk et Lashchinsky 1991

Класс *Brachypodio-Betuletea* объединяет гемибореальные светлохвойные, мелколиственно-светлохвойные и мелколиственные мезофитные и ксеромезофитные травяные леса Южной Сибири и Южного Урала. В древесном ярусе сообществ этого класса доминируют сосна, лиственница, береза или осина. Невысокая сомкнутость древесного яруса способствует развитию богатого и флористически разнообразного травяного покрова. Характерной чертой сообществ класса является отсутствие или слабая роль таежных кустарничков и мелкотравья, а также невысокое обилие напочвенных зеленых мхов, типичных для сообществ бореальных лесов класса *Vaccinio-Piceetea*.

На Южном Урале гемибореальные леса представляет западное крыло класса *Brachypodio-Betuletea*, относящиеся к порядку *Chamaecytiso-Pinetalia*. В лесной и лесостепной зонах восточного макросклона Южного Урала сообщества порядка представляют типичную растительность. Они распространены в горном поясе на

высоте от 400 до 900 м над ур. м. В верхней части склонов граничат со степными сообществами и остепненным редколесьем (Мартыненко 2009; Разнообразие и динамика..., 2013).

В рамках порядка *Chamaecytiso-Pinetalia* на Южном Урале описано 9 ассоциаций из трех союзов. Участие *Anemonastrum biarmense* во флористическом составе гемибореальных лесов отмечено в сообществах 4 ассоциаций союзов *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000 и *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* Ermakov et al. 2000, представляющих, соответственно, мезофитные и ксеромезофитные леса (Ермаков, 2003). Дифференциация сообществ представлена в таблице Б.21 (Приложение Б).

Травяной ярус сообществ союза *Trollio europaea-Pinion sylvestris* отличается высокой фитоценотической ролью мезофитов, среди которых выделяется субальпийско-лесное высокотравье, практически полностью вошедшее в группу диагностических видов – *Aconitum lycoctonum*, *Bistorta major*, *Cirsium heterophyllum*, *Lathyrus gmelinii*, *Trollius europaeus*. Высокое постоянство, а в некоторых сообществах и доминирование имеют мезофильные неморальные виды (*Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*). С небольшим обилием, но с высоким постоянством присутствуют виды бореальных лесов – *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*.

Флористической особенностью сообществ союза *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* является доминирование в травяном ярусе типичных видов светлохвойных гемибореальных лесов (*Rubus saxatilis*, *Brachypodium pinnatum* и *Calamagrostis arundinacea*), а также высокое обилие лугово-степных, луговых и опушечных видов класса *Trifolio-Geranietea ery ine* T. Müller 1961 и порядков *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931, *Galiotalia ery* Mirkin et Naumova 1986 и *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999 класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970.

В рамках исследований к союзу *Trollio europaea-Pinion sylvestris* относятся четыре ценопопуляции – Крака, Белятур, Москаль, Магнитка (приложение В, рисунок В.26, В.33, В.45, В.48)

Класс ASARO EUROPAEI–ABIETETEA SIBIRICAE Ermakov, Mucina et
Zhitlukhina in Willner et al. 2016

Объединяет сибирские и уральские мезофитные мелколиственно-темнохвойные и темнохвойные субнеморальные черневые и темнохвойно-широколиственные леса, представляющие поясно-зональный элемент коренной горной растительности Южной Сибири и Южного Урала. Флористической особенностью этих лесов является доминирование темнохвойных видов деревьев (*Abies sibirica* и *Picea obovata*) в сочетании с высокотравьем и многочисленными неморальными видами, а также отсутствие или слабое развитие таежных кустарничков и мхов (Willner et al. 2016). Основное проективное покрытие в травяном ярусе создают *Oxalis acetosella*, *Dryopteris assimilis* и *Calamagrostis arundinacea*. Обильны *Aconitum lycoctonum*, *Rubus saxatilis*, *Cerastium pauciflorum*, *Stellaria bungeana* и иногда *Myosotis sylvatica*. На данный момент на Южном Урале описано 7 ассоциаций, относящихся к этому классу. Однако *Anemonastrum biarmiense* встречается только в елово-пихтовых неморальнотравных лесах ассоциации ***Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae*** подсоюза ***Aconito septentrionalis-Peceenion obovatae***, распространенных в центрально-возвышенной части Южного и Среднего Урала. Они приурочены к плакорным местообитаниям и крутым склонам хребтов различных экспозиций на высоте 700–1100 м над ур. м. Почвы слаборазвитые, средние по плодородию и достаточно увлажненные (Флора и растительность..., 2008). Дифференциация сообществ представлена в таблице Б.21 (приложение Б).

В рамках исследований к данному классу относится ЦП Гремучий ключ (приложение В, рисунок В.50).

3.3 Особенности экологии вида

В популяционной экологии важное значение имеет оценка влияния комплекса экологических факторов на изучаемые популяции. К наиболее значимым экологическим факторам, определяющим жизнедеятельность растений,

относят климатические (солнечная радиация, температура, осадки и т.д.) и факторы местообитания (физический и химический состав почвы, ее увлажненность). Расчёт их воздействия на отдельные популяции растений и виды дает возможность провести количественную оценку экологической толерантности видов, анализ их экологических предпочтений, рассмотреть экологические механизмы устойчивости (Жукова и др., 2010).

Согласно Д.Н. Цыганову (1983), методы фитоиндикации, к которым относится метод экологических шкал, позволяют конкретизировать связь определенных ботанических объектов с определенными качественными и количественными параметрами состояния окружающей природной среды. Далее приведены усредненные значения по каждому экологическому фактору для изученных сообществ (таблица 2).

По термоклиматическому фактору T_m рассчитанный средний балл для всех сообществ составляет 6,28, что соответствует бореальному/суббореальному режиму. Диапазон значений варьирует от 4,87 (субарктического/бореального режима) до 7,64 баллов (суббореального/неморального режима) в границах трех ступеней.

По фактору континентальности климата (K_n) средний балл для сообществ составляет 8,82, соответствующий материковому режиму. Значения изменяются от 8,29 до 9,37 в пределах одной ступени.

По омброклиматическому фактору (O_m) или аридности-гумидности климата средний балл составляет 8,54, что относится к субаридному/субгумидному типу. Диапазон значений варьирует от 8,97 (субгумидного типа) до 7,93 (субаридного/субгумидного типа) в рамках одной ступени.

По криоклиматическому фактору или суровости зимнего периода (C_r) средний балл составляет 5,95, соответствующий режиму суровых /умеренных зим. Показатель изменяется от условий суровых зим (5,25) до условий умеренных зим (6,82) в пределах одной ступени.

По шкале увлажнения почв (Hd) усредненный показатель в рассматриваемых экотопах равен 12,71 баллам, что соответствует сухолесолуговому/влажнолесолуговому режиму почв. Почвенное увлажнение изменяется в диапазоне от 13,37 (влажнолесолугового типа) до 11,35 (сухолесолугового типа) в рамках двух ступеней.

Солевой режим почв (Tr) по усредненным оценкам может быть отнесен к условиям небогатых почв (5,15). Минимальное значение по данному фактору составляет 4,26 балла (режим бедных/небогатых почв), а максимальное значение соответствует 6,36 баллам (небогатых/довольно богатых почв). Диапазон значений изменяется в границах двух ступеней.

Таблица 2 – Оценка сообществ с участием *Anemonastrum biarmense* по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова

№	Союз/подсоюз	Ассоциация	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Re	Nt	fH	Lc	Оби лие	Частота встреч, %	Число описа ний
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	Союз <i>Loiseleurio procumbentis-</i>	Асс. <i>Salici arbusculae-Betuletum humilis</i>	5.45	8.50	8.74	5.37	12.70	4.62	5.34	4.17	4.72	3.53	+	100	5
2		Асс. <i>Empetro-Vaccinietum uliginosi</i>	5.29	8.29	8.97	5.33	13.37	4.26	4.86	4.17	4.33	3.78	+	30	10
3		Сообщество <i>Carex vaginatum-Cladonia uncialis</i>	4.98	8.34	8.97	5.41	12.76	4.38	4.82	4.20	5.13	3.64	2b	43	7
4		Сообщество <i>Vaccinium myrtillus-Juncus trifidus</i>	5.79	8.57	8.76	5.73	13.10	4.67	5.17	4.62	4.88	3.95	+	100	3
5		Сообщество <i>Hylocomium splendens-Vaccinium myrtillus</i>	5.83	8.71	8.77	5.60	13.22	4.74	5.31	4.68	4.57	4.16	+	100	10
6	Союз <i>Juniperion nanae</i>	Асс. <i>Aconogonono alpini-Juniperetum sibiricae</i>	5.70	8.64	8.75	5.49	13.12	4.71	5.30	4.53	4.74	4.06	r	30	10
7	Союз <i>Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae</i>	Сообщество <i>Juncus trifidus-Carex rupestris</i>	4.87	8.34	8.85	5.25	12.79	4.28	4.82	4.30	4.88	3.51	+	100	5
8		Сообщество <i>Lagotis uralensis-Carex rupestris</i>	4.89	8.47	8.87	5.37	12.73	4.30	4.77	4.21	4.88	3.45	+	100	6
9		Сообщество <i>Lagotis uralensis-Dryas octopetala</i>	4.94	8.42	8.82	5.30	12.72	4.34	5.08	4.32	4.91	3.54	+	79	5
10		Сообщество <i>Gypsophilla uralensis</i>	4.91	8.43	8.84	5.35	12.67	4.35	5.02	4.43	5.40	3.54	2a	92	14
11		Асс. <i>Rhodiolo-Caricetum ensifoliae</i>	5.22	8.55	8.71	5.47	12.63	4.50	5.32	4.40	5.00	3.55	1	100	12
12		Асс. <i>Lagoto-Eriophoretum vaginati</i>	5.44	8.58	8.89	5.53	13.26	4.43	4.98	4.32	4.51	3.71	+	67	12
13		Сообщество <i>Hieracium iremelense-Cladonia arbuscula</i>	5.52	8.60	8.68	5.64	12.85	4.70	5.43	4.49	4.99	3.83	2a	100	12
14		Сообщество <i>Patrinia nsibirica-Cladonia arbuscula</i>	5.05	8.47	8.73	5.52	12.70	4.48	5.36	4.38	5.19	3.62	+	100	8
15		Асс. <i>Anemonastro-Juncetum trifidi</i>	5.15	8.40	8.86	5.32	12.99	4.38	4.89	4.29	4.80	3.69	+	100	10
16		Асс. <i>Diantho-Festucetum igoschiniae</i>	5.78	8.73	8.71	5.65	13.08	4.79	5.40	4.62	4.72	3.96	+	100	11
17	Союз <i>Calamagrostion villosae</i>	Сообщество <i>Vaccinium uliginosum-Rhytidium rugosum</i>	5.68	8.65	8.76	5.60	12.88	4.68	5.26	4.37	4.92	3.83	1	100	9
18		Сообщество <i>Vaccinium myrtillus-Calamagrostis arundinacea</i>	7.27	9.03	8.29	6.56	12.51	5.81	6.48	5.16	5.21	4.11	1	100	5
19		Асс. <i>Hylocomio-Bistortetum majoris</i>	5.87	8.73	8.65	5.65	13.26	4.87	5.48	4.54	4.71	3.87	1	100	6
20		Асс. <i>Aconogonono alpini-Deschampsietum cespitosae</i>	6.38	8.95	8.47	5.84	13.18	5.32	5.83	4.88	4.90	3.99	+	33	7
21	Союз <i>Calamagrostion arundinaceae</i>	Асс. <i>Anemonastro-Aconogononetum alpini</i>	6.80	9.14	8.35	6.07	12.62	5.60	6.18	5.18	5.17	4.19	+	92	13
22		Асс. <i>Cicerbito uralensis-Aconogononetum alpini</i>	7.10	9.12	8.23	6.32	12.68	5.88	6.50	5.70	5.37	4.28	+	6	17

Продолжение таблицы 2 – Оценка сообществ с участием *Anemonastrum biarmiense* по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
23	Союз <i>Polygonion krascheninnikovii</i>	Сообщество <i>Achillea asiatica-Lilium pilosiusculum</i>	7.4	9.0	8.1	6.6	12.3	6.0	6.8	5.4	5.4	3.9	+	100	4
24		Сообщество <i>Thalictrum simplex-Hypericum perforatum</i>	7.49	9.18	8.09	6.74	11.97	6.14	6.94	5.19	5.54	3.85	1	100	4
25		Сообщество <i>Potentilla erecta-Vaccinium myrtillus</i>	6.67	9.07	8.44	6.02	12.77	5.37	6.10	4.95	5.03	4.21	2a	100	5
26		Асс. <i>Anemonastrum biarmiense-Calamagrostietum arundinaceae</i>	7.43	9.03	8.23	6.68	12.43	5.91	6.66	5.32	5.32	4.15	+	100	12
27		Сообщество <i>Dracocephalum ruyschiana-Tephrosieris integrifolia</i>	7.56	9.37	7.93	6.75	11.35	6.36	7.39	5.05	5.78	3.70	1	73	15
28		Сообщество <i>Anemonastrum biarmiense-Aster alpinus</i>	7.27	9.26	8.11	6.51	11.78	6.02	6.92	4.97	5.53	3.84	1	100	10
29	Союз <i>Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris</i>	Асс. <i>Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris</i>	7.06	8.99	8.50	6.26	12.88	5.40	6.03	4.97	4.84	4.40	+	100	13
30	Подсоюз <i>Atrageno sibiricae-Piceion obovatae</i>	Асс. <i>Bistorto majoris-Piceetum obovatae</i>	6.88	9.05	8.49	6.10	13.03	5.40	5.97	5.32	4.89	4.56	+	100	22
31		Асс. <i>Bistorto majoris-Piceetum obovatae</i>	6.89	9.06	8.52	6.08	13.02	5.35	5.96	5.15	4.87	4.49	+	100	13
32	Подсоюз <i>Eu-Piceion abietis</i>	Асс. <i>Linnaeo borealis-Piceetum abietis</i>	6.87	9.03	8.57	6.09	13.15	5.25	5.83	5.20	4.74	4.67	r	29	7
33	Союз <i>Veronico teucarii-Pinion sylvestris</i>	Асс. <i>Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae</i>	7.54	9.22	8.08	6.69	11.87	6.13	7.09	5.20	5.59	3.95	r	13	8
34		Асс. <i>Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris</i>	7.64	9.13	8.12	6.82	11.89	6.10	7.07	5.20	5.52	4.01	+	29	7
35	Союз <i>Trollio europaea-Pinion sylvestris</i>	Асс. <i>Anemonastrum biarmiense-Laricetum sukaczewii</i>	7.28	9.16	8.21	6.52	12.17	5.82	6.73	5.14	5.38	4.09	r	100	4
36		Асс. <i>Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris</i>	7.32	9.02	8.32	6.54	12.61	5.74	6.49	5.33	5.19	4.33	r	79	24
37	Союз <i>Aconito septentrionalis-Piceion obovatae</i>	Асс. <i>Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae</i>	7.13	9.07	8.41	6.30	13.03	5.55	6.20	5.62	5.05	4.67	+	20	10
Усредненные значения			6,28	8,82	8,54	5,95	12,71	5,15	5,83	4,81	5,05	3,96			

Примечание – экологические факторы: Тм – термоклиматический фактор, Кп – континентальность климата, Ом – аридность-гумидность, Сг – суровость зимнего периода, Hd – увлажнение, Тг – солевой режим почв, Rc – кислотность почв, Nt – богатство почв азотом, fH – переменность увлажнения, Lc – освещенность.

В изученных сообществах средний показатель кислотности почвы (Rc) соответствует 5,83 баллам (режиму кислых/слабокислых почв), при этом минимальный показатель по этому фактору равен 4,77 (кислые почвы), а максимальный показатель равен 7,39 (слабокислые почвы). Показатель кислотности почв варьирует в пределах трех ступеней.

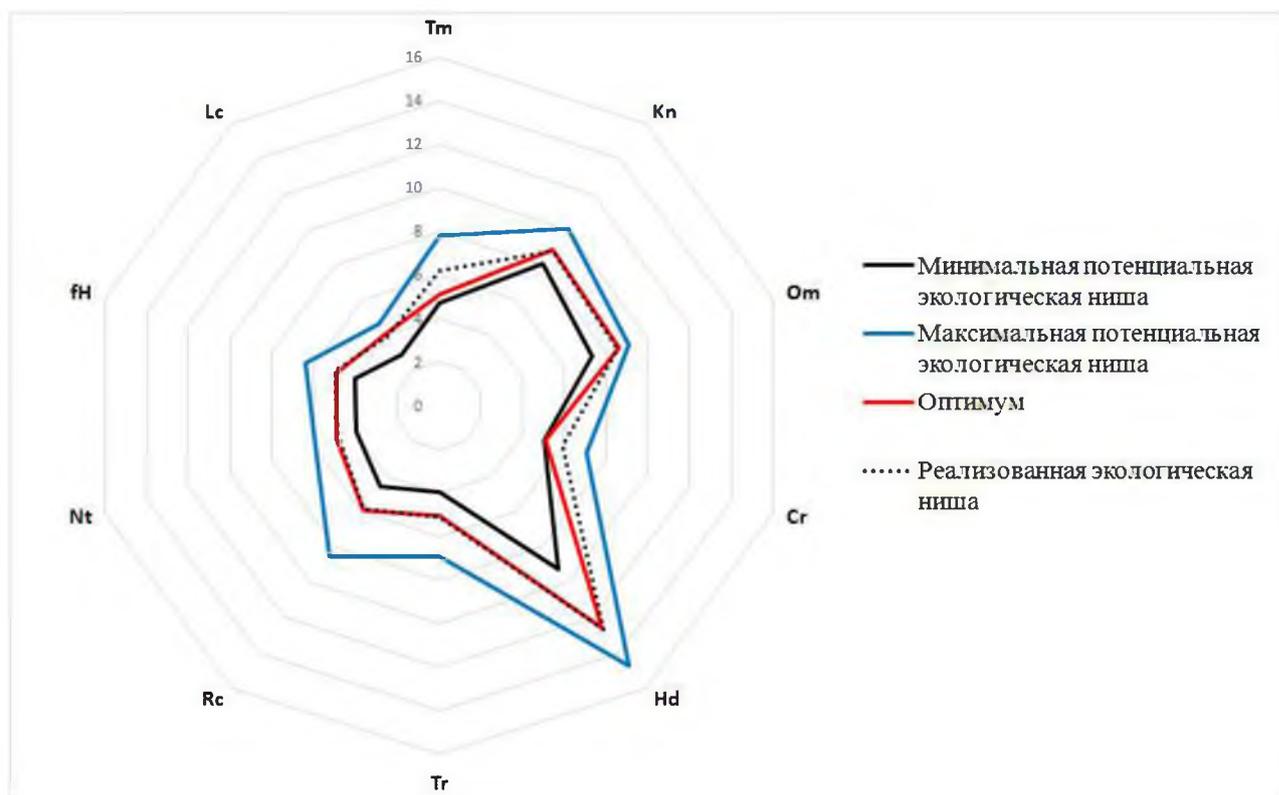
Нитрификация почвы (Nt) в среднем составляет 4,81 балла, соответствующая очень бедным / бедным азотом почвам. Азотообеспеченность почв в изучаемых сообществах колеблется от 4,17 (очень бедных/бедных почв) до 5,70 (бедных почв) в пределах одной ступени.

Усредненный показатель фактора переменности увлажнения почв (fH) соответствует слабопеременному типу увлажнения (5,05) почв, при этом минимальный показатель для этого фактора среди рассматриваемых сообществ равен 4,33 баллам (относительно устойчивого/слабо переменного увлажнения), а максимальный показатель равен 5,78 баллам (слабо переменного/умеренно переменного). Показатели варьируют в пределах одной ступени.

Средний показатель фактора освещенности-затенения (Lc) в изученных сообществах равен 3,96 баллам, что соответствует условиям полуоткрытых пространств/светлых лесов. Показатели варьируют от 3,45 баллов (условия полуоткрытых пространств) до 4,67 баллов (условия светлых лесов) в пределах одной ступени.

На основании полученных данных по амплитудным экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983; Широких, Зверев, 2012) для сообществ с участием *A. biarmense* выявлена экологическая амплитуда вида (рисунок 4). Как видно из рисунка, реализованная экологическая ниша вида наиболее приближена к минимальной потенциальной экологической нише по факторам континентальности климата (Kn) и суровости зимнего периода (Cr). Оптимумы вида по факторам суровости зимнего периода (Cr) и общему терморегиму климата (Tm) практически совпадают с минимальной нишей. По фактору аридности-гумидности климата (Om), связанному с уровнем годовых осадков, значения реализованной ниши и оптимума довольно близки к максимальной

потенциальной нише. Максимальные значения этого фактора получены для сообществ горных тундр и травяно-моховых тундровых лугов, где *A. biarmiense* встречается с высоким постоянством и имеет наибольшую продуктивность и обилие. Следует считать, что основными лимитирующими факторами для указанного вида являются морозность климата (Cr), общий терморезим климата (Tm), а также континентальность (Kn) и аридность-гумидность (Om) климата.

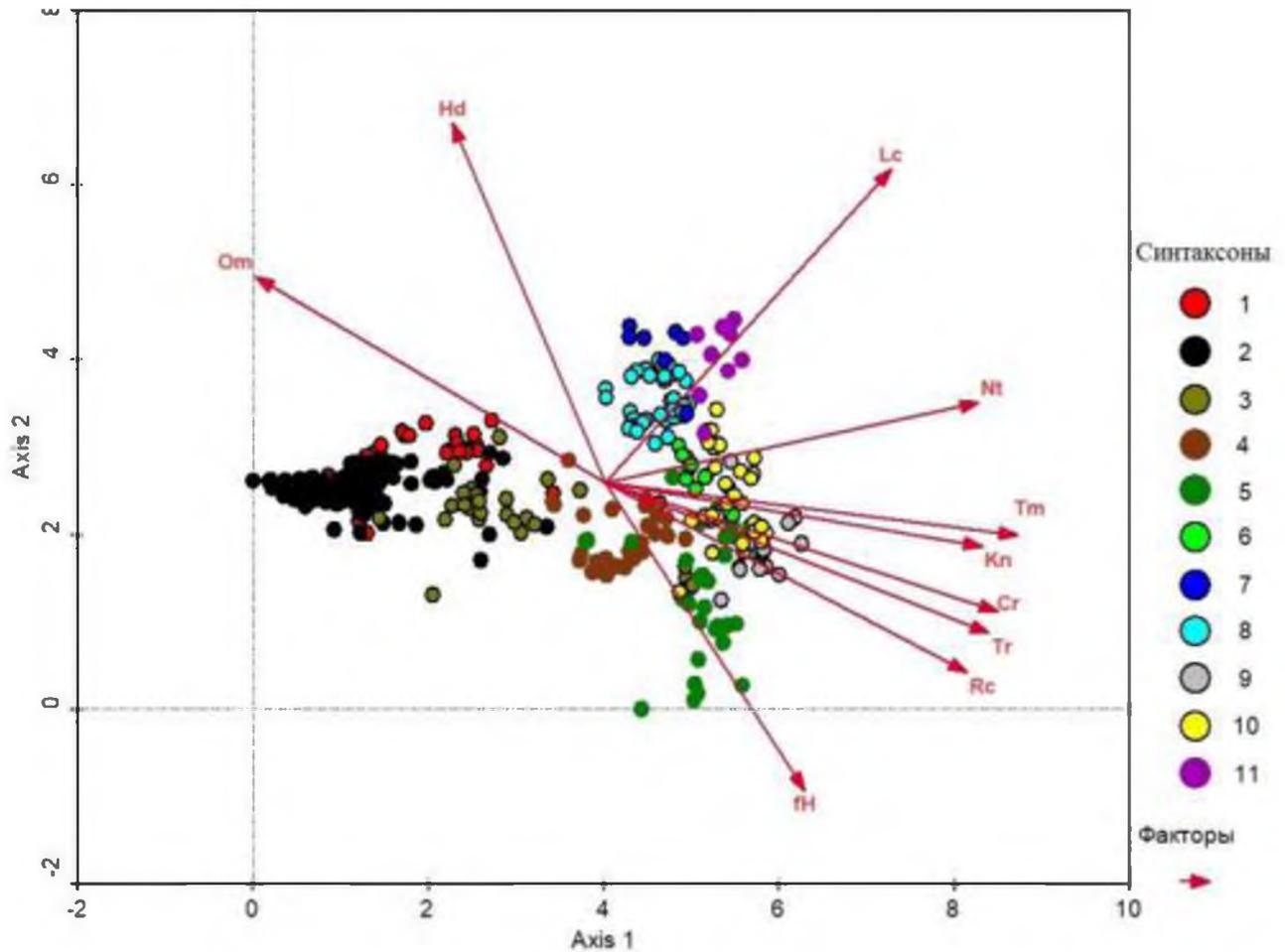


Примечание – экологические факторы: Tm – термоклиматический фактор, Kn – континентальность климата, Om – аридность-гумидность, Cr – суровость зимнего периода, Hd – увлажнение, Tr – солевой режим почв, Rc – кислотность почв, Nt – богатство почв азотом, fH – переменность увлажнения, Lc – освещенность.

Рисунок 4 – Диапазон экологических факторов для *Anemonastrum biarmiense*

Распределение сообществ с участием *A. biarmiense* в пространстве комплекса экологических факторов изображен на рисунке 5. Оси ординации связаны с комплексным воздействием всех ведущих факторов, при этом слева направо: возрастают – термоклиматический режим (Tm = 4,87–7,64), континентальность климата (Kn = 8,29–9,37), солевой режим почв (Tr = 4,26–6,36), богатство почв азотом (Nt = 4,17–5,70), снижаются – криоклиматический параметр (Cr = 5,25–6,82), увлажнение (Hd = 13,37–11,35), омброклиматический

(Om = 8,97–7,93), кислотность почв (Rc = 4,77–7,39), освещенность (Lc = 3,45–4,67). Данный факт во многом связан с особенностями географического расположения описанных сообществ и гипсометрическим уровнем. Происходит смена растительных сообществ от криофильных тундровых лугов до ксерофитных гемибореальных лесов.



Примечание – номерами обозначены: класс **LOISELEURIO-VACCINIETEA**: 1 – союз *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion*; класс **CARICETEA CURVULAE**: 2 – союз *Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae*, класс **MULGEDIO-ACONITETEA**: 3 – союз *Calamagrostion villosae*, 4 – союз *Calamagrostion arundinaceae*, класс **MOLINIO-ARRHENATHERETEA**: 5 – союз *Polygonion krascheninnikovii*, класс **VACCINIO-PICEETEA**, порядок *Pinetalia sylvestris*: 6 – союз *Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris* Martynenko, 7 – подсоюз *Eu-Piceenion abietis*, 8 – подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*, класс **BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE**: 9 – союз *Veronico teucrii-Pinion sylvestris*, 10 – союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; класс **ASARO EUROPAEI-ABIETETEA SIBIRICA**: 11 – союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*. Экологические факторы: Tm – термоклиматический фактор, Kn – континентальность климата, Om – аридность-гумидность, Cr – суровость зимнего периода, Hd – увлажнение, Tr – солевой режим почв, Rc – кислотность почв, Nt – богатство почв азотом, fH – переменность увлажнения, Lc – освещенность.

Рисунок 5 – DCA-ординация сообществ с участием *Anemonastrum biarmiense* до уровня союза/подсоюза. Нагрузки на оси: Axis 1 – 0,66; Axis 2 – 0,28.

В левой части диаграммы сгруппировались сообщества горных тундр и травяно-моховых тундровых лугов, сформировавшихся на вершинах хребтов Южно-Уральских гор в местообитаниях с суровым морозным климатом, неразвитой почвой и избыточным увлажнением, при котором количество атмосферных осадков больше, чем может испариться и просочиться в почву. В данных сообществах *Anemonastrum biarmiense* встречается с высоким постоянством и имеет наибольшее обилие. Проективное покрытие этого вида на площадках варьирует от 1% до 40%, в среднем составляет 5%.

В центре диаграммы сгруппировались сообщества субальпийского высокоотравья, высокогорных лугов и редколесий, формирующиеся на более низком гипсометрическом уровне и часто граничащие с тундрами. В данных сообществах вид встречается с высоким постоянством и имеет наибольшее обилие. В правой части диаграммы сконцентрированы сообщества бореальных зеленомошных, гемибореальных травяных и темнохвойных субнеморальных лесов, формирующихся на достаточно развитых почвах. *A. biarmiense* в этих сообществах встречается преимущественно единичными экземплярами. Исключение составляют сообщества темнохвойных бореальных лесов союза *Piceion excelsae*, встречающихся в верхних частях хребтов Южного Урала и граничащие с горными тундрами, где *A. biarmiense* встречается с высоким постоянством и обилием до 5%.

Таким образом, с высоким постоянством данный вид встречается преимущественно в аркто-альпийских кустарничковых сообществах класса *Loiseleurio-Vaccinietea* Eggler ex Schubert 1960 и высокогорных низкотравных лугах бореальной и суббореальной зон класса *Caricetea curvulae* Br.-Bl. 1948, евросибирских субальпийских высокоотравных лугах и редколесьях класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944. В бореальных темнохвойных и светлохвойных зеленомошных лесах класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939, гемибореальных травяных светлохвойно-мелколиственных лесах сибирского типа класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991, в елово-

пихтовых неморальнотравных лесах класса *Asaro europaei-Abietetea sibiricae* Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016 вид встречается в меньшем обилии и с низким постоянством. Данные сообщества приурочены к части гор Южного Урала на высотах от 450 до 1640 м. над ур. м.

По результатам расчетов средних значений экологических факторов в сообществах с участием *A. biarmiense*, наибольшая амплитуда изменений выявлена для ($Tm = 4,87-7,64$), режима кислотности почв ($Rc = 4,77-7,39$), а также для режима увлажнения почв ($Hd = 13,37-11,35$) и солевого режима почв ($Tr = 4,26-6,36$). Значения остальных факторов изменяются в пределах одной градации.

Основными лимитирующими факторами являются морозность климата (Cr), общий терморегим климата (Tm), а также континентальность (Kn) и влажность (Om) климата, которые тесно взаимосвязаны между собой. Возможно, что при общем похолодании и усилении морозности климата (в том числе и по длительности морозного периода) данный вид начнет выпадать из флористического состава сообществ.

Сочетание суровых климатических условий и большого количества атмосферных осадков, характерных для горных тундр, являются наиболее оптимальными для произрастания и размножения вида *Anemonastrum biarmiense*.

ГЛАВА IV ОНТОГЕНЕЗ, СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ДИНАМИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE*

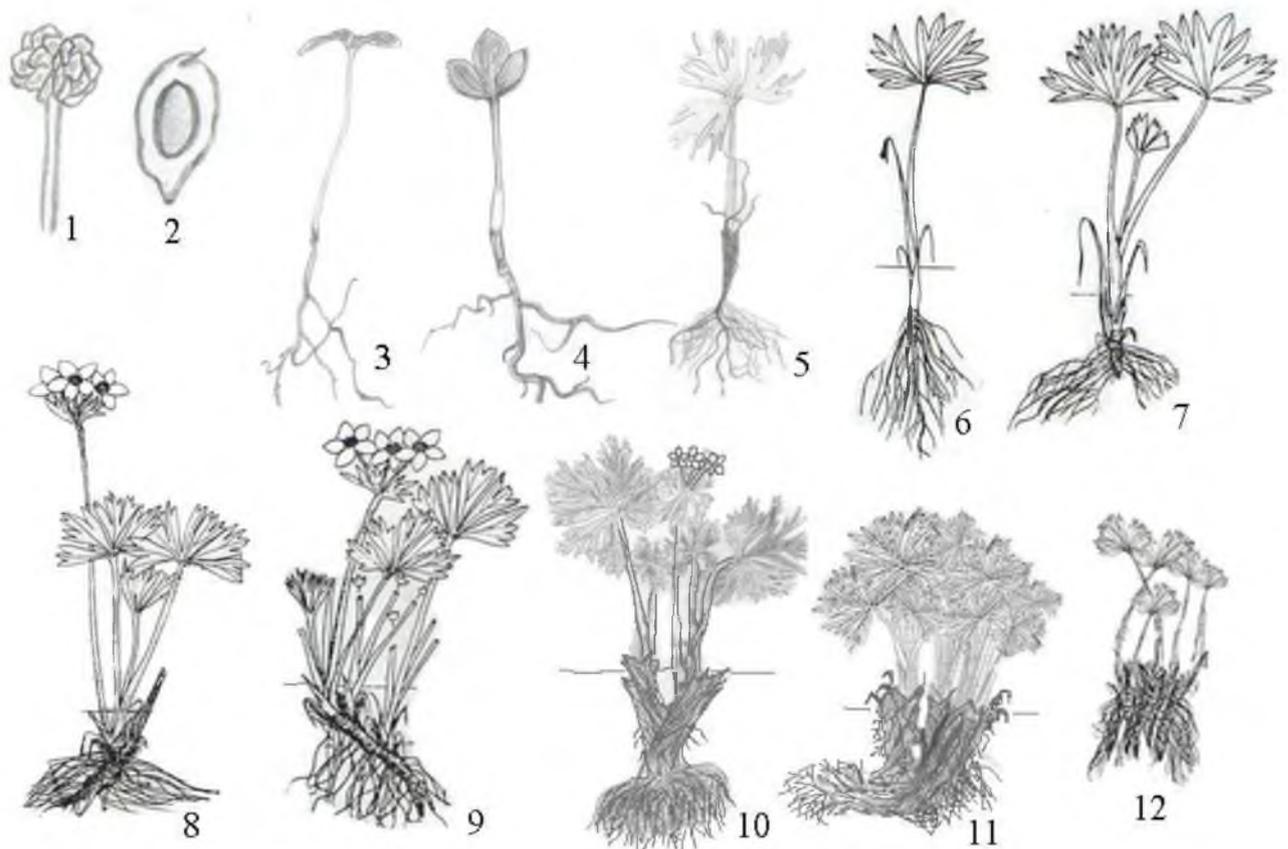
Ценопопуляции – естественные группировки особей, приуроченных к определенному растительному сообществу. Основой исследований ценопопуляций, как сложных систем надорганизменного уровня, являются популяционные методы, включающие изучение возрастного состава, демографических показателей, плотности популяций.

4.1 Онтогенетическая структура *Anemonastrum biarmense*

Полный онтогенез растения представляет закономерную последовательность всех этапов развития одного или ряда поколений особей (бионтов) от возникновения диаспоры до естественной смерти в результате старения. Каждый бионт имеет свой частный онтогенез (Жукова, 1983). Анализ онтогенетической структуры растений раскрывает ступени развития популяции на определенном отрезке времени.

Ранее онтогенез *A. biarmense* в разной степени охарактеризован Р.А. Вернигором (1981), О.Н. Минеевой (1985), и *A. crinitum* – Е.Л. Нухимовским (2002).

Материал для описания возрастных состояний *A. biarmense* собран из луговых ценопопуляций Дунан-сунган и Юша лесного пояса растительности в Южно-Уральском заповеднике, а также в еловом криволесье хр. Нараташ из подгольцового пояса. Частично материал извлечен с вершины хр. Б. Нургуш горно-тундрового пояса растительности в Национальном парке «Зюраткуль». Всего рассмотрено около 100 растений разного возрастного состояния. По собственным сборам мы выделяем 9 возрастных состояний и 4 возрастных периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) (Юсупова и др., 2019). Они представлены на рисунке 6.



Примечание – обозначения растений: 1 – плод (многоорешек); 2 – орешек (семя); 3 – проросток; 4 – ювенильное растение; 5 – имматурное с одним листом; 6 – имматурное с двумя листьями; 7 – виргинильное; 8 – молодое генеративное; 9 – средневозрастное генеративное; 10 – старое генеративное; 11 – субсенильное; 12 – сенильное.

Рисунок 6 – Онтогенез *Anemonastrum biarmiense*

Латентный период

Латентный период представлен плодами и семенами (орешками). В свое время плоды ветреника были отнесены В.Н. Стародубцевым (1991) к типу *Anemonastrum* на основании крыловидных выступов перикарпа, имеющих приспособительное значение к анемохории (рисунок 6, 1–2).

Плод ветреника – апокарпный многоорешек – состоит из односемянных не вскрывающихся плодиков – орешков. Семенам (орешкам) свойственна уплощенная форма со стороны брюшка и спинки с характерными для этого вида крыловидными выступами перикарпа, верхняя часть которого снабжена саблевидным стилодием, а основание сужено в ножку. Зародыш семени слабо дифференцирован, в связи с чем семена нуждаются в периоде покоя или

дозревании, точнее по классификации М.Г. Николаевой (1967) в глубоком морфофизиологическом покое, снять который возможно долговременной стратификацией (Карписонова, 2002). В большинстве случаев форма эллипсоидальная, цвет – светло-коричневый. Размер орешка варьирует по длине от 0,7 до 1 см, по ширине – от 0,4 до 0,7 см. Семена при хранении в тепле быстро теряют всхожесть.

Прегенеративный период

К прегенеративному периоду относятся проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные особи. Для данного периода свойственны признаки, характерные для молодых растений, это – наличие смешанной корневой системы и образование придаточных корней, листьев ювенильного типа на ранних стадиях, в осевой структуре отсутствуют генеративные зачатки (рисунок 6, 3–7).

Проростки и всходы (p). В начале или середине лета на тонком стебельке различимы две семядоли, которые срастаются между собой боковыми сторонами таким образом, что в результате образуется длиннотрубчатое влагалище. Иными словами наблюдается явление естественной синкотилии (Эмбриология..., 1997). Семядоли голые, зеленые, продолговатые, 0,8–1 см длиной и 0,3–0,4 см шириной, постепенно подсыхающие к концу лета. Прорастание семян надземное. Отчетливо выделяется гипокотиль, семядольный узел, корневая шейка, коричневый стержневой корешок и боковые корешки с одним или двумя порядком ветвления. Часто у растений в первый год жизни развивается только корешок, а семядоли появляются на поверхность на следующий год (Мамаев, Князев, 1995).

Ювенильное растение (j). В начале лета после прорастания всходы длиной от 5 до 10 см развивают листочек трехлопастной формы, опушенный по краю листа. Стержневой корень длиной от 1,5 до 5 см, часто с двумя порядками ветвления, который сохраняется у растений до 3 лет, замещаясь постепенно системой придаточных корней.

Имматурное (im) растение представлено одной или двумя настоящими длинночерешковыми листовыми пластинками длиной и шириной 2–5 см,

рассеченные на три широко-ромбических 2–3-раздельных сегмента расположенных на хорошо развитых черешочках от 1,2 до 5 мм длиной. Сверху листовая пластинка почти голая, снизу покрыта рассеянными короткими волосками. Стержневой корень заметно утолщается, удлиняется с появлением боковых корней 2 и 3 порядка, а также с появлением корешков стеблевого происхождения, благодаря которым ось побега укорачивается и начинает формироваться стеблекорень. Вокруг главной оси начинает формироваться волокнистый чехол из остатков отмерших листьев и мочковатая корневая система с сохранением стержневого корешка. Существует мнение, что с образованием стеблеродных корней формирующееся корневище погружается в субстрат за счет их втягивающего действия (Серебряков, Серебрякова, 1965). Индикаторным признаком служит начало ветвления.

У особей *A. biarmiense* тип нарастания осевой структуры побега эумоноподиальный, т.е. главная ось побега нарастает более одного года без отмирания (утраты) ее верхушки (Нухимовский, 2002). По типу формирования корневище эпигеогенное или надземного происхождения (Серебряков, Серебрякова, 1965).

Виргинильное (*v*) растение имеет признаки взрослой особи, но отсутствуют репродуктивные побеги. В розетке формируется от 3 до 10 листьев, поскольку емкость верхушечной почки не превышает 10 листовых зачатков (Минеева, 1985). Обкладка из черешков отмерших листьев хорошо сформирована и служит дополнительной термоизолирующей защитой почек возобновления, при этом у последних отсутствуют специализированные защитные покровы. Корневая система в основном состоит из придаточных корней, главный корень начинает отмирать.

Генеративный период

Генеративный период включает молодые генеративные, средневозрастные и старые генеративные растения. Диагностическим признаком является появление цветоносов в пазухах прикорневых листьев из почек возобновления. Для растений

характерной особенностью является сформированность почек возобновления в предзимный период и отмирание боковых почек с сохранением верхушечной, чем и определяется эумоноподиальное нарастание осевой структуры главного побега (Минеева, 1985). Главный корень замещается системой боковых и придаточных корней, отходящих от разрастающегося стеблекорня (рисунок 6, 8–10)

Молодое генеративное растение (g1) формирует взрослую структуру и впервые образует, как правило, один цветоносный побег. Из верхушечной почки развиваются розеточные листья и полурозеточный цветоносный побег. Цветоносный побег имеет розеточную часть и стрелковидную стеблевую часть, состоящую из одного растянутого междуузлия, верхний узел которого несет мутовку листьев обертки (покрывало) из 4 мутовчатых, накрест супротивных сидячих листьев. Заканчивается цветоносный побег зонтиковидным соцветием из 4–7 цветков. Гиницей апокарпный, состоит из 15–40 плодолистиков. В плодолистиках: завязь с одним семязачатком эллипсоидная, сплюснутая с боков, голая; стилодий (столбик) изогнут; рыльце низбегающее. Андроцей состоит из 15–25 тычинок. Высота побега в среднем составляет 25,3 см в горно-тундровом и 44,2 см в горно-лесном поясах. Ризом имеет компактную структуру, нарастание розеточных листовых побегов моноподиальное, а полурозеточных цветоносных – симподиальное (Стародубцев, 1991). Корневая система состоит из придаточных и боковых корней, связанных между собой через корневище, которое углубляется в почву на 10–20 см.

Средневозрастное генеративное растение (g2) кроме осевого, развивает многочисленные цветоносы из пазух прикорневых листьев. По данным О.Н. Минеевой (1985) верхушечная почка заключает от 14 до 16 листовых зачатков и от одного до пяти цветоносных зачаточных побегов, при этом формируется от одной до пяти боковых почек с емкостью, не превышающей два-пять листовых зачатков, которые отмирают осенью вместе с листьями и цветоносными побегами. Этим определяется ежегодное моноподиальное нарастание многолетнего побега. Число листьев в розетке составляет 8 шт. в горно-лесном поясе и 5 шт. в горно-тундровом поясе. Длина и ширина листового сегмента 4,95 и 5,53 см в горно-

тундровом, 7,91 и 8,93 см в лесном поясах. Корневая система придаточная, с порядком ветвления от одного до четырех, сильно погружена в почву – до 30 см. Волокнистый чехол из отмерших листьев, очень мощный.

Старое генеративное растение (g3) имеет один, редко два цветонеса. Постепенно измельчаются листья и сокращается их количество – до пяти-семи. Уменьшается прирост вегетативной массы. Процесс отмирания оказывает влияние на процесс возобновления. Отмечено частичное одревеснение корневой системы, которое ведет к утрате способности к моноподиальному нарастанию. Наблюдается неполная партикуляция, растение частично находится в стадии перехода на синоргазмический уровень.

Постгенеративный период

Постгенеративный период включает субсенильные и сенильные растения. У особей данных возрастных состояний отмечено отсутствие генеративных побегов и их зачатков в почках. Сокращается число листьев и их размер. Также для этого периода характерна неспециализированная партикуляция (рисунок 6, 11–12).

Субсенильное растение (ss) представляет собой синоргазм в состоянии клона. Происходит утрата физиологической зрелости. Некротическая старческая партикуляция усиливается, придаточные корни, образуясь на живой верхней части корневища, способствуют разрушению связей между партикулами, однако полной партикуляции нет. Растение теряет способность цвести и плодоносить в результате отмирания верхушечной почки. Ее замещают, как правило, боковые почки с меньшей емкостью по количеству листовых зачатков, поэтому сокращается число листьев в прикорневой розетке. Особи данной группы немногочисленны, что свидетельствует о непродолжительном периоде их существования.

Сенильное растение (s) в каждой ценопопуляции обнаруживается с трудом, и отличить их молодых особей бывает затруднительно, т. к. растения сенильной группы могут распадаться на необособленные партикулы и напоминать имматурные растения, но с более массивным полуразрушенным корневищем.

Партикулы местами сохраняют между собой связь при помощи живой паренхимной части в корневище, при этом одревеснение занимает большую его часть.

4.2 Особенности организации ценопопуляций

Растения разных онтогенетических состояний потребляют ресурсы среды разными темпами. Вклад растений разных возрастных состояния в популяционную плотность взвешен соответственно их энергетической эффективности (Животовский, 2001). Общая, эффективная плотность и возрастной состав представлены в таблице 3.

Таблица 3 – Распределение особей *Anemonastrum biarmense* по онтогенетическим группам в ценопопуляциях

ЦП	Плотность, экз./м ²	Эффективная плотность, экз./м ²	Онтогенетическое состояние, %								
			p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Арвяк-рязь	5,16	2,63	2,58	10,32	16,13	30,97	24,51	13,54	1,93	0,00	0,00
Крака	8,83	2,74	15,85	15,47	17,36	17,73	11,32	15,09	3,39	2,26	1,51
Золотые шишки	11,31	3,62	4,42	20,65	35,39	23,00	7,37	7,96	1,18	0,00	0,00
Дунан-сунган	8,53	5,03	2,03	2,44	21,81	23,57	11,78	32,11	4,47	1,22	0,81
Дунан-сунган 2	8,58	6,96	4,43	6,21	33,51	38,82	6,91	6,38	2,3	0,88	0,53
Юша	8,26	4,38	4,86	7,69	23,88	18,62	10,93	27,12	4,45	1,21	1,21
Белятур	7,11	4,05	1,41	2,82	16,43	35,21	11,27	27,23	1,88	3,28	0,47
Москаль	8,41	4,21	3,57	8,33	21,43	33,33	10,71	14,68	3,57	2,77	1,59
Черная скала	8,23	4,44	7,69	8,91	18,22	15,79	13,36	28,34	3,64	2,83	1,21
Гремучий ключ	15,16	3,94	23,98	26,47	14,33	20,87	7,16	6,23	0,62	0,31	0,00
Магнитка	4,91	2,36	7,48	19,73	25,17	6,12	4,76	33,33	2,05	1,36	0,00
Казабиль	15,04	6,69	2,50	15,66	40,29	9,81	7,10	20,87	2,71	0,62	0,04
Василевские поляны	8,23	4,28	3,64	4,45	22,2	27,90	12,10	21,80	4,45	2,02	1,21
Ялангас	9,65	5,31	6,45	12,54	8,96	20,07	17,2	22,58	8,61	2,15	1,43
Нараташ	16,03	6,41	2,28	16,22	23,49	33,68	12,06	8,73	1,25	1,87	0,41

Продолжение таблицы 3 – Распределение особей *Anemonastrum biarmiense* по онтогенетическим группам в ценопопуляциях

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Большой Шатак	11,83	6,03	0,00	8,68	11,76	44,81	11,76	14,56	6,72	1,68	0,00
Плечо г. Медвежьей	14,32	5,01	3,97	12,90	32,50	34,24	13,15	1,98	1,48	0,24	0,24
Машак седловина	10,79	4,42	2,55	5,73	41,72	19,74	11,14	11,46	3,50	2,86	1,27
Большой Шелом	8,58	4,38	8,43	7,62	16,06	29,31	7,63	25,7	2,81	1,20	1,22
Круглица	8,80	4,93	5,30	7,57	14,01	24,62	16,66	25,75	3,03	2,27	0,75
Большой Нургуш 2	10,12	4,86	5,96	10,88	21,75	23,51	11,23	22,45	2,10	1,40	0,70
Уван	13,93	5,57	4,50	15,11	21,29	38,28	10,29	5,98	2,87	1,20	0,48
Зюраткуль	13,36	5,74	2,99	12,97	30,67	31,41	8,48	10,72	1,99	0,75	0,00
Именинная	17,10	8,55	1,56	6,04	18,52	35,87	18,91	11,89	2,92	3,51	0,78
Безымянная	21,41	11,50	1,71	3,11	19,94	31,46	23,52	16,35	1,71	1,24	0,93
Условно Угловая	25,13	10,55	1,99	2,25	27,98	44,96	13,92	4,77	1,99	1,46	0,66
Большой Нургуш	22,4	10,75	5,82	7,53	17,46	23,97	18,83	20,89	2,40	1,71	1,37
Большой Иремель	14,83	6,67	3,59	12,13	20,45	32,35	15,28	11,68	2,47	1,34	0,67
Медвежья	10,86	5,97	3,99	3,07	11,96	36,19	15,95	18,09	5,83	3,37	1,53

Общая плотность ЦП *A. biarmiense*, расположенных в горно-лесном поясе, варьирует от 4,91 до 15,16 экз./м², эффективная плотность – 2,36–6,96 экз./м². В подгольцовом поясе значения плотности меняются от 8,23 до 16,03 экз./м², эффективной плотности – 4,28–6,69 экз./м². В горно-тундровом поясе наблюдается тенденция к увеличению значений общей плотности от 10,86 до 25,13 экз./м², эффективной плотности – 5,97–11,56 экз./м². В отличие от данных этому виду, полученных на Северном Урале (Вернигор, 1981; Плотникова, 2009), на Южном Урале наблюдается возрастание плотности особей в высотном поясе, что обусловлено, на наш взгляд, образованием скоплений или «пятен» с высокой сконцентрированностью особей разных возрастных групп в горных тундрах. Вследствие более мягкого климата, характерного для области Южного Урала, в скоплениях сохраняются большинство молодых растений, в связи с чем растет и плотность указанных групп. Вне таких скоплений плотность заметно снижается.

В подгольцовых редколесьях и лугах, тундроподобных сообществах, приуроченных к привершинной части гор, по-видимому, высокая плотность особей поддерживается благодаря отсутствию конкурентных видов растений, способных вытеснить ветренник пермский в луговых сообществах горно-лесного пояса из-за высокого обилия, также этому благоприятствует обильное увлажнение и мягкость климата, в отличие от выше расположенных поясов растительности. Стоит отметить, что в горно-лесном поясе наибольшие значения плотности особей отмечены в лесных ценопопуляциях за счет высокой доли прегенеративной фракции. В луговых местообитаниях отмечено среднее по плотности число растений на 1 м², в основном 8–9 особей. В целом для ценопопуляций характерен высокий уровень имматурных (до 41,72%) и виргинильных (до 44,96%) растений, с менее высокими долями встречаются средневозрастные генеративные растения (до 33,33%) и низкий уровень в ценопопуляциях составляют проростки (0–23,96%), субсенильные (0–3,51%) и сенильные растения (0–1,59%).

Усредненный онтогенетический спектр *A. biarmiense* в трех поясах растительности левосторонний одновершинный с максимумом на виргинильных особях (23,67%, 28,85%, 34,13%) (рисунок 7). В спектрах представлены растения всех возрастных состояний.

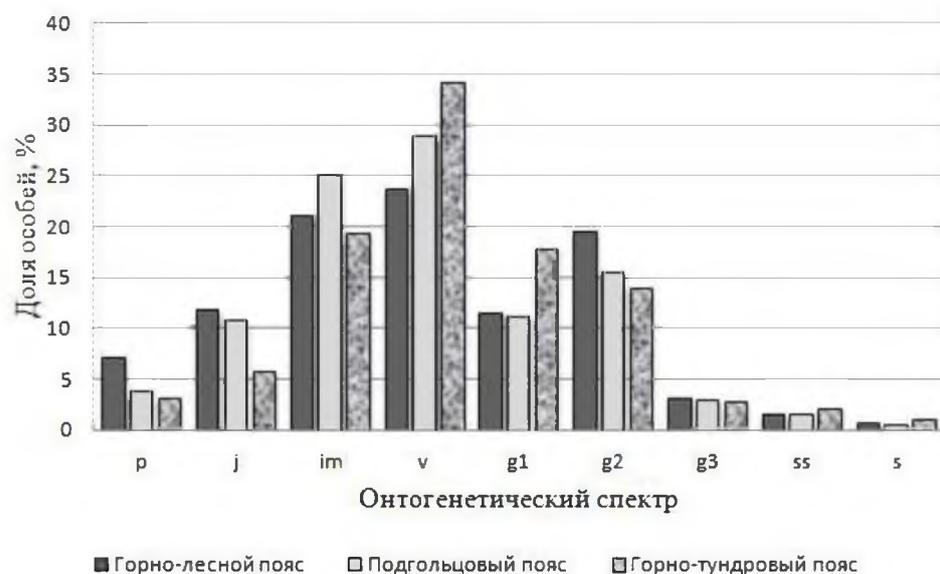


Рисунок 7 – Усредненный онтогенетический спектр ценопопуляций *Anemonastrum biarmiense*

В горно-лесном поясе в базовом спектре, помимо высокой доли виргинильных (23,67%) и имматурных (21,05%) растений, возрастает доля средневозрастных генеративных (19,55%) растений. С увеличением высотной поясности доля проростков, ювенильных и средневозрастных генеративных растений уменьшается, и напротив возрастает доля виргинильных, молодых генеративных, субсенильных и сенильных растений. Высокой также остается доля имматурных особей во всех поясах растительности. Следовательно, на основании высокого числа особей имматурной, виргинильной и зрелой генеративной группы растений, стоит заключить, что перечисленные возрастные группы являются наиболее продолжительными и устойчивыми в онтогенезе ветреника пермского.

Возрастная структура конкретных ЦП *A. biarmiense* имеет два типа спектра: левосторонний, центрированный. Левосторонний спектр образуют 23 ЦП (Гремучий ключ, Арвяк-рязь, Казабиль, Василевские поляны, Нарташ, Белятур, Медвежья, Плечо Медвежьей, Машак седловина, Москаль, Зюраткуль, Уван, Именинная, Безымянная, Условно-угловая, Дунан-сунган 2, Б. Шелом, Б. Нургуш, Б. Иремель, Золотые шишки, Б. Шатак, Б. Нургуш, Крака) (рисунок 8). В перечисленных ценопопуляциях преобладает прегенеративная группа растений. Абсолютный пик имматурных и виргинильных растений зафиксирован в горно-тундровом поясе, тогда как в горно-лесном и подгольцовом поясах к ним добавляется средневозрастная генеративная группа растений.

В горно-тундровом поясе, к которому приурочены 6 ценопопуляций, на фоне ухудшения климатических условий для произрастания растений в сравнении с ниже лежащими поясами, доля имматурных и виргинильных растений увеличивается. Существует мнение, что подобное явление сопряжено с выпадом из возрастного состава проростков и ювенильных растений, как наиболее уязвимой группы в высотно-поясном ряду (Хохлова, 2000). По-видимому горно-тундровый пояс представляет все таки оптимальные условия обитания данного вида, о чем свидетельствует высокая доля прегенеративной фракции и высокая плотность. Вероятно, это указывает на высокую конкурентоспособность вида в отношении других видов, образующих сообщество горно-тундрового пояса.

Постепенно, по мере уменьшения высотного градиента в онтогенетическом спектре возрастают доли проростков, ювенильных, молодых и средневозрастных генеративных растений.

В отдельных ценопопуляциях, при общем преобладании виргинильных растений, увеличиваются доля проростков, ювенильных и имматурных растений в тех экотопах, где присутствует густой полог темно-хвойных деревьев (Гремучий ключ), разреженный еловый лес (Нараташ, плечо г. Медвежьей, Уван, Зюраткуль). Это можно объяснить тем, что еловые фитоценозы обладают сильными буферными свойствами по сравнению с другими лесными экосистемами, что позволяет им сглаживать воздействие различных абиотических факторов (влажности, температуры) на компоненты экосистем (Торопова, Робакидзе, 2003). В ценопопуляциях, приуроченных к еловым экотопам, отмечается повышенная влажность, затенение, ветрозащитные свойства и низкая конкуренция с лесными травами в борьбе за ресурсы. В связи с этим доля проростков и ювенильных растений здесь будет выше, поскольку перечисленные группы растений являются наиболее уязвимыми при воздействии прямых солнечных лучей, иссушающего ветра на открытых пространствах и конкуренции с луговыми травами.

В лесных ценопопуляциях генеративные растения расположены редко и, как правило, вокруг них наблюдаются скопления вегетативных растений. Зрелые плоды осыпаются вблизи материнской особи, прорастая они образуют плотные скопления вокруг генеративных растений. В подобных скоплениях существует острая конкуренция между особями прегенеративной фракции и единичные растения способны достичь зрелого возраста, поэтому доля генеративных растений в подобных ценопопуляциях заметно сокращается и возрастает по мере усиления ветра, поступления солнечного света в других ценопопуляциях. Так среди елово-березовых криволесий, можжевельного стланика подгольцового пояса доля зрелых генеративных растений возрастает, образуя второй пик, что наблюдается в ЦП «Б. Шелом». Подобным образом возрастают доли зрелых генеративных растений в ценопопуляциях, приуроченных к светлым лиственным

лесам. Под пологом березы, сосны или лиственницы к преобладающей прегенеративной группе добавляются зрелые генеративные растения (Казабиль, Белятур, Москаль), но доля проростков и ювенильных растений также остается на высоком уровне в светлохвойных лесах (Крака, Золотые шишки). Левосторонний спектр присущ как ценопопуляциям лесного, подгольцового и горно-тундрового пояса, так и луговым ценопопуляциям (Дунан-сунган 2, Василевские поляны) с преобладанием имматурных и виргинильных растений. В ЦП Дунан-сунган 2 выражено интенсивное увлажнение (выходы ключей), что по-видимому, играет значимую роль в онтогенезе ветреника пермского, обеспечивая благоприятные условия для развития прегенеративных растений. В ЦП Василевские поляны также преобладают имматурные и виргинильные растения, но в левостороннем спектре появляется еще один пик со зрелыми генеративными растениями. В высокотравном мезофильном растительном сообществе этой популяции доля генеративных растений возрастает, поскольку растения, достигнув зрелого состояния, замедляют свое развитие на пике максимальной эффективности, а ежегодное семеношение обеспечивает самоподдержание ценопопуляции. В ЦП Б. Нургуш 2 с преобладанием лишайникового яруса, также наблюдается второй пик на зрелых генеративных растениях. В ЦП Крака наблюдается левосторонний многовершинный спектр, что является редким случаем. Вероятно подобное явление связано с пожаром 2010 г., следы которого в данном экотопе отмечены повсюду. Уничтожение растительного покрова на данном участке позволило почвенному банку семян прорасти с большой долей всходов, постепенно росла доля особей разных онтогенетических состояний. К 2017 г. растительный покров частично восстановился, и в ценопопуляции к этому времени доли возрастных групп уравнились между собой.

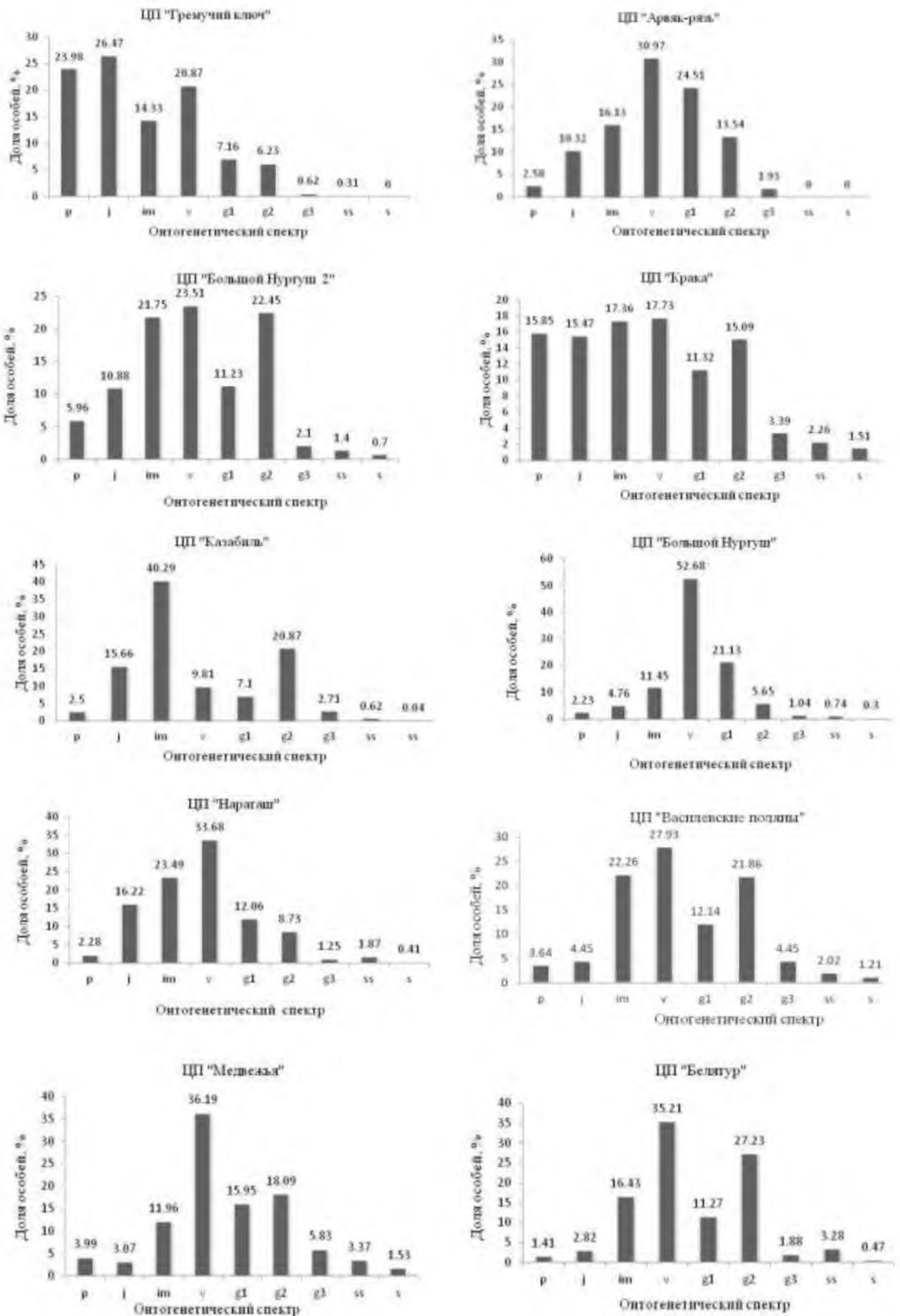
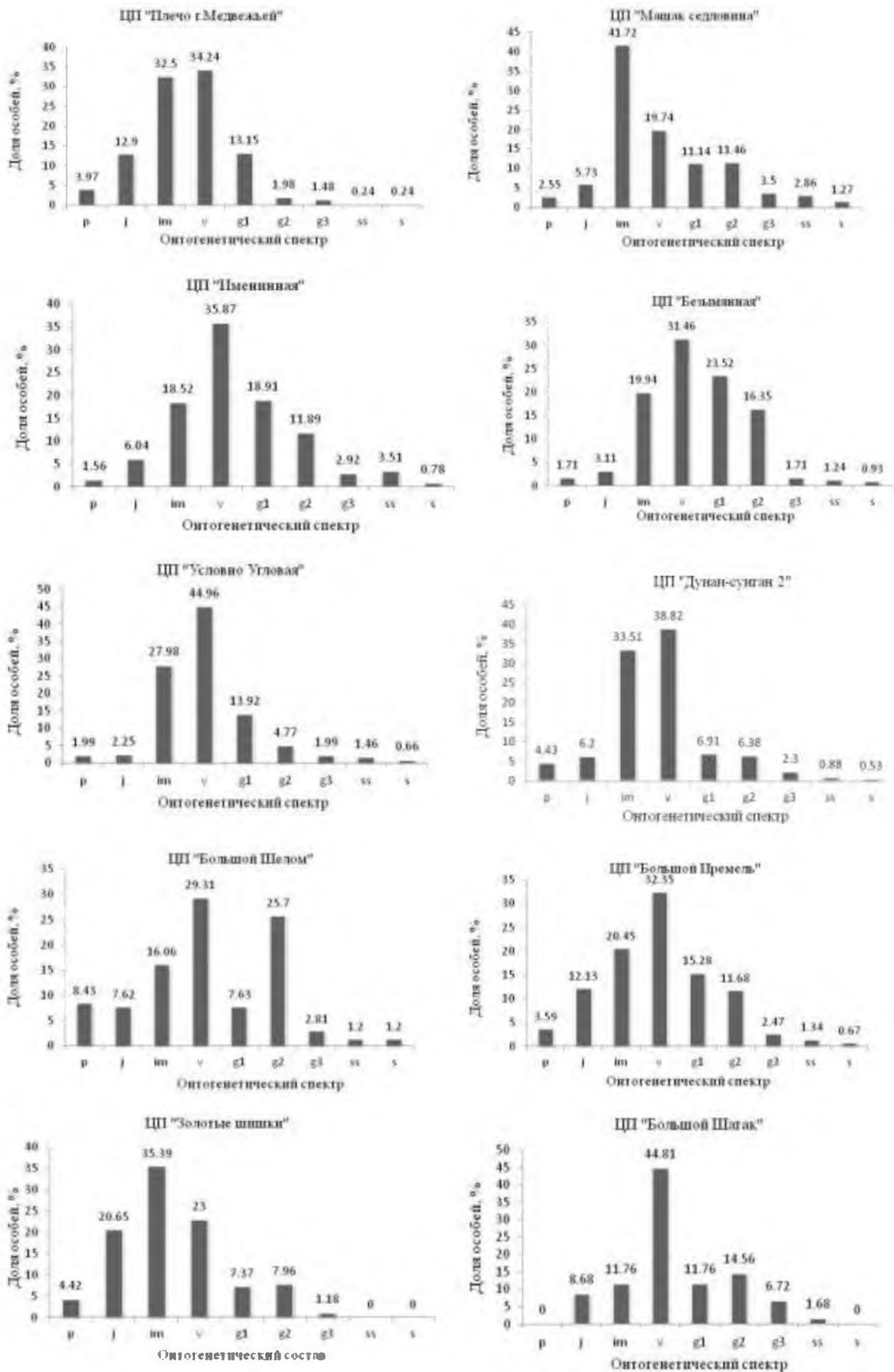
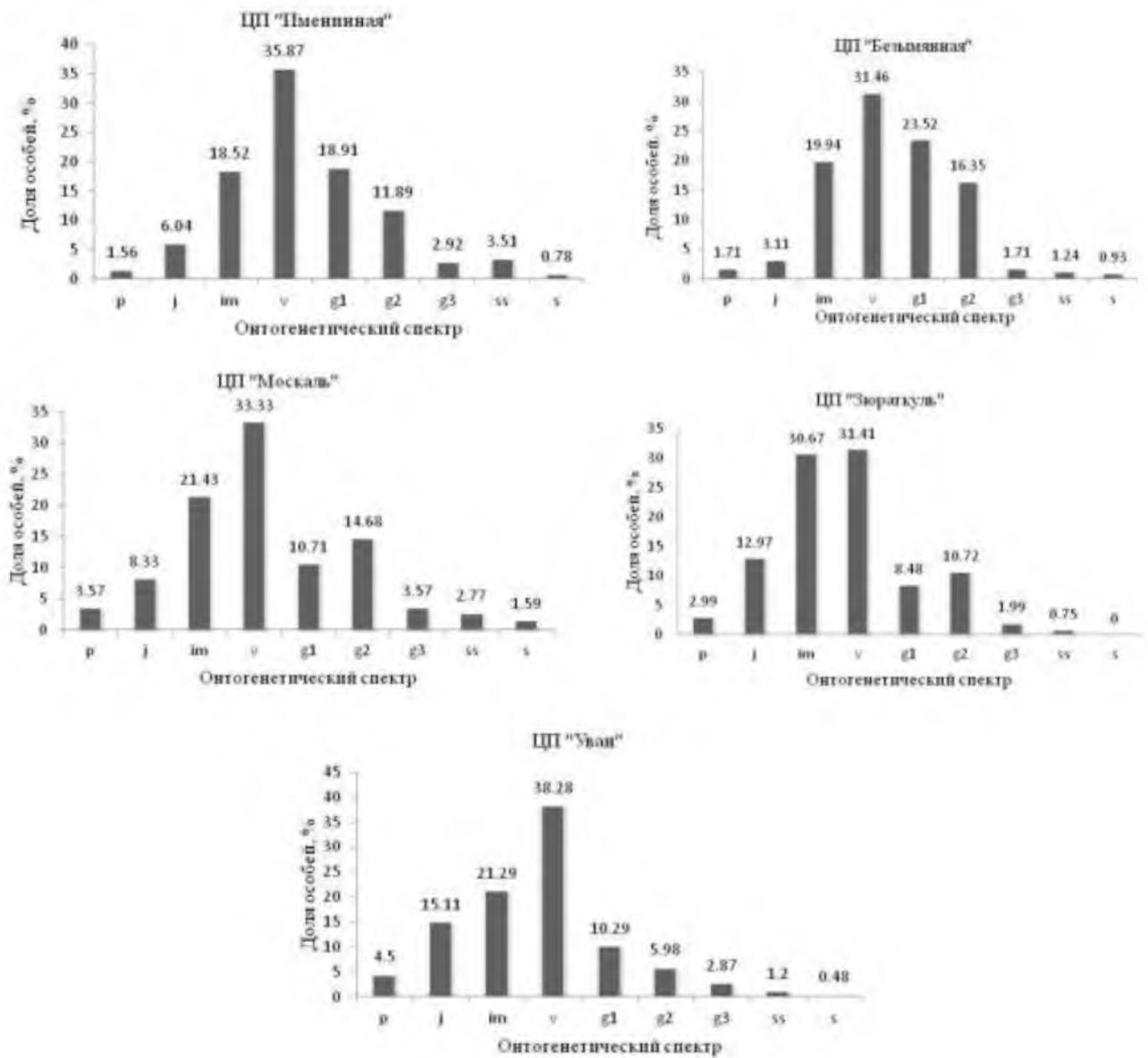


Рисунок 8 – Левосторонние онтогенетические спектры *Anemonastrum biarmiense*



Продолжение рисунка 8 – Левосторонние онтогенетические спектры *A. biarmiense*



Продолжение рисунка 8 – Левосторонние онтогенетические спектры *Anemonastrum biarmense*

Центрированный онтогенетический спектр образуют 6 ЦП (Черная скала, Магнитка, Юша, Дунан-сунган, Ялангас, Круглица), в которых пика максимума достигают средневозрастные генеративные растения (рисунок 9). В спектрах появляется второй пик, который образуют имматурные и виргинильные особи.

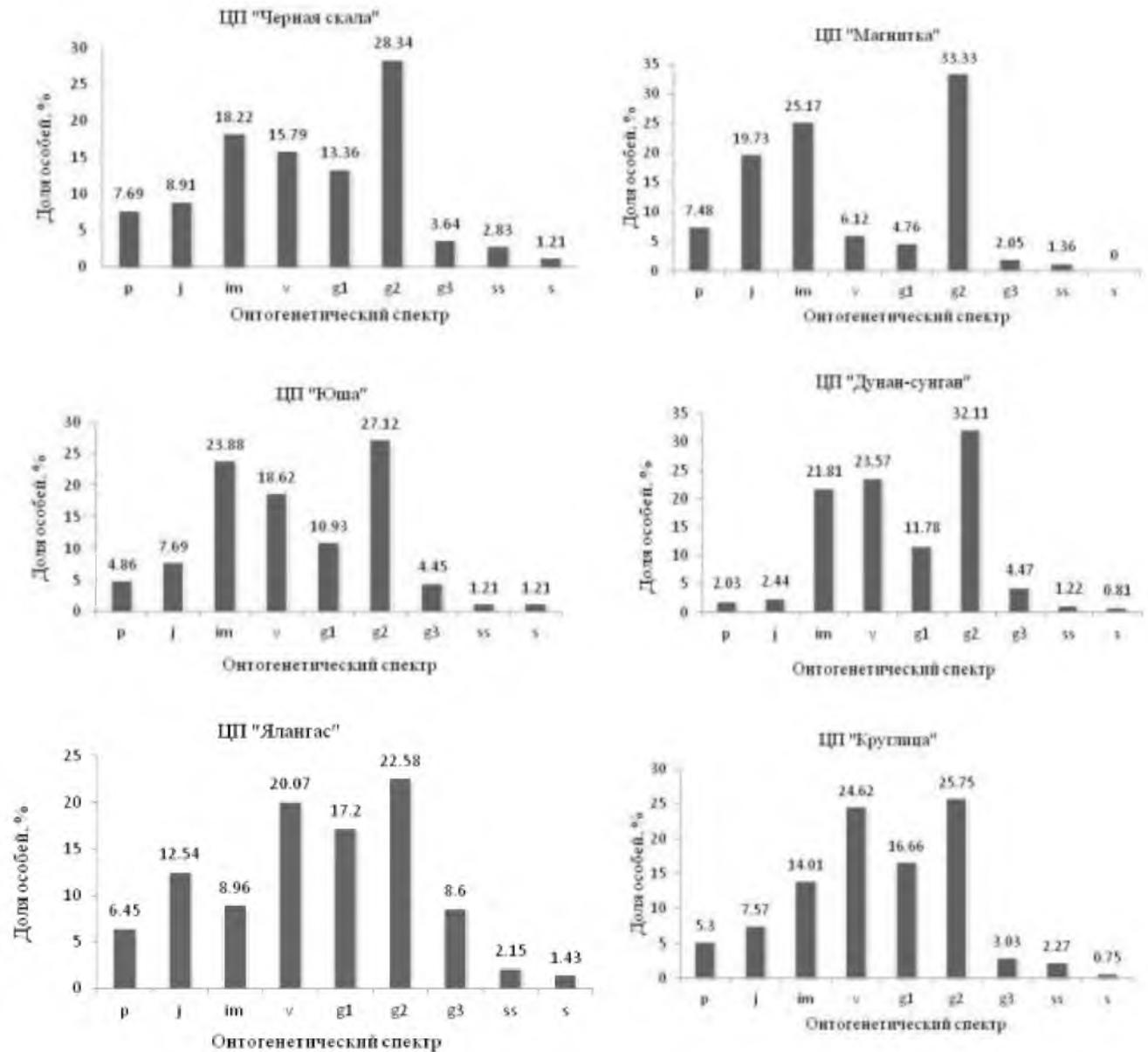


Рисунок 9 – Центрированные онтогенетические спектры *Anemonastrum biarmense*

Большинство ценопопуляций с центрированным спектром приурочено к горным лугам (Юша, Дунав-сунган, Ялангас) и, как упоминалось выше, доля зрелых генеративных растений наиболее высока по сравнению с остальными группами в открытых местообитаниях с интенсивными порывами ветра и благоприятными условиями для произрастания в целом. На лугах семена рассеиваются ветром на значительные расстояния от материнских растений и плотных скоплений не образуется, что подтверждает невысокая плотность особей в данных сообществах (от 8,26–9,65 экз. на 1 м²). Преимущественно из-за острой конкуренции с луговыми травами из состава сообщества выпадают большинство

проростков и ювенильных растений, однако меньшая их доля достигает имматурного и виргинильного состояния, которые в свою очередь переходят в зрелое генеративное состояние и достигают максимальной высоты и продуктивности. Субсенильное и сенильное возрастные состояния у растений встречаются редко, по-видимому, в постгенеративном состоянии растения долго не пребывают и отмирают, распадаясь на необособленные партикулы. В ЦП Магнитка, приуроченной к смешанному березово-сосновому лесу, доля проростков, ювенильных и имматурных растений находится также на высоком уровне, что обусловлено наличием древесного полога, низким проективным покрытием трав гемибореального типа. В ЦП Черная скала, приуроченной к березово-еловому лесу, с высокой долей средневозрастных генеративных растений в центрированном спектре увеличивается доля прегенеративной группы. В ЦП Круглица, приуроченной к вершине с каменными валунами и редким можжевельниковым стланником, отмечена высокая доля виргинильных и зрелых генеративных растений.

В ходе исследований была изучена демографическая структура ценопопуляций. Демографические показатели представлены в таблице 4. По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) все изученные нами ценопопуляции относятся к нормальным полночленным. Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что молодыми являются все ЦП *A. biarmiense* ($\Delta = 0,10-0,29$; $\omega = 0,26-0,59$). В них в большом количестве представлены прегенеративные особи. К переходному типу приближены две ценопопуляции (Дунан-сунган, Белятур).

Проведено также сравнение индексов восстановления и старения, отражающих динамические процессы ценопопуляций. Индекс восстановления колеблется от 0,86–5,04 в ЦП *A. biarmiense*. Данный факт свидетельствует о хорошем пополнении молодыми особями и преобладании прегенеративной фракции. Индекс старения равен или близок к нулю, что свидетельствует об интенсивном отмирании особей в старом генеративном состоянии.

Таблица 4 – Демографические показатели состояния ценопопуляций *Anemonastrum biarmiense*

ЦП	Демографические показатели				
	Δ	ω	Тип ЦП	Iв	Iст
Арвяк-рязь	0,20	0,51	Молодая	1,44	0,00
Крака	0,16	0,31	-	1,70	0,03
Золотые шишки	0,12	0,32	-	4,79	0,02
Дунан-сунган	0,28	0,59	-	0,99	0,02
Дунан-сунган 2	0,14	0,37	-	5,04	0,01
Юша	0,26	0,53	-	1,18	0,02
Белятур	0,26	0,57	-	1,35	0,04
Москаль	0,25	0,50	-	2,18	0,04
Черная скала	0,27	0,54	-	0,95	0,04
Гремучий ключ	0,10	0,26	-	4,40	0,00
Магнитка	0,24	0,48	-	1,27	0,01
Казабиль	0,18	0,42	-	2,14	0,01
Василевские поляны	0,25	0,42	-	1,42	0,03
Ялангас	0,29	0,55	-	0,86	0,04
Нараташ	0,16	0,40	-	3,33	0,02
Большой Шатак	0,23	0,51	-	1,82	0,02
Плечо г. Медвежьей	0,12	0,35	-	4,79	0,00
Машак седловина	0,19	0,41	-	2,57	0,04
Большой Шелом	0,24	0,51	-	1,47	0,03
Круглица	0,26	0,56	-	1,02	0,03
Большой Нургуш 2	0,22	0,48	-	1,57	0,02
Уван	0,14	0,40	-	3,90	0,02
Зюраткуль	0,17	0,45	-	3,54	0,01
Именинная	0,22	0,50	-	1,79	0,04
Безымянная	0,23	0,54	-	1,31	0,02
Условно Угловая	0,16	0,42	-	3,84	0,02
Большой Нургуш	0,17	0,48	-	2,48	0,01
Большой Иремель	0,19	0,45	-	2,21	0,02
Медвежья	0,27	0,55	-	1,28	0,05

4.3 Динамика онтогенетических состояний в ценопопуляциях

Далее приведен анализ четырехлетней динамики онтогенетической структуры ветреника пермского в пяти популяциях, расположенных в горно-лесном и подгольцовом поясах Южно-Уральского заповедника, а также

трехлетняя динамика ЦП Б. Нургуш в горно-тундровом поясе национального парка Зюраткуль.

Численность особей всех возрастных состояний в изученных ценопопуляциях колеблется от 175 до 675 шт. на площади 30 м² (30 площадок по 1 м²). С увеличением высотного градиента численность в ценопопуляциях возрастает. В подгольцовом поясе в ЦП Нараташ численность всех особей составляет в среднем 398 шт., тогда как в горно-тундровом поясе в ЦП Б. Нургуш – 506 шт.

В ЦП Василевские поляны численность особей всех возрастных состояний менялась ежегодно. Плотность растений на 1 м² составляет 8,23 шт. – в 2015 г., 9,26 шт. – в 2016 г., 8,90 шт. – в 2017 г., 8,63 шт. – в 2018 г. 2015 г. общая численность всех особей составила 247, в 2016 г. – 278, затем с 2017 г. численность особей увеличилась до 327, а в 2018 г. уменьшилась до 259 (рисунок 10).



Рисунок 10 – Динамика онтогенетических состояний растений в ЦП Василевские поляны

На протяжении четырехлетнего периода численность особей каждой группы колеблется от 8,23 до 9,26 шт., однако в 2016 г. плотность незначительно возрастает, вероятно из-за влияния теплого вегетационного сезона этого года.

Виргинильные и зрелые генеративные растения являются самыми многочисленными и, как показано на рисунке, высокое постоянство указанных групп сохраняется ежегодно. В течении последних двух лет возростала численность проростков, ювенильных растений. Ценопопуляция расположена на высоте 1020 м над ур. м., поэтому возможно допустить, что численность виргинильных особей резко повысилась благодаря покоящимся особям на фоне пониженных температур в мае в 2017 г. В 2018 г., для которого характерны также выраженные температурные колебания, численность имматурных, виргинильных, молодых и зрелых генеративных растений резко сокращается.

В ЦП Юша численность особей всех возрастных состояний также менялась ежегодно. В 2015 г. общая численность всех особей составила 247, в 2016 г. – 175, затем с 2017 г. численность особей увеличилась до 281, а в 2018 г. уменьшилась до 231. Плотность растений в 2015 г. составила 8,26 шт. на 1 м², в 2016 г. – 9,83 шт., в 2017 г. – 9,36 шт., в 2018 г. – 6,06 шт. (рисунок 11).

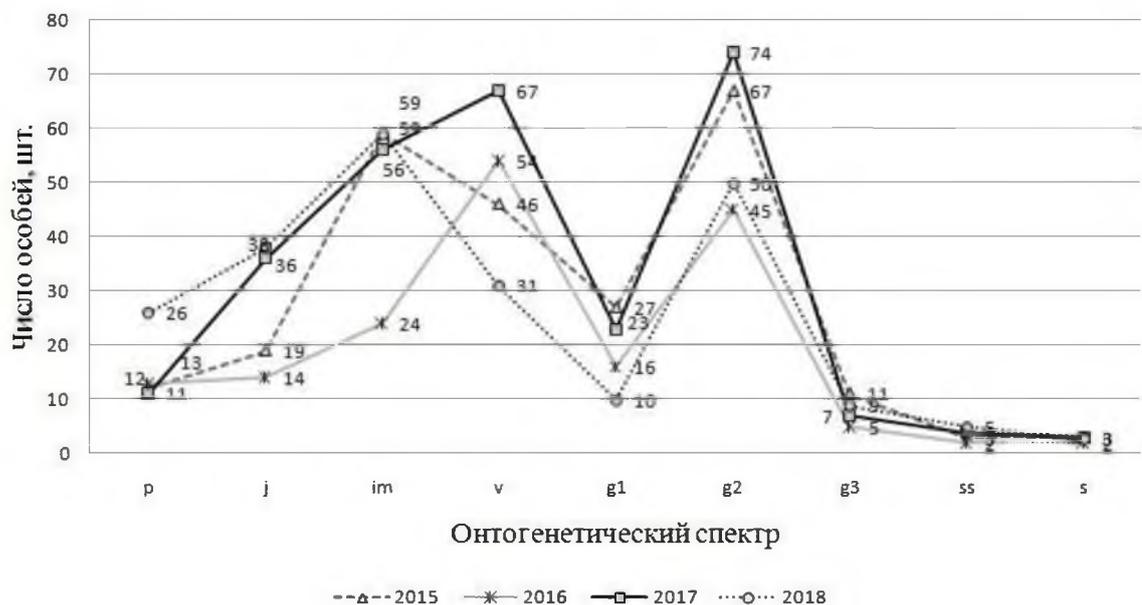


Рисунок 11 – Динамика онтогенетических состояний растений в ЦП Юша

Неблагоприятные климатические условия 2017 года в определенной степени оказали влияние на растения ценопопуляции, путем увеличения численности особей каждой группы за исключением проростков и старых генеративных растений. Наиболее многочисленны группы имматурных,

виргинильных и зрелых генеративных растений. В 2015 г. число имматурных растений превысило число виргинильных растений, а в 2016 г. число виргинильных растений превысило число зрелых генеративных особей. На фоне погодных условий 2018 г. резко сократилось число виргинильных и повысилось число проростков и ювенильных растений.

В ЦП Дунан-сунган численность особей всех возрастных состояний менялась ежегодно. В 2015 г. общая численность всех особей составила 253, в 2016 г. – 175, затем с 2017 г. численность особей увеличилась до 457, а в 2018 г. уменьшилась до 253. Плотность растений в 2015 г. составила 8,53 шт. на 1 м², в 2016 г. – 9,70 шт., в 2017 г. – 10,23 шт., в 2018 г. – 8,43 шт. (рисунок 12).

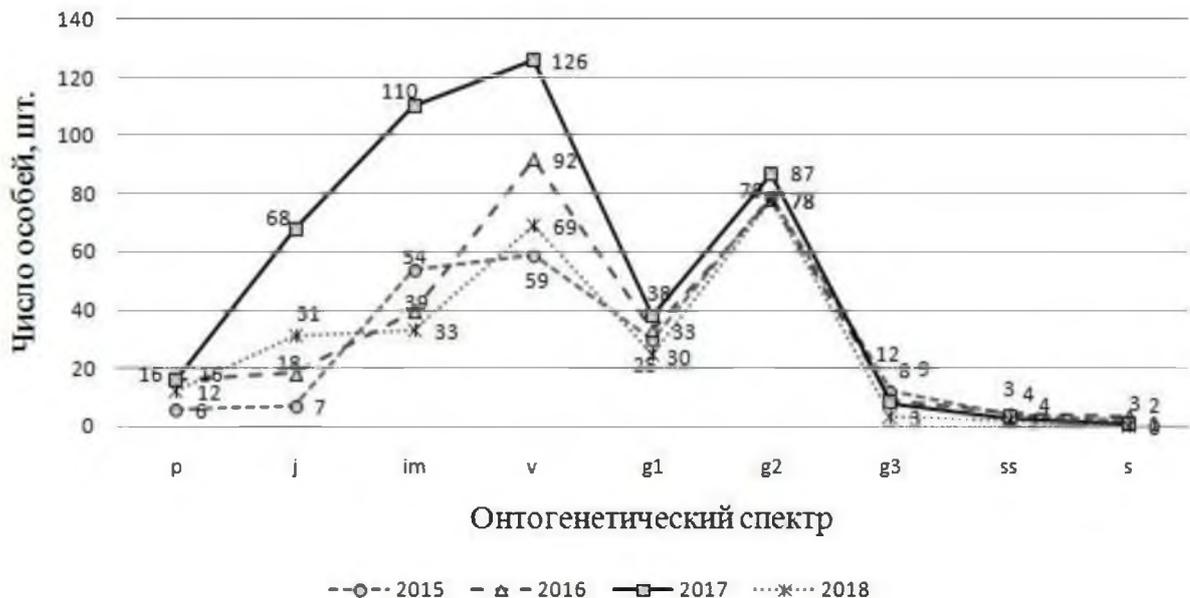


Рисунок 12 – Динамика онтогенетических состояний растений в ЦП Дунан-сунган

В наиболее многочисленной группе виргинильных растений наблюдаются колебания численности по годам. В 2015 г. наблюдается наименьшее число особей этого онтогенетического состояния, которое увеличивается к 2016 г и достигает пика в 2017 г. Число зрелых генеративных растений с ухудшением погодных условий 2017 г. также возрастает. Численность особей всех возрастных состояний заметно повышается, вероятно есть связь с местообитанием данной ценопопуляции, которая приурочена к экотопу с остепнением. Можно

предположить, что растения данной ценопопуляции более чувствительны к изменениям климатических условий, по сравнению с другими.

В ЦП Белятур численность особей всех возрастных состояний менялась ежегодно. В 2015 г. общая численность всех особей составила 213, в 2016 г. – 304, затем с 2017 г. численность особей уменьшилась до 209, а в 2018 г. – до 186. Плотность растений в 2015 г. составила 7,10 шт. на 1 м², в 2016 г. – 10,13 шт., в 2017 г. – 6,96 шт., в 2018 г. – 5,93 шт. (рисунок 13).

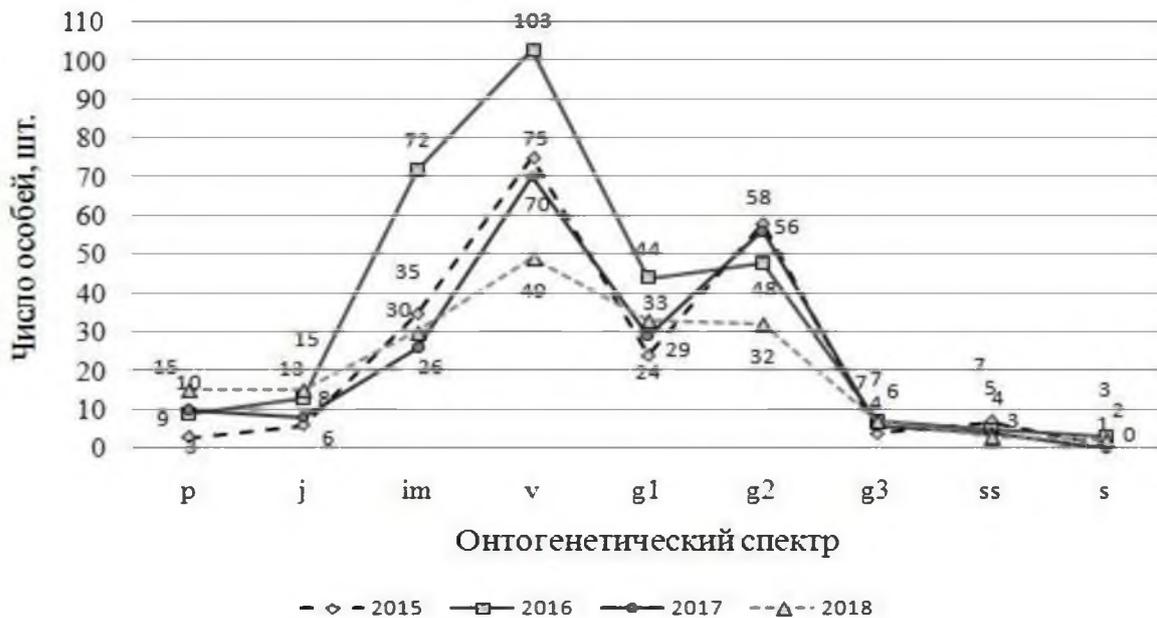


Рисунок 13 – Динамика онтогенетических состояний растений в ЦП Белятур

Влияние погодных условий года вегетации 2017 г. отмечается для большинства возрастных групп изученных ценопопуляций, однако на данную ЦП такое влияние не сказалось. Пики имматурных и виргинильных растений наблюдаются в 2016 г. с более мягкими климатическими условиями. На фоне погодных условий 2018 г. происходит снижение численности всех групп растений. Возрастает доля регенеративной фракции. Возможно существует связь между местоположением данной ценопопуляций и погодными условиями года вегетации, поскольку ценопопуляция приурочена к лесному экотопу и таким образом происходит нивелирование влияния погоды на растения.

В ЦП Нараташ численность особей всех возрастных состояний менялась ежегодно, при этом отмечено, что в данной ценопопуляции число растений намного превышает численность в луговых ценопопуляциях. Плотность растений на 1 м² выше (16,03 в 2015 г., 18,74 в 2016 г., 11,90 в 2017 г., 6,40 в 2018 г.) по сравнению с остальными ЦП. В 2015 г. общее число всех особей составило 481, в 2016 г. – 563, затем с 2017 г. численность особей уменьшилась до 358, а в 2018 г. – до 192 (рисунок 14).

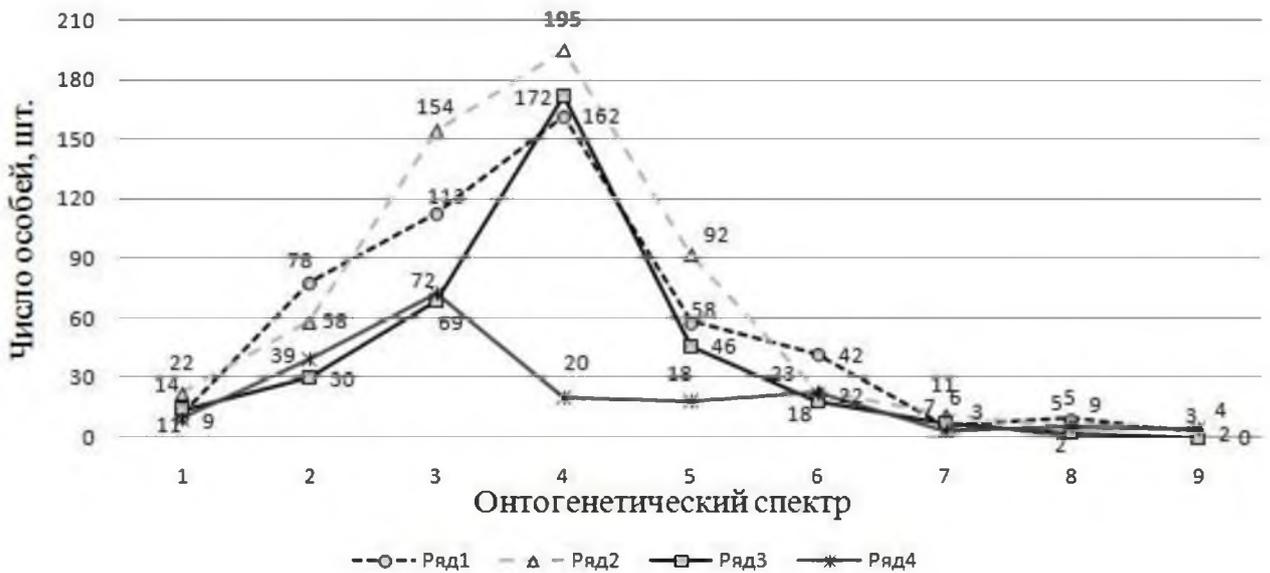


Рисунок 14 – Динамика онтогенетических состояний растений в ЦП Нараташ

Ценопопуляция расположена в подгольцовом поясе, поэтому на растения оказывают влияние экстремальные температуры и избыточная влажность. Наибольшую группу составляют виргинильные растения. В следствие неблагоприятных погодных условий 2017–2018 гг с менее продолжительными периодами воздействия положительных температур, существенно сократилась доля всех возрастных состояний в 2018 г, но особенно это сказалось на доле виргинильных и генеративных растений. Произошло многократное снижение численности виргинильных растений в 2018 г., вероятно по причине ухода большей их части во вторичный покой. Молодые генеративные растения многочисленнее зрелых генеративных растений. Пики имматурных, виргинильных и молодых генеративных растений приходится на 2016 год, когда

был отмечен наиболее продолжительный период влияния положительных температур в сезон вегетации.

В ЦП Б. Нургуш численность особей всех возрастных состояний менялась ежегодно, при этом в ценопопуляции отмечено наибольшее число растений. Также возрастает плотность растений на 1 м² (22,40 в 2016 г., 18,53 в 2017 г., 25,10 в 2018 г.) по сравнению с остальными ЦП. В 2016 г. общее число всех особей составило 672, затем с 2017 г. численность особей уменьшилась до 556, а в 2018 г. сократилась до 291 (рисунок 15).

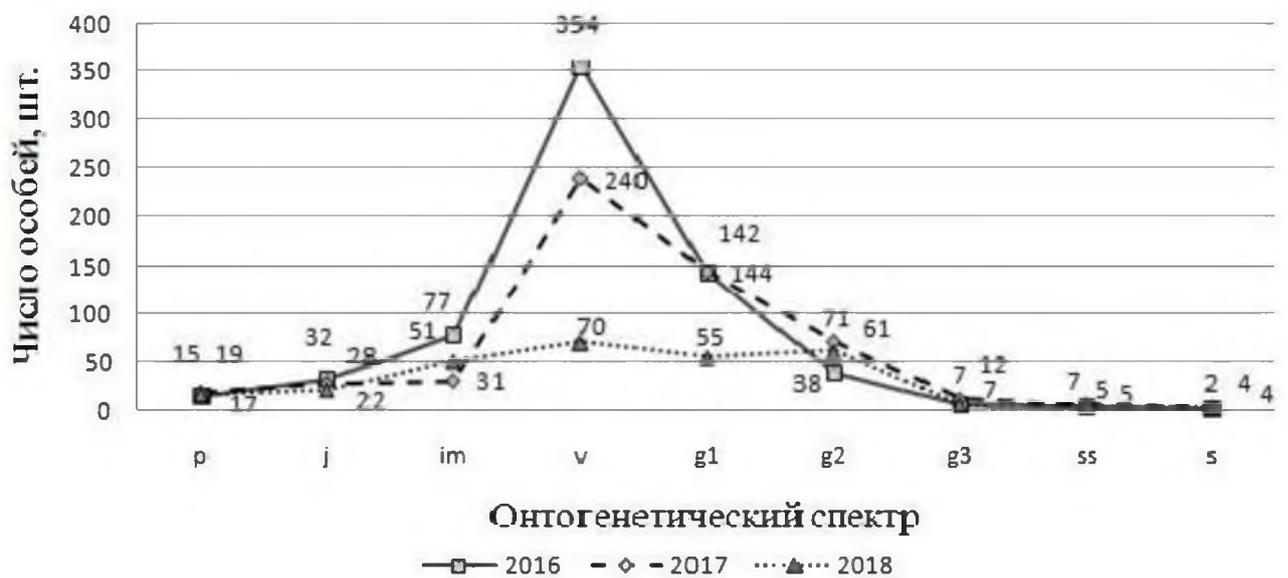


Рисунок 15 – Динамика онтогенетических состояний растений в ЦП Б. Нургуш

Неблагоприятные климатические особенности горно-тундрового пояса отражаются на доле генеративной фракции, которая ежегодно остается в меньшинстве. Высока доля виргинильных растений. Погодные условия 2018 г. являются наихудшими для всех возрастных групп данного вида.

По итогам проведенного анализа четырехлетней динамики численности особей разных возрастных состояний ветреника пермского следует отметить, что в луговых открытых сообществах ежегодно отмечается высокий уровень виргинильных и зрелых генеративных растений, напротив, в залесенных сообществах высокой остается доля виргинильных растений. Следует отметить,

что ЦП Б. Нургуш занимает платообразную вершину и произрастает среди каменных глыб, поэтому в большей степени подвержена воздействию неблагоприятных экологических факторов. Следовательно пребывание в генеративном состоянии длится кратковременно, а в прегенеративном состоянии растения лучше приспособлены к воздействию климатических условий. Для сравнения мы указываем ЦП Нараташ, расположенную в тундроподобном сообществе подгольцового пояса со сходными экологическими условиями. Указанная популяция имеет отличие, связанное с парковым криволесьем, которое способствует укрытию и защите растений. У верхней границы леса на хребте Белятур расположена ценопопуляция с одноименным названием. Ценопопуляция частично скрыта под пологом березового редколесья и его наличие способствует поддержанию высокой доли растений в генеративном состоянии, хотя доля виргинильных растений значительно выше.

Полученные данные по динамике возрастных состояний в луговых популяциях указывают на определенную зависимость числа особей от года вегетации. С ухудшением погодных условий на лугах возрастает численность в большей степени имматурных, виргинильных растений, к тому же рост численности особей представляет скачкообразный характер. Подобное явление, по-видимому, в особенно холодные вегетационные сезоны является стратегией вида, имеющая адаптационный характер.

Иначе обстоит дело в залесенных ценопопуляциях. С ухудшением погодных условий года вегетации численность большинства возрастных групп особей сокращается и напротив возрастает с улучшением климатических показателей. Вероятно лесной полог оказывает нивелирующее воздействие в отношении общего похолодания климата с сохранением собственного микроклимата на конкретных экотопах.

ГЛАВА V ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE* В ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

В исследовании особенностей биологии вида использован морфометрический подход, значимость которого отмечал Ю.А. Злобин (1989). Морфометрические методы являются одним из основных способов получения репрезентативного объема данных об особях и состоянии конкретных популяций, произрастающих в разных экологических условиях и находящихся под разной степенью антропогенного воздействия.

Морфометрические показатели растений характеризуются пластичностью, проявляющейся в изменении средних значений этих показателей. Указанная особенность называется изменчивостью, и в качестве ее меры обычно используют коэффициент вариации (C_v , %). Способность растений к выраженной изменчивости и пластичности составляет их тактику защиты от неблагоприятных факторов, компенсирует неподвижность растительных организмов, и служит механизмом адаптации растений к экологическим условиям произрастания (Злобин, 2013).

Изучение внутривидовой и межпопуляционной изменчивости редких растений имеет важное значение в популяционной биологии и экологии, поскольку позволяет оценить уровень фенотипической изменчивости, выявить экологические факторы, влияющие на формирование структуры популяций, что в конечном итоге служит основой для сохранения генофонда редких видов. Общеизвестно, что чем выше амплитуда адаптивной изменчивости вида, тем больше у него возможностей противостоять стрессовому воздействию и тем выше его устойчивость в растительном сообществе (Ростова, 2002).

5.1 Фенотипическая изменчивость морфометрических параметров

Для многих высокогорных растений характерно изменение размеров, формы в неблагоприятных для произрастания условиях горных тундр, что имеет приспособительное значение.

В таблице 5 приведены средние значения и изменчивость параметров растений *A. biarmiense* во всех изученных ценопопуляциях. Среди морфометрических параметров высокие средние значения зафиксированы в ценопопуляциях, приуроченных к высокотравным горным лугам (Василевские поляны, Казабиль, Ялангас, Дунан-сунган, Юша), а также березовым редколесьям (Белятур, Москаль). Самые низкие значения средних в горно-лесном поясе выявлены в ЦП Гремучий ключ. Высокие средние значения у растений из высокотравных луговых местопроизрастаний обусловлены, на наш взгляд, обилием влаги, образующейся вследствие таяния мощных слоев снега, поступающей в виде дождей и пр. В березовых редколесьях, вероятно, из-за присутствия в сообществе деревьев, которые определяют произрастание на данном участке многих опушечных и лесных видов растений, занимающих доминирующее положение по высоте и продукции (*Crepis sibirica*, *Aconitum nemorosum*, *Pleurospermum uralense* и др.), повышенные значения средних для многих параметров особей *A. biarmiense* обусловлены адаптацией к условиям с недостатком солнечного света, путем удлинения цветоносных побегов и черешков прикорневых листьев. Аналогичные результаты получены в Печоро-Ильчском заповеднике, где наиболее крупные размеры особей наблюдались лесных ценопопуляциях, в особенности в горных березняках на Северном Урале (Бобрецова, 2000; Плотникова, 2009).

Растения из пояса еловых криволесий, как правило, характеризуются средним по величине габитусом, по-сравнению с растениями из луговых и лесных экотопов горно-лесного пояса и тундр горно-тундрового пояса. Отмечено, что диаметр цветков у растений из подгольцовых местообитаний превышает диаметр цветков у растений из луговых местообитаний. Минимальные значения для большинства параметров отмечены у растений, произрастающих в горных тундрах. Из их числа в особенности отличаются растения в ценопопуляциях Б. Нургуш и Круглица, для которых характерны низкие значения большинства параметров.

Таблица 5 – Средние значения и внутривидовая изменчивость морфометрических параметров *Anemonastrum biarmense* в природных ценопопуляциях

Пояс	ЦП	Средние значения морфометрических параметров (n=25)									
		Число цветоносных побегов на растении, шт.	Высота цветоносного побега, см	Диаметр побега, см	Число прикорневых листьев в розетке, шт.	Длина листового сегмента, см	Ширина листового сегмента, см	Длина черешка прикорневого листа, см	Длина цветоножки, см	Число цветков в соцветии, шт.	Диаметр цветка, см
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Горно-лесной	1	$\frac{2,32 \pm 0,21}{44,4}$	$\frac{43,56 \pm 2,00}{23,0}$	$\frac{0,49 \pm 0,02}{21,1}$	$\frac{8,04 \pm 0,28}{17,4}$	$\frac{6,89 \pm 0,30}{21,8}$	$\frac{7,58 \pm 0,18}{11,7}$	$\frac{23,26 \pm 0,62}{13,4}$	$\frac{11,26 \pm 0,27}{12,0}$	$\frac{4,60 \pm 0,16}{17,7}$	$\frac{3,45 \pm 0,10}{14,7}$
	2	$\frac{1,96 \pm 0,15}{37,5}$	$\frac{44,52 \pm 1,19}{13,4}$	$\frac{0,46 \pm 0,01}{13,7}$	$\frac{6,28 \pm 0,26}{20,3}$	$\frac{7,99 \pm 0,26}{16,3}$	$\frac{8,52 \pm 0,28}{16,7}$	$\frac{21,24 \pm 0,63}{14,9}$	$\frac{12,52 \pm 0,45}{18,0}$	$\frac{4,66 \pm 0,17}{18,2}$	$\frac{1,64 \pm 0,04}{11,7}$
	3	$\frac{1,60 \pm 0,21}{51,8}$	$\frac{41,23 \pm 1,87}{17,6}$	$\frac{0,40 \pm 0,02}{18,9}$	$\frac{6,53 \pm 0,42}{25,1}$	$\frac{7,73 \pm 0,28}{14,2}$	$\frac{7,49 \pm 0,28}{14,7}$	$\frac{19,85 \pm 1,11}{21,7}$	$\frac{10,14 \pm 0,33}{12,6}$	$\frac{4,53 \pm 0,22}{18,4}$	$\frac{3,07 \pm 0,11}{13,6}$
	4	$\frac{4,48 \pm 0,30}{32,93}$	$\frac{44,68 \pm 0,94}{10,54}$	$\frac{0,68 \pm 0,01}{10,91}$	$\frac{10,72 \pm 0,40}{18,56}$	$\frac{7,58 \pm 0,25}{16,21}$	$\frac{10,20 \pm 0,37}{17,91}$	$\frac{20,64 \pm 0,56}{13,61}$	$\frac{9,90 \pm 0,31}{15,71}$	$\frac{5,56 \pm 0,17}{15,64}$	$\frac{4,8 \pm 0,07}{8,00}$
	5	$\frac{2,53 \pm 0,19}{29,3}$	$\frac{44,94 \pm 1,03}{8,9}$	$\frac{0,51 \pm 0,02}{13,9}$	$\frac{7,60 \pm 0,51}{25,7}$	$\frac{6,82 \pm 0,22}{12,3}$	$\frac{7,65 \pm 0,33}{16,8}$	$\frac{18,51 \pm 0,94}{19,8}$	$\frac{9,07 \pm 0,39}{16,5}$	$\frac{4,67 \pm 0,13}{10,5}$	$\frac{3,38 \pm 0,13}{14,5}$
	6	$\frac{4,10 \pm 0,26}{33,1}$	$\frac{50,37 \pm 1,06}{10,5}$	$\frac{0,65 \pm 0,03}{24,85}$	$\frac{9,48 \pm 0,51}{26,74}$	$\frac{8,81 \pm 0,17}{9,87}$	$\frac{9,61 \pm 0,27}{13,86}$	$\frac{25,20 \pm 0,84}{16,57}$	$\frac{11,84 \pm 0,20}{8,25}$	$\frac{5,28 \pm 0,11}{10,26}$	$\frac{3,60 \pm 0,08}{10,85}$
	7	$\frac{2,64 \pm 0,15}{28,7}$	$\frac{52,49 \pm 1,51}{14,4}$	$\frac{0,62 \pm 0,02}{19,2}$	$\frac{9,04 \pm 0,54}{29,9}$	$\frac{8,66 \pm 0,32}{18,3}$	$\frac{9,99 \pm 0,34}{16,9}$	$\frac{30,38 \pm 0,86}{14,2}$	$\frac{10,95 \pm 0,21}{9,5}$	$\frac{5,56 \pm 0,23}{20,8}$	$\frac{3,42 \pm 0,09}{13,3}$
	8	$\frac{2,05 \pm 0,15}{33,5}$	$\frac{51,34 \pm 1,93}{16,9}$	$\frac{0,49 \pm 0,02}{14,7}$	$\frac{8,60 \pm 0,50}{26,0}$	$\frac{8,80 \pm 0,31}{15,6}$	$\frac{9,72 \pm 0,45}{20,7}$	$\frac{24,11 \pm 1,22}{22,6}$	$\frac{13,14 \pm 0,45}{15,3}$	$\frac{5,20 \pm 0,24}{20,7}$	$\frac{3,58 \pm 0,08}{9,8}$
	9	$\frac{3,24 \pm 0,26}{40,1}$	$\frac{30,14 \pm 0,85}{14,1}$	$\frac{0,52 \pm 0,02}{18,3}$	$\frac{7,12 \pm 0,48}{33,8}$	$\frac{7,16 \pm 0,21}{14,5}$	$\frac{7,37 \pm 0,23}{15,6}$	$\frac{17,30 \pm 0,53}{15,3}$	$\frac{3,95 \pm 0,09}{12,0}$	$\frac{5,08 \pm 0,16}{16,0}$	$\frac{2,56 \pm 0,09}{17,9}$
	10	$\frac{1,96 \pm 0,16}{40,3}$	$\frac{30,31 \pm 0,77}{12,8}$	$\frac{0,47 \pm 0,01}{15,6}$	$\frac{6,44 \pm 0,26}{20,1}$	$\frac{5,90 \pm 0,20}{17,3}$	$\frac{6,45 \pm 0,20}{15,3}$	$\frac{17,08 \pm 0,60}{17,6}$	$\frac{3,92 \pm 0,15}{19,2}$	$\frac{4,64 \pm 0,16}{17,5}$	$\frac{2,54 \pm 0,10}{19,9}$
	11	$\frac{3,48 \pm 0,22}{31,2}$	$\frac{42,15 \pm 1,10}{13,0}$	$\frac{0,57 \pm 0,02}{19,5}$	$\frac{7,32 \pm 0,30}{20,4}$	$\frac{7,26 \pm 0,22}{15,3}$	$\frac{7,87 \pm 0,23}{14,7}$	$\frac{23,00 \pm 0,87}{19,0}$	$\frac{6,94 \pm 0,28}{20,2}$	$\frac{5,48 \pm 0,16}{15,0}$	$\frac{3,42 \pm 0,08}{11,7}$
	12	$\frac{3,76 \pm 0,26}{34,6}$	$\frac{45,37 \pm 0,98}{10,8}$	$\frac{0,67 \pm 0,03}{20,8}$	$\frac{9,36 \pm 0,49}{25,9}$	$\frac{8,24 \pm 0,26}{15,9}$	$\frac{8,80 \pm 0,24}{13,4}$	$\frac{21,20 \pm 0,77}{18,2}$	$\frac{8,38 \pm 0,36}{2,4}$	$\frac{6,01 \pm 0,24}{19,8}$	$\frac{3,54 \pm 0,10}{14,6}$
	13	$\frac{3,44 \pm 0,26}{37,6}$	$\frac{55,96 \pm 3,00}{26,8}$	$\frac{0,54 \pm 0,02}{17,2}$	$\frac{9,48 \pm 0,48}{25,1}$	$\frac{9,21 \pm 0,31}{17,0}$	$\frac{9,69 \pm 0,39}{20,3}$	$\frac{28,60 \pm 1,18}{20,7}$	$\frac{14,17 \pm 0,57}{20,1}$	$\frac{4,84 \pm 0,15}{15,4}$	$\frac{3,72 \pm 0,07}{9,9}$

Продолжение таблицы 5 – Средние значения и внутривидовая изменчивость морфометрических параметров *Anemonastrum biarmiense* в природных ценопопуляциях

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Подгольцовый пояс	14	$\frac{4,60 \pm 0,34}{36,6}$	$\frac{48,06 \pm 1,12}{11,7}$	$\frac{0,73 \pm 0,02}{16,6}$	$\frac{9,64 \pm 0,43}{22,4}$	$\frac{8,83 \pm 0,33}{18,4}$	$\frac{9,92 \pm 0,44}{22,3}$	$\frac{24,72 \pm 0,96}{19,4}$	$\frac{12,63 \pm 0,42}{16,5}$	$\frac{6,28 \pm 0,23}{18,1}$	$\frac{3,50 \pm 0,07}{10,3}$
	15	$\frac{2,12 \pm 0,18}{41,6}$	$\frac{33,49 \pm 1,32}{19,7}$	$\frac{0,45 \pm 0,02}{23,7}$	$\frac{7,28 \pm 0,59}{40,3}$	$\frac{6,45 \pm 0,30}{23,6}$	$\frac{6,84 \pm 0,33}{24,1}$	$\frac{15,99 \pm 0,86}{26,9}$	$\frac{5,28 \pm 0,13}{12,7}$	$\frac{5,64 \pm 0,26}{22,8}$	$\frac{3,30 \pm 0,11}{16,4}$
	16	$\frac{2,53 \pm 0,32}{49,2}$	$\frac{38,58 \pm 2,17}{21,8}$	$\frac{0,42 \pm 0,02}{20,5}$	$\frac{11,33 \pm 0,68}{23,3}$	$\frac{6,26 \pm 0,27}{16,7}$	$\frac{6,51 \pm 0,26}{15,8}$	$\frac{17,21 \pm 0,93}{21,0}$	$\frac{10,00 \pm 0,57}{22,1}$	$\frac{5,00 \pm 0,20}{15,1}$	$\frac{4,18 \pm 0,11}{9,8}$
	17	$\frac{1,60 \pm 0,15}{47,7}$	$\frac{39,02 \pm 1,30}{16,7}$	$\frac{0,44 \pm 0,02}{20,7}$	$\frac{7,40 \pm 0,44}{29,7}$	$\frac{6,04 \pm 0,18}{14,8}$	$\frac{6,90 \pm 0,25}{18,4}$	$\frac{14,44 \pm 0,83}{28,3}$	$\frac{8,82 \pm 0,32}{18,2}$	$\frac{4,80 \pm 0,08}{8,5}$	$\frac{3,64 \pm 0,08}{10,9}$
	18	$\frac{2,96 \pm 0,26}{44,1}$	$\frac{44,16 \pm 1,40}{15,8}$	$\frac{0,44 \pm 0,02}{22,7}$	$\frac{8,64 \pm 0,57}{33,2}$	$\frac{7,43 \pm 0,23}{15,7}$	$\frac{8,62 \pm 0,29}{16,6}$	$\frac{19,98 \pm 0,92}{23,1}$	$\frac{8,47 \pm 0,27}{15,8}$	$\frac{5,20 \pm 0,17}{16,7}$	$\frac{3,72 \pm 0,08}{10,7}$
	19	$\frac{4,48 \pm 0,30}{33,6}$	$\frac{27,08 \pm 0,95}{17,5}$	$\frac{0,47 \pm 0,02}{24,9}$	$\frac{10,52 \pm 0,53}{25,2}$	$\frac{5,79 \pm 0,20}{16,8}$	$\frac{6,39 \pm 0,22}{17,3}$	$\frac{10,64 \pm 0,53}{25,0}$	$\frac{5,85 \pm 0,29}{25,1}$	$\frac{5,72 \pm 0,24}{21,1}$	$\frac{3,31 \pm 0,06}{9,3}$
	20	$\frac{3,04 \pm 0,29}{47,0}$	$\frac{13,18 \pm 0,49}{18,7}$	$\frac{0,39 \pm 0,02}{26,5}$	$\frac{7,00 \pm 0,37}{26,4}$	$\frac{3,43 \pm 0,10}{15,0}$	$\frac{3,16 \pm 0,17}{26,8}$	$\frac{14,55 \pm 0,25}{27,6}$	$\frac{2,92 \pm 0,08}{13,4}$	$\frac{4,76 \pm 0,13}{13,9}$	$\frac{2,20 \pm 0,06}{13,1}$
	21	$\frac{3,68 \pm 0,17}{23,2}$	$\frac{30,68 \pm 0,77}{12,5}$	$\frac{0,54 \pm 0,02}{19,3}$	$\frac{10,32 \pm 0,53}{25,7}$	$\frac{5,35 \pm 0,21}{20,0}$	$\frac{5,92 \pm 0,26}{21,5}$	$\frac{10,04 \pm 0,47}{23,4}$	$\frac{7,70 \pm 0,32}{20,5}$	$\frac{5,36 \pm 0,21}{19,3}$	$\frac{3,44 \pm 0,07}{10,5}$
	22	$\frac{1,80 \pm 0,28}{60,1}$	$\frac{28,45 \pm 1,62}{22,0}$	$\frac{0,38 \pm 0,03}{26,7}$	$\frac{7,53 \pm 0,62}{31,7}$	$\frac{5,29 \pm 0,24}{17,6}$	$\frac{6,03 \pm 0,40}{25,9}$	$\frac{10,01 \pm 0,73}{28,2}$	$\frac{8,67 \pm 0,44}{19,6}$	$\frac{4,02 \pm 0,28}{27,0}$	$\frac{1,57 \pm 0,08}{20,4}$
	23	$\frac{2,36 \pm 0,13}{27,0}$	$\frac{33,59 \pm 1,21}{17,9}$	$\frac{0,43 \pm 0,01}{13,0}$	$\frac{9,04 \pm 0,31}{17,3}$	$\frac{5,85 \pm 0,16}{13,8}$	$\frac{6,87 \pm 0,19}{13,9}$	$\frac{13,77 \pm 0,56}{20,5}$	$\frac{10,55 \pm 0,32}{15,3}$	$\frac{4,72 \pm 0,12}{13,0}$	$\frac{3,25 \pm 0,09}{14,1}$
Горно-тундровый	24	$\frac{2,40 \pm 0,18}{38,0}$	$\frac{29,64 \pm 0,70}{11,8}$	$\frac{0,46 \pm 0,03}{27,7}$	$\frac{10,28 \pm 0,66}{32,3}$	$\frac{5,61 \pm 0,18}{16,3}$	$\frac{6,10 \pm 0,23}{19,0}$	$\frac{11,15 \pm 0,38}{17,2}$	$\frac{5,20 \pm 0,17}{16,8}$	$\frac{4,80 \pm 0,10}{10,4}$	$\frac{3,83 \pm 0,09}{12,2}$
	25	$\frac{2,48 \pm 0,17}{35,2}$	$\frac{29,38 \pm 0,61}{10,4}$	$\frac{0,50 \pm 0,03}{28,3}$	$\frac{9,88 \pm 0,66}{33,5}$	$\frac{5,52 \pm 0,18}{15,9}$	$\frac{5,95 \pm 0,29}{24,4}$	$\frac{10,39 \pm 0,30}{14,2}$	$\frac{4,79 \pm 0,18}{19,2}$	$\frac{4,72 \pm 0,14}{14,4}$	$\frac{3,78 \pm 0,10}{13,2}$
	26	$\frac{1,72 \pm 0,15}{42,9}$	$\frac{24,38 \pm 0,78}{16,1}$	$\frac{0,37 \pm 0,02}{27,5}$	$\frac{6,44 \pm 0,43}{33,6}$	$\frac{5,16 \pm 0,18}{17,3}$	$\frac{5,49 \pm 0,20}{18,0}$	$\frac{8,50 \pm 0,34}{19,7}$	$\frac{6,28 \pm 0,31}{24,9}$	$\frac{4,64 \pm 0,14}{15,1}$	$\frac{3,50 \pm 0,07}{9,1}$
	27	$\frac{1,68 \pm 0,13}{37,3}$	$\frac{14,35 \pm 0,39}{13,5}$	$\frac{0,34 \pm 0,01}{16,9}$	$\frac{7,08 \pm 0,40}{28,2}$	$\frac{3,26 \pm 0,09}{13,5}$	$\frac{3,46 \pm 0,13}{18,6}$	$\frac{4,30 \pm 0,17}{19,6}$	$\frac{4,01 \pm 0,16}{19,4}$	$\frac{4,28 \pm 0,17}{19,7}$	$\frac{2,61 \pm 0,04}{7,6}$
	28	$\frac{2,53 \pm 0,17}{25,3}$	$\frac{20,09 \pm 1,02}{19,7}$	$\frac{0,41 \pm 0,02}{17,3}$	$\frac{8,20 \pm 0,65}{30,6}$	$\frac{5,00 \pm 0,23}{17,9}$	$\frac{5,10 \pm 0,33}{25,1}$	$\frac{8,62 \pm 0,38}{17,0}$	$\frac{4,82 \pm 0,40}{32,5}$	$\frac{5,00 \pm 0,10}{7,6}$	$\frac{3,22 \pm 0,17}{20,9}$
	29	$\frac{2,84 \pm 0,17}{29,9}$	$\frac{32,66 \pm 1,24}{19,0}$	$\frac{0,43 \pm 0,02}{28,9}$	$\frac{12,20 \pm 1,10}{45,2}$	$\frac{5,60 \pm 0,20}{17,5}$	$\frac{6,30 \pm 0,22}{17,7}$	$\frac{12,10 \pm 0,82}{33,9}$	$\frac{4,41 \pm 0,26}{29,3}$	$\frac{5,40 \pm 0,13}{12,0}$	$\frac{2,93 \pm 0,08}{14,3}$

Примечание – В числителе: средняя и ее ошибка ($M \pm m$); в знаменателе : коэффициент вариации (C_v , %). ЦП 1 – Арвяк-рязь, ЦП 2 – Крака, ЦП 3 – Золотые шишки, ЦП 4 – Дунан-сунган, ЦП 5 – Дунан-сунган 2, ЦП 6 – Юша, ЦП 7 – Белятур, ЦП 8 – Москаль, ЦП 9 – Черная скала, ЦП 10 – Гремучий ключ, ЦП 11 – Магнитка, ЦП 12 – Василевские поляны, ЦП 13 – Ялангас, ЦП 14 – Казабиль, , ЦП 15 – Нараташ, ЦП 16 – Б. Шагак, ЦП 17 – Плечо г. Медвежьей 2, ЦП 18 – Седловина Машак, ЦП 19 – Б. Шелом, ЦП 20 – Круглица, ЦП 21 – Б. Нургуш 2, ЦП 22 – Уван, ЦП 23 – Зюраткуль, ЦП 24 – Именинная, ЦП 25 – Безымянная, ЦП 26 – Условно Угловая, ЦП 27 – Б. Нургуш, ЦП 28 – Б. Ирмель, ЦП 29 – г. Медвежья.

На основании полученных средних значений были составлены лепестковые диаграммы – морфограммы, которые позволяют визуальнo сопоставлять сходство и различия морфологической структуры особей из разных популяций (рисунок 16). В зависимости от условий местообитания особи могут изменяться как качественно, так и количественно. Из рисунка 15 видно, что по большинству параметров между ценопопуляциями выявлены довольно значительные различия. Далее следует подробное сравнение исследуемых параметров в каждой ценопопуляции.

Для числа цветоносных побегов максимальные значения средних отмечены в горно-лесном поясе в ЦП Дунан-сунган (4,48 шт.), Юша (4,10 шт.), в подгольцовом поясе такие значения выявлены в ЦП Казабиль (4,60 шт.), Б. Шелом (4,48 шт.). Минимальные значения средних зафиксированы в горно-тундровом поясе – в ЦП Условно Угловая (1,72 шт.), Б. Нургуш (1,68 шт.) и в подгольцовом поясе – в ЦП Уван (1,80 шт.), Плечо г. Медвежьей (1,60 шт.), а также в горно-лесном поясе – в ЦП Золотые шишки (1,60 шт.).

Максимальные значения средних для параметра высота цветоносного побега в горно-лесном поясе отмечены в луговых высокотравных ЦП Ялангас (55,96 см), Казабиль (48,06 см), Василевские поляны (45,37 см), Юша (50,37 см), и в лесных ЦП Белятур (52,49 см) ЦП Москаль (51,34 см). В подгольцовом поясе высокие значения выявлены в залесенной ЦП Седловина Машак (44,16 см). Минимальные значения средней выявлены в ЦП Б. Нургуш и Круглица (1,68–3,04 см). В целом минимальные показатели высоты цветоносного побега выявлены в еловых криволесьях и горных тундрах. Средние значения параметра диаметр побега выше в высокотравных ЦП Казабиль (0,73 см), Василевские поляны (0,67 см), Дунан-сунган (0,68 см), Юша (0,65 см), Белятур (0,62 см). В горно-тундровом

поясе значения этого параметра, колеблются от 0,34 см в ЦП Б. Нургуш до 0,50 см – в ЦП Безымянная.

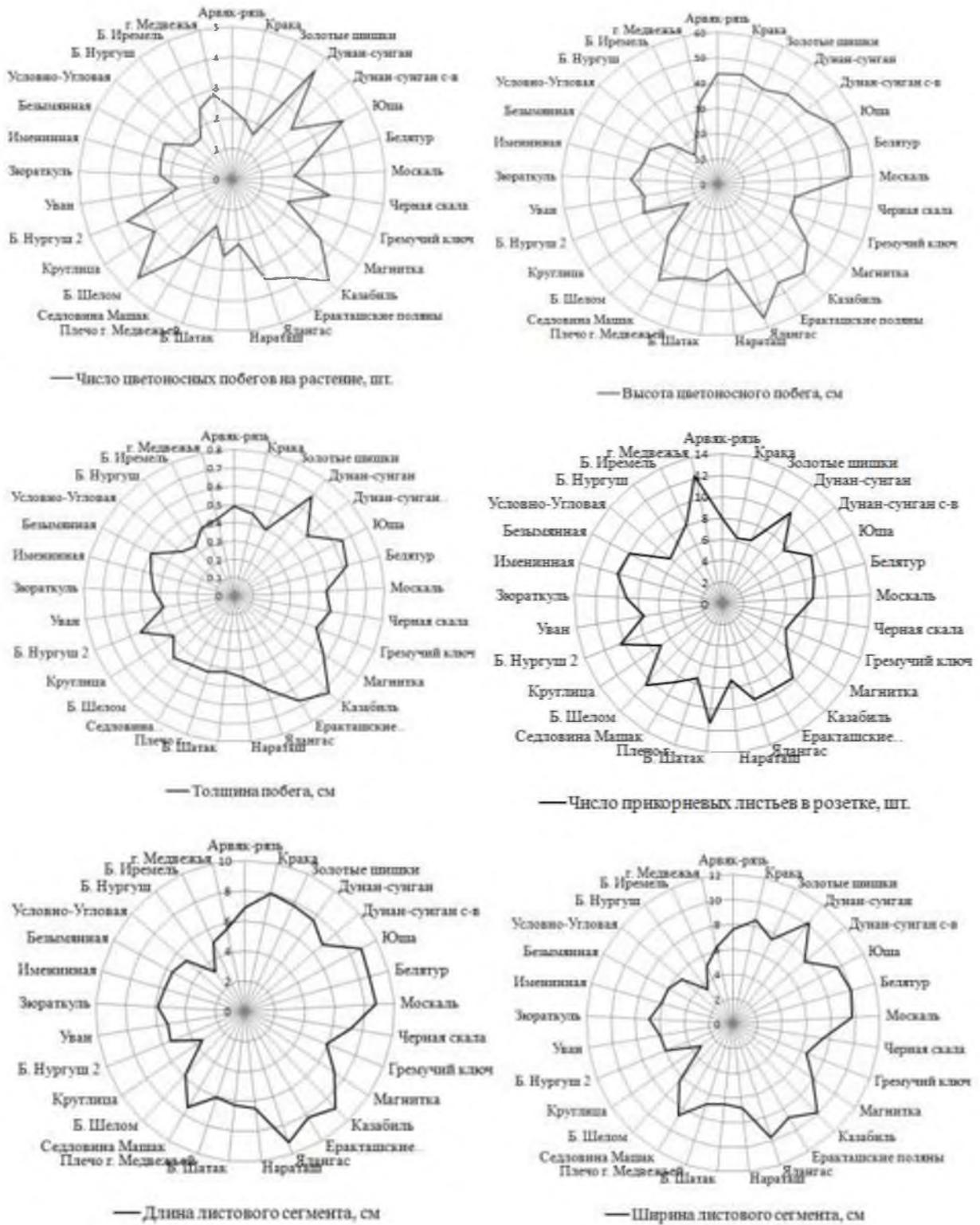
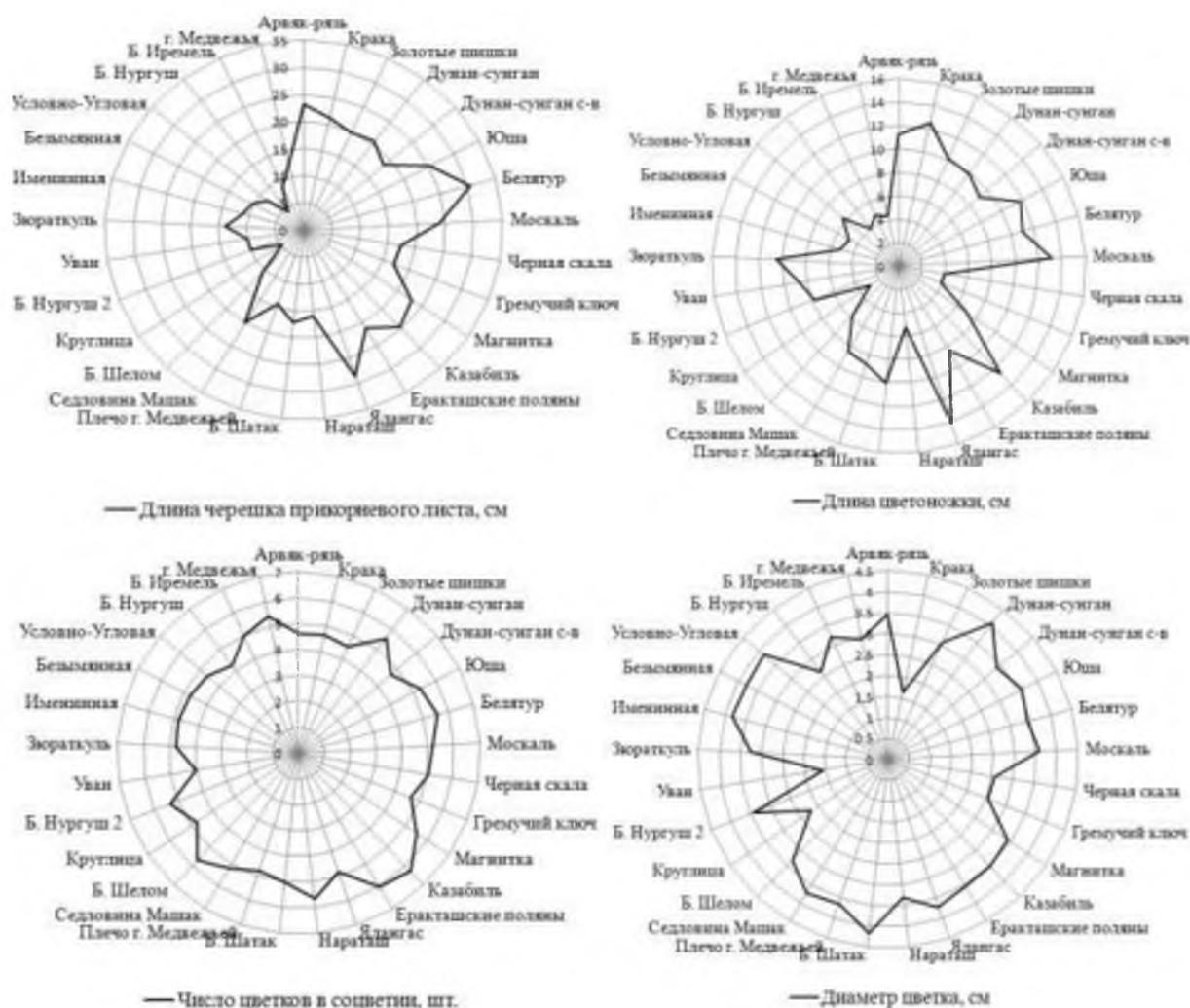


Рисунок 16 – Морфограммы структуры особей *Anemonastrum biarmense* в ценопопуляциях



Продолжение рисунка 16 – Морфограммы структуры особей *Anemonastrum biarmiense* в ценопопуляциях

Средние значения для параметра число прикорневых листьев в розетке имеют наибольшие значения в ЦП Медвежья (12,20 шт.) горно-тундрового пояса, в ЦП Б. Шатак (11,33 шт.), Б. Шелом (10,52 шт.), Б. Нургуш 2 (10,32 шт.) подгольцового пояса, в ЦП Дунан-сунган (10,72 шт.) лесного пояса. Наименьшие значения отмечены в ЦП Б. Нургуш (7,08 шт.), Золотые шишки (6,53 шт.), Условно Угловая (6,44 шт.), Крака (6,28 шт.).

Наибольшие средние значения для параметра длина листового сегмента зафиксированы в ЦП Ялангас (9,21 см), Казабиль и Василевские поляны (8,83–8,24 см), Юша (8,81 см), Москаль (8,80 см), Белятур (8,66 см) в горно-лесном поясе, затем значения убывают до минимальных средних в горно-тундровом

поясе в ЦП Б. Нургуш и Именинная (3,26–5,61 см). Наибольшее среднее значение для параметра ширина листового сегмента выявлено в ЦП Дунан-сунган (10,20 см), Белятур (9,99 см), Москаль (9,72 см), Василевские поляны (8,80 см). Наименьшие значения для обоих параметров выявлены в ЦП Круглица (3,43–3,16 см) и Б. Нургуш (3,26 – 3,46 см).

В горно-лесном поясе максимальное значение средней для параметра длина черешка прикорневого листа выявлено в ЦП Ялангас (28,60 см), Казабиль и Василевские поляны (24,72 и 21,20 см), Белятур (30,38 см). Наименьшие показатели средних значений указанного параметра в горно-лесном поясе выявлены в ЦП Черная скала и Гремучий ключ (17,08 и 17,30 см), в подгольцовом поясе – в ЦП Круглица (4,55 см), в горно-тундровом поясе – в ЦП Б. Нургуш (4,30 см).

Наибольшие показатели средней для параметра длина цветоножки в горно-лесном поясе отмечены в луговых ЦП Ялангас (14,17 см), Казабиль (12,63 см) и лесных ЦП Москаль и Крака (13,14 см и 12,52 см). В подгольцовом поясе такие показатели отмечены в ЦП Зюраткуль (10,55 см) и Б. Шатак (10,00 см). Напротив, низкими показателями средних значений указанного параметра характеризуются такие ЦП – Черная скала (3,95 см), Гремучий ключ (3,92 см) в горно-лесном поясе, затем в ЦП Б. Нургуш (4,01 см) и Круглица (2,92 см) – верхних поясах.

Число цветков в луговых ценопопуляциях горно-лесного пояса варьируют от четырех до пяти шт., тогда как в высокотравных луговых ценопопуляциях их число возрастает в среднем до шести (ЦП Казабиль и Василевские поляны), а в горно-тундровом поясе число цветков снижается в среднем до четырех.

Наибольший показатель средней величины диаметра цветков выявлен в подгольцовом поясе – ЦП Б. Шатак (4,18 см), Плечо г. Медвежьей (3,64 см) и Седловина Машак (3,72 см), в луговых Дунан-сунган (4,08 см) и Ялангас (3,72 см), а также в трех ЦП горно-тундрового пояса – Условно Угловая, Безымянная, Именинная, (3,85 см, 3,83 см, 3,78 см). Наименьшие показатели отмечены для ЦП Крака (1,64 см) и Уван (1,57 см).

На рисунке 17 отражены графики с показателями внутривидовой и межвидовой изменчивости (C_v , %) морфометрических признаков в природных ценопопуляциях *A. biarmense*.

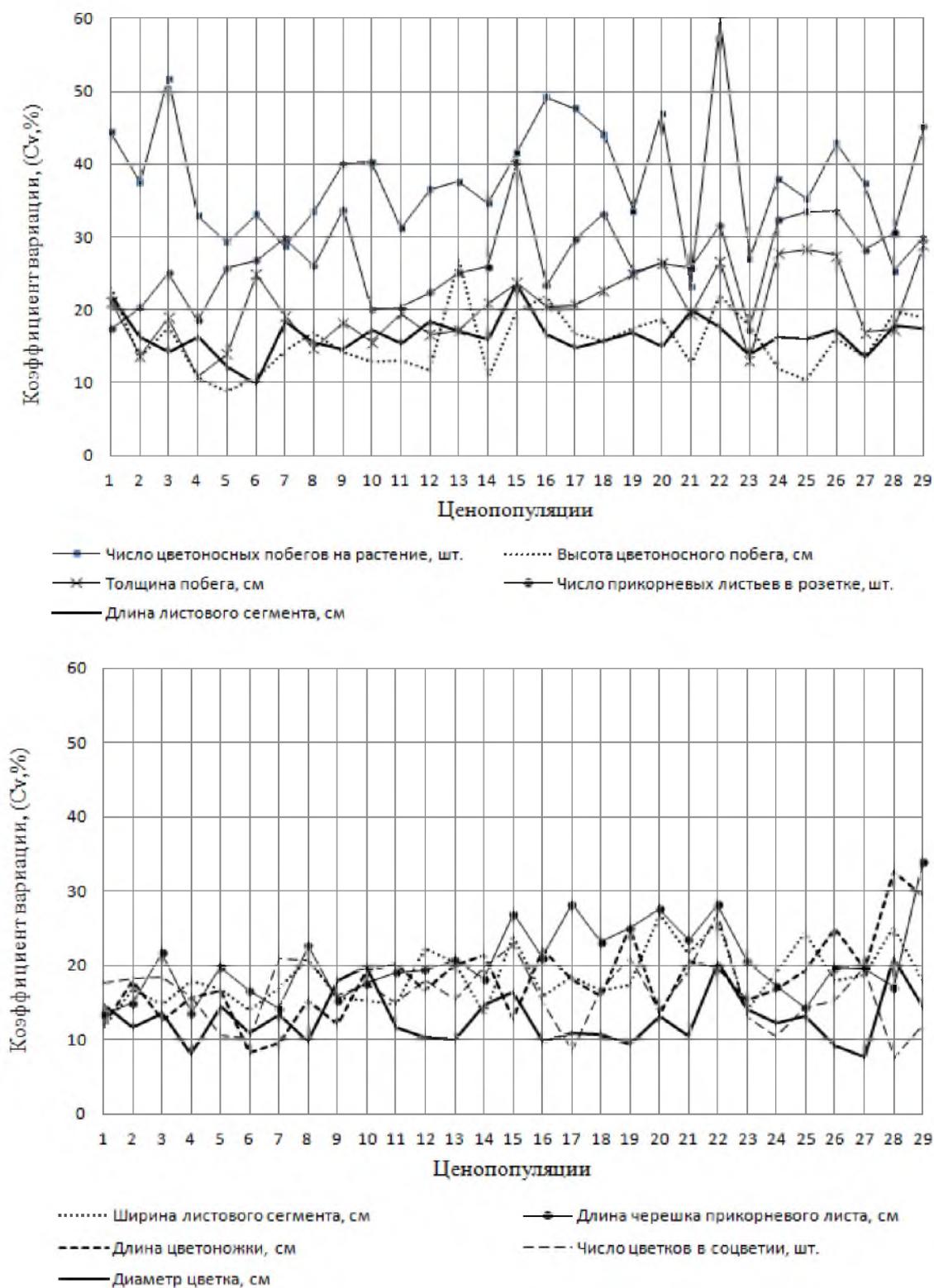


Рисунок 17 – Изменчивость морфометрических параметров растений в природных ценопопуляциях

Полученные данные свидетельствуют, что изменчивость признаков во всех исследуемых ценопопуляциях примерно однотипна. Наибольшей изменчивостью обладают следующие параметры: число цветоносных побегов ($C_v = 23,2-60,1\%$), число прикорневых листьев ($C_v = 17,4-40,3\%$). Наименьшей изменчивостью – диаметр цветка ($C_v = 7,6-20,9\%$) и длина листового сегмента ($9,9-23,6\%$). Очень высокие и низкие коэффициенты вариации для перечисленных параметров, обусловлены, на наш взгляд, высотным градиентом: чем выше высоты над ур. м, тем вариабельнее становятся признаки. Следовательно, диаметр цветка и длина листового сегмента *A. biarmiense* с низкой вариабельностью являются диагностическими признаками вида, поскольку являются наиболее стабильными.

На межпопуляционном уровне амплитуда изменчивости исследуемых признаков *A. biarmiense* варьирует в следующих пределах: число цветоносных побегов – от повышенной до очень высокой ($C_v = 23,2-60,1\%$); от низкой до повышенной варьируют – высота цветоносного побега ($C_v = 8,9-26,8\%$), длина листового сегмента ($C_v = 9,87-23,6\%$), диаметр цветка ($C_v = 7,6-20,9\%$), диаметр побега ($C_v = 10,9-28,9\%$), число цветков в соцветии ($C_v = 7,6-27,0\%$); число прикорневых листьев варьирует от средней до высокой ($C_v = 17,3-40,3\%$); от средней до повышенной – ширина листового сегмента ($C_v = 18,0-23,4\%$) и длина черешка ($C_v = 13,4-28,3\%$); длина цветоножки варьирует от низкой до высокой ($C_v = 8,25-32,5\%$). Самая высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в подгольцовом и горно-тундровом поясах, в связи с контрастными условиями обитания для растений в первом случае, где они сгруппированы между обломочными породами на мелкозем с чередованием открытых участков и можжевельниковых зарослей в еловом криволесье или распределены пятнами. Во втором случае условия приближены к экстремальным из-за особых климатических характеристик, свойственных данному поясу. Низкая изменчивость отмечена в луговых ценопопуляциях, таким образом проявляется высокая специализация вида к менее контрастным условиям обитания в луговых ценозах.

5. 2 Многомерный анализ

Современные популяционные исследования невозможны без использования методов статистики и, в первую очередь, методов многомерной статистики, которые позволяют оперировать большими массивами информации для формулирования гипотез, обоснования законов и конструирования моделей. Многие закономерности существования и развития популяций носят количественный характер и принципиально раскрываемы только методами математической статистики (Злобин, 1989, Злобин и др., 2013). К методам многомерной статистики относится дискриминантный анализ, который был разработан для целей классификации объектов, в качестве которых могут выступать отдельные растения или популяции.

Результаты проведенного для ценопопуляций *A. biarmense* дискриминантного анализа представлены в таблице 6.

Таблица 6 – Результаты дискриминантного анализа в ценопопуляциях *Anemonastrum biarmense*

Признак	Лямбда Уилкса	Критерий Фишера
Число цветоносных побегов на растение, шт.	0,001	10,445
Высота цветоносного побега, см	0,001	7,454
Диаметр побега, см	0,001	8,391
Число прикорневых листьев в розетке, шт.	0,001	7,776
Длина листового сегмента, см	0,001	3,319
Ширина листового сегмента, см	0,001	3,264
Длина черешка прикорневого листа, см	0,001	15,910
Длина цветоножки, см	0,003	60,081
Число цветков в соцветии, шт.	0,002	43,459
Диаметр цветка, см	0,002	43,029

Основные результаты анализируемых популяций дают значения λ Уилкса и уровень достоверности модели, оцениваемый методом Фишера. Низкие значения λ Уилкса (0,001–0,003) и уровень статистической достоверности $p < 0,000$ указывают на высокую статистическую достоверность полученных результатов. Низкое значение λ Уилкса также говорит о высоком качестве дискриминации и надежности выделенных групп. По критерию Фишера максимальный вклад в

разделение групп вносит длина цветоножки ($F = 60,081$), минимальный – ширина листового сегмента (3,264).

Также была оценена эвклидова дистанция или расстояние Махаланобиса между объектами. Под этим расстоянием понимают фенотипическую дистанцию между объектами. На основании этого можно оценить компактность выделенных групп. В таблице 7 показаны средние расстояния каждой особи от центра той популяции, к которой данная особь относится. Наиболее разнообразна по морфоструктуре ЦП Ялангас ($20,87 \pm 4,412$), в меньшей степени – ЦП Б. Нугуш ($3,15 \pm 0,242$).

Значения квадратов расстояний Махаланобиса между ценопопуляциями показаны в таблице 16 (приложение А). Наибольшее расстояние между ЦП 17–29 (101,30), 21–29 (108,54), 22–29 (108,65), 24–29 (100,21), 26–29 (134,22). Наименьшее – ЦП 1–3, 3–17, 7–12, 8–12, 9–11, 13–15, 25–27 (0,48–4,83). Высокое расстояние указывает на фенотипическое различие особей между ценопопуляциями, и наоборот, малое расстояние – на высокое фенотипическое сходство.

Визуальная дискриминантная модель представлена на рисунке 18, где особи всех 29 изучаемых ценопопуляций *A. biarmiense* представлены в пространстве первого и второго канонических корней. Как видно на рисунке, в большинстве ценопопуляций особи растений морфоструктурно однотипны между собой и перекрытие для этих ценопопуляций очень сильное в облаке, сосредоточенном в правой половине канонического пространства. Левее от него перекрытие между особями ослабевает и в ЦП 17, 21, 22, 24, 28, 29, занимающие частично по морфоструктуре особей каждая свою территорию, становится менее заметным. Подобное расположение особей в каноническом пространстве, позволяет предположить гипотезу о фрагментации когда-то единой популяции *A. biarmiense* на изолированные локусы.

Таблица 7 – Оценка фенотипического сходства особей в ценопопуляциях *Anemonastrum biarmiense*

№ ЦП	Средние расстояния особей от центра популяции – квадраты расстояний Махаланобиса, $M \pm m$
Казабиль	14,95±2,451
Нараташ	9,94±1,546
Юша	10,23±1,215
Белятур	14,68±2,317
Дунан-сунган	12,04±1,616
Медвежья	11,91±1,700
Медвежье плечо	7,86±0,640
Машак седловина	9,94±0,997
Именинная	8,23±0,921
Безымянная	9,37±1,067
Условно-угловая	5,84±0,702
Дунан-сунган с-в	6,68±0,765
Б.Шелом	10,48±1,305
Б.Нургуш	3,15±0,242
Б.Нургуш 2	7,27±0,939
Б.Иремель	6,41±1,681
Ялангас	20,87±4,412
Золотые шишки	8,48±1,143
Б.Шатак	8,79±1,123
Василевские пол.	14,01±2,964
Зюраткуль	6,71±1,940
Москаль	9,87±1,350
Уван	7,76±0,630
Крака	7,28±0,691
Черная скала	7,09±0,738
Круглица	4,84±1,126
Гремучий ключ	10,54±4,110
Магнитка	10,33±1,098
Арвяк-рязь	12,70±2,190

На основании результатов дискриминантного анализа по 10 морфоструктурным признакам в 29 ЦП, установлено, что изученные ценопопуляции *A. biarmiense* достоверно отличаются между собой при λ Уилкса 0,009 и $p = 0,000$. Дискриминантный анализ позволяет выявлять как случаи практически полного фенотипического перекрытия особей локально разных

популяций, так и различия особей между собой по структуре вегетативных и генеративных органов.

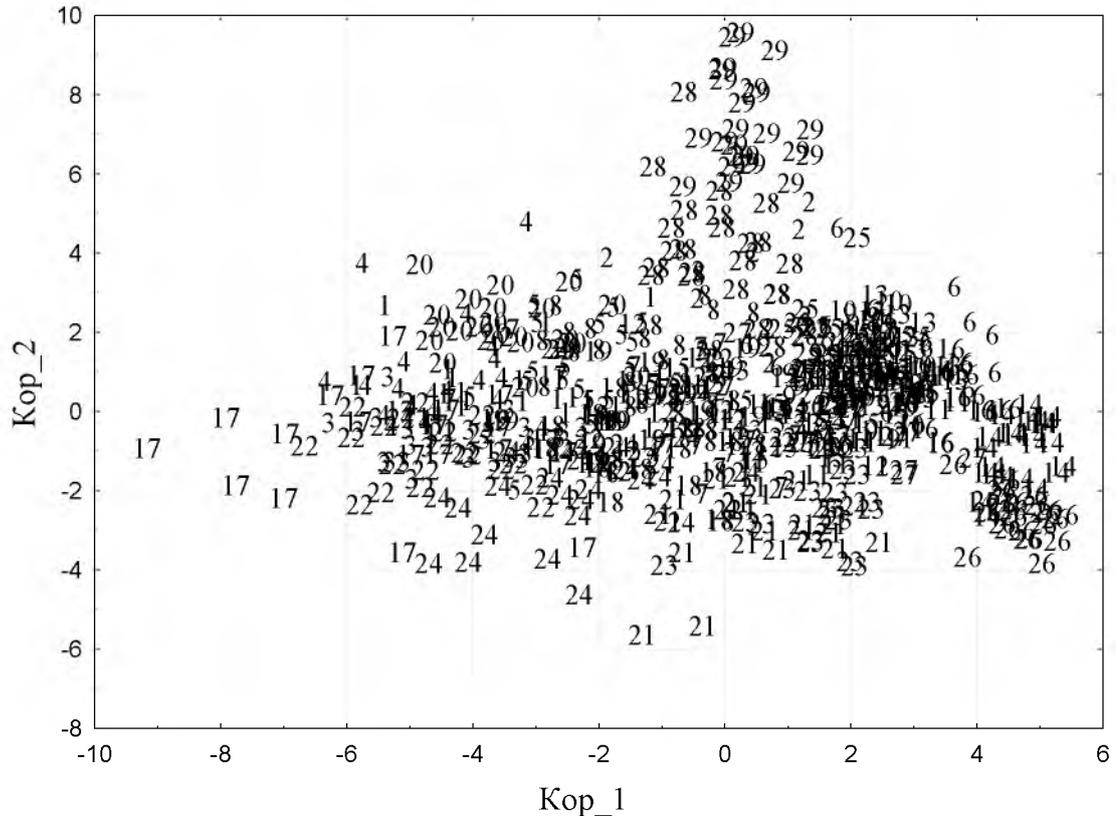


Рисунок 18 – Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *Anemonastrum biarmiense* по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней (1–29 номера популяций)

К методам многомерной статистики относится также кластерный анализ – один из эффективных приемов классификации, позволяющий разбить совокупность объектов на группы (кластеры), в пределах которых сходство по признакам является наибольшим. Метод позволяет проводить классификацию по объектам или по признакам. При использовании метода одиночной связи объединяются два наиболее близких объекта, имеющие максимальную меру сходства, далее к ним присоединяется объект с максимальным сходством с одним из объектов кластера.

Результаты кластерного анализа (древовидная кластеризация, метод одиночной связи) по средневывборочным значениям морфометрических параметров растений представлены на рисунке 19. По результатам использования

метода одиночной связи исследуемые ценопопуляции разделились на ряд кластеров, в соответствии с различиями морфометрических параметров, определяемых особенностями экотопов и высотных поясов, в которых они обитают.

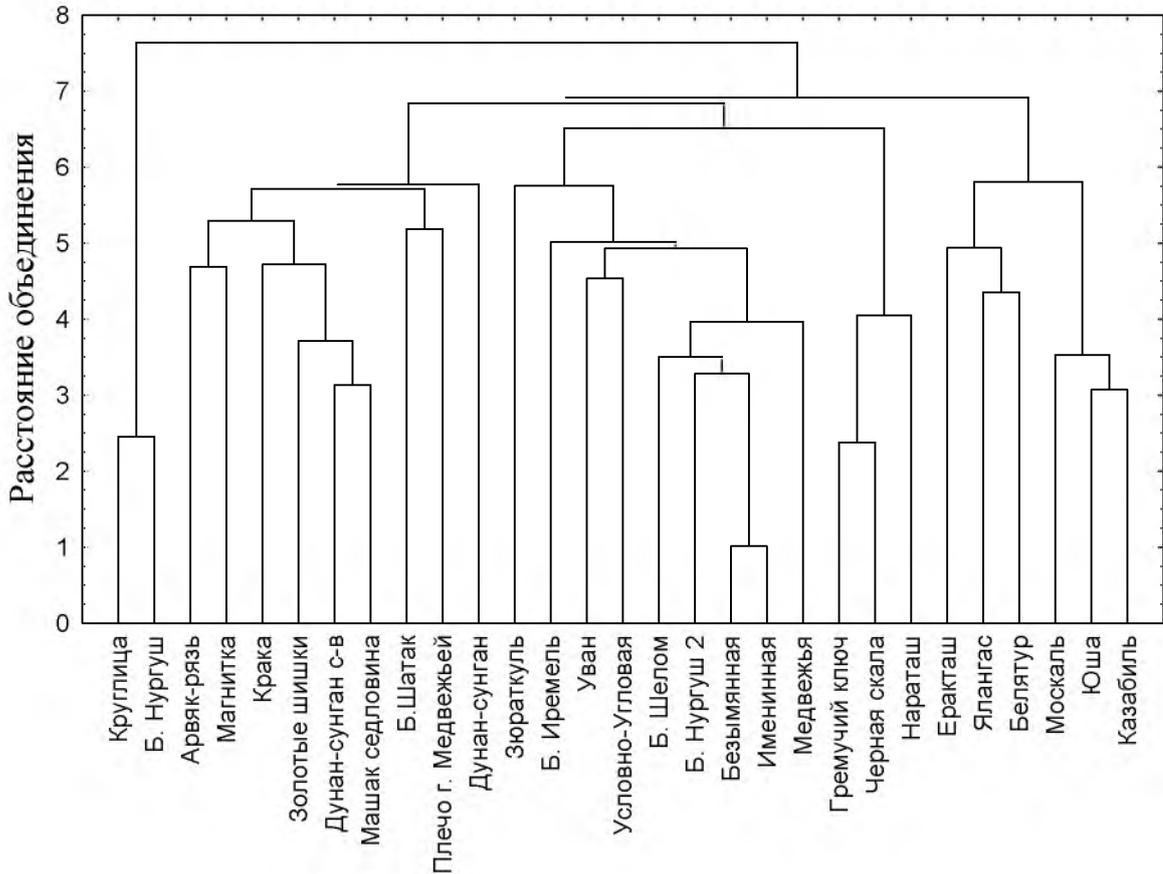


Рисунок 19 – Дендрограмма различий выборок *Anemonastrum biarmiense* по средневыворочным значениям морфометрических параметров растений

На расстоянии 7,7 выделился кластер, в который объединились две ЦП – Круглица и Б. Нургуш, с наиболее выраженными миниатюризацией и компактностью формы. На расстоянии 5,75 в общий кластер объединилось шесть ценопопуляций (Василевские поляны, Ялангас, Белятур, Москаль, Юша, Казабиль, которые отличаются крупным габитусом растений, о котором говорилось ранее в тексте. В еще один кластер входят ряд ценопопуляций подгольцового и горно-тундрового пояса, среди которых на расстоянии 5,7 обособилась ЦП Зюраткуль и на расстоянии 5,05 – ЦП Б. Иремель.

Для растений этих двух ценопопуляций характерны наименьшие значения высоты цветоносного побега, длины и ширины листового сегмента и длины цветоножки среди ценопопуляций подгольцового и горно-тундрового пояса.

В другой кластер данной ветви входят ЦП Гремучий ключ, Черная скала и Нараташ, среди которых ЦП Нараташ обособилась от них на расстоянии 4,05 по причине расположения ее местообитания в поясе еловых криволесий. На расстоянии 5,75 обособливается ЦП Дунан-сунган, с характерными для растений этой ценопопуляции высокими показателями по большинству параметров. На расстоянии 5,2 обособились ЦП Б. Шатак и Плечо г. Медвежьей со схожими для их особей линейными параметрами. В завершении на расстоянии 4,6 объединяются ЦП Арвяк-рязь и Магнитка со сходными параметрическими данными, а на расстоянии 4,7 в один кластер входят ЦП Крака, Золотые шишки, Дунан-сунган с-в, Седловина Машак с присущим для растений этих ценопопуляций малым числом цветоносных побегов и их малой толщиной.

5.3 Динамика морфометрических параметров

Мониторинговые наблюдения проводились в шести ценопопуляциях на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника в течение четырех лет и в Национальном парке «Зюраткуль» (Челябинская область) в течение трех лет. Измерения параметров в ЦП Б. Нургуш проводились ежегодно во второй декаде июня, при этом температурный фон к этому времени заметно выравнивался. Измерения в других ценопопуляциях, в связи с разновременностью периода цветения ценопопуляций ветреника пермского, проводились со второй декады мая по вторую декаду июня, когда фиксировались значительные колебания дневной температуры вплоть до нулевых значений. Описание погодных условий указанных лет приведено в методике (таблица 1).

Установлено, что по максимальным средним значениям морфометрических показателей отличаются растения из ценопопуляций, произрастающие в березовом редколесье на хребте Белятур и в высокотравном мезофильном луговом сообществе в урочище Василевские поляны (таблица 8).

Таблица 8 – Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических параметров *Anemonastrum biarmiense* на Южном Урале

Годы наблюдений		Средние значения морфометрических параметров (n=25)									
		Ngs	H	D	NI	LI	SI	Lp	Li	Nfl	Dfl
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ЦП Дунан-сунган											
2015	M±m	4,48±0,30	44,68±0,94	0,68±0,01	10,72±0,40	7,59±0,25	10,20±0,37	20,64±0,56	9,90±0,31	5,56±0,17	4,08±0,07
	C _v ,%	32,9	10,5	10,9	18,6	16,2	17,9	13,6	15,7	15,6	8,0
2016	M±m	4,00±0,20	52,41±1,60	0,59±0,02	9,72±0,41	8,63±0,27	9,23±0,35	22,04±0,74	10,45±0,28	5,12±0,15	3,78±0,11
	C _v ,%	25,0	15,3	20,1	21,3	15,4	18,7	16,8	13,3	14,2	14,2
2017	M±m	3,60±0,19	31,52±1,02	0,71±0,02	8,28±0,29	6,46±0,14	7,09±0,25	14,52±0,35	5,32±0,18	4,88±0,17	3,16±0,07
	C _v ,%	26,6	16,2	16,8	17,6	10,7	17,5	12,1	17,2	17,0	11,3
2018	M±m	4,20±0,27	57,45±1,35	0,71±0,04	8,24±0,39	9,15±0,30	8,95±0,34	28,38±0,83	10,68±0,25	4,96±0,15	3,76±0,11
	C _v ,%	32,2	11,7	25,7	23,6	16,3	19,2	14,6	11,6	14,8	14,7
2015-2018	min	2,0	20,5	0,4	5	5,1	4,5	11,7	4,2	3,0	2,3
	max	9,0	74,3	1,0	14	12,4	13,7	38,1	15,8	8,0	5,4
ЦП Юша											
2015	M±m	4,10±0,26	50,38±1,06	0,65±0,03	9,48±0,51	8,81±0,17	9,61±0,27	25,20±0,84	11,84±0,20	5,28±0,11	3,60±0,08
	C _v ,%	33,1	10,5	24,8	26,7	9,9	13,9	16,6	8,2	10,3	10,8
2016	M±m	4,36±0,29	40,78±1,05	0,69±0,03	9,56±0,50	7,39±0,26	7,73±0,33	17,77±0,69	7,47±0,36	5,56±0,17	3,47±0,06
	C _v ,%	33,7	12,9	18,4	26,3	17,4	21,3	19,4	24,2	15,6	8,4
2017	M±m	4,48±0,21	31,62±0,85	0,74±0,03	8,96±0,37	6,48±0,19	7,53±0,29	14,65±0,43	4,49±0,17	5,20±0,22	3,07±0,10
	C _v ,%	23,3	13,4	16,9	20,5	14,3	19,2	14,6	18,7	21,5	15,5
2018	M±m	4,60±0,24	40,81±0,87	0,72±0,03	8,84±0,41	8,03±0,30	8,13±0,28	19,82±0,60	6,40±0,23	5,20±0,16	3,41±0,10
	C _v ,%	26,6	10,7	18,4	23,0	18,6	17,1	15,1	17,7	15,7	15,2

Продолжение таблицы 8 – Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических параметров *Anemonastrum biarmiense* на Южном Урале

<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
2015- 2018	min	2,0	22,6	0,4	4,0	4,8	5,2	11,3	3,2	4,0	2,2
	max	8,0	59,8	1,0	15,0	11,0	13,2	34,7	13,1	8,0	4,9
ЦП Белятур											
2015	M±m	2,64±0,15	52,49±1,51	0,62±0,02	9,04±0,54	8,66±0,32	9,99±0,34	30,38±0,86	10,96±0,21	5,56±0,23	3,42±0,09
	C _v ,%	28,7	14,4	19,2	29,9	18,3	16,9	14,2	9,5	20,8	13,3
2016	M±m	2,96±0,19	48,66±1,20	0,64±0,02	9,00±0,47	7,53±0,25	8,02±0,25	23,37±0,98	9,18±0,33	4,96±0,19	3,25±0,10
	C _v ,%	31,6	12,3	19,2	26,2	16,7	15,3	20,9	17,9	18,8	15,1
2017	M±m	3,21±0,30	48,93±1,75	0,62±0,03	8,16±0,44	8,81±0,28	10,02±0,44	25,55±0,87	9,89±0,38	5,04±0,27	3,25±0,09
	C _v ,%	46,9	17,9	22,8	27,1	16,15	22,1	17,0	19,0	26,5	13,8
2018	M±m	3,60±0,34	49,38±1,49	0,66±0,03	9,44±0,44	8,38±0,31	9,22±0,37	24,38±1,04	9,37±0,42	5,52±0,24	3,37±0,09
	C _v ,%	46,8	15,1	23,2	23,1	18,5	19,9	21,4	22,4	21,6	13,7
2015- 2018	min	2,0	25,6	0,4	4,0	5,5	6,1	9,4	6,2	3,0	2,1
	max	6,0	72,6	1,0	14,0	12,4	18,6	36,8	14,1	9,0	4,7
ЦП Василевские поляны											
2015	M±m	3,76±0,26	45,37±0,98	0,67±0,03	9,36±0,49	8,24±0,26	8,81±0,24	21,20±0,77	8,38±0,36	6,01±0,24	3,54±0,10
	C _v ,%	34,6	10,8	20,8	25,9	15,9	13,4	18,2	21,4	19,8	14,6
2016	M±m	4,08±0,30	45,42±0,89	0,64±0,03	9,08±0,41	7,54±0,25	8,89±0,37	22,97±0,66	8,16±0,25	5,44±0,21	3,72±0,07
	C _v ,%	36,7	9,8	20,7	22,7	16,8	20,9	14,4	15,4	19,2	9,9
2017	M±m	4,64±0,18	57,54±1,44	0,76±0,03	10,08±0,42	9,21±0,23	10,64±0,41	29,35±0,91	9,96±0,23	5,04±0,17	3,82±0,10
	C _v ,%	19,5	12,5	16,9	20,6	12,5	19,1	15,3	11,5	16,7	13,4
2018	M±m	4,12±0,25	38,36±1,15	0,76±0,02	8,36±0,35	7,30±0,22	7,88±0,31	17,93±0,71	6,94±0,25	4,92±0,19	3,42±0,10
	C _v ,%	30,0	15,0	16,2	20,7	15,3	19,6	19,8	17,8	19,4	14,7
2015- 2018	min	2,0	30,2	0,5	5,0	5,2	4,6	10,5	4,9	3,0	2,4
	max	8,0	75,4	1,1	15,0	11,5	17,7	36,6	12,7	6,0	4,8

Продолжение таблицы 8 – Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических параметров *Anemonastrum biarmense* на Южном Урале

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ЦП Нараташ											
2015	M±m	2,12±0,18	33,49±1,32	0,46±0,02	7,28±0,59	6,45±0,30	6,84±0,33	15,99±0,86	5,28±0,13	5,64±0,26	3,30±0,11
	C _v ,%	41,6	19,7	23,7	40,3	23,6	24,1	26,9	12,7	22,8	16,4
2016	M±m	2,36±0,19	30,28±1,46	0,40±0,01	8,28±0,50	6,01±0,24	6,28±0,28	12,84±0,68	5,33±0,44	5,16±0,24	3,34±0,12
	C _v ,%	40,3	24,1	18,2	29,9	20,1	22,5	26,5	41,2	22,8	18,0
2017	M±m	2,48±0,27	20,27±0,74	0,49±0,02	8,16±0,35	4,57±0,17	4,59±0,22	9,14±0,47	3,79±0,20	4,76±0,19	2,09±0,16
	C _v ,%	54,7	18,3	21,1	21,7	18,8	23,7	25,7	26,7	19,4	28,1
2018	M±m	2,52±0,32	19,92±0,78	0,49±0,02	8,16±0,35	4,57±0,17	4,59±0,22	9,14±0,47	2,71±0,19	4,76±0,19	3,31±0,14
	C _v ,%	62,9	19,7	21,1	21,7	18,8	23,7	25,7	34,6	19,4	20,8
2015-2018	min	1,0	11,7	0,3	4,0	3,1	2,7	6,1	1,1	2,0	1,1
	max	7,0	46,9	0,7	18,0	9,7	10,7	18,6	9,1	9,0	4,6
ЦП Большой Нургуш											
2016	M±m	1,68±0,13	14,35±0,39	0,34±0,01	7,08±0,40	3,26±0,09	3,46±0,13	4,29±0,17	3,01±0,16	4,28±0,17	2,61±0,04
	C _v ,%	37,3	13,5	16,9	28,2	13,5	18,6	19,6	25,9	19,7	7,6
2017	M±m	1,88±0,15	11,03±0,43	0,39±0,01	9,32±0,57	4,22±0,10	4,84±0,15	6,52±0,25	3,19±0,13	4,04±0,17	2,44±0,02
	C _v ,%	41,5	21,5	17,1	30,6	12,2	15,7	19,5	21,0	20,8	4,4
2018	M±m	2,61±0,19	9,29±0,28	0,45±0,01	6,81±0,37	2,86±0,10	2,96±0,10	3,27±0,14	2,63±0,09	4,36±0,15	1,87±0,10
	C _v ,%	36,8	15,0	14,4	26,8	18,0	17,5	21,4	16,8	17,4	26,1
2016-2018	min	1,0	5,1	0,3	5,0	1,8	1,9	2,2	2,1	2,0	1,1
	max	5,0	17,6	0,5	15,0	5,4	6,3	9,5	4,4	5,0	2,9
Средние		3,45	44,05	0,62	9,09	7,9	8,45	21,28	9,25	5,17	3,28

Наиболее высокие средние значения параметров выявлены у растений из ЦП Василевские поляны. Растения из ценопопуляции Белятур также отличаются высокими средними значениями по многим из линейных параметров, такими как высота цветоносных побегов, длина и ширина листового сегмента розеточного листа, длина черешка розеточного листа и др. Среди числовых параметров у растений этой ценопопуляции нет высоких значений, к примеру, число цветоносных побегов варьирует по годам от 2,64 до 3,60 см. Менее высокие значения среди параметров отмечены у растений из ЦП Дунан-сунган и Юша, при этом большинство параметров имеют близкие значения в каждой из них. Ценопопуляции занимают местообитания, различающиеся экспозицией склона и составом травостоя, но сходные по высоте, на которой они расположены (943 и 977 м над ур. м.). Характерной особенностью растений из этих ценопопуляций является образование повышенного числа цветков и их большего диаметра. Так диаметр цветков на хр. Юша варьирует от 2,2 до 4,9 см, а на г. Дунан-сунган – от 2,3 до 5,4 см, у растений из ЦП Дунан-сунган также отмечено наибольшее значение длины цветоножки (15,8 см), в сравнении с растениями из других ценопопуляций. Перечисленные ценопопуляции приурочены к лугам горно-лесного пояса, и, по-видимому, более благоприятный термический режим позволяет растениям затрачивать больше энергетических ресурсов на репродуктивное усилие.

Минимальные средние значения среди параметров отмечены для ЦП Нараташ и Б. Нургуш, где сказываются наименее благоприятные по температурным характеристикам климатические условия для роста растений. Следует отметить, что на хребте Нараташ у растений возрастает вариабельность числа цветков в соцветии (от 2 до 9 шт.) и диаметр цветка варьирует от 1,1 до 4,6 см. В ЦП Большой Нургуш средние значения по всем параметрам минимальные. Для растений этой ценопопуляции характерны менее высокие цветоносы (5,1–17,6 см) с небольшими листьями (1,8–5,4 см длиной и 1,9–6,3 шириной см) с меньшим числом цветков (2–5 шт.) меньшего диаметра (1,1–2,9 см). Характеризуя данную ценопопуляцию, нельзя исключать антропогенную нагрузку, т.к.

модельные растения произрастают на самой вершине, немного выше смотровой площадки для туристов.

Средние значения параметров различаются в каждой ценопопуляции по годам. В более благоприятные по температурным условиям 2015 и 2016 гг. большинство линейных признаков имели повышенные значения и наоборот, более низкие значения параметров растений отмечены в неблагоприятном 2017 г. Вероятно, что растения как можно эффективнее используют ресурсы среды, путем увеличения габитуса.

Разногодичная внутривоупуляционная изменчивость по большинству признаков во всех ценопопуляциях прослеживается, однако прямой зависимости не выявлено (рисунок 20). Средние значения параметров различаются в каждой ценопопуляции по годам. В 2015 и 2016 гг. большинство метрических и количественных признаков имели повышенные значения и наоборот, более низкие значения параметров растений отмечены в 2017 г. Характеризуя изменчивость в разные годы в каждой конкретной ценопопуляции, стоит отметить, что коэффициент вариации колеблется неодинаково для всех параметров. К примеру, в ЦП Дунан-сунган показатель изменчивости возрастает в 2018 г. для таких параметров, как число цветоносных побегов, толщина стебля, число розеточных листьев в розетке, длина листового сегмента, тогда как для остальных параметров этого года значения изменчивости немного ниже. В других луговых ценопопуляциях влияние на показатель изменчивости оказали 2015 и 2016 гг., поскольку в указанные годы, как видно из графиков (рисунок 20) наблюдаются повышенные значения коэффициента вариации для многих из параметров.

Стоит подчеркнуть, что с увеличением высоты над ур. м. заметно повышается коэффициент вариации для параметра длина цветоножки от 12,73% в 2015 г. до 34,65% в 2018 г. и 41,16% в 2016 г. в ЦП Нараташ, от 16,78% в 2018 г. до 25,88% в 2015 г. в ЦП Б. Нургуш. Нельзя утверждать, что разногодичная изменчивость исследуемых параметров напрямую зависит от погодных условий года исследований, однако, на примере рассмотренных ценопопуляций, легко

проследить за тем, как повышается коэффициент вариации среди большинства параметров в более теплые благоприятные по погодным условиям годы наблюдений. По-видимому, растения как можно эффективнее используют ресурсы среды, путем увеличения размеров всех органов, при этом каждое растение развивается по мере своего потенциала.

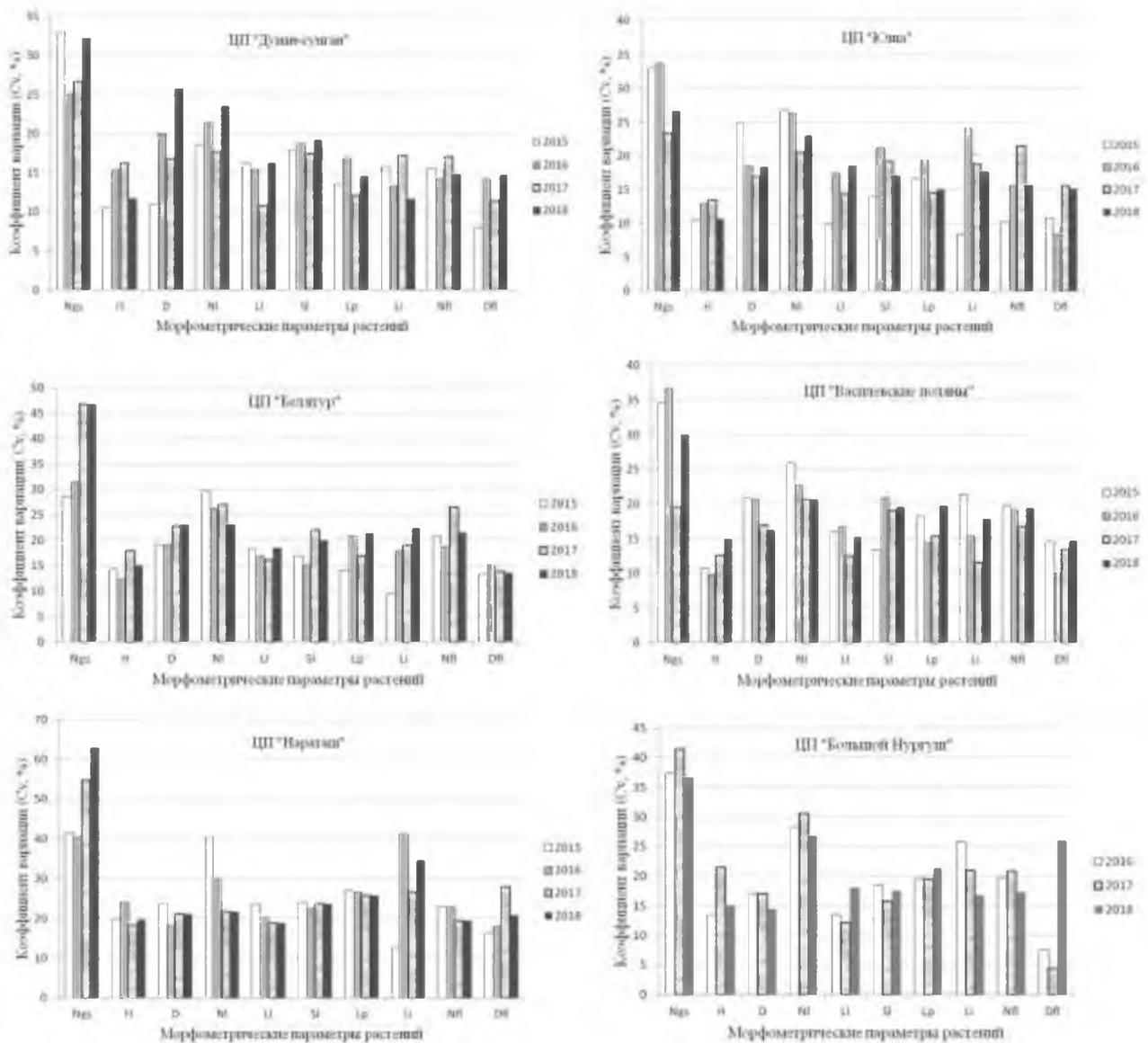


Рисунок 20 – Изменчивость морфометрических параметров *Anemonastrum biarmense* в природных ценопопуляциях в разные годы исследований

5.4 Оценка влияния экологических факторов на изменчивость морфометрических параметров

Однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ успешно применяется во многих областях науки для оценки достоверности воздействия на объект каждого из учтенных факторов в отдельности и в их сочетаниях. Данный метод применен нами для оценки влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры *A. biarmiense*. Результаты проведенного двухфакторного дисперсионного анализа массива данных по *A. biarmiense* представлены в таблице 9.

Таблица 9 – Оценка влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры растений *Anemonastrum biarmiense*

Параметры	Сила влияния факторов, %			Генеральные средние по грациям факторов								
	А	В	АВ	А1	А2	А3	А4	В1	В2	В3	В4	В5
Число цветоносных побегов, шт.	3,39	32,31***	2,51	3,40	3,55	3,68	3,81	4,15	2,37	4,36	3,10	4,07
Высота цв. побега, см	26,38***	71,71***	30,96***	45,28	43,51	37,97	41,18	46,67	25,99	40,89	49,86	46,51
Диаметр цв. побега, см	11,27***	39,66***	2,29	0,62	0,59	0,66	0,69	0,70	0,46	0,70	0,64	0,67
Число розеточных листьев, шт.	3,08	6,82**	3,79	9,18	9,13	8,73	8,61	9,22	7,97	9,21	8,91	9,24
Длина роз. листа, см	9,85**	48,48***	14,21***	7,95	7,42	7,10	7,49	8,07	5,40	7,68	8,34	7,96
Ширина роз. листа, см	16,01***	48,81***	10,73***	9,09	8,03	7,97	7,75	9,06	5,57	8,25	9,31	8,87
Длина черешка роз. листа, см	21,65***	67,97***	28,44***	22,68	19,79	18,72	19,93	22,96	11,78	19,36	25,92	21,39
Длина цветоножки, см	45,57***	70,84***	30,87***	9,27	8,11	6,69	7,22	8,36	4,27	7,55	9,85	9,09
Число цветков, шт.	9,78**	2,38	2,57	5,61	5,25	4,98	5,07	5,35	5,08	5,31	5,27	5,13
Диаметр цветка, см	21,11***	23,29***	9,10**	3,59	3,51	3,08	3,45	3,62	3,01	3,39	3,33	3,70

Примечание: фактор А – погодные условия года вегетации (А1 – 2015 г., А2 – 2016 г., А3 – 2017 г., А4 – 2018 г.); фактор В – условия экотопа ценопопуляции (В1 – Василевские поляны, В2 – Нараташ, В3 – Юша, В4 – Белятур, В5 – Дунан-сунган). Жирным шрифтом выделены

максимальные значения параметров.* – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0,05$, ** – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0,01$, *** - влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0,001$.

Оценка влияния условий экотопа и погодных условий года вегетации и их совместного воздействия на морфометрические параметры растений *A. biarmense* показала, что данные факторы статистически значимы для всех параметров, но в большей или меньшей степени. Более высокое в процентном соотношении воздействие фактора погодных условий года вегетации на параметры растений отмечено для некоторых линейных признаков – высота цветоносного побега, длина черешка, длина цветоножки, диаметр цветка (21,1–45,6%), а для количественных признаков влияние фактора слабо выражено (3,1–9,8%). Значимое влияние фактора погодных условий на упомянутые параметры можно объяснить с позиции лимитирующего воздействия пониженных температур дождливых и холодных периодов вегетационных сезонов на процессы роста растений. В холодный весенний сезон 2017 г. с колебаниями минимальной и максимальной температуры от 0 до 15°C и с заморозком на почве, во время проведения измерений в луговых сообществах растения имели угнетенный вид и приземистую форму, и напротив, в 2015 г., когда не наблюдалось заморозка на почве и в теплом 2016 г. растения были намного мощнее и выше. Следует считать, что в большей степени длина цветоножки зависит от погодных условий года вегетации.

Сила влияния фактора условий экотопа на параметры растений выражена сильнее, в сравнении с воздействием фактора погодных условий года вегетации. Значения варьируют от 2,4% до 71,7%, при этом максимальные значения выявлены для линейных признаков – высота цветоносного побега (71,7%), длина цветоножки (70,8%), длина черешка розеточного листа (67,9%), длина и ширина листового сегмента (48,5% и 48,8%). Среди количественных параметров наибольшее влияние отмечено для параметра число цветоносных побегов (32,3%). Т. е. прямую зависимость от условий экотопа имеют линейные параметры – длина черешка, длина цветоножки и высота цветоносного побега.

Совместное воздействие двух факторов неодинаковое, нередко они компенсируют друг друга. Изучаемые популяции, как уже говорилось, расположены в лесном и подгольцовом поясах, условия экотопа в них меняются от умеренных до контрастных. Исследуемые параметры имеют бóльшие значения (высоту, длину и пр.) в горно-лесном поясе и меньшие – в подгольцовом поясе. Таким образом, проявляется защитная приспособительная реакция растений к контрастным условиям обитания – растения уменьшаются в размерах (миниатюризация), но при этом нормально цветут и плодоносят.

Максимальные значения средних по многим из параметров выделены для ЦП Белятур, которая расположена в более благоприятных термических условиях (занимает южный прогреваемый склон в привершинной части хребта под пологом деревьев) и ЦП Василевские поляны, характеризующейся условиями большей увлажненности (занимает высокотравный мезофильный луг). Минимальные значения показателей отмечены для ЦП Нараташ, которая расположена в подгольцовом редколесье между скалами на высоте 1162 м над ур. м. Для разногодичных наблюдений максимальные значения факториальных средних отмечены в 2015 году, характеризующимся более дождливым и относительно теплым весенним периодом. Напротив, минимальные значения факториальных средних наблюдались в 2017 г. с наименее благоприятными погодными условиями для вегетации.

Результаты проведенного однофакторного дисперсионного анализа массива данных по *A. biarmiense* s. l. из горно-тундрового пояса (хребет Б. Нургуш) с 2016 по 2018 гг. представлены в таблице 10. Оценка достоверности влияния погодных условий на морфометрические параметры растений *A. biarmiense* из ЦП Б. Нургуш показала, что данный фактор статистически значим для большинства параметров в разной степени (табл. 10.). Значения силы влияния фактора погодных условий варьируют от 13,9 до 74,4%. Максимальные значения выявлены для параметров – длина черешка розеточного листа (74,4%), ширина листового сегмента (68,9%), длина листового сегмента (66,4%), высота

цветоносного побега (65,5%), диаметр цветка (60%), толщина цветоносного побега (44,3%).

Анализируя полученные данные можно отметить, что погодные условия года вегетации воздействуют преимущественно на метрические параметры растений, не оказывая значимого влияния на количественные. Растения этого местообитания произрастают на обедненных маломощных почвах и испытывают ощутимую нагрузку вследствие лимитирующего воздействия сильных иссушающих ветров, перепадов температур, летних заморозков, интенсивной инсоляции. Можно заметить, что растения реагируют на ухудшение погоды путем уменьшения длины черешков (от 6,52 см в 2017 г. до 3,27 см в 2018 г.), уменьшения высоты цветоноса (от 14,35 см в 2016 г. до 8,60 см в 2018 г.), увеличения толщины цветоносов (от 0,33 см в 2016 г. до 0,45 см в 2018 г.), уменьшения диаметра цветков (от 2,61 см в 2016 г. до 1,87 см в 2017 г.) и т.д.

Таблица 10 – Оценка влияния погодных условий на морфометрические параметры растений *Anemonastrum biarmiense*

Параметр	Сила влияния фактора, %	Генеральные средние по годам		
		2016	2017	2018
Число цветоносных побегов, шт.	24,57**	1,68	1,88	2,06
Высота цветоносного побега, см	65,53***	14,35	11,02	8,60
Диаметр цветоносного побега, см	44,34**	0,33	0,39	0,45
Число розеточных листьев, шт.	24,81**	7,08	9,32	6,80
Длина розеточного листа, см	66,44***	3,25	4,22	2,86
Ширина розеточного листа, см	68,86***	3,46	4,83	2,95
Длина черешка розеточного листа, см	74,38***	4,29	6,52	3,27
Длина цветоножки, см	13,86**	3,01	3,19	2,63
Число цветков, шт.	0,18	4,28	4,04	4,36
Диаметр цветка, см	60,01***	2,61	2,43	1,87

Примечание: жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров.* – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0,05$, ** – влияние фактора достоверно при $p < 0,01$, *** – влияние фактора достоверно $p < 0,001$.

Минимальные значения средних для многолетних наблюдений отмечены в 2018 году, когда температура воздуха во второй декаде июня не превышала 6–10°C. Максимальные значения факториальных средних отмечены в 2016–2017 гг. с более благоприятным температурным фоном в момент наблюдений.

5. 5 Виталитетная структура природных ценопопуляций

Важный показатель для оценки состояний ценопопуляций – виталитет, это характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост, продукцию растений (Злобин, 1989). Предварительно проведенный факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди исследованных биометрических показателей *A. biarmiense* детерминирующий комплекс признаков: число генеративных побегов и число листьев, которые в дальнейшем были использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций (таблица 11).

Таблица 11 – Распределение особей *Anemonastrum biarmiense* по классам виталитета

ЦП	Относительная частота классов			Качество популяции, Q	Виталитетный тип ЦП
	с	б	а		
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
Дунан-сунган	0,16	0,04	0,80	0,42	Процветающая
Медвежья	0,20	0,28	0,52	0,40	«
Казабиль	0,24	0,28	0,48	0,38	«
Именинная	0,24	0,52	0,24	0,38	«
Юша	0,28	0,36	0,36	0,36	«
Зюраткуль	0,16	0,08	0,76	0,42	«
Ялангас	0,32	0,20	0,48	0,34	«
Безымянная	0,32	0,40	0,28	0,34	«
Б. Шатак	0,20	0,46	0,33	0,39	«
Б. Нургуш 2	0,20	0,12	0,68	0,40	«
Б. Шелом	0,08	0,28	0,64	0,46	«

Продолжение таблицы 11 – Распределение особей *Anemonastrum biarmiense* по классам виталитета

1	2	3	4	5	6
Василевские поляны	0,28	0,04	0,68	0,36	«
Белятур	0,58	0,32	0,12	0,22	Депрессивная
Нараташ	0,68	0,16	0,16	0,16	«
Седловина Машак	0,71	0,12	0,16	0,14	«
Условно Угловая	0,84	0,12	0,04	0,08	«
Плечо Медвежьей	0,92	0,04	0,04	0,04	«
Черная скала	0,60	0,12	0,28	0,20	«
Гремучий ключ	0,92	0,08	0,00	0,04	«
Магнитка	0,56	0,12	0,32	0,22	«
Арвяк-рязь	0,40	0,48	0,12	0,30	«
Дунан-сунган с-в	0,66	0,26	0,06	0,16	«
Москаль	0,60	0,35	0,04	0,19	«
Крака	0,92	0,08	0,00	0,14	«
Круглица	0,44	0,20	0,36	0,28	«
Б. Иремель	0,66	0,13	0,20	0,16	«
Б. Нургуш	0,84	0,12	0,04	0,48	«
Золотые шишки	0,93	0,00	0,06	0,49	«
Уван	0,66	0,20	0,13	0,16	«

Жизненное состояние ценопопуляций *A. biarmiense* меняется в разных экотопах. В 12 из них отмечено преобладание особей высшего класса, они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ценопопуляции здесь максимален и составляет 0,34–0,46. Данные ценопопуляции приурочены к луговым местообитаниям и открытым тундрам разного состава, преимущественно южной экспозиции. ЦП Медвежья, Именинная, Безымянная расположены в труднодоступной заповедной местности, в этих ценопопуляциях рекреационное воздействие исключено, и они процветающие. ЦП Б. Шатак, Б. Нургуш 2, Б. Шелом расположены пятнами на открытых южных прогреваемых участках между еловыми деревьями, вероятно поэтому жизненность особей в данных ценопопуляциях также находится на довольно высоком уровне. 17 исследованных ценопопуляций отнесены к депрессивным, качество популяций составляет от 0,04 до 0,49. Большинство этих ценопопуляций приурочены к лесным экотопам, различным редколесьям и криволесьям с наличием древесного полога. ЦП Б.

Иремель, Б. Нургуш, Круглица в связи с сильной антропогенной нагрузкой отнесены к депрессивному типу (рисунок 21).

Опираясь на полученные цифры, следует считать, что условия экотопа на ряду с рекреационным воздействием оказывает значимое лимитирующее или благоприятное воздействие на жизненность отдельных особей *A. biarmiense*.

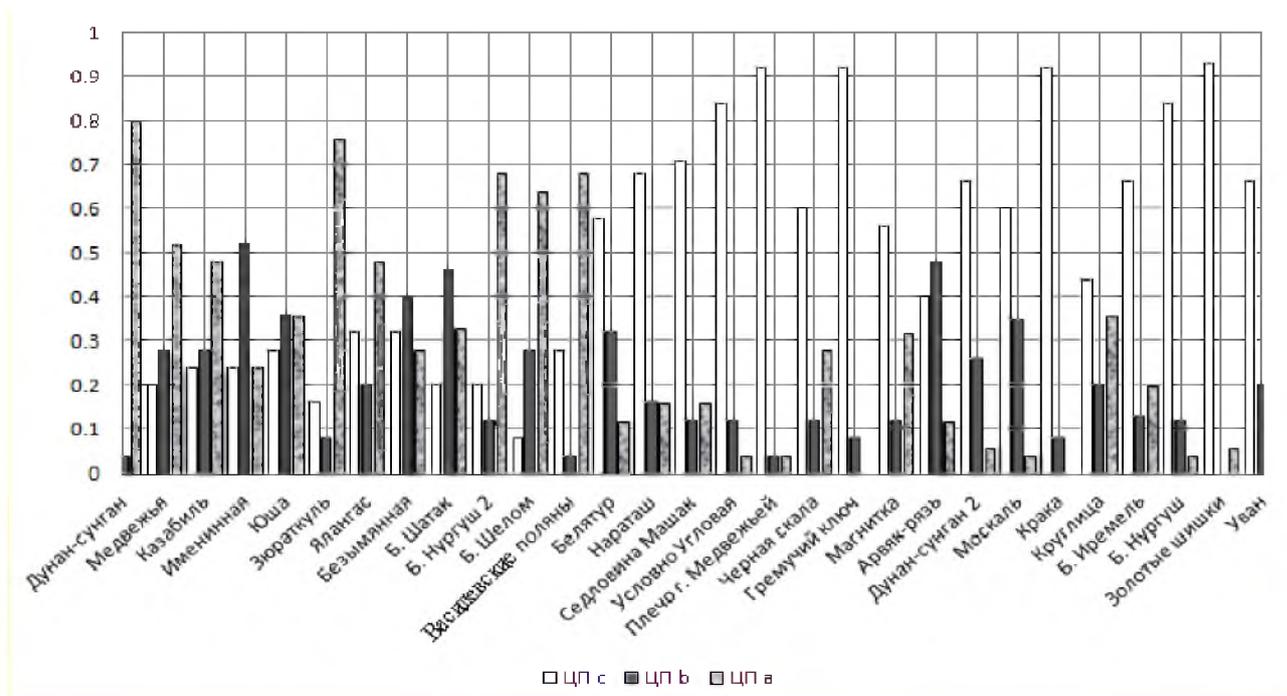


Рисунок 21 – Виталитетная структура популяций *Anemonastrum biarmiense* по классам виталитета

5.6 Динамика виталитетной структуры ценопопуляций

Anemonastrum biarmiense

Жизненность 6 ценопопуляций оценивалась также в течении трех-четырех лет исследований.

Среди луговых ценопопуляций следует выделить группу растений на хребте Юша, т.к. особям этой ценопопуляции свойственно устойчиво высокое жизненное состояние на протяжении всех четырех лет наблюдений (таблица 12). В ЦП Дунан-сунган жизненное состояние растений преимущественно процветающее, но становится депрессивным в 2017 г. Проведение измерений морфометрических параметров ветреника в ЦП Дунан-сунган в 2017 г. состоялось 7 июня, по графику

температуры (рис.1) видим, что температура в этот момент времени не превышала 5°C, при этом местами наблюдался снег. В 2018 г. цветение ветреника было поздним и измерение параметров проведено уже в теплое время.

Таблица 12 – Распределение особей *Anemonastrum biarmense* по классам виталитета

Дата наблюдений	Относительная частота размерных классов			Качество популяции, Q	Виталитетный тип ЦП
	с	б	а		
Дунан-сунган					
27.06.18	0,28	0,28	0,44	0,36	процветающая
07.06.17	0,40	0,12	0,48	0,30	депрессивная
31.05.16	0,24	0,24	0,52	0,38	процветающая
02.06.15	0,16	0,04	0,80	0,42	процветающая
Юша					
20.06.18	0,12	0,16	0,72	0,44	процветающая
11.06.17	0,15	0,11	0,84	0,47	-//-
01.06.16	0,25	0,28	0,50	0,39	-//-
10.06.15	0,28	0,36	0,36	0,36	-//-
Белятур					
15.06.18	0,28	0,36	0,36	0,36	процветающая
20.06.17	0,52	0,20	0,28	0,24	депрессивная
25.05.16	0,52	0,32	0,16	0,24	-//-
10.06.15	0,58	0,32	0,12	0,22	-//-
Василевские поляны					
20.06.18	0,32	0,20	0,44	0,32	равновесная
12.06.17	0,28	0,04	0,68	0,36	процветающая
01.06.16	0,20	0,48	0,32	0,40	процветающая
06.06.15	0,52	0,12	0,36	0,24	депрессивная
Нараташ					
21.06.18	0,32	0,36	0,32	0,34	равновесная
06.05.17	0,52	0,12	0,36	0,24	депрессивная
30.05.16	0,52	0,20	0,28	0,24	-//-
09.06.15	0,68	0,16	0,16	0,16	-//-
Б. Нургуш					
16.06.18	0,36	0,16	0,44	0,30	депрессивная
20.06.17	0,52	0,04	0,44	0,24	-//-
06.06.16	0,84	0,12	0,04	0,48	-//-

Аналогичное явление, связанное с температурой воздуха, наблюдалось в ЦП Василевские поляны, где во время проведения измерений в 2015 г. значение

средней температуры было около 7°C. Виталитетный тип данной популяции меняется от процветающей к равновесной и депрессивной, видимо потому, что ее местоположение находится на высоте 1020 м над ур.м., где из-за воздействия лимитирующих факторов высокогорного пояса виталитет популяции зависит в значительной степени от погодных, прежде всего, температурных условий года вегетации.

Ценопопуляция растений *A. biarmiense* на хр. Белятур отличается низким жизненным состоянием от предыдущих ценопопуляций. Местообитание данного вида расположено в залесенном участке склона на высоте более 900 м над ур. м., где растения ограничены в солнечном освещении, в отличие от луговых ценопопуляций. Как упоминалось ранее, растениям свойственны увеличенные размеры листьев, побегов и соцветий, но расположены растения более разреженно. В 2018 г. популяция стала процветающей. Вероятно, во второй декаде июня растения восстановились после перенесенных заморозков этого года, и цветение уже окрепших растений продолжилось позднее обычного срока.

Ценопопуляции Нараташ и Большой Нургуш расположены в подгольцовом и горно-тундровом поясах, что объясняет ежегодно угнетенное жизненное состояние растений с позиции неоптимальности их местообитания. В 2018 г. цветение в ЦП Нараташ продлилось до конца июня и растения к этому времени заметно окрепли, отличаясь более крупными листьями, высокими побегами, в связи с чем виталитетный тип данной ценопопуляции сменился на равновесный.

Таким образом, по результатам проведенных расчетов параметрических данных в 29 ценопопуляциях, для *A. biarmiense* зафиксировано изменение габитуса растений по мере возрастания высотного градиента, т. е. выявлены адаптационные возможности вида (миниатюризация и компактность формы) в условиях гор Южного Урала. Наиболее крупные растения (в среднем до 55 см высотой) зафиксированы в высокотравных лугах (Ялангас, Юша, Дунан-сунган, Василевские поляны), в лесных ценопопуляциях (Белятур, Москаль), древесный ярус которых состоит из березы и в подгольцовом луговом сообществе Казабиль. Напротив, самые низкие значения средних среди рассмотренных параметров

выявлены в подгольцовом и горно-тундровом поясах, среди еловых криволесий, можжевельниковых стлаников, тундрах различного состава. При этом высокое среднее число цветоносных побегов (4–5) выявлено в поясе еловых криволесий, можжевельниковых зарослей, тундроподобных сообществах и луговых ценопопуляциях, тогда как меньшее их число (от 1 до 3) зафиксировано в тундрах. Аналогично числу цветоносных побегов, меняется число цветков, убывая от пояса криволесий к тундрам.

Изменчивость признаков во всех исследуемых ценопопуляциях примерно однотипна. Наибольшей изменчивостью обладают следующие параметры: число цветоносных побегов ($C_v=23,2-60,1\%$), число прикорневых листьев ($C_v=17,4-40,3\%$). Наименьшей изменчивостью – диаметр цветка ($C_v=7,6-20,9\%$) и длина листового сегмента ($9,9-23,6\%$). Следовательно, диаметр цветка и длина листового сегмента *A. biarmiense* с низкой вариабельностью являются диагностическими признаками вида, поскольку являются наиболее стабильными.

Самая высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в подгольцовом и горно-тундровом поясах, в связи с контрастными в первом случае и экстремальными – в другом условиями обитания для растений. Низкая изменчивость отмечена в луговых ценопопуляциях, таким образом проявляется высокая специализация вида к менее контрастным условиям обитания в луговых ценозах.

На основании результатов многомерного анализа по десяти морфоструктурным признакам в 29 ЦП, установлено, что изученные ценопопуляции *A. biarmiense* достоверно отличаются между собой при лямбда Уилкса 0,009 и $p = 0,000$. По результатам дискриминантного анализа выявлено как абсолютное фенотипическое перекрытие особей локально разных популяций, так и различия особей между собой по структуре вегетативных и генеративных органов. По результатам проведенного кластерного анализа выявлено группирование ценопопуляций растений по присущему им массивному габитусу (Кзабиль, Юша, Москаль, Белятур, Ялангас, Василевские поляны), обособление ЦП Б. Нургуш и Круглица по характерным для них минимальным значениям всех

параметров, а также группирование ценопопуляций из подгольцового пояса растительности и др.

Динамика морфометрических параметров показала, что средние значения параметров различаются в каждой ценопопуляции по годам. В более благоприятные по температурным условиям 2015 и 2016 гг. большинство линейных признаков имели повышенные значения и наоборот, более низкие значения параметров растений отмечены в неблагоприятном 2017 г. Вероятно, что растения как можно эффективнее используют ресурсы среды, путем увеличения габитуса. Установлено, что коэффициент вариации среди большинства параметров повышается в более теплые благоприятные по погодным условиям годы наблюдений.

Оценка влияния условий экотопа и погодных условий года вегетации и их совместного воздействия на морфометрические параметры растений *A. biarmiense* показала, что данные факторы статистически значимы для всех параметров, но в большей или меньшей степени. Более высокое в процентном соотношении воздействие фактора погодных условий года вегетации на параметры растений отмечено для некоторых линейных признаков – высота цветоносного побега, длина черешка, длина цветоножки, диаметр цветка (21,1–45,6%), а для количественных признаков влияние фактора слабо выражено (3,1–9,8%). Погодные условия года вегетации в большей степени влияют на длину цветоножки.

Сила влияния фактора условий экотопа на параметры растений выражена сильнее, в сравнении с воздействием фактора погодных условий года вегетации. Значения варьируют от 2,4% до 71,7%, при этом максимальные значения выявлены для линейных признаков – высота цветоносного побега (71,7%), длина цветоножки (70,8%), длина черешка прикорневого листа (67,9%), длина и ширина листового сегмента (48,5% и 48,8%). Среди количественных параметров наибольшее влияние отмечено для параметра число цветоносных побегов (32,3%). Т. е. прямую зависимость от условий экотопа имеют линейные параметры – длина черешка, длина цветоножки и высота цвеносного побега.

Оценка жизненного состояния ценопопуляций *A. biarmiense* выявила преобладание особей высшего класса в 12 ценопопуляциях, приуроченных к луговым местообитаниям и открытым тундрам разного состава, преимущественно южной экспозиции. Они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ценопопуляций максимален и составляет 0,34–0,46. В остальных 17 исследованных ценопопуляциях, приуроченных к лесным экотопам, различным редколесьям и криволесьям с наличием древесного полога, а также с сильной антропогенной нагрузкой, индекс качества ценопопуляций составляет от 0,04 до 0,49 и они отнесены к депрессивному типу.

Динамика виталитетной структуры показала, что жизненное состояние растений зависит от экотопа и погодных условий года наблюдений. В луговых ценопопуляциях на хр. Юша растениям ежегодно свойственно процветающее жизненное состояние, за исключением 2017 г., с более холодной весной. В ЦП Нараташ и Б. Нургуш ежегодно наблюдаются растения преимущественно с угнетенным жизненным состоянием, также как и в залесенной ЦП Белятур. В ЦП Нараташ и Белятур в 2018 г. происходит смена виталитетного типа от депрессивного к равновесному в связи с поздним цветением.

ГЛАВА VI СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE* В ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

Несмотря на отсутствие благоприятных экологических условий в горах умеренного пояса, успешному расселению растений во многом способствует семенное размножение. Уральские эндемичные виды в прошлом имели широкое распространение, но теперь сохранились в немногих местах с особыми эдафическими условиями, где ослаблена конкуренция со стороны высокорослой растительности, особенно деревьев и кустарников. Материал для понимания биологии вида может дать изучение способности к семенному размножению в различных условиях произрастания. Степень соответствия экологических условий современных местообитаний биологическим требованиям вида и жизненное состояние популяции можно оценить на основе соотношения потенциальной (ПСП) и реальной (РСП) семенной продуктивности. Образование достаточного количества полноценных семян служит важнейшим условием, определяющим успех семенного возобновления вида в ценозе (Вайнагий, 1974а).

6.1 Оценка семенной продуктивности *Anemonastrum biarmiense*

Плод ветреника – апокарпный многоорешек – состоит из нескольких односемянных невскрывающихся плодиков – орешков, кожистый околоплодник которых, образованный стенкой завязи, обычно плотно прилегает к семени. Орешки голые, очень редко – жестковолосистые, заметно приплюснутые с боков, имеющие крыловидные выступы перикарпа; стилодий саблевидный; эндокарп всегда однослойный; мезокарп (особенно его более внутренние слои) сложен большей частью склерифицированной паренхимой, клетки которой отличаются утолщенными оболочками (Стародубцев, 1991).

В горно-лесной провинции ЮУ были собраны семена из 14 ценопопуляций данного вида (таблица 13). Семенную продуктивность определяли по общепринятой методике (Работнов, 1950; 1960; Вайнагий, 1973; 1974б).

A. biarmiense характеризуется более высокими показателями семенной продуктивности в горно-лесном поясе, по сравнению с показателями в других поясах растительности. Подсчеты числа цветonoсных побегов показали, что их число выше в луговых местообитаниях от 3,17 (Дунан-сунган с-в) до 4,52 шт. (Казабиль). С увеличением высоты этот показатель снижается до 1,97 (Б. Нургуш) и 1,59 шт. (Уван). Отмеченные ценопопуляции приурочены к территории национального парка Зюраткуль, поэтому на них лимитирующее воздействие оказывает рекреационная нагрузка. Для сравнения в ЦП Нараташ, расположенной в сходных условиях подгольцового пояса в Южно-Уральском заповеднике, число цветonoсных побегов составляет 2,47 шт. В лесных ценопопуляциях данный показатель не высокий – от 2 до 3 побегов. Подсчет числа соплодий выявил, что большее их число образуется на растениях из горно-лесного пояса среди преимущественно луговых ценопопуляций, но также отмечено в целом их высокое число в подгольцовом поясе. Наибольшие метрические показатели семян выявлены в лесных ЦП Москаль (8,65–5,75 мм), Крака (8,12–5,57 мм), но также высокие значения длины и ширины семени отмечены в подгольцовых лугах и редколесьях. Наибольший вес 100 шт. семян, равный 1 г, выявлен в ценопопуляциях Москаль и Крака. В остальных ценопопуляциях вес колеблется от 0,42 до 0,82 г. Полученные цифры сопоставимы с данными из Полярно-альпийского ботанического сада, где вес 1000 шт. семян *A. crinirum* в условиях культуры составил 5,2 г, т. е. вес 100 семян будет равен 0,52 г (Вирачева, 1983).

В луговых ценопопуляциях горно-лесного пояса показатели ПСП колеблются от 345 (Дунан-сунган с-в) до 700 шт. (Юша) семян в пересчете на 1 растение, показатели РСП для тех же ценопопуляций составляют 259 и 498 шт. семян. В лесных ценопопуляциях ПСП варьирует от 139 (Крака) до 526 шт. (Белятур) семян, а РСП для этих же ценопопуляций – 108 и 309 шт. семян.

Таблица 13 – Средние значения семенной продуктивности *Anemonastrum biarmiense* в природных ценопопуляциях горно-лесного пояса (n=30)

ЦП	Число ц.п. на особь, шт. (M±m)	Число соплодий на ц.п., (M±m)	Длина семени, мм (M±m)	Ширина семени, мм (M±m)	Число семязачтков, шт. (ПСП)* (M±m)			Число выполненных семян, шт.(РСП)* (M±m)			Число не выполненных семян, шт.(M±m)			Вес 100,г	Коэффициент семенной продуктивности, %		
					на завязь	на ц.п.	на особь	на соплодие	на ц.п.	на особь	на оплодие	на ц.п.	на особь		на соплодие	на ц.п.	на особь
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Дунан-сунган	3,80± 0,26	4,86± 0,07	7,25± 0,03	4,97± 0,02	29,33± 0,50	140,94± 5,40	548,13 ±45,86	23,43± 0,42	114,46± 4,23	431,00± 38,99	10,64± 0,43	42,53± 4,06	122,32± 21,85	0,51± 0,02	79,88	81,21	78,63
C _v , %	38,7	17,3	10,5	12,1	37,5	38,0	41,0	42,8	39,5	47,9	65,7	73,4	83,77	38,7			
Min.	2	2	5	3	7	26	152	4	25	139	2	9	20	0,25			
Max.	9	7	10	7	81	346	1149	67	238	932	36	129	389	0,62			
Юша	3,97± 0,23	5,19± 0,08	7,57± 0,03	4,86± 0,02	34,25± 0,52	176,68± 5,47	700,04 ±64,92	24,56± 0,46	126,63± 4,97	498,06± 43,18	10,24± 0,29	50,45± 2,62	196,62± 23,39	0,42± 0,01			
C _v , %	33,3	17,1	10,3	13,3	38,1	33,7	45,4	47,0	42,6	47,48	68,2	56,2	64,8	20,3			
Min.	2	2	5	3	8	66	240	2	30	215	1	6	25	0,22			
Max.	8	7	10,4	6,8	124	396	1577	83	292	1265	41	135	513	0,58			
Белятур	3,31± 0,17	5,16± 0,10	7,62± 0,03	5,16± 0,02	30,84± 0,57	159,04± 6,27	526,48 ±39,05	18,44± 0,43	95,08± 4,67	309,36± 27,82	13,95± 0,41	66,68± 3,98	210,65± 21,95	0,50± 0,01	59,79	59,78	58,76
C _v , %	29,2	20,0	9,7	10,7	41,5	38,6	39,9	52,7	48,1	47,6	62,1	56,9	56,13	15,1			
Min.	2	3	5	3,5	3	41	183	2	18	101	1	9	41	0,34			
Max.	5	8	10	7	79	362	1192	72	226	731	57	180	448	0,69			
Василевские пол.	3,70± 0,26	4,89± 0,10	7,83± 0,04	5,17± 0,03	35,18± 0,59	173,03± 5,99	637,17 ±56,00	23,89± 0,52	116,60± 5,13	431,85± 39,03	12,46± 0,37	57,77± 3,26	216,30± 26,02	0,51± 0,01			
C _v , %	36,5	21,9	11,2	13,3	35,7	33,2	43,1	48,6	44,0	47,0	61,0	52,8	57,7	15,0			
Min.	1	1	6	3	7	32	330	1	16	173	1	6	49	0,34			
Max.	7	8	10	8	100	324	1314	92	250	980	45	137	589	0,69			

Продолжение таблицы 13 – Средние значения семенной продуктивности *Anemonastrum biarmiense* в природных ценопопуляциях горно-лесного пояса (n=30)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15			
Нараташ	2,43± 0,23	5,40± 0,17	7,82± 0,06	5,38± 0,04	30,30± 0,97	163,63± 10,74	508,73 ±39,67	18,58± 0,74	100,36± 8,43	303,3± 27,50	11,92± 0,70	64,4± 6,77	205,3± 21,5	0,50± 0,01	61,32	61,33	59,62
C _v , %	52,5	17,3	9,3	10,4	40,84	35,96	42,71	51,02	46,0	49,7	74,8	57,6	57,4	14,1			
Min.	1	4	6,1	4,1	5	72	183	2	22	101	0	9	41	0,34			
Max.	6	7	9,5	7,1	70	352	1189	57	226	731	41	155	448	0,66			
Дунан- сунган С-В	3,17± 0,20	4,73± 0,10	7,49± 0,05	5,23± 0,04	23,66± 0,60	112,77± 5,97	345,07± 22,71	17,74± 0,53	84,57± 4,95	259,60± 18,92	6,26± 0,32	28,40± 2,14	84,83± 8,20	0,56± 0,01	74,97	74,99	75,23
C _v , %	34,3	11,0	8,5	9,3	30,6	29,0	36,0	35,7	32,1	39,9	58,7	51,0	52,9	5,3			
Min.	2	3	6,1	3,6	9	54	108	7	37	74	1	10	28	0,48			
Max.	5	5	8,9	6,2	45	199	690	39	171	570	25	79	216	0,62			
Ялангас	4,33± 0,13	4,53± 0,14	7,73± 0,06	5,16± 0,04	34,12± 0,67	154,66± 7,56	671,66± 39,76	29,06± 0,63	131,73± 6,46	560,06± 35,36	7,09± 0,50	25,48± 3,99	103,14± 16,44	0,64± 0,01	85,16	85,17	83,38
C _v , %	16,4	17,1	9,3	9,4	23,2	26,8	32,4	25,5	26,9	34,6	70,6	81,5	82,9	7,7			
Min.	3	2	6,2	3,6	15	69	276	11	65	195	99	4	12	0,54			
Max.	5	5	9,7	6,5	68	216	1080	51	204	1020	23	75	375	0,74			
Казабиль	4,52± 0,15	4,68± 0,18	7,74± 0,06	4,98± 0,04	27,31± 0,78	127,8± 8,58	578,6± 38,23	20,94± 0,66	98,00± 6,69	427,84± 31,16	6,86± 0,40	31,04± 3,23	133,96± 15,12	0,63± 0,00	76,67	76,68	73,94
C _v , %	17,0	19,2	8,9	9,4	31,1	33,6	33,0	34,5	34,2	36,4	61,8	51,0	56,4	3,4			
Min.	3	3	5,6	4	8	76	303	7	50	165	3	11	12	0,58			
Max.	6	7	9	6,3	66	272	1080	44	193	722	25	80	320	0,59			
Золотые шишки	4,05± 0,13	5,05± 0,23	7,66± 0,07	5,62± 0,05	28,28± 0,98	140,00± 11,63	566,05± 45,69	16,43± 0,75	81,35± 8,81	323,1± 34,04	12,17± 0,93	60,25± 8,90	216,5± 31,69	0,60± 0,01	58,09	58,1	57,07
C _v , %	14,9	20,8	9,7	9,9	34,7	37,2	36,1	45,41	48,5	47,1	76,4	66,1	65,5	5,6			
Min.	3	3	6,1	4,1	5	20	100	2	15	75	4	5	25	0,51			
Max.	5	7	9,2	7,1	51	210	840	38	163	652	41	155	620	0,65			

Таблица 13 – Средние значения семенной продуктивности *Anemonastrum biarmiense* в природных ценопопуляциях горно-лесного пояса (n=30)

Москаль	1,92± 0,13	4,42± 0,13	8,62± 0,06	5,75± 0,04	21,74± 0,62	101,19± 7,28	188,77± 23,36	15,86± 0,49	73,81± 5,76	144,07± 19,89	5,96± 0,37	27,77± 2,94	49,88± 6,49	1,03± 0,01	72,95	72,94	76,32
C _v , %	35,8	21,8	7,8	8,8	31,4	36,7	63,1	34,1	39,8	70,4	69,2	53,9	66,3	3,0			
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15			
Min.	1	3	7,3	4,5	10	43	43	6	33	33	0	7	7	0,97			
Max.	4	7	10,3	7	42	189	594	35	154	461	21	62	133	1,08			
Зюраткул	2,03± 0,12	4,03± 0,17	7,52± 0,05	4,81± 0,04	22,12± 0,73	101,96± 7,87	187,14± 18,43	17,44± 0,62	80,36± 6,30	146,71± 15,06	5,04± 0,34	22,32± 3,12	39,36± 6,33	0,82± 0,00	78,84	78,81	78,39
C _v , %	31,3	32,4	7,9	10,3	37,8	40,8	52,1	40,9	41,5	54,3	77,3	73,9	85,2	2,7			
Min.	1	1	5,5	3,5	10	42	47	6	36	45	0	2	2	0,78			
Max.	3	7	9,5	6	47	204	422	39	164	385	17	67	164	0,87			
Уван	1,59± 0,21	3,78± 0,21	7,30± 0,09	4,77± 0,05	16,64± 0,79	68,53± 0,89	100,88± 15,07	10,20± 0,57	42,00± 3,91	63,17± 10,93	6,52± 0,60	24,53± 3,36	35,76± 5,69	0,52± 0,01	61,29	61,28	62,61
C _v , %	54,8	28,7	10,2	8,2	39,6	41,5	61,6	47,1	38,3	71,4	76,6	56,5	65,6	5,3			
Min.	1	2	6,1	4	7	31	36	1	20	20	0	10	11	0,43			
Max.	4	6	9,2	6,1	36	132	252	24	74	195	20	49	84	0,65			
Крака	1,96± 0,11	3,95± 0,12	8,12± 0,05	5,57± 0,04	17,95± 0,52	75,40± 4,35	139,13± 12,32	13,82± 0,47	58,03± 3,98	108,50± 11,08	4,12± 0,30	17,89± 1,97	30,80± 3,67	1,00± 0,01	76,99	76,96	77,98
C _v , %	31,3	24,2	7,1	8,4	32,9	31,6	48,5	38,5	37,6	55,9	81,8	59,4	65,2	3,09			
Min.	1	2	6,8	4,5	8	38	38	5	29	34	0	2	0	0,93			
Max.	4	6	10	6,9	34	127	376	31	112	324	15	39	76	1,00			
Б. Нургуш	1,97± 0,15	4,00± 0,11	6,29± 0,04	4,12± 0,05	22,15± 0,80	93,03± 5,83	180,58± 17,88	12,64± 0,66	52,4± 2,11	102,89± 9,02	10,37± 0,71	43,56± 4,98	83,58± 10,98	0,75± 0,00	57,06	56,32	56,97
C _v , %	41,1	21,8	7,3	12,6	40,7	34,4	53,3	57,7	22,1	47,2	77,3	62,6	70,7	2,6			
Min.	1	2	4,9	2,5	6	48	55	5	35	35	0	8	15	0,71			
Max.	4	6	7,5	5,4	56	186	472	48	82	234	37	125	238	0,77			

В поясе криволесий ПСП колеблется от 63 (Уван) до 508 шт. (Нараташ) семян, соответственно, РСП для указанных ценопопуляций составляет 63 и 303 шт. семян. В горно-тундровом поясе ПСП для ЦП Б. Нургуш составляет – 180 шт., а РСП – 102 шт. семян. Показатель коэффициента семенной продуктивности на растение в ЦП Б. Нургуш имеет наименьшее значение – 57.96%, в ЦП Ялангас – наибольшее (83.38%). Отмечено возрастание данного коэффициента с уменьшением высоты над ур.м. Стабильно высокий коэффициент продуктивности отмечен преимущественно в луговых ценопопуляциях, тогда как в лесных отмечено его колебание от 57–58% (Золотые шишки, Белятур) до 76–77% (Москаль, Крака). Число семязачатков в завязи и семян в соплодии максимально в луговых ценопопуляциях (Василевские поляны, Юша, Ялангас) и составляет до 35 и 29 шт. соответственно. Их число минимально в лесной ценопопуляции (Крака) до 22 и 14 шт., а также снижено в ценопопуляциях выше горно-лесного пояса – до 23 и 10 шт. соответственно. Число невыполненных семян на растение варьирует от 30 (Крака) до 216 (Белятур, Золотые шишки). В ЦП Белятур из-за межвидовой конкуренции с лесными травами растения образуют крупные вытянутые розеточные листья и цветоносные побеги с рыхлыми соплодиями, из которых образуется больше невыполненных семян (до 67 шт. на побег). Ценопопуляция Золотые шишки приуроченна к опушке соснового леса, под пологом которого имеется значительный кустарничково-моховой ярус, здесь оказывает влияние избыток влаги в почве, и побеги растений имеют небольшие размеры с рыхлыми соплодиями, более светлую окраску и менее рассечённую форму листьев (до 60 шт. не выполненных семян на цветоносный побег).

Сравнение отдельных ценопопуляций по вариабельности репродуктивных признаков показывает, что в большинстве случаев коэффициент вариации имеет высокое варьирование (до 40%) (Мамаев, 1975). Преимущественно низкий коэффициент вариации имеют параметры длина и ширина семени ($C_v=7,1-11,2\%$ и $C_v=8,4-13,3\%$). Амплитуда изменчивости колеблется в пределах от низкой до высокой для числа соплодий на цветоносный побег ($C_v=11,0-32,4\%$). От средней

до очень высокой вариабельность колеблется для числа цветоносных побегов на растение ($C_v=14,9-54,8\%$). От повышенной до очень высокой – для числа семязачатков на завязь ($C_v=23,2-41,5\%$), числа семязачатков на цветоносный побег ($C_v=26,8-41,5\%$), числа выполненных семян на соплодие ($C_v=25,5-57,7\%$), числа выполненных семян на цветоносный побег ($C_v=22,0-8,5\%$). От высокой до очень высокой – для числа семязачатков на особь ($C_v=32,4-63,1\%$), числа выполненных семян на особь ($C_v=34,6-71,4\%$), числа невыполненных семян на соплодие ($C_v=58,7-81,9\%$), на генеративный побег ($C_v=51,0-81,5\%$), на особь ($C_v=52,9-85,2\%$). От очень низкой до высокой амплитуда изменчивости колеблется для веса семян ($C_v=2,9-38,7\%$). Очень высокий коэффициент вариации для параметров число не выполненных семян на соплодие, цветоносный побег, особь связан с абсолютно разным количеством незрелых семян, которое приходится на одно соплодие или на особь. Этим объясняется также большой коэффициент вариации для потенциальной (ПСП) и реальной (РСП) семенной продуктивности для указанных параметров в ценопопуляциях разных поясов.

Авторы, проводившие исследования в ценопопуляциях ветреника пермского на Северном Урале (Вернигор, 1981; Бобрецова, 2002; Плотникова, 2009), указывали на то, что в верхних поясах гор повышается число цветоносных побегов и за счет их числа возрастает семенная продуктивность вида, тогда как на один цветоносный побег и плод в целом приходится меньше семян, чем в горно-лесном поясе. В наших исследованиях независимо от принадлежности в лесному поясу или поясу криволесий, наблюдается повышенное число цветоносных побегов на растение в луговых местообитаниях. В тундрах разного состава в шести обследованных ценопопуляциях их число снижено. Основываясь на местоположении четырех ценопопуляций на строго охраняемой территории ЮУГПЗ, где исключено антропогенное вмешательство, следует заключить, что в горно-тундровом поясе семенная продуктивность снижена как за счет меньшего числа цветоносных побегов, так и за счет более низкой продуктивности семян в этом поясе. Ранее также было отмечено, что в целом продуктивность семян на

Северном Урале снижена, по сравнению с областью Среднего Урала (Плотникова, 2009). К примеру, одна особь на Северном Урале в среднем продуцирует от 33,5 до 278,5 шт. семян, а на Среднем Урале – в среднем от 176 до 560 шт. семян (Томилова, 1976). По нашим результатам на Южном Урале одна особь продуцирует в среднем от 63 до 560 шт. семян в разных поясах растительности, что согласуется с показателями семенной продуктивности на Среднем Урале.

6.2 Динамика семенной продуктивности

В таблице 14 приведен анализ метрических и количественных показателей семян ветреника пермского в исследуемых природных местообитаниях в разные годы исследований. Согласно табличным данным, в 2015 г. число цветonoсных побегов имеет минимальное значение в ЦП Нараташ (2,43 шт.) и увеличивается от ЦП Белятур (3,31 шт.) к ЦП Юша (3,97 шт.). Это объяснимо с позиции их расположения относительно высоты над у.м. и сопутствующих им климатических условий. Среднее значение числа соплодий на цветonoсный побег варьирует от 4,86 шт. в ЦП Дунан-сунган до 5,40 шт. в ЦП Нараташ. Длина и ширина семян имеют наибольшие значения в ЦП Василевские поляны и Нараташ (7,83–7,82 мм и 5,17–5,38 мм). Число семязачатков, начиная от соплодия до особи, наибольшее для открытых луговых сообществ. Максимальные значения по числу семязачатков на особь зафиксировано в ЦП Юша (700 шт.) и наименьшее в ЦП Нараташ (508). В целом для этого года характерны высокие показатели семенной продуктивности во всех ценопопуляциях, не смотря на то, что в первой декаде июля температура воздуха опускалась до критических отметок.

В 2016 г. незначительно возрастает среднее число цветonoсных побегов на одно растение (3,80–4,27 шт.) во всех ценопопуляциях, кроме ЦП Василевские поляны. Число соплодий заметно не изменяется. Средние значения параметров длины и ширины семени возрастают в ЦП Дунан-сунган (7,66–5,53 мм), Юша (7,80–5,43 мм) и Василевские поляны (8,02–5,51 мм).

Таблица 14 – Основные параметры семенной продуктивности *Anemonastrum biarmense* в природных ценопопуляциях 2015–2018 гг. (n=30)

ЦП	Годы	Число ц.п. на особь, шт.(M±m)	Число соплодий на ц.п., (M±m)	Длина семени, (M±m)	Ширина семени, (M±m)	Число семязачатков, шт. (ПСП)* (M±m)			Число выполненных семян, шт.(ПСП)*(M±m)			Число не выполненных семян, шт.(M±m)			Коэффициент семенной продуктивности, %		
						на завязь	на ц.п.	на особь	на соплодие	на ц.п.	на особь	на соплодие	на ц.п.	на особь	на соплодие	на ц.п.	на особь
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Дунан-сунган	2015	3,80± 0,26	4,86± 0,07	7,25± 0,03	4,97± 0,02	29,33± 0,50	140,94± 5,40	548,13± 45,86	23,43± 0,42	114,46± 4,23	431,00± 38,99	10,64± 0,43	42,53± 4,06	122,32± 21,85	79,88	81,21	78,63
	C _v , %	38,7	17,3	10,5	12,1	37,5	38,0	41,0	42,8	39,5	47,9	65,7	73,4	83,7			
	2016	4,27± 0,17	4,90± 0,15	7,66± 0,06	5,53± 0,04	29,37± 0,75	143,90± 7,61	627,40± 45,90	20,77± 0,67	101,77± 6,40	448,27± 33,30	8,71± 0,46	41,80± 4,07	192,8± 24,60	70,71	70,72	71,44
	C _v , %	21,3	17,2	9,0	9,3	31,1	29,0	40,1	39,2	34,5	40,7	63,7	53,3	69,9			
	2017	4,53± 0,14	4,00± 0,16	7,36± 0,07	4,52± 0,04	26,36± 0,69	105,43± 5,24	369,23± 25,62	19,96± 0,57	79,83± 3,59	282,5± 20,12	6,36± 0,36	25,43± 2,60	86,56± 9,33	75,72	75,71	76,51
	C _v , %	21,9	21,8	10,7	10,4	28,8	27,26	38,0	31,5	24,7	39,0	63,1	56,05	59,0			
	2018	3,16± 0,31	4,52± 0,13	8,37± 0,08	5,62± 0,06	29,25± 1,18	132,20± 9,54	438,20± 53,13	21,77± 0,82	98,40± 5,91	325,4± 40,32	7,48± 0,85	33,80± 6,50	112,56± 22,23	74,42	74,43	74,24
	C _v , %	50,6	14,4	10,5	11,8	43,1	36,1	60,6	40,2	30,1	62,0	117,7	96,2	98,8			
Юша	2015	3,97± 0,23	5,19± 0,08	7,57± 0,03	4,86± 0,02	34,25± 0,52	176,68± 5,47	700,04± 64,92	24,56± 0,46	126,63± 4,97	498,06± 43,18	10,24± 0,29	50,45± 2,62	196,62± 23,39	71,71	71,67	70,61
	C _v , %	33,3	17,1	10,3	13,3	38,1	33,7	45,4	47,0	42,6	47,5	68,2	56,2	64,8			
	2016	4,00± 0,16	4,60± 0,16	7,80± 0,05	5,43± 0,04	37,53± 0,68	172,64± 8,23	673,36± 46,08	31,71± 0,61	145,88± 7,17	564,16± 34,72	8,57± 0,79	32,5± 4,98	112,04± 23,10	84,49	84,49	83,78
	C _v , %	20,4	17,7	6,5	8,3	19,6	23,8	34,2	20,7	24,6	30,8	81,2	68,6	101,0			
	2017	3,16± 0,24	4,02± 0,15	7,27± 8,41	4,50± 0,05	36,82± 1,34	167,92± 12,18	508,36± 57,11	27,18± 1,20	120,68± 10,77	355,00± 32,81	10,60± 0,57	47,48± 4,16	132,83± 20,82	73,81	71,86	69,83
	C _v , %	41,5	37,1	8,4	10,9	38,9	36,3	56,2	46,7	44,6	46,2	57,6	43,9	76,8			
	2018	4,00± 0,26	5,00± 0,17	7,89± 0,05	5,09± 0,04	40,76± 1,24	203,79± 13,02	814,45± 74,25	31,65± 1,04	158,24± 10,31	644,69± 62,71	9,14± 0,57	45,38± 5,39	167,45± 20,63	77,65	77,64	79,15
	C _v , %	35,9	18,5	8,4	10,8	36,7	34,4	49,1	39,7	35,1	52,4	75,7	64,0	66,4			
Белятур	2015	3,31± 0,17	5,16± 0,10	7,62± 0,03	5,16± 0,02	30,84± 0,57	159,04± 6,27	526,48± 39,05	18,44± 0,43	95,08± 4,67	309,36± 27,82	13,95± 0,41	66,68± 3,98	210,65± 21,95	59,79	59,78	58,76
	C _v , %	29,2	20,0	9,7	10,7	41,5	38,6	39,9	52,7	48,1	47,6	62,1	56,9	56,1			

Продолжение таблицы 14 – Основные параметры семенной продуктивности *Anemonastrum biarmiense* в природных ценопопуляциях 2015–2018 гг. (n=30)

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
2016	3,80± 0,14	4,67± 0,27	7,31± 0,03	4,97± 0,04	34,79± 0,69	162,37± 9,93	610,00± 37,28	21,98± 0,64	102,57± 7,12	403,17± 28,77	12,87± 0,60	60,07± 5,04	228,5± 19,08	63,17	63,17	66,09	
	C _v , %	20,0	31,5	8,8	9,8	23,3	33,5	93,5	34,3	38,0	39,1	55,1	45,9				45,7
2017	3,14± 0,24	4,42± 0,07	7,52± 0,07	4,96± 0,05	21,69± 0,69	92,00± 05,53	277,83± 24,44	15,25± 0,63	62,96± 4,93	196,62± 17,69	6,42± 0,38	27,03± 2,64	78,48± 9,98	70,31	68,43	70,77	
	C _v , %	42,3	16,1	10,1	10,5	35,3	32,4	47,4	45,9	41,5	48,5	65,4	52,7				68,5
2018	3,26± 0,22	5,40± 0,17	7,82± 0,06	5,37± 0,04	30,3± 0,97	163,63± 10,7	508,73± 39,66	18,59± 0,74	100,37± 8,43	303,3± 27,50	11,93± 0,70	64,41± 6,77	205,30± 21,50	61,35	61,33	59,61	
	C _v , %	36,8	17,3	9,4	10,4	40,8	36,0	42,7	51,0	46,0	49,7	74,8	57,6				57,4
Василевск не поляны	2015 3,70± 0,26	4,89± 0,10	7,83± 0,04	5,17± 0,03	35,18± 0,59	173,03± 5,99	637,17± 56,00	23,89± 0,52	116,60± 5,13	431,85± 39,03	12,46± 0,37	57,77± 3,26	216,30± 26,02	67,9	67,38	64,91	
	C _v , %	36,5	21,9	11,2	13,3	35,7	33,2	43,1	48,6	44,0	47,0	61,0	52,8				57,7
2016	3,53± 0,26	5,03± 0,18	8,02± 0,07	5,51± 0,05	37,96± 1,13	192,33± 10,01	569,10± 52,33	27,91± 1,00	141,43± 9,93	396,7± 38,24	10,05± 0,67	50,9± 5,63	172,4± 25,14	73,52	73,53	69,7	
	C _v , %	39,8	20,5	10,5	12,3	36,6	28,5	50,4	44,4	38,5	52,8	82,7	60,6				79,9
2017	3,57± 0,20	3,97± 0,14	8,07± 0,08	4,69± 0,06	38,18± 0,86	161,63± 9,86	580,16± 48,95	25,14± 0,77	103,9± 8,07	375,43± 39,24	13,69± 0,66	59,76± 5,44	155,4± 19,85	65,84	68,52	64,71	
	C _v , %	30,9	37,5	11,7	14,7	25,5	33,4	46,2	34,5	42,6	57,3	55,9	49,8				69,9
2018	3,40± 0,23	5,03± 0,17	8,61± 0,06	5,39± 0,04	36,68± 1,13	184,63± 11,18	635,53± 56,03	27,25± 0,82	137,13± 8,19	479,93± 44,13	9,55± 0,65	47,43± 5,76	150,33± 16,81	74,29	74,27	75,51	
	C _v , %	36,7	18,4	8,4	9,9	38,0	33,2	48,3	37,2	32,7	50,4	83,4	66,6				61,3
Нараташ	2015 2,43± 0,23	5,40± 0,17	7,82± 0,06	5,38± 0,04	30,30± 0,97	163,63± 10,74	508,73± 39,67	18,58± 0,74	100,36± 8,43	303,30± 27,50	11,92± 0,70	64,4± 6,77	205,3± 21,5	61,32	61,33	59,62	
	C _v , %	52,5	17,3	9,3	10,4	40,8	35,9	42,7	51,0	46,0	49,7	74,8	57,6				57,4
2016	4,12± 0,15	5,29± 0,26	7,08± 0,08	4,85± 0,04	26,90± 0,74	141,25± 8,49	587,54± 42,53	21,82± 0,71	114,54± 7,5	491,17± 36,93	5,21± 0,28	27,30± 2,09	112,54± 10,68	81,11	81,09	83,59	
	C _v , %	17,9	23,3	13,5	10,6	31,2	29,4	35,5	36,5	32,1	36,8	60,3	36,8				46,5
2017	1,89± 0,18	5,08± 0,17	7,59± 0,07	4,21± 0,05	23,30± 0,72	117,37± 8,33	216,66± 24,94	14,66± 0,60	73,37± 6,33	151,5± 20,71	8,79± 0,61	43,33± 5,74	71,00± 7,78	62,91	62,51	69,92	
	C _v , %	49,4	24,5	9,3	12,4	36,1	36,9	59,8	47,9	44,8	69,7	81,3	68,8				57,8
2018	2,58± 0,28	5,27± 0,17	8,73± 0,06	5,32± 0,04	28,30± 0,89	149,31± 8,79	346,31± 36,68	20,75± 0,77	109,48± 8,14	251,58± 32,42	7,42± 0,53	39,17± 5,24	92,83± 16,48	73,32	73,32	72,64	
	C _v , %	58,0	17,5	9,3	9,1	39,2	31,7	57,0	46,3	40,1	69,4	89,6	72,1				95,6

Возрастают значения ПСП и РСП на растение в трех ценопопуляциях – Дунан-сунган (627–448 шт.), Белятур (610–403 шт.), Нараташ (587–491 шт.). Год в целом характеризуется благоприятными погодными условиями на протяжении всего вегетационного периода, наступление которого для в. пермского отмечено в начале мае. Во второй декаде мая растения цвели в полную силу и в период массового цветения не зафиксировано экстремальных температурных значений. В определенной мере год был засушливым. В ЦП Дунан-сунган и Белятур возрастает также число невыполненных семян на растение (192–228 шт.). Для этого года отмечен самый высокий коэффициент семенной продуктивности в ЦП Юша, Василевские поляны и Нараташ.

В 2017 г. средние значения числа цветоносных побегов на растение в большинстве ЦП заметно не меняются, тогда как для ЦП Дунан-сунган происходит их возрастание до 4,53 шт. Отмечается уменьшение числа соплодий на цветоносный побег во всех ценопопуляциях. Значения длины и ширины семени не отличаются от значений предыдущих лет в трех ЦП: Василевские поляны, Белятур и Нараташ, тогда как в ЦП Дунан-сунган и Юша они уменьшаются. Заметно снижаются показатели ПСП и РСП во всех ценопопуляциях. Для этого года характерно понижение температуры воздуха до отрицательных значений в фазу цветения в. пермского. Вследствие значительных перепадов низких отрицательных ночных и высоких положительных дневных температур в третьей декаде мая растения в. пермского подверглись обморожению. Для сравнения в результате стабильно низких положительных температур 2018 г. в дневные и ночные часы цветение многих раннецветущих растений было более поздним, в том числе и в. пермского, в связи с чем растения уцелели в период массового цветения (рисунок 22).

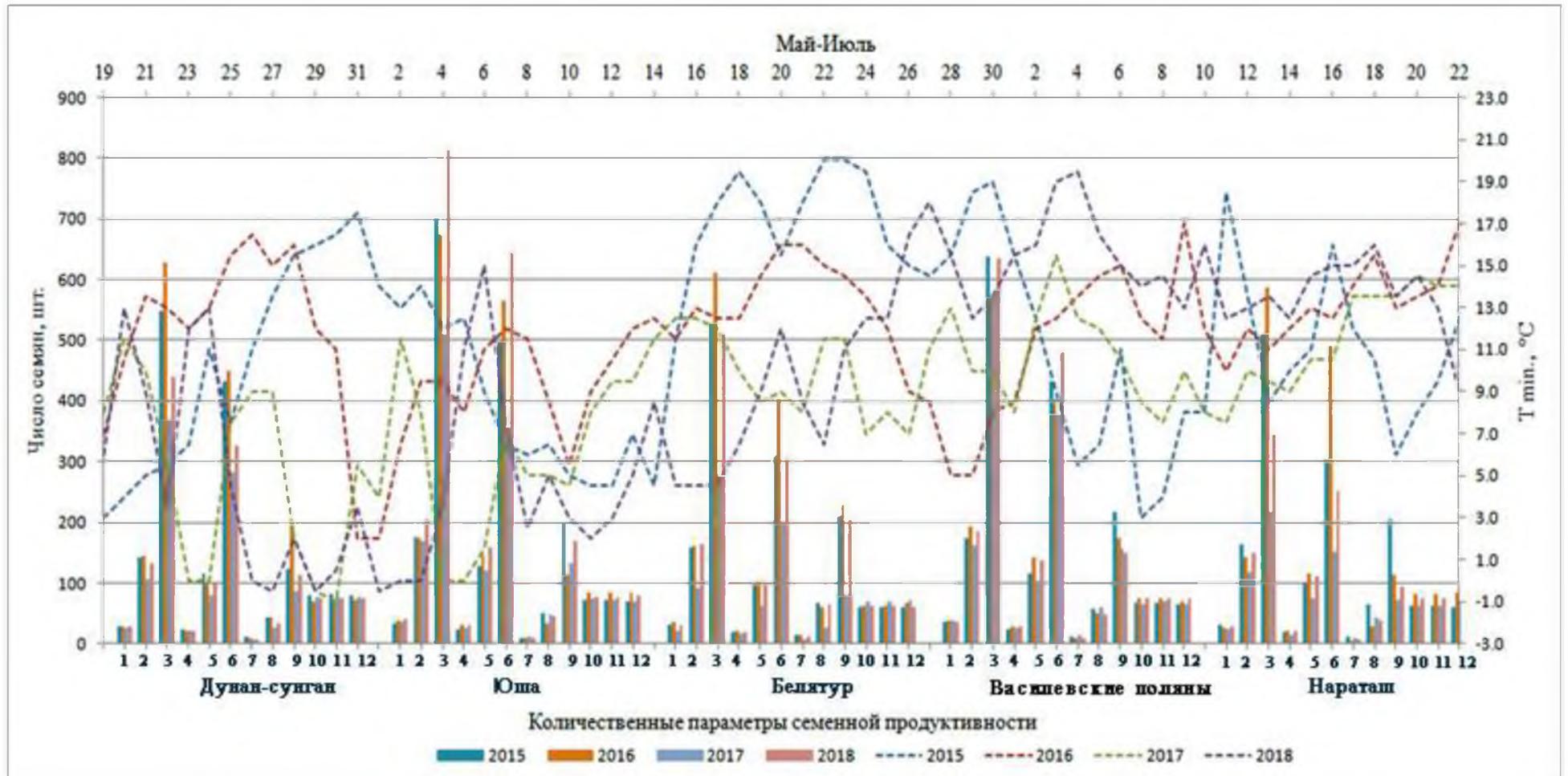
В 2018 г. не наблюдается значительного изменения числа цветоносных побегов в ценопопуляциях, однако заметно возрастает число соплодий на цветоносный побег во всех ценопопуляциях, а также отмечено увеличение длины и ширины семян. После резкого падения ПСП и РСП в ценопопуляциях в 2017 г., в 2018 г. эти показатели снова возрастают, и в ЦП Юша достигают максимальных значений (814 и 644 шт. семян на

растение), что связано с упомятой выше устойчивостью растений к воздействию критических температур.

Помимо табличных данных, для удобства восприятия числового материала в данной работе приведен график, в котором наглядно прослеживаются колебания стандартных показателей семенной продуктивности в каждой ценопопуляции в разные годы. Для ЦП Дунан-сунган по сравнению с предыдущими годами в 2016 г. наблюдаются максимальные показатели семенной продуктивности этого вида. Существует определенная зависимость плодоношения от температуры в период вегетации и начала цветения вида. Число семязачатков и выполненных семян на особь выше в 2015 г. и в 2016 г., когда наблюдаются более высокие значения температурного минимума в этом время. В указанные годы температура не опускалась ниже нуля градусов. Напротив, в 2017 г. это число снизилось, как и минимальные температуры, которые достигали отрицательных значений.

Иная ситуация наблюдается в ценопопуляции Юша. В 2018 г. показатели семенной продуктивности заметно возросли. Расположение данной популяции на северо-западном склоне замедляет вегетацию растений, в отличие от популяций, расположенных на южном склоне, поскольку происходит постепенное таяние снежного покрова. Цветение ветреника в этой популяции длилось по 30 июня. В связи с длительным похолоданием в первой декаде июня, рост цветоносных побегов значительно замедлился. С повышением температуры воздуха и обильным увлажнением почвы происходит стремительный рост цветоносов по наблюдениям, сделанным в момент проведения измерений.

Расположение ЦП Белятур на залесенном участке прогреваемого склона позволяет образовываться высокому числу семязачатков в теплые годы, однако число выполненных семян не достигает высоких значений. Это подтверждается невысоким коэффициентом продуктивности семян (от 58% до 70%). В данной популяции прослеживается динамика, аналогичная ЦП Дунан-сунган. Вероятно, существует связь с местообитанием этих ценопопуляций, поскольку обе занимают южные склоны и в составе растительности присутствуют степные виды растений.



Примечание. 1- число семяпочек на завязь, 2 - число семяпочек на цветоносный побег, 3 – число семяпочек на особь, 4- число выполненных семян на соплодие, 5 – число выполненных семян на цветоносный побег, 6- число выполненных семян на особь, 7 – число не выполненных семян на соплодие, 8 – число не выполненных семян на цветоносный побег, 9- число не выполненных семян на особь, 10- коэффициент семенной продуктивности на соплодие, 11- коэффициент семенной продуктивности на цветоносный побег, 12 – коэффициент семенной продуктивности на особь.

Рисунок 22 – Четырехлетняя динамика плодоношения *Anemonastrum biarmiense* в природных ценопопуляциях Южно-Уральского заповедника

На рисунке 23 отражены графики с показателями внутривидовой и межвидовой изменчивости (C_v , %) параметров семенной продуктивности в пяти природных ценопопуляциях *A. biarmense*. Полученные данные свидетельствуют о том, что изменчивость признаков во всех исследуемых ценопопуляциях примерно однотипна. Наибольшей изменчивостью в каждой ценопопуляции обладают следующие параметры: число не выполненных семян на соплодие ($C_v=55,1-117,7\%$), на цветоносный побег ($C_v=36,8-96,2\%$), на особь ($C_v=45,7-101,3\%$). Наименьшей изменчивостью – длина ($C_v=6,5-13,8\%$) и ширина семени ($C_v=8,3-14,7\%$). Следовательно, среди параметров семенной продуктивности длина и ширина семени с низкой вариабельностью являются диагностическими признаками вида, поскольку являются наиболее стабильными.

Во всех ценопопуляциях изменчивость параметров семенной продуктивности имеет колебание в узком диапазоне, за исключением некоторых параметров. Среди рассмотренных ценопопуляций стоит выделить ЦП Нараташ, в которой изменчивость половины признаков варьирует в широком диапазоне.

Варьирование для всех признаков по годам в каждой ценопопуляции прослеживается в значительной степени, но наиболее сильно оно проявляется для числа невыполненных семян. К примеру, наибольшая амплитуда изменчивости для числа невыполненных семян на соплодие в ЦП Дунан-сунган, Василевские поляны и Нараташ выявлена в 2018 г. ($C_v=83,4-117,7\%$). Для этого года максимальная амплитуда изменчивости выявлена также для числа семязачатков на особь ($C_v=60,6\%$), на соплодие ($C_v=43,1\%$), числа цветоносных побегов на растение ($C_v=50,6\%$) в ЦП Дунан-сунган, для числа семязачатков на солодие в ЦП Юша, Белятур и Василевские поляны ($C_v=38,1, 41,5$ и 38%), для числа цветоносных побегов на растение в ЦП Нараташ ($C_v=58\%$).

В 2017 г. с одной стороны выявлено максимальное варьирование для числа цветоносных побегов в ЦП Юша ($C_v=41,5\%$), Белятур ($C_v=42,3\%$), Василевские поляны ($C_v=39,8\%$), а с другой – для этого года отмечено самое низкое варьирование для большинства параметров в ЦП Нараташ.

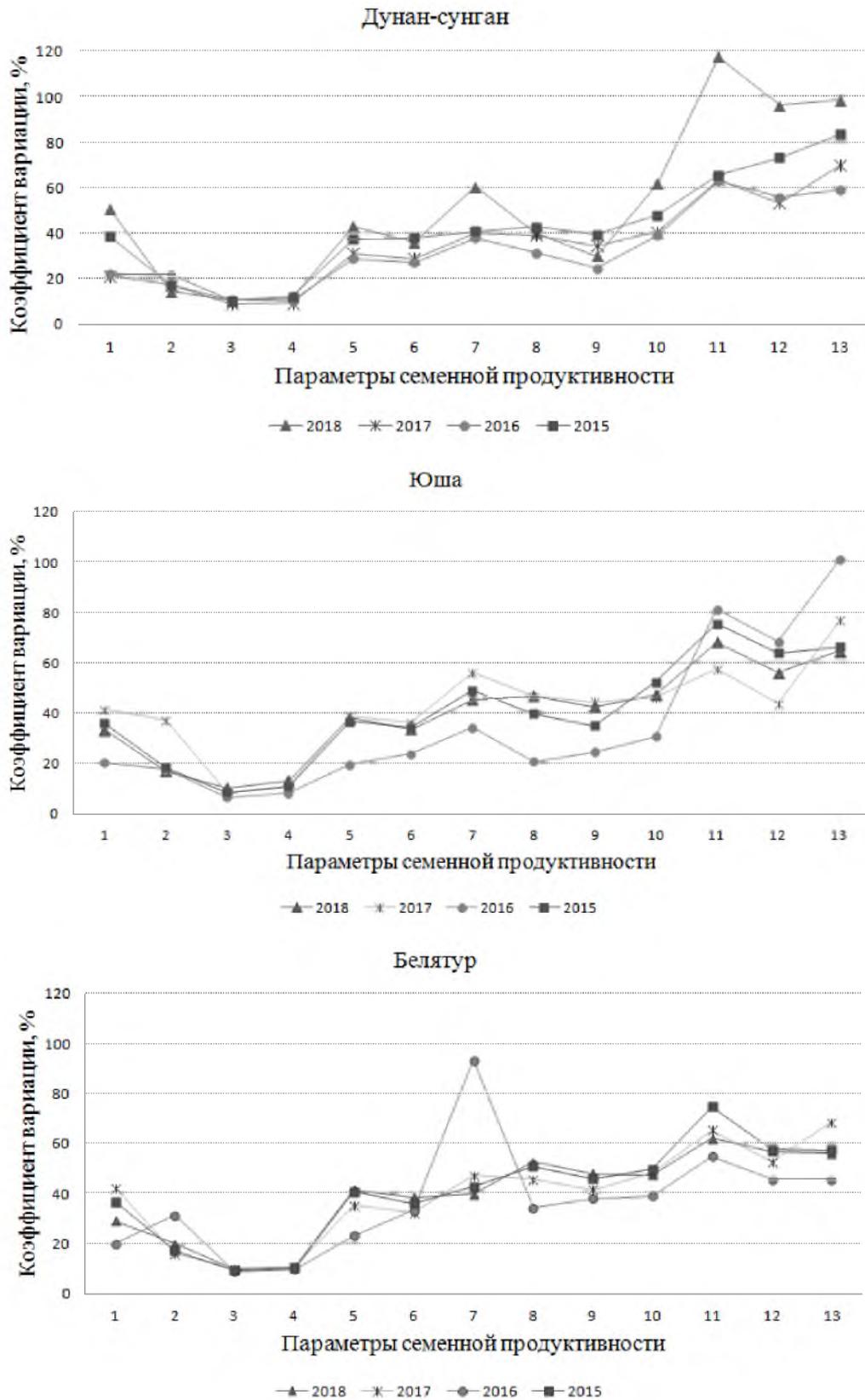
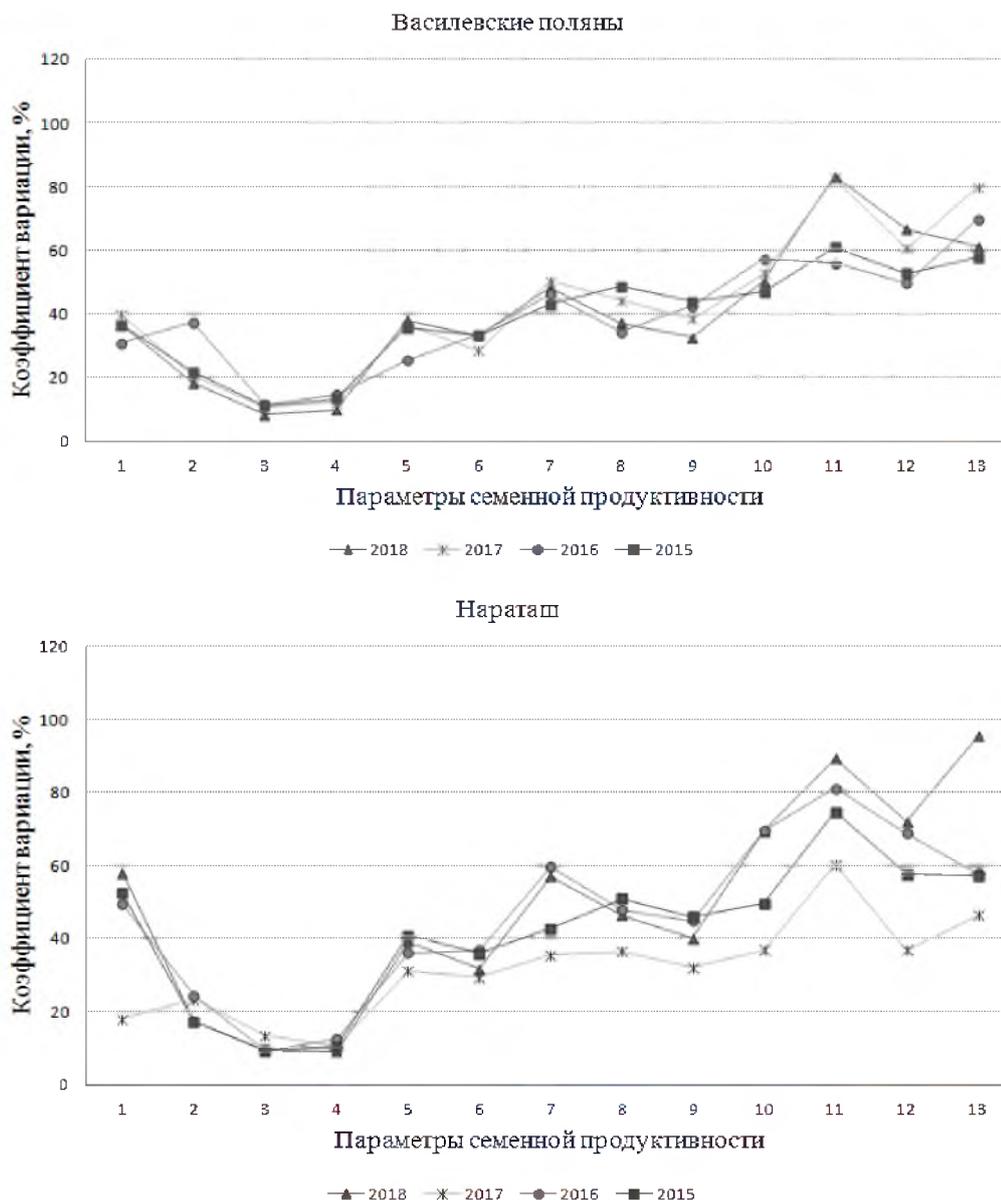


Рисунок 23 – Изменчивость параметров семенной продуктивности в природных ценопопуляциях *Anemonastrum biarmiese*



Примечание: 1- число цветonoсных побегов на особь, шт. 2 – число соплодий на цветonoсный побег, шт. 3 – длина семени, мм. 4 – ширина семени, мм. 5 – число семяпочек на завязь, шт. 6 – число семяпочек на генеративный побег, шт. 7 – число семяпочек на особь, шт. 8 – число выполненных семян на соплодие, шт. 9 – число выполненных семян на цветonoсный побег, шт. 10 – число выполненных семян на особь, шт. 11 – число не выполненных семян на соплодие, шт. 12 – число не выполненных семян на цветonoсный побег, шт. 13 – число не выполненных семян на особь, шт.

Продолжение рисунка 23 – Изменчивость параметров семенной продуктивности в природных ценопопуляциях *Anemonastrum biarmense*

В 2016 г. максимальное варьирование отмечено для числа соплодий на цветonoсный побег в ЦП Дунан-сунган ($C_v=21,7\%$), Белятур ($C_v=31,5\%$), Василевские поляны ($C_v=37,5\%$), Нараташ ($C_v=24,5\%$). Для этого года характерно

самое низкое варьирование большинства признаков в ЦП Дунан-сунган, Юша, Белятур. В ЦП Белятур резко возрастает амплитуда изменчивости для числа семязачатков на особь ($C_v=93,5\%$). В ЦП Юша в этом году возрастает амплитуда изменчивости для числа не выполненных семян.

Амплитуда изменчивости не имеет выраженного характера для параметров семенной продуктивности 2015 г., за исключением числа не выполненных семян на соплодие. Колебание признаков выявлено в среднем диапазоне, в независимости от влияния экстремальных температур в период созревания семян (первая декада июля).

6.3 Оценка влияния комплекса экологических факторов на семенную продуктивность *Anemonastrum biarmiense*

Погодные условия года вегетации и условия экотопа ценопопуляции являются основными факторами, оказывающими лимитирующее воздействие в условиях континентальности горного климата при отсутствии какой-либо антропогенной нагрузки и рекреационной деятельности извне. Для *Anemonastrum biarmiense* характерно семенное размножение и отсутствие вегетативного, в результате семенное размножение имеет жизненно важное значение, т.к. от продуктивности семян зависит существование этого вида в ценопопуляциях горного Урала.

Для оценки достоверности воздействия комплекса экологических факторов по отдельности и в их сочетании на показатели семенной продуктивности *A. biarmiense*, нами также использован метод дисперсионного анализа. Результаты проведенного двухфакторного дисперсионного анализа массива данных по *A. biarmiense* представлены в таблице 15.

Оценка влияния условий экотопа и погодных условий года вегетации и их совместного воздействия на показатели семенной продуктивности растений *A. biarmiense* показала, что данные факторы статистически значимы для большинства параметров ветреника пермского. Значения силы влияния фактора погодных условий варьируют от 12,84 до 73,93%, при этом максимальные

значения выявлены для параметров длина и ширина семени (66,24% и 73,93%), также высокие значения отмечены для параметра число выполненных семян на соплодие (32,84%). Воздействие фактора условий экотопа имеет повышенные значения для параметров длина семени (38,34%), число семяпочек на завязь (52,54%), число выполненных семян на соплодие (57,90%).

Полученные цифры подтверждают влияние погодных условий, в частности пониженной температуры и на семена в период образования их из семязачатков. Низкие положительные температуры лимитируют данную стадию, вследствие чего ежегодно семена варьируют по длине и ширине. В зависимости от расположения ценопопуляций относительно местообитаний и пояса растительности, метрические и количественные показатели семян также меняются. ПСП и РСП для завязи и соплодия зависят прежде всего от условий экотопа, как показывают данные из таблицы.

Совместное воздействие двух факторов статистически достоверно в большой степени для нескольких параметров – это длина (18,14%) и ширина (23,93%) семени, число не выполненных семян на соплодие (14,06%).

Характеризуя условия экотопа, следует заметить, что максимальные значения средних по многим из параметров выделены для луговой ЦП Юша горно-лесного пояса. Ценопопуляций с явными минимальными значениями средних как таковых не выявлено, но по некоторым из параметров их имеют ЦП Нараташ и Василевские поляны. ЦП Нараташ характеризуется низким числом цветоносных побегов на растение, однако в этой ценопопуляции выявлено максимальное число соплодий на побег по сравнению с другими.

Характеризуя погодные условия года вегетации, большинство максимальных значений выявлено в 2016 г., когда климатические условия были наиболее благоприятными в течении вегетационного сезона. Напротив минимальные значения показателей семенной продуктивности отмечены в 2017 г., характеризующимся наименее благоприятными погодными условиями на протяжении всего сезона вегетации.

Таблица 15 – Оценка влияния комплекса экологических факторов на показатели семенной продуктивности *Anemonastrum biarmiense*

	Сила влияния факторов, %			Генеральные средние по градациям факторов								
	A	B	AB	A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	B5
Число цветоносных побегов на особь, шт.	14,07 ^{***}	12,57 ^{**}	4,65	3,42	3,94	3,06	3,26	3,67	3,76	3,37	3,53	2,77
Число соплодий на цв. побег, шт.	16,90 ^{***}	9,51 ^{**}	4,35	5,09	4,9	4,28	5,03	4,61	4,72	4,81	4,67	5,33
Длина семени, мм	66,24^{***}	38,34 ^{***}	18,14^{***}	7,57	7,56	7,53	8,32	7,71	7,59	7,50	8,12	7,81
Ширина семени, мм	73,93^{***}	24,14 ^{***}	23,93^{***}	5,11	5,28	4,59	5,35	5,18	4,93	5,10	5,23	4,98
Число семяпочек на завязь, шт.	19,22 ^{***}	52,54^{***}	10,06	32,50	33,34	28,93	32,75	28,88	37,50	29,26	36,81	26,95
Число семяпочек на цв. побег	15,74 ^{***}	16,97 ^{***}	3,31	163,28	161,86	127,73	166,5	134,12	178,66	140,86	177,11	143,47
Число семяпочек на особь, шт.	22,07 ^{***}	19,00 ^{***}	4,47	590,11	620,06	386,88	538,45	490,37	678,01	482,31	603,16	415,53
Число выполненных семян на соплодие, шт.	32,84 ^{***}	57,90^{***}	8,91	20,74	24,88	19,90	23,80	21,34	28,11	17,73	25,83	18,64
Число выполненных семян на цв. побег, шт.	17,32 ^{***}	22,10 ^{***}	2,71	108,24	120,44	86,42	119,50	98,67	137,28	86,46	122,51	98,33
Число выполненных семян на особь, шт.	27,68 ^{***}	21,99 ^{***}	5,85	394,28	457,69	246,72	402,15	364,22	498,24	295,67	420,42	297,50
Число не выполненных семян на соплодие, шт.	27,11 ^{***}	22,37 ^{***}	14,06 ^{***}	12,34	8,95	9,52	9,19	8,63	9,48	11,49	11,81	8,62
Число не выполненных семян на цв. побег, шт.	12,84 ^{***}	9,46 [*]	5,79	58,08	41,44	39,93	45,60	38,14	41,50	53,76	55,02	42,90
Число не выполненных семян на особь, шт.	15,08 ^{***}	9,07 [*]	5,92	182,44	160,86	102,52	143,31	121,02	145,48	179,42	171,08	119,42

Примечание - Градации фактора А – погодных условий года вегетации (А1 – 2015 г., А2 – 2016 г., А3 – 2017 г., А4 – 2018 г.) и фактора В – условия экотопа ценопопуляции (В1 – Дунан-сунган, В2 – Юша, В3 – Белятур, В4 – Василевские поляны, В5 – Нараташ).* – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0,05$, ** – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0,01$, *** - влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0,001$.

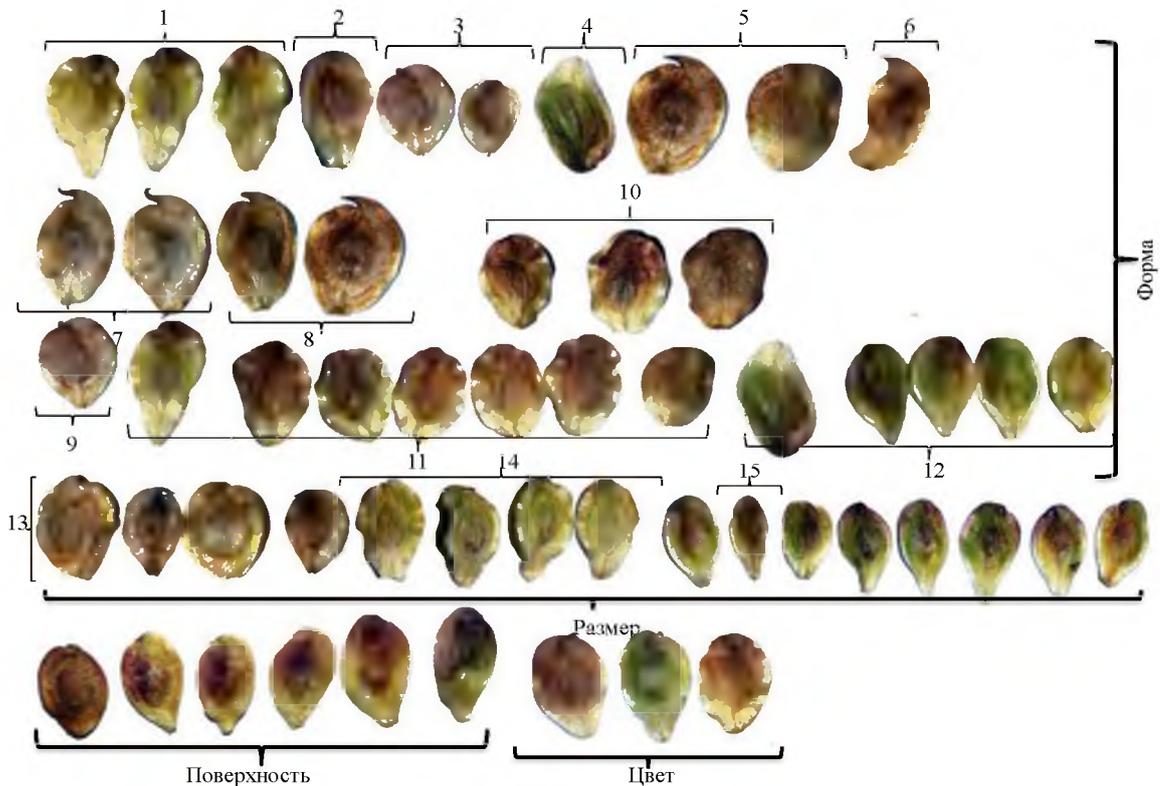
Ветреник пермский является холодостойким растением, произрастающим на влажных почвах в среднегорном поясе, для которого решающее значение имеют своевременная закладка цветочных почек, цветение и завязывание плодов, поскольку перечисленные условия напрямую влияют на выживание особи в условиях горного климата. Прямое воздействие на плодоношение оказывают температура и количество осадков.

6. 4 Морфологическая разнокачественность семян

Как и многим видам цветковых растений, ветренику пермскому на стадии плодоношения свойственна морфологическая изменчивость семян. Существует мнение, что явление разнокачественности семян является стратегией, направленной на поддержание возрастной и жизненной полнотности ценопопуляций. Морфологически дифференцированные семена имеют отличия в темпах реализации онтогенеза выросших из них особей (Ткаченко, 2009).

Ежегодно в каждой популяции ветреника встречались семена, отличающиеся по качественным признакам, таким как форма, размер, цвет, поверхность (рисунок 24). Семенам (орешкам) свойственна уплощенная форма со стороны брюшка и спинки с характерными для этого вида крыловидными выступами перикарпа, верхняя часть которого снабжена саблевидным стилодием, а основание сужено в ножку. По форме семена ветреника можно разделить на шаровидные, эллиптические с выраженным суженным основанием, эллипсоидальные, шаровидные с суженным основанием, ромбовидные, серповидные. Также различается форма стилодия семян – отстоящий наружу, дуговидный, кручковатый и завернутый внутрь. По форме края (крыловидных выступов перикарпа) семена бывают с волнистым и прямым краем. Размер семян

варьирует от крупных до мелких с выраженным ядрышком. Поверхность семян может быть шероховатой от многочисленных бугорков и матовой рельефной. По цвету зрелые семена бывают зеленые, фиолетовые и золотистые.



Примечание – Форма: 1 –эллиптические с суженным основанием, 2–эллипсоидальные, 3–шаровидные с суженным основанием, 4–ромбовидные, 5–шаровидные, 6–серповидные, 7–эллипсоидальные с отстоящим наружу стилодием, 8–эллипсоидальный и шаровидный с дуговидным стилодием, 9–шаровидный с отстоящим наружу крючковатым стилодием, 10–эллипсоидальные с завернутым внутрь стилодием, 11–эллипсоидальные и шаровидные с волнистым выступом перикарпа, 12–ромбовидный и эллипсоидальные с ровным выступом перикарпа. Размер: 13–крупные, 14–средние, 15–мелкие. Поверхность: шероховатая с фиолетовым оттенком и матовая. Цвет: фиолетовый, зеленый, золотистый.

Рисунок 24 – Морфологическая изменчивость семян *Anemonastrum biarmiense* в природных ценопопуляциях

В природных ценопопуляциях на одном растении чаще всего можно встретить семена с эллипсоидальной формой, основание которых сужено в ножку и реже с шаровидной формой. Волнистый край у семян также встречается часто, наряду с прямым. Ромбовидная форма, вероятно, является некой деформацией и почти не встречается. Еще реже можно увидеть семена с серповидной формой,

обычно с фиолетовым основанием. Они также обладают всеми качествами, подобными полноценным выполненным семенам. Отличаются лишь вытянутой от основания к верхушке формой, напоминающая серп. Иногда в природных популяциях на одном растении можно увидеть семена со сросшимися краями, по-видимому, этот признак также является деформацией.

По признаку размерности семян чаще встречаются средние, затем крупные, и реже всего мелкие. Поверхность семян, в основном, бывает рельефная матовая, по цвету – зеленая и золотистая.

Таким образом по результатам оценки семенной продуктивности среди 14 природных ценопопуляций лидирующую позицию по большинству количественных параметров занимают луговые ценопопуляции, расположенные в горно-лесном и подгольцовом поясах. По метрическим показателям семян обособились лесные ценопопуляции Крака и Москаль с самыми крупными семенами, при этом большие размеры семян характерны также для высокотравных луговых местообитаний и редколесий. Потенциальная и реальная семенная продуктивность возрастает от горно-тундрового к горно-лесному поясу, таким же образом с уменьшением высоты повышается коэффициент семенной продуктивности.

Анализ динамики семенной продуктивности среди пяти изученных ценопопуляций показал, что завязывание и созревание семян растений во многом зависит от условий температурного фактора. В условиях горного пояса Южного Урала для изучаемого вида цветение по литературным данным начинается в июне и может продолжаться в июле. В зависимости от наступления вегетационного сезона, цветение может наблюдаться в мае, если к этому времени ему сопутствует благоприятный температурный фон. Плодообразование в конкретной популяции зависит от того, какая была весна на момент вегетации, поскольку если растения подверглись незначительному обмерзанию во время ночных заморозков в горах, то они уже не смогут полноценно цвести и плодоносить, в связи с чем показатели семенной продуктивности заметно снижаются.

На основании проведенных исследований, выявлено, что существует зависимость между числом семязачатков на завязь, цветоносный побег, особь и числом семян на соплодие побег и особь. Чем выше или ниже ПСП, тем соответственно больше или меньше РСП. Наибольшее число семязачатков и семян на соплодие, цветоносный побег и особь выявлены в луговых ценопопуляциях Юша, Василевские поляны и Дунан-сунган, затем их число сокращается в ЦП Белятур и Нараташ. Характеризуя погодные условия года вегетации, большинство максимальных значений выявлено в 2016 г., когда климатические условия были наиболее благоприятными в течение вегетационного сезона. Напротив минимальные значения показателей семенной продуктивности отмечены в 2017 г., характеризующимся наименее благоприятными погодными условиями на протяжении всего сезона вегетации.

Самая низкая изменчивость признаков семенной продуктивности выявлена для длины и ширины семени, самая высокая – для числа не выполненных семян на соплодие, цветоносный побег и растение. Амплитуда изменчивости по всем изучаемым параметрам варьирует в широком диапазоне среди наблюдаемых ценопопуляций в поясе еловых криволесий на хр. Нараташ, тогда как в наиболее узком диапазоне выявлено варьирование признаков в ЦП Василевские поляны. Колебание большинства параметров у растений в широком или узком диапазоне свидетельствует об успешности репродуктивного усилия вида в условиях обитания. В данном случае в подгольцовом поясе в связи с более контрастными условиями произрастания для вида отмечается низкая специализация растений в репродуктивной сфере среди пяти изученных ценопопуляций, а в луговой ЦП Василевские поляны, наоборот – высокая специализация репродуктивной сферы в менее контрастных условиях обитания для вида. Наибольшие значения варьирования признаков отмечены для 2017 и 2018 гг., а наименьшие значения – для 2016 г. Следовательно, изменчивость параметров во многом зависит от влияния фактора погодных условий и с их улучшением варьирование значений параметров уменьшается.

Заключение

1. *Anemonastrum biarmiense* на Южном Урале имеет довольно широкую эколого-фитоценологическую амплитуду и произрастает на высотах от 450 до 1640 м. над ур. м в сообществах 7 классов, 8 порядков, 9 союзов, 19 ассоциаций, 12 субассоциаций и 12 сообществ. С высоким постоянством вид представлен в классах *Vaccinio-Piceetea*, *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*, *Mulgedio-Aconitetea*, *Loiseleurio-Vaccinietea* и *Caricetea curvulae*. Основные лимитирующие экологические факторы – морозность климата, континентальность и влажность.

2. В онтогенезе *A. biarmiense* выделено 4 возрастных периода и 9 возрастных состояний. Усредненный онтогенетический спектр левосторонний одновершинный, полночленный, с максимумом на виргинильных особях. Возрастная структура конкретных ценопопуляций *A. biarmiense* имеет два типа спектра: левосторонний и центрированный. Все ценопопуляции *A. biarmiense* – молодые, в них отмечено хорошее семенное возобновление.

3. С повышением высотного градиента в горах Южного Урала от высокоотравных лугов до тундроподобных сообществ проявляется адаптация растений *A. biarmiense* в виде миниатюризации и компактности жизненной формы. Влияние фактора условий экотопа на морфометрические параметры растений выражено сильнее, чем фактора погодных условий года вегетации.

4. Наибольшей изменчивостью обладают число цветоносных побегов и розеточных листьев, число невыполненных семян на соплодие, цветоносный побег и растение, наименьшей – диаметр цветка и длина листового сегмента, длина и ширина семени. На межпопуляционном уровне высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в подгольцовом и горно-тундровом поясах, низкая изменчивость отмечена в луговых ценопопуляциях.

5. Жизненное состояние ценопопуляций *A. biarmiense* зависит от экотопа и погодных условий года вегетации. В 12 процветающих ценопопуляциях, приуроченных к луговым местообитаниям и открытым тундрам, отмечено преобладание особей высшего класса, 17 ценопопуляций, произрастающие в

лесных экотопах, редколесьях и криволесьях, а также в местах со значительной антропогенной нагрузкой, отнесены к депрессивному типу.

6. Реальная семенная продуктивность и коэффициент семенной продуктивности возрастает от горно-тундрового к горно-лесному поясу и зависят от погодных условий года вегетации. Наибольшее число семязачатков и семян на соплодие, побег и особь выявлены в луговых ценопопуляциях. Максимальные значения большинства репродуктивных показателей выявлены в 2016 г., минимальные – в 2017 г.

7. Состояние ценопопуляций *A. biarmiense* на Южном Урале в настоящий момент времени не вызывает опасений и в дополнительных мерах охраны вид не нуждается.

Список литературы

1. Абрамова Л.М. Характеристика ценопопуляций *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. на юго-востоке Республики Башкортостан /Л.М. Абрамова, Р.М. Баширова, Ф.К. Муртазина, И.Ю. Усманов // Растительные ресурсы. 2001. № 37 (2). –С. 24–29.
2. Баландин С.В. Флора и растительность хребта Басеги (Средний Урал) /С.В. Баландин, И.В. Ладыгин. –Пермь, 2002. –191 с.
3. Баландин С.В. Состояние популяций узколокального уральского эндемика *Astragalus kungurensis* (Fabaceae) /С.В. Баландин, И.В. Ладыгин // Ботанический журнал. 2008. № 93 (11). –С. 1715–1724.
4. Баландин С.В. Лесная высокогорная растительность хребта Чувальский камень (Вишевский заповедник) /С.В. Баландин // Географический вестник. 2009. № 3 (11). –С. 24–27.
5. Баландин С.В. Тундровая растительность хребта Перевальный (Свердловская область) /С.В. Баландин // Географический вестник. 2010. № 2 (13).–С.15–19.
6. Бобрецова И.А. Популяционная биология ветреницы пермской в Печеро-Илычском заповеднике // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. VIII Молодежной науч. конф. Института биологии КомиНЦ УрО РАН /И.А. Бобрецова –Сыктывкар, 2002. –С. 123–124.
7. Бобров Ю.А. Биоморфы охраняемых растений Республики Коми /Ю.А. Бобров, И.А. Чудинова, В.В. Булышева, Л.М. Поздеева // Биологический журнал. 2019. № 1. –С. 4–8.
8. Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L./И.В. Вайнагий // Растительные ресурсы. 1973. –Т. 9. № 2 –С. 287–296.
9. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений/И.В. Вайнагий //Ботанический журнал. 1974 а. № 59(6). –С. 826–831.

10. Вайнагий И.В. 1974. Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат/И.В. Вайнагий // Ботанический журнал. 1974 б. № 59 (10). –С. 1439–1451.
11. Валуйских О.Е. Редкие растения окрестностей горы Хальмерсале (Северный Урал): эколого-фитоценотическая приуроченность, структура популяций, охрана /О.Е. Валуйских, Ю.А. Дубровский, Е.Е. Кулюгина, В.А. Канев // Вестник Томского государственного университета. 2017а. № 40. –С. 66–87. <https://doi.org/10.17223/19988591/40/4>
12. Валуйских О.Е. Экологическая приуроченность и состояние ценопопуляций редких видов растений в южной части национального парка «Югыд ва» (Северный Урал, Республика Коми) /О.Е. Валуйских, Е.Е. Кулюгина, В.А. Канев, Ю.А. Дубровский // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2017б. № 4 (202). –С.2–9.
13. Валуйских О.Е. Новые сведения о распространении редких видов сосудистых растений на хребте Поясовый камень (Северный Урал) /О.Е. Валуйских, В.А. Канев // Ботанический журнал. 2019. № 104 (9). –С. 1475–1482. <https://doi.org/10.1134/S000681361909014X>.
14. Вебер Х. Э. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е изд./Х. Э. Вебер, Я. Моравец, Ж.П. Терийя // Растительность России. 2005. № 7. –С. 3–38.
15. Вернигор Р.А. Изменчивость и структура популяций высокогорного уральского эндемика ветреницы пермской (*Anemone biarmiensis* Jus.): автореф. дис. ... канд. биол. наук / Рудольф Александрович Вернигор. –Свердловск, 1981. – 22 с.
16. Виначева Л.Л. Семенное размножение некоторых интродуцированных на Север травянистых многолетников: дис... канд. биол. наук / Любовь Леонидовна Виначева. –Кировск, 1983. –128 с.
17. Викторов В.П. Стратегии сохранения редких видов растений /В.П. Викторов // Вестник Тверского государственного университета. 2018. № 3. –С. 106–129.

18. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений 2-е изд., перераб. и доп. / И. В. Волков. –Томск: Изд-во ТГПУ, 2006. –416 с.
19. Волков. И.В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений / И.В. Волков. –Томск, 2007. –412 с.
20. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н.В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч.1. –Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. –С. 146–149.
21. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи / В.Н. Голубев// Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. –Воронеж, 1962. Вып. 7. –602 с.
22. Горичев Ю.П. Природные особенности Южно-Уральского государственного природного заповедника / Ю.П. Горичев // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника». – Уфа, 2008. –С. 13–56.
23. Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала / П.Л. Горчаковский // Тр. Института биологии. Вып. 48. –Свердловск, 1966. –271 с.
24. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала / П.Л. Горчаковский. –М.: Издательство «Наука», 1975. –283 с.
25. Горчаковский П.Л. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость уральских эндемичных астрагалов/ П.Л. Горчаковский, В.Н. Зуева // Экология. 1982. № 4. –С. 20–27.
26. Горчаковский П.Л. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья /П.Л. Горчаковский, Е.А. Шурова. –М., 1982. –208 с.
27. Горчаковский П.Л. Онтогенез, структура и динамика южно-уральского эндемика *Onosma guberlinensis* Dobrogl. et. Vinogr. /П.Л. Горчаковский, В.Н. Зуева // Экология. 1993. № 6. –С. 24–29.
28. Горчаковский П.Л. Уральские эндемичные виды рода *Minuartia* L.: онтогенез, структура, динамика популяций /П.Л. Горчаковский, А.В. Степанова // Экология. 1994. № 3. –С. 22–30.

29. Горчаковский П.Л. Сравнительная оценка состояния популяций уральского эндемика *Lagotis uralensis* Schischk. в градиенте высотной поясности/П.Л. Горчаковский, М.Г. Хохлова // Экология. 2001. № 5. –С. 323–330.
30. Дегтева С.В. Сообщества травянистых растений Печеро-Илычского заповедника / С.В. Дегтева // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2008. № 9(131). –С.18–20.
31. Дегтева С.В. Растительность горных ландшафтов Северного Урала в истоках реки Кожим-ю (Печеро-Илычский заповедник) / С.В. Дегтева, Ю.А. Дубровский // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2009. № 7. –С.24–28.
32. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. –М.: Агропромиздат, 1985. –351 с.
33. Дубровский Ю.А. Растительность горно-лесного и подгольцового пояса Приполярного Урала (Западный макросклон, северная часть национального парка «Югыд ва») //«Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна»/Ю.А. Дубровский, С.В. Дегтева, Е.В. Жангуров, А.А. Дымов. –Тольятти, 2013. –С. 205–207.
34. Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация / Н.Б. Ермаков. –Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. –232 с.
35. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций / Л.А. Животовский // Экология. 2001. №1. –С. 3–7.
36. Жукова Л.А. Онтогенез к циклы воспроизведения растений / Л.А. Жукова // Журнал общей биологии. 1983.–Т. XLIV № 3. –С. 361–373.
37. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. –Йошкар-Ола, 1995. –224 с.
38. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. Экологические шкалы и методы анализа экологического

разнообразия растений: монография / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова и др.; под общ. ред. проф. Л.А. Жуковой; Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2010. –368 с.

39. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. –М.: Наука, 1984. –424 с.

40. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии / Г.Н. Зайцев. –М.: Наука, 1990. –296 с.

41. Заугольнова Л.Б. Распространение и классификация бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. Кн. 2. / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов / Заугольнова Л.Б., Морозова О.В.; под общ. ред. О.В. Смирнова. –М.: Наука, 2004. –С. 295–330.

42. Зиман С.Н. Сравнительно-морфологические исследования вегетативных органов высших растений и их значение для филогении на примере сем. *Ranunculaceae* Juss. // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений / С.Н. Зиман. –Киев: Наук. думка, 1981. –С. 29–37.

43. Зиман С.Н. О роли высокогорий в дифференциации семейства *Ranunculaceae* Juss. И распространении его представителей по земному шару. Тез. докл. VII Всесоюзн. Совещ.: Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий / С.Н. Зиман. –Свердловск, 1982. –С. 17.

44. Зиман С.Н. Жизненные формы высокогорных лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) / С.Н. Зиман // Экология и биология высокогорных растений. –Новосибирск, 1979. –С. 71–79.

45. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: учеб.-метод. Пособие / Ю.А. Злобин. –Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. –146 с.

46. Злобин Ю.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения /Ю.А. Злобин, В.Г. Скляр, А.А. Клименко. –Сумы: Университетская книга, 2013. –439 с.

47. Игошина К.Н. Растительность Урала / К.Н. Игошина // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. 1964. Вып. 16. –С. 83–230.
48. Ишбирдин А.Р. Растительность горного массива Ирмель: синтаксономия и вопросы охраны /А.Р. Ишбирдин, Р.Ю. Муллагулов, С.И. Янтурин. –Уфа, 1996. – 109 с.
49. Кадильников И.П. Физико-географическое районирование Южного Урала // Труды МОИП «Проблемы физической географии Урала». –Т. XVIII /И.П. Кадильников. –М.: Издательство Московского университета, 1966. –С. 107–120.
50. Канев В.А. Локальная флора сосудистых растений хребта Мань-Хамбо (Северный Урал, Печоро-Илычский государственный природный заповедник) /В.А. Канев, С.В. Дегтева, И.И. Полетаева // Изв. Коми НЦ УрО РАН, 2014. Вып. 3(19). –С.75–82.
51. Каримова О.А. Характеристика ценопопуляций редких горно-скальных видов в Зауралье Республики Башкортостан/ О.А. Каримова, О.Ю. Жигунов, Я.М. Голованов, Л.М. Абрамова // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 2 (22). –С. 70–83.
52. Каримова О.А. Возрастной состав ценопопуляций *Patrinia sibirica* (*Valerianaceae*) на Южном Урале/ О.А. Каримова, А.Н. Мустафина, Я.М. Голованов, Л.М. Абрамова // Растительные ресурсы. 2016. № 52 (1). –С. 49–65.
53. Карписонова Р.А. Ветреницы. Посади сам / Р.А. Карписонова. – М:Армада-пресс, 2002. 29 с.
54. Кияк В. Г. Зміни структури популяцій рідкісних та ендемічних видів рослин високогір'я Карпат під впливом антропогенних чинників / В.Г. Кияк // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2013. –Т. 4(11), № 1. –С. 111–122.
55. Князев М.С. Интродукция анемон уральской флоры в озеленении парков // Интродукция и акклиматизация растений / М.С. Князев. –Свердловск, 1982. –С. 129–134.
56. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере

природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М.В. Ломоносова; Гл. редколл.: Ю.П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

57. Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы / под ред. Корицина Н.С. – Екатеринбург: Издательство ООО «Мир», 2018. 450 с.

58. Красная книга Республики Коми.– Сыктывкар, 2019. – 768 с. Электронный фонд правовой и нормативно-технической документации.
<http://docs.cntd.ru/document/553219409>

59. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы / под ред. Васина А.М., Васина А.Л. –Екатеринбург: Издательство «Баско», 2013. 460 с.

60. Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы / под ред. Эктова С.Н., Замятина Д.О. –Екатеринбург: Издательство «Баско», 2010. 308 с.

61. Куватова Д.Н. Распространение, охрана *Oxytropis baschkirensis* в Республике Башкортостан и его характеристика/ Д.Н. Куватова, Н.В. Маслова // Современные проблемы науки и образования 2015. №3.

62. Кулаичев А.П. Методы и средства анализа данных в среде Windows STADIA 6.0./ А.П. Кулаичев. –М.: Информатика и компьютеры, 1996. –257 с.

63. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения) /П.В. Куликов. –Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. –537 с

64. Кунафин А.М. Синтаксономический анализ динамики вырубок и вторичных лесов центрально-возвышенной части Южного Урала: дис ... канд. биол. наук /Азамат Мажитович Кунафин. –Уфа, 2014. –219 с.

65. Кучеров Е.В. Охрана редких видов растений на Южном Урале /Е.В. Кучеров, А.А. Мулдашев, А.Х. Галеева. –М.: Наука, 1987. –208 с.

66. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. пос. для биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп./ Г.Ф. Лакин. –М.: Высш. шк., 1990. –352 с.

67. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы)/ Р.Е. Левина. –М.: Наука, 1981. –96 с.
68. Летопись природы Южно-Уральского государственного природного заповедника за 2015 г. Метеорологическая характеристика сезонов года /под ред. Ю.П. Горичева. –Белорецк: «Белорецкий дом печати», 2016. –С.12–13.
69. Летопись природы Южно-Уральского государственного природного заповедника за 2016 г. Метеорологическая характеристика сезонов года/под ред. Ю.П. Горичева. –Белорецк: «Белорецкий дом печати», 2017. –С.13–14.
70. Летопись природы Южно-Уральского государственного природного заповедника за 2017 г. Метеорологическая характеристика сезонов года/под ред. Ю.П. Горичева. –Белорецк: «Белорецкий дом печати», 2018. –С.12–14.
71. Летопись природы Южно-Уральского государственного природного заповедника за 2018 г. Метеорологическая характеристика сезонов года/под ред. Ю.П. Горичева. –Белорецк: «Белорецкий дом печати», 2019. –С.12–13.
72. Малиновський К. А. Рослинні угруповання високогір'я Українських / К.А. Малиновский. –Ужгород, 2002. –244 с.
73. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений. В сб.: «Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений» /С.А. Мамаев. –Свердловск, 1975. –С. 3–14.
74. Мамаев С.А. Ветреницы в природе и культуре / С.А. Мамаев, М.С. Князев под общ. ред. А.К. Махнева. –Екатеринбург: Издательство Уральского отделения РАН, 1995. –18 с.
75. Марков М.В. Популяционная биология растений /М.В. Марков. –М.:КМК, 2012. –387 С.
76. Мартыненко В.Б. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость /В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ, Т.В. Жирнова. –Уфа: Гилем, 2003. –203 с.

77. Мартыненко В.Б. Растительность государственного природного заповедника «Шульган-Таш» /В.Б. Мартыненко, С.М. Ямалов, О.Ю. Жигунов, А.А. Филинов. –Уфа: Гилем, 2005.–272 с.
78. Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: дис. ... докт. биол. наук /Василий Борисович Мартыненко. –Уфа, 2009. –495 с.
79. Матвеева Н.В. Растительность южной части острова Большевик / Н.В. Матвеева // Растительность России. 2006. № 8. –С. 3–87.
80. Минеева О.Н. Биоморфологические особенности сосюреи уральской и козельца Рупрехта. В сб.: «Ботанические исследования на Урале»/ О.Н. Минеева. –Свердловск, 1984. –С. 30–31.
81. Минеева О.Н. Анатомо-морфологические особенности ветреницы пермской на Северном Урале. В сб.: «Растительный мир Урала и его антропогенные изменения» / О.Н. Минеева. –Свердловск, 1985. –С. 63–70.
82. Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. –М., 2000. –264 с.
83. Миркин Б.М. Охрана биологического разнообразия Башкортостана: современное состояние исследований и их перспективы / Б.М. Миркин, А.А. Мулдашев, В.Б. Мартыненко, Н.В. Маслова // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. 2004. № 9 (1). –С. 38–47.
84. Мирославов Е.А. Структурные адаптации растений к холодному климату /Е.А. Мирославов // Ботан. журн. 1994. –Т.79. Вып. 2. –С. 20–26.
85. Мулдашев А.А. Редкие растения высокогорного Южного Урала. В сб.: «Редкие виды растений Южного Урала, их охрана и использование» / А.А. Мулдашев. –Уфа, 1985. –С. 49–57.
86. Мулдашев А.А. О современном состоянии и восстановлении природных популяций *Rhodiola iremelica* Boriss. на Южном Урале / А.А. Мулдашев, Л.М. Абрамова, В.Б. Мартыненко, З.Х. Шигапов, А.Х. Галеева, Н.В. Маслова //

- Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. № 12 (1–5). –С. 1412–1416.
87. Мулдашев А.А. Вопросы охраны *Oxytropis kungurensis* (Fabaceae) in situ в Республике Башкортостан /А.А. Мулдашев, О.А. Елизарьева, Г.М. Галикеева, А.Х. Галеева,Н.В. Маслова // Экобиотех. 2019. № 2 (2). –С. 189–196.
88. Назаренко М. Н. Синантропизация флоры и растительности национальных парков «Зюраткуль» и «Таганай» /М.Н. Назаренко // Вестник Томского государственного университета. 2009 –Т. 14, Вып. 2. –С. 436–440.
89. Нахуцришвили Г.Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа / Г.Ш. Нахуцришвили. –Тбилиси, 1974. –194 с.
90. Наумова Л.Г., Злобин Ю.А. Основы популяционной экологии растений: учебное пособие /Л.Г. Наумова, Ю.А. Злобин. –Уфа, 2009. –88 с.
91. Николаева М.Г. Физиология глубокого покоя семян / М.Г. Николаева. –Л.: Наука, 1967. –206 с.
92. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 2 Габитус и формы роста в организации биоморф / Е.Л. Нухимовский. –М.: Оверлей, 2002. –859 с.
93. Юзепчук С.В. Род *Anemone* L. – Ветреница / С.В. Юзепчук // Флора СССР. – М.; Л.: Издательство АН СССР, 1937. –Т. 7. –С. 236–282.
94. Цвелев Н.Н. Род *Anemonastrum* Holub – Ветреник / Н.Н. Цвелев // Флора Восточной Европы. –СПб.: Мир и семья, изд-во СПХФА, 2001. –Т. 10. –С. 77–79.
95. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. –М.: Наука, 1982. –287 с.
96. Плотникова И.А. Ветреник пермский / И.А. Плотникова // Биология и экология редких растений Республики Коми. –Екатеринбург, 2009.–С. 86–118.
97. Плотникова И.А. Экология и структура ценопопуляций *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub на Северном Урале (Республика Коми) // Биоразнообразие растительного мира / И.А. Плотникова; под. общ. ред. Е. Н. Флягина. – Екатеринбург: УрО РАН. 2010. –С. 148–151.

98. Полетаева И.И. Структура популяций *Anemonastrum biarmiense* в горной части Печоро-Илычского заповедника. В сб.: «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной Фенноскандии» / И.И. Полетаева. –Апатиты, 2015. –С. 75–76.
99. Почвы Башкортостана. Т.1: Эколого-генетическая и агропроизводственная характеристика / Ф.Х. Хазиев, А.Х. Мукатанов, И.К. Хабиров, Г.А. Кольцова, И.М. Габбасова, Р.Я. Рамазанов; Под ред. Ф.Х. Хазиева. Уфа: Гилем, 1995. 384 с.
100. Работнов Т. А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа / Т.А. Работнов // Ботанический журнал. 1945. №4. –С. 167–177.
101. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнова // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. –С. 7–204.
102. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах / Т.А. Работнов // Полевая геоботаника. В 4 т. –М.; Л., 1960. Т.2. –С. 20–39.
103. Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. Кн. 2. // Кол. авторов. А.И. Исаев (ред.). Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. –М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. –478 с.,
104. Редкие и исчезающие растения Украины: Справочник / под. общ. ред. В.И. Чопика. –Киев: Наук. Думка, 1978. –216 с.
105. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин українських Карпат / К. А. Малиновський, Й. В. Царик, В. Г. Кияк, Ю.Й. Нестерук. –Львів: Ліга-Прес, 2002. –76 с.
106. Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость / Н.С. Ростова. –СПб., 2002. –307 с.
107. Рысина Г. П. О прорастании семян и развитии всходов у некоторых лютиковых / Г.П. Рысина // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1969, вып. 74. –С. 40–47.

108. Серебряков И. Г. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников /И.Г. Серебряков, Т.И. Серебрякова // Бюлл. МОИП, Отд. биол. 1965. –Т. 70. Вып. 2. –С. 67–81.
109. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.2. Семя / под. ред. Т.Б. Батыгиной. –СПб.: издательство НПО «Мир и семья-95», 1997. –824 с.
110. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования / И.Г. Серебряков // Вопросы биологии растений. 1959. –Т. 100. Вып.5. –С. 3–27.
111. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И.Г. Серебряков. –М., 1962. –377 с.
112. Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР / И.Г. Серебряков // Бюллетень МОИП. 1964а. –Т.64. Вып.5. –С. 62–75.
113. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение /И.Г. Серебряков // Полевая геоботаника. –М.;Л.: Наука, 1964б. Т.3. –С. 146–208.
114. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т.И. Серебрякова. –М.,1971. –359 с.
115. Стародубцев В.Н. О роли высокогорий в происхождении и эволюции рода *Anemone* / В.Н. Стародубцев // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. Докл. 9 Всесоюз. Совещ. По флоре и растительности высокогорий. –Владивосток, 1985. –С. 42–43.
116. Стародубцев В.Н. Новые таксоны потрибы *Anemoinae* (*Ranunculaceae*) / В.Н. Стародубцев // Ботанический журнал. 1989. –Т. 74. № 9. –С. 1344–1346.
117. Стародубцев В.Н. Ветреницы. Систематика и эволюция / В.Н. Стародубцев. –Л., 1991. 197 с.
118. Тахтаджян А.Л. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии / А.Л. Тахтаджян //Ботанический журнал. 1957. –Т. 42.№ 11. –С. 1635–1653.

119. Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. –М.: Издательство «Наука», 1973. –278 с.
120. Томилова Л.И. Всхожесть семян некоторых реликтовых и эндемичных видов растений Урала. В кн.: Онтогенез травянистых поликарпических растений / Л.И. Томилова. –Свердловск, 1976. –С. 55–60 с.
121. Томилова Л.И. Эндемики флоры Урала в Ботаническом саду в Свердловске / Л.И. Томилова // Бюл. Гл. ботан. сада. 1982. Вып. 126. –С. 25–31.
122. Торопова Н.В. Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса)/ Н.В. Торопова, Е.А. Робакидзе. –Екатеринбург: УрО РАН, 2003. –147с.
123. Трофимов Т.Т. К вопросу о ритме развития ранневесенних растений / Т.Т. Трофимов //Науч.-метод. зап. Комитета по заповеди. РСФСР. –М., 1939. Вып. 5. – С. 43–51.
124. Трофимов Т.Т. О подснежном росте и развитии ранневесенних растений / Т.Т. Трофимов // Природа. 1954. № 1. –С. 102–105.
125. Трофимова З.И. Раннецветущие и лиственный-декоративные растения, рекомендуемые для озеленения па Среднем Урале. В Сб.: Труды Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 23 / И.З. Трофимова. – Свердловск, 1961, – С. 51–75.
126. Уранов А.А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1969. –Т. 79. Вып. 1. –С. 119–135.
127. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Науч. Доклад высш. Шк. Биол. Науки. 1975. № 2. –С. 7–33.
128. Фамелис Т.В. Растительность дунитового плеча Косьвинского камня. В сб.: «Флористические и геоботанические исследования на Урале» / Т.В. Фамелис, Н.Н. Никонова, М.И. Шарафутдинов. –Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. –С. 120–125.

129. Физико-географическое районирование Башкирской АССР / Под ред. И.П. Кадильникова и др. –Уфа: Башкирский гос. ун-т, 1964. –210 с.
130. Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / Кол. авторов. Под ред. Б.М. Миркина. –Уфа: Гилем, 2008. –С. 528.
131. Флора Сибири. Т. 6. *Portulacaceae* – *Ranunculaceae* / под ред. Л.И. Малышевой, Г.А. Пешковой. –Новосибирск: ВО «Наука»; Сибирская издательская фирма, 1993. –310 с.
132. Халафян А.А. *Statistica 6. Статистический анализ данных: учебник. 3-е изд./* А.А. Халафян. –М.: ООО «Бином-пресс», 2008. –512 с.
133. Хохлова М.Г. Структура и динамика популяций высокогорного эндемика лаготиса уральского (*Lagotis uralensis* Schischk.) на Северном Урале. Сборник трудов конференции молодых ученых / М.Г. Хохлова. –Екатеренбург, 2000. –С. 308–316.
134. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / отв. ред. Т.И. Серебрякова. –М.: Наука, 1976. –С. 216 с.
135. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др, – М.: Наука, 1988. – 184 с.
136. Червона книга України. Рослинний світ / І. А. Акімов. –К.: «Глобалконсалтинг», 2009. –927 с.
137. Черепанин Р. М. Аркто-альпійські види рослин Українських Карпат / Р.М.Черепанин. –Івано-Франківськ: Видавництво Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника, 2017. –92 с.
138. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. –СПб, 1995. –992 с.
139. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов /Д. Н. Цыганов. М.: Наука, 1983 196 с.
140. Шарафутдинов М.И. Горные тундры массива Ирмель (Южный Урал). В сб.: «Флористические и геоботанические исследования на Урале» / М.И. Шарафутдинов. –Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. –С. 110–119.

141. Широких П. С. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Национального парка «Башкирия» / П. С. Широких, В.Б. Мартыненко, Л.М. Султангареева; под ред. Б. М. Миркина. –Уфа, 2010. –512 с.
142. Широких П.С. Синтаксономия вторичных лесов средних стадий сукцессий центрально-возвышенной части Южного Урала /П.С. Широких, А.М. Кунафин, В.Б. Мартыненко // Растительность России. 2012. № 20, –С. 109–134.
143. Широких П.С. О новой ассоциации лугов на вырубках светлохвойных бореальных лесов Южного Урала /П.С. Широких, В.Б. Мартыненко, Э.З. Баишева, И.Г. Бикбаев // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 3. – С. 67–78.
144. Широких П.С., Зверев А.А. Некоторые результаты коррекции экологических шкал в системе Д.Н. Цыганова для Южно-Уральского региона / П.С. Широких, А.А. Зверев // Сборник статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники». –Уфа: МедиаПринт, 2012. С. 551–556.
145. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / Под ред. П.В. Куликова, Н.В. Золотаревой, Е.Н. Подгаевской; науч. ред. В.А. Мухина. – Екатеринбург: Гощицкий, 2013. –612 с.
146. Юсупова О.В. К биологии и экологии эндема *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub в Южно-Уральском государственном природном заповеднике / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, О.В. Каримова // Вестник Пермского университета. 2016а. № 3. –С. 222–228.
147. Юсупова О.В. Особенности организации популяций высокогорного эндема *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, О.В. Каримова // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2016б. № 2(26). – С. 19–27.
148. Юсупова О.В. Семенная продуктивность *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub в природных ценопопуляциях Южно-Уральского заповедника. В сб.:

«Природа, наука и туризм» /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, О.В. Каримова. –Уфа: "Гилем" НИК «Башкирская энциклопедия», 2016в. –С. 239– 245.

149. Юсупова О.В. Биология *Anemonastrum biarmense* на Южном Урале. В сб.: «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова. –Барнаул: Концепт, 2017а. –С. 166– 168.

150. Юсупова О.В. К вопросу о семенной продуктивности высокогорного эндемичного вида *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub на Южном Урале /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова // Научные ведомости Белгородского государственного университета. 2017б. Серия Естественные науки. № 18 (267). Выпуск 40. –С 34– 43.

151. Юсупова О.В. К биологии и экологии эндема *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub на Южном Урале / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, А.Н. Мустафина // Slovak international scientific journal. 2017а. №7 (7). –Р. 7–13.

152. Юсупова О.В. Особенности организации популяций высокогорного эндемичного вида *Anemonastrum biarmense*(Juz.) Holub s. 1. на Южном Урале / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Вестник Удмуртского университета. 2017б. Серия Биология. Науки о земле. –Т. 27. Вып. 2. –С. 171–179.

153. Юсупова О.В. Оценка влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры эндемичного вида *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub в ценопопуляциях горного Урала /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 4. –С. 65–70.

154. Юсупова О.В. Сравнительный анализ семенной продуктивности высокогорного эндемичного вида *Anemonastrum biarmense* в разных высотных поясах Южного Урала /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Экосистемы. 2019а. № 19 (49). –С. 61–70.

155. Юсупова О.В. Онтогенетическая структура ценопопуляций высокогорного эндема *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub. На Южном Урале // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы VII Международной научной конференции / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов; под ред. Г. О.

- Османова, Л. А. Животовского. –Йошкар-Ола: Издательство ООО «Вертола», 2019б. –С. 108–111.
156. Юсупова О.В. Динамика популяций *Anemonastrum biarmense* (*Ranunculaceae*) в Южно-Уральском заповеднике (Республика Башкортостан)/ О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Ботанический журнал. 2020а. Т. 105. № 9. С. 29–45.
157. Юсупова О.В. Динамика популяций *Anemonastrum biarmense* (*Ranunculaceae*) в Южно-Уральском заповеднике // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника / О.В. Юсупова, И.Р. Юсупов, Л.М. Абрамова. Вып. 3. – Уфа: Башк. Энцикл., 2020б. – С. 118–128.
158. Яблоков Л.В., Остроумов С.А. Уровни охраны живой природы /Л.В. Яблоков, С.А. Остроумов. –М.: Издательство «Наука», 1985. –175 с.
159. Ямалов С.М. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан /С.М. Ямалов, В.Б. Мартыненко, Л.М. Абрамова, В.Б. Голуб, Э.З. Баишева, А.В. Баянов. –Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. –100 с.
160. Abdaladze O. Sensitive Alpine Plant Communities to the Global Environmental Changes (Kazbegi Region, the Central Great Caucasus) /O. Abdaladze, G. Nakhutsrishvili, K. Batsatsashvili, K. Gigauri, T. Jolokhava, G. Mikeladze // American Journal of Environmental Protection. 2015. 4(3–1). –P. 93–100. <https://doi.org/10.11648/j.ajep.s.2015040301.25>
161. Adanson M. Familles des plantes /M. Adanson. –Paris, 1763. Part 2. –640 p.
162. Bentham G. General plantarum: ad primplaria imprimis в Herberiis Kewensibus servata definite /G. Bentham, J.D. Hooker. –London, 1862. Vol. 1. –465 p.
163. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Anfl. Wien /J. Braun-Blanquet. –New York: Springer-Verlag, 1964. –865 p.
164. De Candolle A.P. Ranunculaceae /A.P. De Candolle // Prodrornus systematis universalis Regni vegetabilis. – Parisiis, 1824. Vol. 1. –P. 1–66.
165. Dutton B.E. Proposal to Conserve the Orfography of *Anemone narcissiflora* L. (*Anemonastrum narcissiflorum*; *Ranunculaceae*)/ B.E. Dutton, J.L. Reveal, C.S.

- Keener, K.N. Gandhi // *Taxon*. 1995. 44 (3). –P. 421–422. <https://doi.org/10.2307/1223419>
166. Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input processing and presentation of phytosociological data USER'S guide/ S.M. Hennekens // IBN-DLO Wageningen et university of Lancaster, 1995. –70 p.
167. Holub J. New names in Phanerogamae 6 /J. Holub // *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*. 1977. Vol. 12. № 4. –P. 417–432.
168. Holub J. New names in Phanerogamae 3/J. Holub // *Folia geobot. Et phytotaxon*. 1974. Vol. 9. № 3. –P. 272.
169. Hooker J.D. *Flora Indica* /J.D. Hooker, T. Thomson. –London, 1855. Vol. 1. –285 p.
170. Hoot S.B. Phylogeny and reclassification of *Anemone* (*Ranunculaceae*), with an emphasis on Austral species /S.B. Hoot, K.M. Meyer, J.C. Manning // *Systematic Botany*. 2012. 37(1). –P. 139–152. <https://doi.org/10.1600/036364412X616729>
171. Janczewski E. Etudes morphologiques sur le genre *Anemone* L. / E. Janczewski // *Rev. gen. bot.* 1897. Vol. 10. –P. 433–446, 507–518.
172. Jussieu A. L. *General planetarium* /A. L. Jussieu. –Parisiis, 1789. –498 p.
173. Langlet C. Über Chromosomen verhältnisse und systematic der *Ranunculaceae*. – *Svensk. Bot. Tidkr.*/C. Langlet, 1932. –P. 381–400.
174. Linnaeus C. *Species planetarium* /C. Linnaeus. –Holmiae: L. Salvius, 1753. Vol. I. –560 p.
175. Ter Braak C.J.F. *Reference Manuel and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Communnhity Ordination (version 4.5)* / C.J.F. Ter Braak, P. Smilauer. – N-Y.2002. Ithaca, , USA: Microcomputer Power. –500 p.
176. Martin M.L. In vitro activity of protoanemonin, an antifungal agent /M.L. Martin, S.L. Roman; A. Domínguez // *Planta Medica*. 1990. 56 (1). –P. 66–69. [doi:10.1055/s-2006-960886](https://doi.org/10.1055/s-2006-960886).

177. Martynenko V. Vegetation Database Forest of Southern Ural / Vegetation databases for the 21st century /V. Martynenko, P. Shirokikh, A. Solomeshch, A. Muldashev // Biodiversity & Ecology. 2012. V. 4. –289 p.
178. Miller P. The gardeners dictionary. London, 1754. №1–3: № 1 – P. 87 (*Anemone*), 91 (*Anemonoides*); № 2 – P. 628 (*Hepatica*); № 3 – P. 1136 (*Pulsatilla*).
179. Mosyakin S.L. Nomenclatural notes on North American taxa of *Anemonastrum* and *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*), with comments on the circumscription of *Anemone* and related general / S.L. Mosyakin // Phytoneuron. 2016. 79. –P. 1–12.
180. Mosyakin S.L. *Anemonastrum tenuicaule* and *A. antucense* (*Ranunculaceae*), new combinations for a New Zealand endemic species and its South American relative /S.L. Mosyakin P.J. Lange // PhytoKeys. 2018. 99. –P. 107–124. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.99.26489>
181. Mosyakin S.L. Further new combinations in *Anemonastrum* (*Ranunculaceae*) for Asian and North American taxa / S.L. Mosyakin // Phytoneuron. 2018. 55. –P. 1–11.
182. Nakai T. Eriocapitella, a new genus proposed for *Anemone vitifolia* group /T. Nakai // J. Jap. Bot. 1941. Vol. 17. –P. 263–272.
183. Prantl K. Beitrage zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen /K. Prantl // Bot. Jahrb., 1887. Vol. 9. –P. 563–583.
184. Pritzel G.A. Anemonarum revisio / G.A. Pritzel // Linnaea. 1842. Bd. 15. –P. 561–698.
185. Spach E.M. Histoire naturelle des vegetaux Phanerogames /E.M. Spach. –Parisis, 1939. T. 7. –538 p.
186. Schur J.F. Enumeratio plantarum Transsilvaniae exhiben: stirpes phanerogamas sponte crescentes atque frequentius cultas, cryptogamas vasculares, charceas, etiam muscos hepaticasque /J.F. Schur. –Vindobonae, 1866. –984 p.
187. Sprengel C. Linnaeus systema vegetabilium /C. Sprengel. –Berolini, 1825. Vol. 2. –P. 622–665.

188. Tamura M. The Families and Genera of Vascular Plants / M. Tamura Kubitzki K. et al. (eds). –Berlin. Springer – Verlag, 1993. Vol. 2. –P. 563–583.
189. Wu Z.Y., Lu A.M., Tang Y.C. The Families and Genera of Angiosperms in China, A Comprehensive Analysis. Science Press /Z.Y. Wu, A.M. Lu, Y.C. Tang, – Beijing. 2003. –P. 378.
190. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. I. /M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1963. Vol. 11. № 2. –P. 115–126.
191. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. II./M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1963. Vol. 12. № 2. –P. 141–156.
192. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. III./M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1964. Vol. 13. № 1. –P. 25–38.
193. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. IV./M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1965. Vol. 13. № 1. –P. 25–38.
194. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. V./M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1965. Vol. 14. № 2. –P. 27–48.
195. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. VI./M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1966. Vol. 15. № 1. –P. 13–35.
196. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. VII./M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1967. Vol. 16. № 2. –P. 21–49.
197. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. VIII./M. Tamura – Sci. Reports Jap., 1968. Vol. 17. № 1. –P. 41–56.
198. Tamura M. Angiospermae. Ordnung Ranunculales. Fam. *Ranunculaceae*. Systematic Part. II / /M. Tamura; Natürliche Pflanzenfamilien, second Hiepko P. (ed.). –Berlin. Duncker & Humblot, 1995. 17a IV. –P. 223–519.
199. Tichý L. JUICE. Program for management, analysis and classification of ecological data. 2nd ed /L. Tichý, J. Holt, M. Nejezchlebová. – Brno. 2011.–61 p.
200. Ulbrich O.E. Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. /O.E. Ulbrich // Bot. Jahrb. Syst. 1905. Bd. 37. –P. 171–334.

201. Ulbrich O.E. *Ranunculaceae novae vel criticae*. 8 / O.E. Ulbrich // *Verh. Bot. Gart. Mus. Berlin*. 1929. Bd 10. –P. 863–880.
202. Weber H. E. *International code of phytosociological nomenclature*. 3rd ed /H. E. Weber, J. Moravec, J.-P.Theurillat // *J. Veg. Sci*. 2000. Vol. 11. –P. 739–768.
203. Westhoff V. Van der. *The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities* /V. Westhoff, E. Maarel; Ed. R. H. Whittaker. The Hague. 1978. –P. 287–399.
204. Willdenow C.L. *Grundriss der Kräuterkunde zu vorlesungen, entworfen von D. Carl Ludwig Willdenow*. Zweiter verbes und vermehrte Ausgabe /C.L. Willdenow. – Berlin: Haude und Spener, 1810. –370 p.
205. Willner W. *Description and validation of some European forest syntaxa – a supplement to the Euro VegChecklist* / W. Willner, A. Solomeshch, A. Čarni, E. Bergmeier , N. Ermakov, L. Mucina // *Hacquetia*. 2016. Vol. 15, № 1. –P. 15–25. doi: 10.1515/hacq-2016-0005

ПРИЛОЖЕНИЕ А

(справочное)

Таблица 16 – Значения квадратов расстояний Махаланобиса между ценопопуляциями *Anemonastrum biarmense*

ЦП	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
1	0,00	32,80	3,62	8,63	9,55	48,08	25,58	17,36	42,69	45,56	43,97	17,99	34,24	73,03	28,03	47,65	11,60	20,59	23,60	13,18	42,74	19,16	39,11	19,45	41,25	78,26	43,71	28,24	75,81
2	32,80	0,00	41,38	37,16	26,15	6,93	9,08	8,44	6,05	6,92	9,71	9,48	9,70	20,79	11,58	8,16	46,42	16,84	19,36	31,62	39,79	40,79	18,08	34,00	7,92	36,63	7,87	8,27	44,26
3	3,62	41,38	0,00	6,50	14,31	57,97	24,97	19,35	49,66	53,89	47,35	17,92	45,43	80,04	34,76	56,37	3,81	16,08	21,00	18,04	40,83	9,50	37,28	12,94	54,00	83,53	50,16	41,92	97,83
4	8,63	37,16	6,50	0,00	18,70	55,43	26,84	18,27	51,22	56,16	53,56	19,36	53,25	85,82	44,15	61,46	5,40	16,33	23,61	14,73	46,53	11,42	46,63	16,10	50,98	96,74	46,14	33,00	76,32
5	9,55	26,15	14,31	18,70	0,00	32,92	18,39	12,45	24,45	27,08	31,08	15,55	23,51	60,98	17,96	37,25	22,48	26,65	13,90	14,60	51,12	21,23	32,78	33,83	40,06	71,68	41,53	26,90	76,82
6	48,08	6,93	57,97	55,43	32,92	0,00	16,75	18,61	6,69	6,98	16,09	18,06	8,40	15,92	11,03	8,77	65,04	29,58	28,29	46,74	36,75	59,41	19,95	47,30	12,50	30,18	13,10	20,38	54,75
7	25,58	9,08	24,97	26,84	18,39	16,75	0,00	5,72	9,45	11,76	7,48	2,26	17,56	26,81	9,58	15,84	28,20	7,68	7,08	31,22	31,27	19,32	7,76	19,63	26,84	41,23	18,96	24,01	69,62
8	17,36	8,44	19,35	18,27	12,45	18,61	5,72	0,00	14,18	17,45	16,54	3,79	17,43	41,74	15,83	23,22	19,50	8,92	9,19	16,23	39,40	15,93	19,99	20,91	21,93	55,88	19,66	13,04	56,85
9	42,69	6,05	49,66	51,22	24,45	6,69	9,45	14,18	0,00	0,48	4,83	13,95	7,98	17,24	6,80	6,12	57,07	26,12	15,13	41,87	48,97	45,53	15,32	47,53	19,05	32,96	16,90	21,49	66,29
10	45,56	6,92	53,89	56,16	27,08	6,98	11,76	17,45	0,48	0,00	5,99	15,84	8,31	16,23	7,06	5,92	62,87	29,93	19,49	43,49	51,44	51,09	16,88	51,50	18,09	30,67	16,45	22,38	69,33
11	43,97	9,71	47,35	53,56	31,08	16,09	7,48	16,54	4,83	5,99	0,00	13,93	11,20	13,50	7,87	5,33	55,66	21,19	14,60	53,09	43,27	42,19	8,07	39,84	25,07	27,84	19,80	30,61	77,83
12	17,99	9,48	17,92	19,36	15,55	18,06	2,26	3,79	13,95	15,84	13,93	0,00	18,37	31,92	11,52	19,67	20,65	5,64	10,48	20,09	27,43	16,57	11,12	13,85	21,61	41,37	14,98	19,37	70,29
13	34,24	9,70	45,43	53,25	23,51	8,40	17,56	17,43	7,98	8,31	11,20	18,37	0,00	16,86	3,97	5,33	58,25	30,02	23,58	43,28	38,29	55,63	17,37	44,92	13,96	25,65	18,99	20,38	61,86
14	73,03	20,79	80,04	85,82	60,98	15,92	26,81	41,74	17,24	16,23	13,50	31,92	16,86	0,00	16,42	5,36	93,69	39,89	43,90	86,17	33,79	83,33	13,15	55,49	23,63	6,96	17,99	49,25	95,55
15	28,03	11,58	34,76	44,15	17,96	11,03	9,58	15,83	6,80	7,06	7,87	11,52	3,97	16,42	0,00	6,76	47,63	23,03	15,23	40,24	31,48	43,04	9,56	35,06	21,70	24,97	21,28	25,89	71,79
16	47,65	8,16	56,37	61,46	37,25	8,77	15,84	23,22	6,12	5,92	5,33	19,67	5,33	5,36	6,76	0,00	68,50	27,47	26,20	57,61	35,80	60,32	11,17	44,75	13,20	15,23	12,42	27,52	71,40
17	11,60	46,42	3,81	5,40	22,48	65,04	28,20	19,50	57,07	62,87	55,66	20,65	58,25	93,69	47,63	68,50	0,00	15,64	22,47	18,81	49,97	5,21	45,95	14,56	62,54	100,08	55,39	45,77	101,30
18	20,59	16,84	16,08	16,33	26,65	29,58	7,68	8,92	26,12	29,93	21,19	5,64	30,02	39,89	23,03	27,47	15,64	0,00	14,53	30,22	21,63	12,68	13,26	5,11	28,35	48,61	19,33	30,35	79,58
19	23,60	19,36	21,00	23,61	13,90	28,29	7,08	9,19	15,13	19,49	14,60	10,48	23,58	43,90	15,23	26,20	22,47	14,53	0,00	31,28	47,37	16,14	19,23	29,15	43,06	59,95	36,00	30,46	76,28
20	13,18	31,62	18,04	14,73	14,60	46,74	31,22	16,23	41,87	43,49	53,09	20,09	43,28	86,17	40,24	57,61	18,81	30,22	31,28	0,00	68,94	23,80	55,94	36,69	37,81	92,76	39,39	20,20	78,12
21	42,74	39,79	40,83	46,53	51,12	36,75	31,27	39,40	48,97	51,44	43,27	27,43	38,29	33,79	31,48	35,80	49,97	21,63	47,37	68,94	0,00	52,96	17,36	15,03	38,97	32,23	30,86	62,62	108,54
22	19,16	40,79	9,50	11,42	21,23	59,41	19,32	15,93	45,53	51,09	42,19	16,57	55,63	83,33	43,04	60,32	5,21	12,68	16,14	23,80	52,96	0,00	35,91	16,52	62,01	94,09	51,07	48,64	108,65
23	39,11	18,08	37,28	46,63	32,78	19,95	7,76	19,99	15,32	16,88	8,07	11,12	17,37	13,15	9,56	11,17	45,95	13,26	19,23	55,94	17,36	35,91	0,00	21,06	28,85	19,26	19,18	44,66	99,20
24	19,45	34,00	12,94	16,10	33,83	47,30	19,63	20,91	47,53	51,50	39,84	13,85	44,92	55,49	35,06	44,75	14,56	5,11	29,15	36,69	15,03	16,52	21,06	0,00	41,28	57,69	31,45	46,98	100,21
25	41,25	7,92	54,00	50,98	40,06	12,50	26,84	21,93	19,05	18,09	25,07	21,61	13,96	23,63	21,70	13,20	62,54	28,35	43,06	37,81	38,97	62,01	28,85	41,28	0,00	29,10	3,99	14,49	60,40
26	78,26	36,63	83,53	96,74	71,68	30,18	41,23	55,88	32,96	30,67	27,84	41,37	25,65	6,96	24,97	15,23	100,08	48,61	59,95	92,76	32,23	94,09	19,26	57,69	29,10	0,00	22,70	66,85	134,22
27	43,71	7,87	50,16	46,14	41,53	13,0	18,96	19,66	16,90	16,45	19,80	14,98	18,99	17,99	21,28	12,42	55,39	19,33	36,00	39,39	30,86	51,07	19,18	31,45	3,99	22,70	0,00	21,18	75,09
28	28,24	8,27	41,92	33,00	26,90	20,38	24,01	13,04	21,49	22,38	30,61	19,37	20,38	49,25	25,89	27,52	45,77	30,35	30,46	20,20	62,62	48,64	44,66	46,98	14,49	66,85	21,18	0,00	27,67
29	75,81	44,26	97,83	76,32	76,82	54,75	69,62	56,85	66,29	69,33	77,83	70,29	61,86	95,55	71,79	71,40	101,30	79,58	76,28	78,12	108,54	108,65	99,20	100,21	60,40	134,22	75,09	27,67	0,00

ПРИЛОЖЕНИЕ Б
(обязательное)

Таблица 17 – Дифференциация тундровых сообществ класса *Loiseleurio-Vaccinietea*

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
Количество описаний	12	14	11	9	10	14
ПП кустарникового яруса, %	3	3	5	70	-	-
ПП травяно-кустарничкового яруса, %	50-80	80-100	60	90	90	50
ПП мохового яруса, %	5-15	10-60	15-40	80	60	20
ПП лишайникового яруса, %	50-80	40-80	20-50	15	30	75
Д. в. асс. <i>Empetro-Vaccinietum uliginosi</i>						
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	6	III ^{2a}	.	.	II	I
<i>Hieracium alpinum</i>	6	I	.	II	.	.
Д. в. асс. <i>Salici arbusculae-Betuletum humilis</i>						
<i>Betula humilis</i>	4	.	V ⁴	.	.	.
<i>Salix arbuscula</i>	4	.	V ¹	.	.	.
<i>Koeleria ledebourii</i>	6	.	IV	.	.	.
<i>Pachypleurum alpinum</i>	6	I	III	.	.	.
Д. в. сообщества <i>Hylocomium splendens-Vaccinium myrtillus</i>						
<i>Hylocomium splendens</i>	9	.	V	V ³	III	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	I	.	V ³	V ^{2a}	V
<i>Veratrum lobelianum</i>	6	I	.	IV	II	.
Д. в. асс. <i>Aconogonon alpini-Juniperetum sibiricae</i>						
<i>Juniperus sibirica</i>	4	I	.	IV	V ⁴	I
<i>Aconogonon alpinum</i>	6	I	.	V	V	III
Д. в. сообщества <i>Carex vaginatum-Cetraria uncialis</i>						
<i>Gypsophila uralensis</i>	6	.	.	.	V	.
<i>Carex vaginata</i>	6	I	.	V	II	V ³
<i>Salix glauca</i>	4	I	I	.	I	V
<i>Patrinia sibirica</i>	6	V
<i>Cladonia amaurocraea</i>	0	V ^{2a}
<i>Cetraria aculeata</i>	0	V ^{2a}
<i>Cetraria uncialis</i>	0	II	.	.	.	V ³
Д. в. сообщества <i>Vaccinium myrtillus-Juncus trifidus</i>						
<i>Juncus trifidus</i>	6	I	I	.	III	III
Д. в. класса <i>Loiseleurio-vaccinietea</i>						
<i>Vaccinium uliginosum</i>	6	V ³	V	.	III	V
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6	V ^{2a}	V	IV	V	I
Прочие виды						
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	6	II ⁺	V ⁺	V ¹	II ⁺	V ¹
<i>Bistorta major</i>	6	II	I	V	III	IV
<i>Bistorta vivipara</i>	6	II	IV	II	II	V
<i>Carex ensifolia</i>	6	II	V	IV	III	.
<i>Festuca igoschiniae</i>	6	III	V	V	IV	V ^{2b}

<i>Campanula rotundifolia</i>	6	.	V	.	II	V	II	
<i>Solidago virgaurea</i>	6	I	.	V	II	I	III	
<i>Trientalis europaea</i>	6	II	.	IV	V	.	III	
<i>Lagotis uralensis</i>	6	II	IV	II	.	.	.	
<i>Carex rupestris</i>	6	I	III	
<i>Rubus matsumuranus</i>	6	III	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	6	.	.	.	III	.	II	
<i>Dianthus superbis</i>	6	.	.	II	I	.	II	
<i>Ranunculus propinquus</i>	6	.	.	II	I	.	.	
<i>Saussurea x uralensis</i>	6	.	II	
<i>Lloydia serotina</i>	6	.	II	
<i>Rhinanthus vernalis</i>	6	II	
<i>Poa pratensis</i>	6	.	.	.	II	.	.	
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	6	.	.	.	II	.	.	
<i>Rubus idaeus</i>	4	I	.	.	II	.	II	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	6	.	.	.	I	.	II	
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	6	.	.	.	I	.	I	
<i>Hieracium iremelense</i>	6	II	.	
<i>Agrostis tenuis</i>	6	II	
<i>Calamagrostis uralensis</i>	6	II	
<i>Carex brunnescens</i>	6	II	
<i>Festuca austrouralensis</i>	6	II	
<i>Omalotheca sylvatica</i>	6	II	
<i>Hieracium albocostatum</i>	6	II	
<i>Hieracium umbellatum</i>	6	II	
<i>Festuca rubra</i>	6	.	I	
<i>Hieracium species</i>	6	.	.	.	I	.	.	
<i>Hieracium x glomeratum</i>	6	.	.	.	I	.	.	
<i>Linnaea borealis</i>	6	.	.	.	I	.	.	
<i>Luzula sibirica</i>	6	.	I	.	.	.	I	
<i>Lycopodium annotinum</i>	6	.	.	.	I	.	.	
<i>Picea obovata</i>	3	.	.	.	I	.	.	
<i>Poa insignis</i>	6	.	.	.	I	.	.	
<i>Salix arctica</i>	4	I	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	6	.	I	
<i>Saussurea controversa</i>	6	I	.	
<i>Senecio nemorensis</i>	6	I	
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	I	
		Мхи						
<i>Pleurozium schreberi</i>		II	II	V	II	.	.	
<i>Polytrichastrum alpinum</i>		I	.	IV	III	.	.	
<i>Polytrichum commune</i>		III	.	V ^{2a}	III	.	III	
<i>Polytrichum juniperinum</i>		I	II	V	II	.	I	
<i>Dicranum scoparium</i>		II	.	II	I	.	III	
<i>Dicranum spadiceum</i>		.	V	.	I	V	.	
<i>Rhytidium rugosum</i>		II	II	.	.	III	.	
<i>Dicranum elongatum</i>		.	.	II	I	.	.	

<i>Dicranum fuscescens</i>	.	.	.	II	.	.
<i>Dicranum muehlenbeckii</i>	.	.	II	II	.	.
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	.	.	.	III	.	.
<i>Polytrichum piliferum</i>	.	.	.	III	.	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	III	.
<i>Aulacomnium turgidum</i>	.	I
<i>Dicranum congestum</i>	II
<i>Pohlia nutans</i>	I	I
<i>Polytrichum strictum</i>	I	.
Лишайники						
<i>Cetraria islandica</i>	V ^{2a}	.	IV	IV	.	IV
<i>Cetraria laevigata</i>	IV	V ^{2a}	.	.	.	II
<i>Cladonia alpina</i>	V	V	II	III	IV	III
<i>Cladonia arbuscula</i>	V	V ³	.	III	V ^{2b}	III
<i>Cladonia rangiferina</i>	V	V ^{2a}	IV	V	.	I
<i>Flavocetraria cucullata</i>	V	V ¹	.	I	.	III
<i>Cladonia gracilis</i>	I	V	.	III	.	II
<i>Cladonia carneola</i>	.	.	.	I	.	.
<i>Cladonia chlorophaea</i>	.	.	.	II	.	I
<i>Cladonia deformis</i>	.	.	.	II	.	I
<i>Cladonia fimbriata</i>	.	.	.	II	.	.
<i>Cladonia pleurota</i>	I
<i>Cladonia ramulosa</i>	I	II

Примечание – Синтаксоны: 1 – асс. *Empetro-Vaccinietum uliginosi*, 2 – асс. *Salici arbusculae-Betuletum humilis*, 3 – сообщество *Hylocomium splendens-Vaccinium myrtillus*, 4 – асс. *Aconogonono alpini-Juniperetum sibiricae*, 5 – сообщество *Carex vaginatum-Cetraria uncialis*. 6 – сообщество *Vaccinium myrtillus-Juncus trifidus*,

Таблица 18 – Дифференциация тундровых сообществ класса *Caricetea curvulae*

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Количество описаний	12	9	8	14	12	12	12	8	10	11
ПП травяно-кустарничкового яруса, %	70	50	85	55	50	40	20	15	40	80
ПП мохового яруса, %	10	-	20	40	25	85	20	50	10	80
ПП лишайникового яруса, %	50	-	20	30	40	10	30	40	70	10
Д. в. сообщества <i>Juncus trifidus-Carex rupestris</i>										
<i>Juncus trifidus</i>	6	V ^{2a}	I	III	.	.	IV	IV	V ^{2a}	II
Д. в. сообщества <i>Lagotis uralensis-Carex rupestris</i>										
<i>Carex rupestris</i>	6	V ^{2a}	V ^{2a}	V ^{2a}	III	V	.	V	.	I
Д. в. сообщества <i>Lagotis uralensis-Dryas octopetala</i>										
<i>Dryas octopetala</i>	6	.	III	V ^{4.5}	.	I
<i>Lagotis uralensis</i>	6	V	V	V ¹	I	V	V	.	IV	III
Д. в. сообщества <i>Gypsophilla uralensis</i>										
<i>Gypsophilla uralensis</i>	6	I	I	II	V ^{2a}	.	.	I	V	.
Д. в. асс. <i>Rhodiolo-Caricetum ensifoliae</i>										
<i>Poa alpigena</i>	6	I	.	I	.	V	.	.	I	III
<i>Rhodiola rosea</i>	6	.	I	I	I	V	.	II	.	.
<i>Myosotis asiatica</i>	6	.	II	II	I	IV	.	I	.	.
<i>Tephrosieris igoschiniae</i>	6	IV	I	.	.	.
<i>Festuca rubra</i>	6	III
<i>Koeleria ledebourii</i>	6	.	.	I	.	III
Д. в. асс. <i>Lagoto-Eriophoretum vaginati</i>										
<i>Eriophorum vaginatum</i>	6	V ^{2a}	.	.	.
<i>Alopecurus glaucus</i>	6	.	.	.	II	.	IV	.	.	.
<i>Aulacomnium turgidum</i>	9	V ³	.	.	.
<i>Hylocomium splendens</i>	9	III ¹	I	.	V ^{2b}
Д. в. сообщества <i>Hieracium iremelense-Cladonia arbuscula</i>										
<i>Hieracium iremelense</i>	6	.	.	I	.	I	IV	I	.	IV
Д. в. сообщества <i>Patrinia sibirica-Cladonia arbuscula</i>										
<i>Patrinia sibirica</i>	6	II	V	.	.
Д. в. асс. <i>Anemonastro-Juncetum trifidi</i>										
<i>Carex ensifolia</i>	6	V ⁺	V ¹	V ¹	V ^{2a}	V ^{2a}	V ^{2a}	.	V ^{2a}	II ⁺
<i>Cladonia arbuscula</i>	0	.	.	V ⁺¹	IV ^{2a}	V ^{2a}	IV	V ^{2a}	V ^{2b}	IV
<i>Cladonia alpestris</i>	0	I	.	I	III	I	III	I	.	V ^{2a}
<i>Betula tortuosa</i>	4	I	I	I	.	IV
Д. в. асс. <i>Diantho-Festucetum igoschiniae</i>										
<i>Aconogonon alpinum</i>	6	.	.	.	I	.	.	I	II	II
<i>Hylocomium splendens</i>	9	III	I	.	V
<i>Veratrum lobelianum</i>	6	I	.	II	IV
Д. в. союза <i>Anemonastro-Festucion ovinae</i> , порядка <i>Juncetalia trifidi</i> и класса <i>Caricetea curvulae</i>										
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	6	V ⁺	V ⁺	IV ⁺¹	V ^{2a}	V ¹	IV ⁺	V ^{2a}	V ¹	V ⁺
<i>Festuca igoschiniae</i>	6	V ¹	V ^{2a}	V ^{2a}	V ^{2b}	V ¹	V ¹	V ¹	V ¹	V ^{2a}
<i>Cladonia rangiferina</i>	0	V ¹	I	V ⁺	V ⁺	V ⁺	IV	V ^{2a}	V ^{2a}	IV

<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	6	I	.	II
<i>Calamagrostis obtusata</i>	6	I	.	.
<i>Calamagrostis purpurea</i>	6	I
<i>Calamagrostis uralensis</i>	6	I	.	.	I
<i>Cardamine pratensis</i>	6	I
<i>Carex brunnescens</i>	6	.	.	.	I	.	I	.	I	I	.
<i>Carex juncella</i>	6	I
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	6	I	.	.	I
<i>Coeloglossum viride</i>	6	I
<i>Cortusa mathioli</i>	6	I
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	4	I
<i>Crepis chrysantha</i>	6	.	I	I	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	6	I
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	6	I	.	.	I
<i>Eriophorum polystachyon</i>	6	I
<i>Euphrasia frigida</i>	6	.	.	II	I
<i>Euphrasia pectinata</i>	6	I	.	.	.
<i>Festuca pohleana</i>	6	I	.	.	.
<i>Galium boreale</i>	6	I	I	.	II
<i>Hieracium pseuderecctum</i>	6	I	.	.	I
<i>Hieracium umbellatum</i>	6	I	I	I	.	.
<i>Luzula pilosa</i>	6	I	.	.
<i>Milium effusum</i>	6	I	.	.
<i>Myosotis imitata</i>	6	I	.	.	.
<i>Pedicularis compacta</i>	6	I	.	I
<i>Picea obovata</i>	3	I	II	.	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	3	I	.	.
<i>Polystichum species</i>	6	I
<i>Pulsatilla patens</i>	6	I	.	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	4	I	I	.	I
<i>Rubus matsumuranus</i>	6	.	.	I	I
<i>Rumex acetosa</i>	6	I	.	.	I
<i>Salix arbuscula</i>	4	.	.	I	.	I
<i>Salix cinerea</i>	4	I	.	.
<i>Saussurea controversa</i>	6	II	.	.	.
<i>Saussurea ussuriensis</i>	6	.	.	.	I	.	.	I	I	.	.
<i>Senecio nemorensis</i>	6	.	.	I	I
<i>Silene repens</i>	6	I	.	.	.
<i>Solidago lapponica</i>	6	II	.	.
<i>Sorbus sibirica</i>	4	I	I	I	.	.
<i>Stellaria bungeana</i>	6	I	.	.
<i>Tephrosieris integrifolia</i>	6	II	.	.	I
<i>Valeriana officinalis</i>	6	I
<i>Valeriana wolgensis</i>	6	II	.	.	.
<i>Viola epipsila</i>	6	I
<i>Woodsia ilvensis</i>	6	I

<i>Rhytidium rugosum</i>	9	V ^{2a}	IV	V ^{2a}	V	V ^{2a}	I	IV	IV ¹	V ¹	.
<i>Pleurozium schreberi</i>	9	II	.	I	.	II	I	.	I	IV	IV
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	9	.	.	I	.	.	III	.	.	III	III
<i>Dicranum scoparium</i>	9	.	.	I	.	II	.	II	.	V	I
<i>Polytrichum juniperinum</i>	9	II	I	II	.	II	II
<i>Dicranum muehlenbeckii</i>	9	I	III
<i>Abietinella abietina</i>	9	II	.	.	.
<i>Dicranum spadiceum</i>	9	.	.	.	I	.	I	I	.	.	.
<i>Dicranum congestum</i>	9	.	.	I	I	I	.
<i>Dicranella cerviculata</i>	9	.	V
<i>Aulacomnium palustre</i>	9	I	.	.	.	II
<i>Barbilophozia barbata</i>	9	.	.	I
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	9	I
<i>Brachythecium reflexum</i>	9	.	.	.	I
<i>Bryum capillare</i>	9	I	.	.	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	9	.	.	.	I
<i>Climacium dendroides</i>	9	I
<i>Dicranum elongatum</i>	9	I	.	.	.	I	.
<i>Dicranum majus</i>	9	I
<i>Dicranum polysetum</i>	9	I	.	.
<i>Dicranum species</i>	9	I
<i>Hamatocaulis vernicosus</i>	9	I
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	9	I
<i>Hypnum pallescens</i>	9	I	.	.	.
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	9	.	.	I	.	I	I
<i>Polytrichum jensenii</i>	9	I
<i>Polytrichum strictum</i>	9	I
<i>Ptilidium ciliare</i>	9	I	.	.	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	9	I	I
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	9	.	I	.	.	I
<i>Sanionia uncinata</i>	9	I
<i>Sphagnum species</i>	9	I
Лишайники											
<i>Cetraria laevigata</i>	0	V ¹	IV	V	V ^{2a}	V	III	II	III ¹	V ^{2a}	I
<i>Cladonia gracilis</i>	0	I	.	IV	I	III	II	.	.	V	IV
<i>Cladonia uncialis</i>	0	II	.	II	III	III	IV	.	.	V	.
<i>Alectoria nigricans</i>	0	I	III	.	.
<i>Cladonia stellaris</i>	0	IV	III	.	I
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	0	I	III	.	.
<i>Cladonia cornuta</i>	0	II	I	.	II
<i>Cladonia bellidiflora</i>	0	I	.
<i>Cladonia cervicornis</i>	0	.	.	.	I
<i>Cladonia chlorophaea</i>	0	I
<i>Cladonia coccifera</i>	0	I	.	.	I	I	.
<i>Cladonia crispata</i>	0	.	.	I	.	.	I

<i>Cladonia fimbriata</i>	0	.	.	.	I
<i>Cladonia furcata</i>	0	I
<i>Cladonia grayi</i>	0	I
<i>Cladonia pyxidata</i>	0	.	.	I	.	I	.	.	.	I	.
<i>Cladonia ramulosa</i>	0	I
<i>Parmelia omphalodes</i>	0	I	.
<i>Parmelia species</i>	0	.	.	.	I
<i>Peltigera aphthosa</i>	0	I	I
<i>Umbilicaria arctica</i>	0	I	.	.
<i>Vulpicidia pinastri</i>	0	.	.	I

Примечание – Синтаксоны: 1 – сообщество *Juncus trifidus-Carex rupestris*, 2 – сообщество *Lagotis uralensis-Carex rupestris*, 3 – сообщество *Lagotis uralensis-Dryas octopetala*, 4 – сообщество *Gypsophilla uralensis*, 5 – асс. *Rhodiolo-Caricetum ensifoliae*, 6 – асс. *Lagoto-Eriophoretum vaginati*, 7 – сообщество *Hieracium iremelense-Cladonia arbuscula*, 8 – сообщество *Patrinian sibirica-Cladonia arbuscula*, 9 – асс. *Anemonastro-Juncetum trifidi*, 10 – асс. *Diantho-Festucetum igoschiniae*.

Таблица 19 – Дифференциация сообществ класса *Mulgedio-Aconitetea*

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
Количество описаний	9	12	11	15	11	10
ПП древесного яруса, %	1-10	5	-	-	-	-
ПП кустарникового яруса, %	5-15	3	5	1	1	-
ПП травяного яруса, %	60	70	75	75	85	90
ПП мохово-лишайникового яруса, %	60	40	80	5-25	1-5	1-5
Д. в. сообщества <i>Vaccinium uliginosum-Rhytidium rugosum</i>						
<i>Picea obovata</i>	3	III ^{1-2a}	I	.	.	.
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	6	IV ¹⁻³
<i>Juncus trifidus</i>	6	IV ¹
<i>Rhytidium rugosum</i>	9	V ³
<i>Vaccinium uliginosum</i>	6	V ¹	.	I	I	.
<i>Juniperus sibirica</i>	4	IV ^{1-2a}	II	III	I	I
Д. в. сообщества <i>Vaccinium myrtillus-Calamagrostis arundinacea</i>						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	I	V ^{2a}	.	.	II
Д. в. асс. <i>Hylocomio-Bistortetum majoris</i>						
<i>Lagotis uralensis</i>	6	I	.	IV	.	I
<i>Saussurea x uralensis</i>	6	I	.	V	.	I
<i>Achillea millefolium</i>	6	.	I	V	.	III
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6	IV ¹	.	V	I	.
<i>Hylocomium splendens</i>	9	I	I	V ⁴	V	.
<i>Polytrichum commune</i>	9	I	I	V ^{2a}	V	I
<i>Poa pratensis</i>	6	.	.	V ¹	V	I
<i>Festuca igoschiniae</i>	6	II	I	V ^{2a}	IV	II
<i>Tephrosieris igoschiniae</i>	6	.	.	III	.	.
Д. в. асс. <i>Aconogonono alpini-Deschampsietum cespitosae</i>						
<i>Deschampsia cespitosa</i>	6	.	.	.	V ^{2a}	III
<i>Trientalis europaea</i>	6	III	IV	.	V	III
<i>Festuca rubra</i>	6	.	.	.	V	.
<i>Luzula pilosa</i>	6	I	I	.	IV	I
<i>Carex brunnescens</i>	6	I	I	.	IV	II
Д. в. асс. <i>Anemonastro-Aconogononetum alpini</i>						
<i>Rubus saxatilis</i>	6	.	I	.	.	IV
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	6	II	I	.	.	V
<i>Poa insignis</i>	6	III
Д. в. асс. <i>Cicerbito uralensis-Aconogononetum alpini</i>						
<i>Stellaria nemorum</i>	6	IV
<i>Crepis sibirica</i>	6	IV
<i>Rubus idaeus</i>	4	II	V	.	.	IV
<i>Valeriana officinalis</i>	6	III
<i>Milium effusum</i>	6	I	.	.	.	III
<i>Filipendula ulmaria</i>	6	III
<i>Cicerbita uralensis</i>	6	.	.	.	I	III
<i>Cacalia hastata</i>	6	II

Виды класса *Mulgedio-Aconitetea* и порядка *Trollio-Crepidetalia sibiricae*

<i>Anemonastrum biarmiense</i>	6	V ¹	V ⁺¹	V ⁺	II ⁺	V ⁺	I ⁺
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	6	II	V ^{2a}	.	I	V ^{2a}	V ¹
<i>Aconogonon alpinum</i>	6	III ⁺	V ⁺	.	V ^{2a}	V ⁴	V ³⁻⁵
<i>Veratrum lobelianum</i>	6	I	II	IV	V	V	IV
<i>Carex vaginata</i>	6	I	.	V	V	II	.
<i>Bistorta major</i>	6	IV	III	V	V	V	V
<i>Sanguisorba officinalis</i>	6	III	.	V	I	IV	II
<i>Solidago virgaurea</i>	6	II	V	II	V	IV	I
<i>Dianthus superbus</i>	6	.	.	III	II	II	.
<i>Campamula rotundifolia</i>	6	IV	III	V	.	II	.
<i>Alopecurus glaucus</i>	6	.	.	V	V	.	II
<i>Alchemilla species</i>	6	.	.	.	IV	III	V
<i>Geranium sylvaticum</i>	6	I	.	.	I	II	V
<i>Cirsium heterophyllum</i>	6	I	I	I	.	III	V
<i>Aconitum lycoctonum</i>	6	.	I	.	.	II	V
<i>Senecio nemorensis</i>	6	.	II	.	.	II	IV
<i>Anthriscus sylvestris</i>	6	I	I
<i>Hypericum maculatum</i>	6	II	IV
<i>Bupleurum longifolium</i>	6	I	II
<i>Ranunculus propinquus</i>	6	I	I	.	II	.	.
<i>Pleurospermum uralense</i>	6	.	.	I	.	I	.
<i>Lathyrus gmelinii</i>	6	I	I
Прочие виды							
<i>Abies sibirica</i>	3	I	I
<i>Betula czerepanovii</i>	3	I	.	.	.	I	.
<i>Betula pubescens</i>	3	I	I
<i>Betula tortuosa</i>	3	I	II
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	I	I
<i>Sorbus sibirica</i>	3	I	I	.	.	II	.
<i>Hieracium subpellucidum</i>	6	.	I
<i>Hieracium umbellatum</i>	6	II	.	.	I	I	.
<i>Gypsophila uralensis</i>	6	III	I
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	6	I	II
<i>Luzula sibirica</i>	6	.	.	I	II	.	.
<i>Maianthemum bifolium</i>	6	III	II	.	.	I	.
<i>Myosotis asiatica</i>	6	III	I
<i>Pachypleurum alpinum</i>	6	II	.	III	.	.	.
<i>Tephrosieris integrifolia</i>	6	II	II
<i>Valeriana wolgensis</i>	6	II	III	.	.	I	.
<i>Hieracium iremelense</i>	6	I	.	I	I	.	.
<i>Galium boreale</i>	6	II	I	.	.	I	I
<i>Hieracium pseudirectum</i>	6	I	I	.	.	II	.
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	6	I	I	.	.	I	.
<i>Aster alpinus</i>	6	I	II
<i>Atragene sibirica</i>	4	.	III
<i>Angelica sylvestris</i>	6	II	II

<i>Aegopodium podagraria</i>	6	II
<i>Carex ensifolia</i>	6	II
<i>Carex species</i>	6	I
<i>Cerastium krylovii</i>	6	II	.	.	II	.	I
<i>Cerastium pauciflorum</i>	6	II	I
<i>Festuca pseudovina</i>	6	.	II
<i>Salix glauca</i>	4	II
<i>Saussurea controversa</i>	6	I	II
<i>Seseli libanotis</i>	6	.	II
<i>Rhodiola rosea</i>	6	II
<i>Rumex acetosa</i>	6	I	II
<i>Omalotheca sylvatica</i>	6	II	.
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	6	I	I	.	.	.	II
<i>Bistorta vivipara</i>	6	II
<i>Agrostis gigantea</i>	6	I	.
<i>Agrostis tenuis</i>	6	I	.
<i>Alchemilla acutiloba</i>	6	I
<i>Alchemilla hyperborea</i>	6	I	.
<i>Alchemilla monticola</i>	6	I	.
<i>Alchemilla stellaris</i>	6	I	.
<i>Alopecurus pratensis</i>	6	I
<i>Anemonoides altaica</i>	6	I	.
<i>Angelica archangelica</i>	6	I
<i>Achillea nigrescens</i>	6	.	I
<i>Adenophora lilifolia</i>	6	.	I	.	.	.	I
<i>Adoxa moschatellina</i>	6	.	I
<i>Antennaria dioica</i>	6	.	I
<i>Artemisia armeniaca</i>	6	.	I
<i>Astragalus kungurensis</i>	6	I
<i>Athyrium distentifolium</i>	6	I	.
<i>Bromopsis inermis</i>	6	I
<i>Calamagrostis glomerata</i>	6	I
<i>Calamagrostis obtusata</i>	6	.	I
<i>Calamagrostis uralensis</i>	6	I
<i>Campamula glomerata</i>	6	.	I	.	.	I	I
<i>Campamula latifolia</i>	6	I
<i>Carex aterrima</i>	6	I
<i>Carex cespitosa</i>	6	.	I
<i>Carex leporina</i>	6	I	.
<i>Carex obtusata</i>	6	I
<i>Carex pilosa</i>	6	I	.
<i>Carex rupestris</i>	6	I	I
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	6	I
<i>Cirsium oleraceum</i>	6	.	I
<i>Conioselinum tataricum</i>	6	I
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	6	.	I
<i>Delphinium elatum</i>	6	I

<i>Diphasiastrum complanatum</i>	6	I
<i>Dryas octopetala</i>	6	I
<i>Dryopteris carthusiana</i>	6	.	I
<i>Dryopteris dilatata</i>	6	.	I	.	.	.	I	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	6	I	.
<i>Equisetum sylvaticum</i>	6	I
<i>Festuca ovina</i>	6	I
<i>Galeopsis speciosa</i>	6	I
<i>Heracleum sibiricum</i>	6	I
<i>Hieracium albocostatum</i>	6	.	I	.	.	.	I	.
<i>Hieracium neroikense</i>	6	.	I	.	.	.	I	I
<i>Geum rivale</i>	6	I
<i>Hylotelephium triphyllum</i>	6	I	.
<i>Juncus filiformis</i>	6	.	I	.	.	.	I	.
<i>Larix sibirica</i>	3	I
<i>Lathyrus vernus</i>	6	.	I
<i>Ligularia sibirica</i>	6	I
<i>Lilium martagon</i>	6	I
<i>Lilium pilosiusculum</i>	6	I	.
<i>Lloydia serotina</i>	6	I
<i>Populus tremula</i>	3	.	I
<i>Padus avium</i>	3	.	I
<i>Myosotis imitata</i>	6	I
<i>Oberna behen</i>	6	I
<i>Oxalis acetosella</i>	6	.	I	.	.	.	I	.
<i>Patrinia sibirica</i>	6	I
<i>Pedicularis compacta</i>	6	I	I
<i>Pedicularis oederi</i>	6	I	.	I
<i>Phalaroides arundinacea</i>	6	I
<i>Pinus sylvestris</i>	6	I
<i>Poa alpigena</i>	6	I
<i>Potentilla nivea</i>	6	I
<i>Rhinanthus vernalis</i>	6	I	.
<i>Rubus matsumuranus</i>	6	I
<i>Salix caprea</i>	6	I	.
<i>Saxifraga bronchialis</i>	6	I
<i>Schivereckia podolica</i>	6	I
<i>Silene repens</i>	6	I
<i>Solidago lapponica</i>	6	I
<i>Stellaria bungeana</i>	6	.	I	.	.	.	I	.
<i>Stellaria holostea</i>	6	I	I
<i>Succisa pratensis</i>	6	.	I
<i>Viola canina</i>	6	.	I
<i>Viola epipsila</i>	6	.	I
<i>Woodsia ilvensis</i>	6	.	I
<i>Urtica dioica</i>	6	I

Мхи

<i>Hamatocaulis vernicosus</i>	9	.	.	V	III	.	.
<i>Pleurozium schreberi</i>	9	II	I	III	I	.	.
<i>Aulacomnium palustre</i>	9	.	.	III	.	.	.
<i>Dicranum scoparium</i>	9	I	II
<i>Dicranum muehlenbeckii</i>	9	.	.	III	.	.	.
<i>Dicranum polysetum</i>	9	I
<i>Dicranum spadiceum</i>	9	.	I
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	9	.	I
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	9	.	I
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	9	.	.	I	.	.	.
<i>Polytrichum strictum</i>	9	.	.	.	I	.	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	9	I
<i>Dicranum congestum</i>	9	I	.
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	9	I
Лишайники							
<i>Cetraria islandica</i>	0	III
<i>Cladonia rangiferina</i>	0	II
<i>Cladonia stellaris</i>	0	II
<i>Flavocetraria cucullata</i>	0	II
<i>Cladonia arbuscula</i>	0	I	.	.	I	.	.
<i>Cladonia crispata</i>	0	.	.	I	.	.	.
<i>Cladonia gracilis</i>	0	.	.	I	.	.	.
<i>Peltigera aphthosa</i>	0	I	.	I	.	.	.

Примечание – Синтаксоны: 1 – сообщество *Vaccinium uliginosum-Rhytidium rugosum*, 2 – сообщество *Vaccinium myrtillus-Calamagrostis arundinacea*, 3 – асс. *Hylocomio-Bistortetum majoris*, 4 – асс. *Aconogonono alpini-Deschampsietum cespitosae*, 5 – асс. *Anemonastro-Aconogononetum alpini*, 6 – асс. *Cicerbito uralensis-Aconogononetum alpini*.

Таблица 20 – Дифференциация луговых сообществ класса *Molinio-Arrhenatheretea*

Номер синтаксона		1	2
Количество описаний		14	22
ПП травяного яруса, %		80	65
Д.в. асс. <i>Anemonastro biarmiense-Calamagrostietum arundinaceae</i>			
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	6	V	V
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	6	V ⁺¹	IV ⁺¹
<i>Adenophora lilifolia</i>	6	V	I
<i>Lathyrus gmelinii</i>	6	IV	I
<i>Pleurospermum uralense</i>	6	V	II
<i>Cerastium pauciflorum</i>	6	V	.
<i>Luzula pilosa</i>	6	IV	.
<i>Molinia caerulea</i>	6	V	.
<i>Poa sibirica</i>	6	V	.
<i>Aegopodium podagraria</i>	6	V	.
<i>Trientalis europaea</i>	6	IV	I
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6	III	I
<i>Maianthemum bifolium</i>	6	III	.
<i>Phleum phleoides</i>	6	III	I
<i>Carex montana</i>	6	I	.
Д.в. сообщества <i>Dracocephalum ruyschiana-Tephroseris integrifolia</i>			
<i>Aconogonon alpinum</i>	6	I	V
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	6	I	V
<i>Tephroseris integrifolia</i>	6	.	IV
<i>Artemisia armeniaca</i>	6	.	V
<i>Phlomooides tuberosa</i>	6	.	IV
<i>Pulsatilla patens</i>	6	I	IV
<i>Seseli libanotis</i>	6	.	IV
<i>Saussurea controversa</i>	6	.	IV
<i>Myosotis imitata</i>	6	.	III
<i>Aster alpinus</i>	6	.	III
<i>Euphorbia gmelinii</i>	6	.	III
<i>Draba sibirica</i>	6	.	III
<i>Galium verum</i>	6	.	III
<i>Filipendula vulgaris</i>	6	.	III
Д.в. подсоюза <i>Polygonenion krascheninnikovii</i> и союза <i>Polygonion krascheninnikovii</i>			
<i>Trollius europaeus</i>	6	V	I
<i>Stachys officinalis</i>	6	V	II
<i>Veronica chamaedrys</i>	6	V	II
<i>Cirsium heterophyllum</i>	6	V	I
<i>Angelica sylvestris</i>	6	V	I
<i>Bupleurum longifolium</i>	6	V	II
<i>Alchemilla species</i>	6	V	.
<i>Trifolium medium</i>	6	IV	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	6	III	.

<i>Veratrum lobelianum</i>	6	II	.
<i>Geum rivale</i>	6	II	.
Д.в. порядка <i>Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae</i> и класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>			
<i>Rubus saxatilis</i>	6	V	IV
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	6	V	V
<i>Pulmonaria mollis</i>	6	IV	II
<i>Bistorta major</i>	6	III	II
<i>Lilium martagon</i>	6	II	I
<i>Lathyrus pisiformis</i>	6	III	I
<i>Thalictrum simplex</i>	6	I	II
<i>Achillea millefolium</i>	6	IV	IV
<i>Vicia sepium</i>	6	V	.
<i>Crepis sibirica</i>	6	IV	I
<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	V	.
<i>Dactylis glomerata</i>	6	V	I
<i>Vicia cracca</i>	6	V	I
<i>Stellaria graminea</i>	6	III	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	6	III	I
<i>Phleum pratense</i>	6	II	.
Прочие виды			
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	4	V	IV
<i>Agrostis tenuis</i>	6	V	I
<i>Campanula glomerata</i>	6	V	II
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	6	V	I
<i>Galium boreale</i>	6	V	III
<i>Geranium sylvaticum</i>	6	V	II
<i>Viola collina</i>	6	IV	I
<i>Stellaria holostea</i>	6	III	IV
<i>Sanguisorba officinalis</i>	6	V	III
<i>Viola collina</i>	6	IV	I
<i>Hieracium umbellatum</i>	6	V	I
<i>Lathyrus vernus</i>	6	V	I
<i>Potentilla erecta</i>	6	V	I
<i>Viola canina</i>	6	V	II
<i>Carex pallescens</i>	6	IV	.
<i>Carex rhizina</i>	6	IV	.
<i>Digitalis grandiflora</i>	6	IV	I
<i>Fragaria vesca</i>	6	IV	I
<i>Melica nutans</i>	6	IV	.
<i>Trifolium medium</i>	6	IV	.
<i>Succisa pratensis</i>	6	IV	I
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	6	I	IV
<i>Hylotelephium triphyllum</i>	6	I	IV
<i>Primula macrocalyx</i>	6	I	IV
<i>Valeriana wolgensis</i>	6	.	IV
<i>Atragene sibirica</i>	4	I	III
<i>Origanum vulgare</i>	6	II	III

<i>Seseli krylovii</i>	6	II	II
<i>Polygonatum multiflorum</i>	6	I	III
<i>Polygonatum odoratum</i>	6	I	II
<i>Veronica spicata</i>	6	.	III
<i>Veronica spicata</i>	6	.	III
<i>Rosa glabrifolia</i>	4	.	III
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	4	.	III
<i>Betula pendula</i>	3	III	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	III	II
<i>Milium effusum</i>	6	III	I
<i>Silene nutans</i>	6	III	.
<i>Leucanthemum vulgare</i>	6	III	.
<i>Galium album</i>	6	III	.
<i>Anemone sylvestris</i>	6	III	.
<i>Aconitum lycocotnum</i>	6	III	I
<i>Carex digitata</i>	6	III	I
<i>Poa nemoralis</i>	6	III	.
<i>Solidago virgaurea</i>	6	III	I
<i>Trommsdorfia maculata</i>	6	III	I
<i>Populus tremula</i>	3	II	.
<i>Daphne mezereum</i>	4	II	.
<i>Ranunculus acris</i>	6	II	.
<i>Poa pratensis</i>	6	II	.
<i>Prunella vulgaris</i>	6	II	.
<i>Hypericum perforatum</i>	6	II	I
<i>Conioselinum tataricum</i>	6	II	.
<i>Galeopsis bifida</i>	6	II	.
<i>Luzula pallidula</i>	6	II	.
<i>Moehringia lateriflora</i>	6	II	.
<i>Taraxacum officinale</i>	6	II	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	II	I
<i>Phleum pratense</i>	6	II	.
<i>Genista tinctoria</i>	4	I	.
<i>Rubus idaeus</i>	4	I	II
<i>Adonis sibirica</i>	6	I	.
<i>Amoria montana</i>	6	I	.
<i>Angelica archangelica</i>	6	I	.
<i>Calamagrostis purpurea</i>	6	I	.
<i>Campanula bononiensis</i>	6	I	I
<i>Campanula cervicaria</i>	6	I	.
<i>Carduus crispus</i>	6	I	.
<i>Carex caucasica</i>	6	I	.
<i>Carex juncella</i>	6	I	.
<i>Carex leporina</i>	6	I	I
<i>Carex pediformis</i>	6	I	.
<i>Carex riparia</i>	6	I	.
<i>Carex vaginata</i>	6	I	.

<i>Chenopodium album</i>	6	I	.
<i>Cirsium setosum</i>	6	I	.
<i>Cirsium species</i>	6	I	.
<i>Elytrigia lolioides</i>	6	I	.
<i>Elytrigia repens</i>	6	I	I
<i>Equisetum pratense</i>	6	I	.
<i>Equisetum sylvaticum</i>	6	I	.
<i>Erigeron acris</i>	6	I	.
<i>Erysimum hieracifolium</i>	6	I	.
<i>Euphorbia subcordata</i>	6	I	.
<i>Festuca species</i>	6	I	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	6	I	.
<i>Galium uliginosum</i>	6	I	.
<i>Geum urbanum</i>	6	I	.
<i>Glechoma hederacea</i>	6	I	.
<i>Hedysarum alpinum</i>	6	I	.
<i>Heracleum sibiricum</i>	6	I	I
<i>Hieracium pseudirectum</i>	6	I	.
<i>Hieracium species</i>	6	I	.
<i>Hypericum maculatum</i>	6	I	.
<i>Juncus species</i>	6	I	.
<i>Lactuca tatarica</i>	6	I	.
<i>Melampyrum pratense</i>	6	I	.
<i>Oberna behen</i>	6	I	.
<i>Omalotheca sylvatica</i>	6	I	.
<i>Plantago major</i>	6	I	.
<i>Plantago media</i>	6	I	.
<i>Poa species</i>	6	I	.
<i>Ranunculus monophyllus</i>	6	I	.
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	6	I	I
<i>Ranunculus propinquus</i>	6	I	.
<i>Ranunculus repens</i>	6	I	.
<i>Rhinanthus vernalis</i>	6	I	I
<i>Serratula coronata</i>	6	I	I
<i>Stachys recta</i>	6	I	.
<i>Stellaria fennica</i>	6	I	.
<i>Taraxacum species</i>	6	I	.
<i>Thalictrum minus</i>	6	I	I
<i>Tussilago farfara</i>	6	I	.
<i>Urtica dioica</i>	6	I	I
<i>Verbascum lychnitis</i>	6	I	.
<i>Verbascum nigrum</i>	6	I	.
<i>Vicia sylvatica</i>	6	I	.
<i>Viola hirta</i>	6	I	.
<i>Viola mirabilis</i>	6	I	.
<i>Rumex acetosa</i>	6	.	II
<i>Rosa majalis</i>	4	.	II

<i>Sedum hybridum</i>	6	.	II
<i>Lonicera xylosteum</i>	4	.	I
<i>Rhamnus cathartica</i>	4	.	I
<i>Spiraea crenata</i>	4	.	I
<i>Campanula rotundifolia</i>	6	.	II
<i>Aconitum nemorosum</i>	6	.	I
<i>Scutellaria supina</i>	6	.	I
<i>Agrostis gigantea</i>	6	.	I
<i>Androsace septentrionalis</i>	6	.	II
<i>Antennaria dioica</i>	6	.	I
<i>Anthriscus sylvestris</i>	6	.	I
<i>Astragalus danicus</i>	6	.	I
<i>Carex caryophyllea</i>	6	.	I
<i>Carex pilosa</i>	6	.	I
<i>Dianthus superbus</i>	6	.	I
<i>Carlina biebersteinii</i>	6	.	I
<i>Centaurea pseudophrygia</i>	6	.	I
<i>Centaurea sibirica</i>	6	.	I
<i>Crepis praemorsa</i>	6	.	I
<i>Dianthus versicolor</i>	6	.	I
<i>Festuca ovina</i>	6	.	I
<i>Festuca pratensis</i>	6	.	I
<i>Festuca rupicola</i>	6	.	II
<i>Fragaria viridis</i>	6	.	II
<i>Gymnadenia conopsea</i>	6	.	I
<i>Hieracium albocostatum</i>	6	.	II
<i>Inula aspera</i>	6	.	I
<i>Inula hirta</i>	6	.	I
<i>Inula salicina</i>	6	.	I
<i>Lilium pilosiusculum</i>	6	.	I
<i>Linaria vulgaris</i>	6	.	I
<i>Minuartia helmii</i>	6	.	I
<i>Myosotis popovii</i>	6	.	I
<i>Orobanche bartlingii</i>	6	.	I
<i>Pedicularis compacta</i>	6	.	I
<i>Pedicularis sibirica</i>	6	.	II
<i>Pulsatilla flavescens</i>	6	.	I
<i>Ranunculus auricomus</i>	6	.	I
<i>Rhinanthus minor</i>	6	.	I
<i>Serratula gmelinii</i>	6	.	I
<i>Silene repens</i>	6	.	I
<i>Steris viscaria</i>	6	.	I
<i>Thalictrum flavum</i>	6	.	II
<i>Thalictrum foetidum</i>	6	.	I
<i>Thymus talijevii</i>	6	.	I
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	6	.	I
<i>Woodsia ilvensis</i>	6	.	I

<i>Verbascum nigrum</i>	6	I	.
<i>Vicia sylvatica</i>	6	I	.
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	6	.	I
<i>Viola hirta</i>	6	I	.
<i>Viola mirabilis</i>	6	I	.
<i>Woodsia ilvensis</i>	6	.	I

Примечание – Синтаксоны: 1 – асс. *Anemonastro biarmiensis-Calamagrostietum arundinaceae*, 2 – сообщество *Dracosephalum ruyschiana-Tephrosieris integrifolia*.

Таблица 21 – Дифференциация лесных сообществ Южного Урала с участием *Anemonastrum biarmense*

Номер синтаксона		4	2	3	1	5	6	7	8	9
Количество описаний		16	22	16	13	17	16	22	24	16
ПП древесного яруса, %		80	75	70	60	60	50	60	60	75
ПП травяного яруса, %		30	60	60	65	50	55	60	55	75
ПП мохового яруса, %		90	80	70	80	0	10	10	10	20
Древесный ярус										
<i>Pinus sylvestris</i>	1	III	I	.	V	.	IV	IV	IV	.
<i>Picea obovata</i>	1	V	IV	V
<i>Betula pubescens</i>	1	V	V	V	IV	II	I	.	III	III
<i>Abies sibirica</i>	1	V	II	I	I
<i>Betula pendula</i>	1	I	.	.	II	V	IV	IV	III	.
<i>Larix sibirica</i>	1	II	.	.	I	IV	I	V	.	V
<i>Populus tremula</i>	1	I	.	II	.
Д. в. асс. <i>Linnaeo borealis-Piceetum abietis</i>										
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	V	V	V	V	.	.	II	II	I
<i>Linnaea borealis</i>	6	V	I	II	II
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6	.	I	II	V	.	.	.	II	.
Д. в. асс. <i>Bistorta majoris-Piceetum obovatae</i> и субасс. <i>B. m.-P. o. aconogonietosum alpini</i> , субасс. <i>B. m.-P. o. dianthetosum superbutis</i>										
<i>Bistorta major</i>	6	.	V	V	II	V	I	V	III	III
<i>Aconogonon alpinum</i>	6	III	V	V	.	IV	I	IV	I	IV
<i>Hieracium albocostatum</i>	6	IV	V	V	II	II	I	II	III	V
<i>Hypericum maculatum</i>	6	II	IV	III	I	I	II	.	II	III
<i>Milium effusum</i>	6	.	III	II	I	I	I	.	III	V
<i>Dryopteris carthusiana</i>	6	I	II	II	I	.	.	.	I	.
<i>Festuca austrouralensis</i>	6	.	III	III
<i>Carex brunnescens</i>	6	.	III	II
<i>Dryopteris expansa</i>	6	III	III	III	IV
<i>Dryopteris filix-mas</i>	6	.	III	III	.	.	II	.	I	IV
<i>Huperzia selago</i>	6	II	III	I
<i>Myosotis sylvatica</i>	6	.	III	IV	.	I	.	III	I	V
<i>Hylocomiastrum umbratum</i>	9	II	III	II	I
Д.в. субасс. <i>B. m.-P. o dianthetosum superbutis</i>										
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	6	.	II	IV	V	V	IV	V	IV	I
<i>Hieracium umbellatum</i>	6	.	I	IV	V	V	III	IV	V	.
<i>Lilium martagon</i>	6	.	I	IV	III	V	III	IV	II	I
<i>Dianthus superbus</i>	6	.	I	IV
<i>Achillea nigrescens</i>	6	.	.	II
<i>Juniperus sibirica</i>	4	.	I	II
<i>Poa insignis</i>	6	.	I	IV	I
<i>Hieracium subpellucidum</i>	6	I	I	IV	I
Д.в. асс. <i>Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris</i> и субасс. <i>P.u.-P.s. digitaletosum grandiflorae</i>										
<i>Pleurospermum uralense</i>	6	.	I	III	V	IV	.	III	IV	I
<i>Angelica sylvestris</i>	6	I	I	IV	V	.	I	.	IV	IV

<i>Succisa pratensis</i>	6	II	I	.	V	.	II	.	IV	.
<i>Geranium sylvaticum</i>	6	I	III	III	V	II	IV	III	V	V
<i>Pulmonaria mollis</i>	6	.	I	I	IV	IV	V	.	V	IV
<i>Pyrola minor</i>	6	II	I	I	IV	.	.	.	II	V
<i>Atragene sibirica</i>	4	III	I	IV	V	III	I	IV	IV	IV
<i>Aconitum lycoctonum</i>	6	I	II	III	III	II	I	II	IV	V
<i>Platanthera bifolia</i>	6	.	.	.	IV	.	I	.	I	.

Д.в. acc. *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae* и субасс. *S.g.-B.p. saussureetosum controversae*

<i>Aconitum nemorosum</i>	6	.	.	.	I	IV	III	.	.	.
<i>Artemisia armeniaca</i>	6	.	.	.	I	V	I	IV	.	.
<i>Serratula gmelinii</i>	6	V
<i>Hylotelephium triphyllum</i>	6	.	I	.	.	V	.	.	I	.
<i>Saussurea controversa</i>	6	.	.	II	II	V	II	V	I	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	6	.	.	.	I	IV	.	.	I	II
<i>Festuca pseudovina</i>	6	.	.	.	I	III	I	II	.	.
<i>Artemisia sericea</i>	6	III	.	II	.	.
<i>Fragaria viridis</i>	6	III	III	.	.	.
<i>Iris sibirica</i>	6	II
<i>Alopecurus pratensis</i>	6	III
<i>Sedum hybridum</i>	6	II	I	IV	.	.
<i>Trollius europaeus</i>	6	.	I	.	IV	IV	.	III	V	I
<i>Valeriana rossica</i>	6	IV
<i>Valeriana wolgensis</i>	6	.	II	IV	.	II	.	.	I	IV

Д.в. acc. *Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris* и субасс. *P.c.-P.s. typicum*

<i>Pyrethrum corymbosum</i>	6	II	V	.	.	.
<i>Aegopodium podagraria</i>	6	I	I	.	II	II	IV	.	V	V
<i>Carex montana</i>	6	.	I	.	I	.	V	.	I	.
<i>Rosa glabrifolia</i>	4	.	.	.	II	.	IV	.	.	.
<i>Adonis vernalis</i>	6	III	.	.	.
<i>Digitalis grandiflora</i>	6	II	I	I	IV	.	V	II	IV	I
<i>Bupleurum longifolium</i>	6	.	.	II	II	I	II	IV	V	II
<i>Campanula persicifolia</i>	6	.	.	.	I	II	III	.	.	.
<i>Dactylis glomerata</i>	6	.	.	.	II	II	III	.	IV	II

Д.в. acc. *Anemonastro biarmiense-Laricetum sukaczewii*

<i>Anemonastrum biarmiense</i>	6	II	V	V	V	I	II	V	IV	I
<i>Trommsdorffia maculata</i>	6	.	.	.	IV	.	I	III	III	.
<i>Carex rhizina</i>	6	.	.	.	IV	III	III	V	II	.
<i>Larix sibirica</i>	2	III	I	V	I	III
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	4	.	.	.	I	IV	II	IV	.	.
<i>Seseli krylovii</i>	6	.	.	.	I	I	.	V	I	.
<i>Aster alpinus</i>	6	I	.	IV	.	.
<i>Viola rupestris</i>	6	I	IV	.	.
<i>Larix sibirica</i>	3	.	.	.	I	II	.	V	I	.
<i>Campanula rotundifolia</i>	6	.	I	II	.	.	II	IV	.	.
<i>Aconitum anthora</i>	6	III	.	.
<i>Festuca rubra</i>	6	.	I	.	I	.	II	III	.	.
<i>Viola montana</i>	6	III	.	.

<i>Valeriana dubia</i>	6	III	.	.
Д.в. асс. <i>Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris</i> и субасс. <i>B.l.-P.s. typicum</i>										
<i>Crepis sibirica</i>	6	.	.	II	I	II	.	.	III	IV
<i>Lathyrus gmelinii</i>	6	.	.	I	II	II	I	III	III	IV
<i>Potentilla erecta</i>	6	I	.	.	IV	.	I	.	III	.
<i>Adonis sibirica</i>	6	.	.	.	I	.	.	.	III	.
<i>Melampyrum pratense</i>	6	.	I	II	IV	.	.	.	II	.
<i>Ranunculus acris</i>	6	.	.	.	I	.	.	.	III	.
<i>Padus avium</i>	3	.	.	.	II	.	III	.	III	I
<i>Ranunculus auricomus</i>	6	.	.	I	.	II	I	II	II	.
Д. в. асс. <i>Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae</i> и субасс. <i>C.p.-P.o. pulmonarietosum molli</i>										
<i>Cerastium pauciflorum</i>	6	III	III	V	III	.	I	IV	IV	IV
<i>Actaea spicata</i>	6	I	III
<i>Athyrium filix-femina</i>	6	I	III	I	III
<i>Crepis paludosa</i>	6	I	III
<i>Ranunculus subborealis</i>	6	III
<i>Senecio nemorensis</i>	6	.	IV	II	I	III
Виды класса <i>Vaccinio-Piceetea</i> , порядка <i>Piceetalia excelsae</i> и союза <i>Piceion excelsae</i>										
<i>Maianthemum bifolium</i>	6	V	V	V	V	.	I	II	V	III
<i>Luzula pilosa</i>	6	V	V	V	V	I	II	IV	IV	III
<i>Abies sibirica</i>	3	II	IV	III	II	.	.	.	II	V
<i>Abies sibirica</i>	2	V	III	I	II	V
<i>Picea obovata</i>	3	II	IV	IV	V	.	II	II	II	II
<i>Picea obovata</i>	2	V	IV	II	I	.	II	II	II	V
<i>Sorbus sibirica</i>	3	.	II	IV	.	.	I	.	II	III
<i>Oxalis acetosella</i>	6	IV	IV	IV	I	.	.	.	I	V
<i>Trientalis europaea</i>	6	V	V	V	V	I	.	II	IV	IV
<i>Cirsium heterophyllum</i>	6	II	II	III	II	.	.	II	III	III
<i>Veratrum lobelianum</i>	6	.	III	IV	I	.	.	II	II	IV
<i>Dicranum polysetum</i>	9	III	II	V	II	.	II	.	I	I
<i>Dicranum scoparium</i>	9	V	V	V	II	.	II	III	II	V
<i>Hylocomium splendens</i>	9	V	II	V	V	.	III	II	III	I
<i>Pleurozium schreberi</i>	9	V	IV	V	V	.	III	II	IV	III
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	9	V	III	IV	V	.	I	.	II	III
<i>Betula pubescens</i>	3	I	III	III	IV	I	II	.	II	I
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	9	.	I	III	IV	I	IV	II	III	II
<i>Sorbus sibirica</i>	2	.	.	III	II
<i>Orthilia secunda</i>	6	I	.	.	IV	.	III	.	II	I
<i>Lycopodium annotinum</i>	6	IV	I	I	IV	.	.	.	I	.
<i>Goodyera repens</i>	6	I	.	.	II	.	.	.	I	I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	6	II	I	.	.	.	I	.	.	I
<i>Lycopodium clavatum</i>	6	I
<i>Phegopteris connectilis</i>	6	I	I	I
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	9	I	I	I	I	II
<i>Circaea alpina</i>	6	II

Виды класса *Brachypodio-Betuletea* порядка *Chamaecytiso-Pinetalia*, союза *Veronico-Pinion* и союза *Trollio-Pinion*

<i>Calamagrostis arundinacea</i>	6	V	V	V	V	V	V	V	V	V
<i>Adenophora lilifolia</i>	6	I	I	V	III	V	III	III	V	II
<i>Fragaria vesca</i>	6	II	I	I	III	III	IV	III	IV	II
<i>Galium boreale</i>	6	.	II	IV	V	V	V	V	V	I
<i>Rubus saxatilis</i>	6	III	IV	V	V	V	V	IV	V	IV
<i>Solidago virgaurea</i>	6	V	V	V	V	IV	IV	IV	V	IV
<i>Campanula glomerata</i>	6	.	.	III	III	V	I	IV	III	III
<i>Betula pendula</i>	2	I	.	.	III	IV	V	IV	II	.
<i>Betula pendula</i>	3	I	.	.	III	IV	I	IV	II	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	II	I	.	V	III	V	III	V	III
<i>Pinus sylvestris</i>	2	.	.	.	V	I	III	IV	II	.
<i>Pinus sylvestris</i>	3	.	.	.	V	.	IV	II	III	.
<i>Viola collina</i>	6	.	I	.	II	II	V	II	III	.
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	4	.	I	I	V	III	V	V	V	.
<i>Lathyrus pisiformis</i>	6	.	.	.	II	V	V	III	III	.
<i>Poa sibirica</i>	6	.	.	.	II	II	.	IV	I	.
<i>Seseli libanotis</i>	6	.	.	.	II	V	V	.	II	.
<i>Heracleum sibiricum</i>	6	.	.	.	I	III	III	.	II	.
<i>Primula macrocalyx</i>	6	.	.	.	II	V	V	II	III	I
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	6	I	.	I	.	II	III	II	I	.
<i>Stachys officinalis</i>	6	.	.	.	III	I	V	.	IV	.
<i>Thalictrum minus</i>	6	.	.	.	I	IV	V	III	II	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	6	I	I	.	IV	.	III	.	V	.
<i>Vicia cracca</i>	6	.	.	.	II	IV	I	.	II	.
<i>Vicia sepium</i>	6	.	.	.	II	III	III	.	V	I
<i>Viola canina</i>	6	I	I	II	IV	I	III	II	V	I
<i>Viola hirta</i>	6	.	.	.	II	II	IV	.	II	.
<i>Carex digitata</i>	6	III	.	.	I	.	II	III	III	I
<i>Moehringia lateriflora</i>	6	.	.	.	II	.	.	II	II	.
<i>Populus tremula</i>	3	.	.	.	I	II	III	.	II	I
<i>Achillea millefolium</i>	6	.	.	I	I	IV	IV	IV	II	.
<i>Pulsatilla patens</i>	6	.	.	.	III	II	II	III	I	.
<i>Rosa majalis</i>	4	.	.	.	I	IV	I	.	I	.
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	6	III	III	II	I	.
<i>Euphorbia subcordata</i>	6	.	.	.	I	II	IV	II	II	.
<i>Silene nutans</i>	6	.	I	.	II	III	III	III	II	.
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	6	.	I	II	II	IV	V	III	I	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	6	.	.	.	I	III	V	.	I	.
<i>Galium tinctorium</i>	6	II	IV	II	.	.
<i>Origanum vulgare</i>	6	.	.	.	I	II	V	.	I	.
<i>Phlomis tuberosa</i>	6	.	.	.	I	II	IV	.	I	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	6	.	.	.	III	IV	V	II	II	.
<i>Populus tremula</i>	2	.	I	.	.	II	.	.	I	.
<i>Myosotis popovii</i>	6	III	.	II	.	.
Виды класса <i>Carpino-Fagetea</i>										
<i>Lathyrus vernus</i>	6	I	III	I	V	II	V	IV	V	V
<i>Melica nutans</i>	6	V	III	II	IV	IV	III	.	IV	IV

<i>Stellaria holostea</i>	6	III	III	III	IV	I	II	IV	IV	IV
<i>Poa nemoralis</i>	6	I	II	I	I	IV	II	III	II	I
<i>Cacalia hastata</i>	6	.	II	I	.	I	.	.	.	V
<i>Daphne mezereum</i>	4	I	I	II	I	.	.	II	II	I
<i>Viola mirabilis</i>	6	.	.	.	II	IV	IV	II	IV	III
<i>Campamula latifolia</i>	6	I	II
<i>Paris quadrifolia</i>	6	.	I	I	III
<i>Stellaria bungeana</i>	6	.	I	I	IV
<i>Cicerbita uralensis</i>	6	III
<i>Viburnum opulus</i>	3	II	.	.	.
<i>Vicia sylvatica</i>	6	.	.	.	I	.	.	.	II	.
<i>Glechoma hederacea</i>	6	II	.	.	.
<i>Stachys sylvatica</i>	6	.	II	I
<i>Stellaria nemorum</i>	6	.	II
Прочие виды										
<i>Sanguisorba officinalis</i>	6	II	II	IV	V	V	V	V	V	I
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	II	III	.	V	IV	III	IV	II	II
<i>Rubus idaeus</i>	4	V	V	I	.	II	I	.	I	V
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	6	.	III	III	.	II	I	.	II	III
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	IV	I	II	.	I
<i>Inula hirta</i>	6	II	I	.	I	.
<i>Astragalus danicus</i>	6	.	.	.	I	II	II	.	.	.
<i>Calamagrostis obtusata</i>	6	.	I	II	I	II
<i>Calamagrostis purpurea</i>	6	.	I	I	I	.
<i>Campamula bononiensis</i>	6	III	.	.	.
<i>Carex pilosa</i>	6	II	II	I
<i>Carex vaginata</i>	6	.	I	II	.	.	.	III	I	.
<i>Elytrigia repens</i>	6	.	.	.	I	II	I	.	.	.
<i>Galatella biflora</i>	6	II
<i>Galium verum</i>	6	.	.	.	I	I	II	.	.	.
<i>Geranium sanguineum</i>	6	II	.	.	.
<i>Hieracium virosum</i>	6	II
<i>Poa pratensis</i>	6	.	I	.	.	III	II	.	I	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	6	III	.	I	.
<i>Serratula coronata</i>	6	II
<i>Taraxacum officinale</i>	6	.	.	.	I	I	II	.	.	.
<i>Tephrosieris integrifolia</i>	6	II	I	III	.	.
<i>Thalictrum flavum</i>	6	II	I	.	II	.
<i>Thalictrum foetidum</i>	6	II	.	.
<i>Tragopogon orientalis</i>	6	I	.
<i>Trifolium medium</i>	6	.	.	.	I	I	III	.	I	.
<i>Trifolium pratense</i>	6	I	.	I	.
<i>Equisetum sylvaticum</i>	6	I	I	I	I
<i>Urtica dioica</i>	6	.	.	.	I	.	II	.	I	I
<i>Veronica spicata</i>	6	II	II	III	.	.
<i>Ranunculus monophyllus</i>	6	.	.	.	I	.	.	II	II	.
<i>Rosa acicularis</i>	4	II	I	.

<i>Conioselinum tataricum</i>	6	.	.	I	I	II	.	.	II	I
<i>Alchemilla species</i>	6	.	I	.	I	.	.	II	I	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	6	.	.	.	I	.	.	.	I	.
<i>Epipactis helleborine</i>	6	I	.	.	I	.
<i>Geum urbanum</i>	6	I	.	I	.
<i>Geum rivale</i>	6	I	I
<i>Epilobium montanum</i>	6	II
<i>Tilia cordata</i>	2	I	.
<i>Tilia cordata</i>	3	I	.
<i>Crataegus sanguinea</i>	3	I	.	.	.
<i>Padus avium</i>	2	I	.	.	.
<i>Salix bebbiana</i>	3	I
<i>Salix caprea</i>	3	.	.	I	I	I	I	II	I	I
<i>Salix caprea</i>	2	.	I	I	.	.	.	II	I	.
<i>Stellaria graminea</i>	6	.	.	.	I	.	I	.	I	.
<i>Caragana frutex</i>	4	I	.	.	.
<i>Genista tinctoria</i>	4	.	.	.	I
<i>Juniperus communis</i>	4	.	.	.	I	.	I	.	.	.
<i>Juniperus sabina</i>	4	I
<i>Lonicera altaica</i>	4	I
<i>Lonicera xylosteum</i>	4	I	.	.	I
<i>Padus avium</i>	4	.	I
<i>Rhamnus cathartica</i>	4	I	.	.	.
<i>Ribes hispidulum</i>	4	I	.
<i>Adoxa moschatellina</i>	6	.	I	I	.
<i>Agrimonia asiatica</i>	6	II	.	.	.
<i>Agrimonia pilosa</i>	6	I	.
<i>Agrostis tenuis</i>	6	I	I	.	II	.	.	.	I	.
<i>Alchemilla confertula</i>	6	I
<i>Alchemilla hirsuticaulis</i>	6	I
<i>Alchemilla monticola</i>	6	II	.	.
<i>Alchemilla vulgaris</i>	6	II	I	.	I	.
<i>Alopecurus glaucus</i>	6	I	.
<i>Amoria montana</i>	6	I
<i>Amoria repens</i>	6	.	.	.	I	.	I	.	.	.
<i>Anemone sylvestris</i>	6	I
<i>Antennaria dioica</i>	6	.	.	.	III	I	II	II	I	.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	6	.	.	.	I
<i>Anthriscus sylvestris</i>	6	I	I
<i>Arabis glabra</i>	6	I	.	.	.
<i>Artemisia latifolia</i>	6	I	.	.	.
<i>Artemisia marschalliana</i>	6	I
<i>Artemisia pontica</i>	6	I
<i>Asarum europaeum</i>	6	.	I
<i>Aulacospermum multifidum</i>	6	I
<i>Bromopsis inermis</i>	6	I	.	.	.
<i>Bunias orientalis</i>	6	I	.	.	.

Viola selkirkii

6 |

I

Примечание – Синтаксоны: 1 – асс. *Linnaeo borealis-Piceetum abietis*, 2-3 – асс. *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* (2 – субасс. *B.m.-P.o. aconogonietosum alpini*, 3 – субасс. *B.m.-P.o. dianthetosum superbutis*), 4 – субасс. *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris digitaletosum grandiflorae*, 5 – субасс. *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae saussureetosum controversae*, 5 – субасс. *Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris typicum*, 6 – асс. *Anemonastro biarmiensis-Laricetum sukaczewii*, 7 – субасс. *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris typicum*, 8 – субасс. *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae pulmonarietosum molli*.

ПРИЛОЖЕНИЕ В
(обязательное)



Рисунок 24 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на вершине г. Большой Шатак, хр. Баштау
(Класс *Caricetea Curvulae*, союз *Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae*)



Рисунок 25 – Ценопопуляция *A. biarmiensis* на г. Арвяк-рязь, хр. Уралтау (Класс *Molinio-Arrhenatheretea*, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 26 – Ценопопуляция *A. biarmiensis* на хр. Северный Крака на стадии плодоношения (Класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*, союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*)



Рисунок 27 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Золотые шишки
(Класс Molinio-Arrhenatheretea, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 28 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Ялангас
(Класс Molinio-Arrhenatheretea, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 29 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на г. Дунан-сунган, хр. Юша (Класс *Molinio-Arrhenatheretea*, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 30 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на г. Дунан-сунган с-в, хр. Юша (Класс *Molinio-Arrhenatheretea*, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 31 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Юша
(Класс *Molinio-Arrhenatheretea*, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 32 – Ценопопуляция *A. biarmiense* в урочище Василевские поляны, хр. Юша (Класс *Molinio-Arrhenatheretea*, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 33 – Ценопопуляция *A. biarmiensis* на хр. Белятур
(Класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*, союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*)



Рисунок 34 – Ценопопуляция *A. biarmiensis* на хр. Нараташ (класс *Mulgedio-Aconitetea*)



Рисунок 35 – Ценопопуляция *A. biarmense* в урочище Казабиль, хр. Нары (**Класс Mulgedio-Aconitetea**)



Рисунок 36 – Ценопопуляция *A. biarmense* на г. Именинная (1333,6), хр. Машак (**Класс Caricetea Curvulae, союз Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae**)



Рисунок 37 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на г. Условно Угловая (1333,6), хр. Машак на стадии плодоношения (**Класс *Loiseleurio-Vaccinietea*, союз *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion***)



Рисунок 38 – Ценопопуляция *A. biarmiense* в парковом ельнике одной из седловин на хр. Машак в фазе плодоношения (**Класс *Vaccinio-Piceetea*, союз *Piceion excelsae***)



Рисунок 39 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на склоне (плече) г. Медвежья, хр. Машак (Класс *Caricetea Curvulae*, союз *Anemonastro-Festucion ovinae*)



Рисунок 40 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на г. Медвежья, хр. Машак на стадии плодоношения (Класс *Caricetea Curvulae*, союз *Anemonastro-Festucion ovinae*)



Рисунок 41 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на г. Б. Шелом, хр. Зигальга
(Класс *Loiseleurio-Vaccinietea*, союз *Juniperion nanae*)



Рисунок 41 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на г. Б. Ирмель
(Класс *Caricetea Curvulae*, союз *Anemonastro-Festucion ovinae*)



Рисунок 43 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Б. Нургуш 2
(Класс *Caricetea Curvulae*, союз *Anemonastro-Festucion ovinae*)



Рисунок 44 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на вершине хр. Б. Нургуш
(Класс *Caricetea Curvulae*, союз *Anemonastro-Festucion ovinae*)



Рисунок 45 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Москаль в стадии плодоношения (Класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*, союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*)

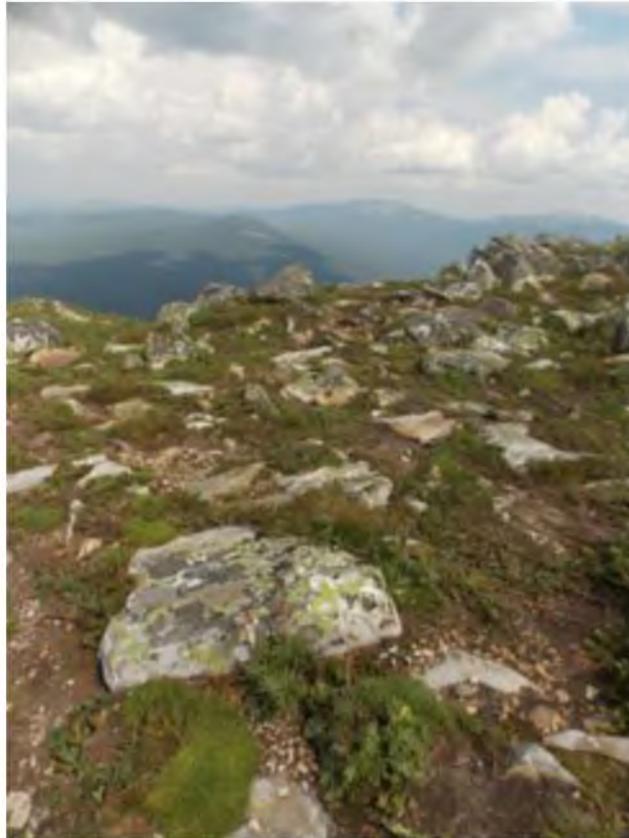


Рисунок 46 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на г. Уван в стадии плодоношения (Класс *Caricetea Curvulae*, союз *Anemonastro-Festucion ovinae*)



Рисунок 47 – Ценопопуляция *A. biarmense* на хр. Зюраткуль
(Класс *Loiseleurio-Vaccinietea*, союз *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion*)



Рисунок 48 – Ценопопуляция *A. biarmense* у КИП «Магнитка»

(Класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*, союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*)



Рисунок 49 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Назминский, урочище Черная скала
(Класс *Molinio-Arrhenatheretea*, союз *Polygonion krascheninnikovii*)



Рисунок 50 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Б. Таганай, урочище Гремучий ключ
(Класс *Asaro europaei-Abietetea sibiricae*, союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*)



Рисунок 51 – Ценопопуляция *A. biarmiense* на хр. Б. Таганай, г. Круглица (Класс **Loiseleurio-Vaccinietea**, союз *Juniperion nanae*)