

УДК 574.34; 582.929.4

DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-274-288

ОРГАНИЗАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *SALVIA VERTICILLATA* L. В РЕСПУБЛИКЕ МАРИЙ ЭЛ С ПОЗИЦИЙ ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПОДХОДА

© 2025 Г.О. Османова^{1*}, Л.А. Животовский²

¹Марийский государственный университет

ул. Осипенко, 60, г. Йошкар-Ола, 424002, Россия

²Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН,

ул. Губкина, 3, г. Москва, 117971, Россия

*e-mail: gyosmanova@yandex.ru

Аннотация. Изучена онтогенетическая структура 10 ценопопуляций (ЦП) *Salvia verticillata*, произрастающих в Республике Марий Эл (РМЭ). Состояние ЦП *S. verticillata* неоднозначно. ЦП 1–5 нормальные, полночленные (кроме ЦП 2). Значительная доля участия в ЦП 1–5 особей прегенеративного и генеративного периодов свидетельствует о высокой семенной продуктивности *S. verticillata* и способности ЦП к самоподдержанию, и устойчивому развитию, но сильная антропогенная и зоогенная нагрузки (ЦП 6–10) могут стать губительными для численности этого вида. *S. verticillata* проявляет мезобионтность по всем климатическим и почвенным факторам ($It_{\text{клим.}} = 0.55$; $It_{\text{Лс}} = 0.56$; $It_{\text{почв.}} = 0.53$) и не выходит за рамки фундаментальной экологической ниши, но на территории республики *S. verticillata* не может реализовать все возможные потенции, находясь в узких диапазонах экологических параметров. Выделение экогеографических единиц (ЭГЕ) и экогеографических агрегаций (ЭГА) основано на анализе тематических географических карт (почв, рельефа) и данных фитоиндикационной оценки экотопов, полученных с помощью экологических шкал Д.Н. Цыганова. ЦП *S. verticillata*, расположенные территориально близко друг к другу и находящиеся в сходных почвенных и иных условиях, объединили в ЭГЕ, а их, согласно тем же принципам – в ЭГА. Установлена схожесть изученных ЦП *S. verticillata*: в Новоторъяльском районе РМЭ выделили 2 ЭГЕ, которые объединили в одну ЭГА, в Мари-Турекском – 3 ЭГЕ и 2 ЭГА. Данные проведенной работы позволяют выявить границы будущих природоохранных территорий.

Ключевые слова: *Salvia verticillata* L., редкий вид, Республика Марий Эл, фитоиндикация, экологические шкалы, ценопопуляция, онтогенетическая структура, экогеографическая единица, экогеографическая агрегация, особо охраняемые природные территории

Поступила в редакцию: 14.07.2025. **Принято к публикации:** 30.08.2025.

Для цитирования: Османова Г.О., Животовский Л.А. 2025. Организация ценопопуляций *Salvia verticillata* L. в Республике Марий Эл с позиций экогеографического подхода. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(3): 274–288. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-274-288

ВВЕДЕНИЕ

Сегодня губительные для большинства видов изменения среды во многом обусловлены хозяйственной деятельностью человека (распашка земель, выпас скота, осушение болот, ведение строительных работ, интродукция видов и др.), а также браконьерством и бесконтрольным использованием ресурсных видов. Некоторые популяции, находящиеся на краю ареала и имеющие пониженные адаптационные возможности, гибнут, будучи не в состоянии приспособиться к меняющимся условиям среды и не выдержав конкуренции со стороны других видов. Поэтому важно найти подходы к районированию популяций (Zhivotovskiy, Osmanova, 2020).

Границы популяций определяются двумя основными факторами: условиями среды и пределами генных потоков. Природная популяция (многие поколения, обитающие в одном месте), адаптируется к его условиям и благодаря внутренним генным потокам формирует свои

уникальные особенности, общие для особей этой популяции. Условия среды – главный, определяющий фактор в жизни популяции. Ее фенотипический облик и генетический профиль – эволюционные производные этих условий. Изменение среды обитания – важнейшая причина исчезновения популяций и видов.

Ранее (Zhivotovsky, 2016, 2017; Zhivotovsky, Osmanova, 2018, 2019; Osmanova et al., 2019) было предложено использовать в целях управления природными биологическими ресурсами (промысла, воспроизводства, охраны) экогеографические единицы (ЭГЕ), каждая из которых представляет собой природное тело, скомпонованное из эколого-географических характеристик ареала и эколого-биологических признаков исследуемых популяций.

Шалфей мутноватый (*Salvia verticillata* L.) – евро-западносибирско-древне-средиземноморский степной вид (Abramov, 2000). С 2013 г. *S. verticillata* включен в Красную книгу РМЭ (Red..., 2013) со статусом 3 (редкий вид), в Красные Книги Пензенской, Калужской и Кировской областей (Red..., 2013, 2014, 2015). В России *S. verticillata* распространен в большей части на Кавказе и Алтае, в нечерноземных областях как заносное, встречается на обнажениях известняков и мергелей, по обочинам железных дорог (Gubanov et al., 2004). В Республике Марий Эл *S. verticillata* произрастает в Волжском, Мари-Турекском, Моркинском и Новоторьяльском районах (Red..., 2023). Большинство местообитаний *S. verticillata* не входят в особо охраняемые природные территории (ООПТ), исключением являются ЦП Волжского района, находящиеся в национальном парке «Марий Чодра» (рис. 1).



Рис. 1. Карта природоохранных территорий Республики Марий Эл (места произрастания *S. verticillata* отмечены красными кружками) (Ekologo-geograficheskii atlas)

Fig. 1. Map of protected areas of the Mari El Republic (*S. verticillata* habitats are marked with red circles) (Ekologo-geograficheskii atlas)

Поэтому возникла проблема сохранения ЦП данного вида на территории Новоторьяльского, Моркинского и Мари-Турекского районов. Мониторинг объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Республики Марий Эл (Red book, 2013, 2023) показал, что в местообитаниях *S. verticillata* в Новоторьяльском и Мари-Турекском районах происходит периодический выпас скота, что без сомнений, ставит под угрозу способность ЦП к самоподдержанию и восстановлению. Все это требует принятия мер по сохранению данного вида.

Цель работы – изучить онтогенетическую структуру ЦП *S. verticillata* с позиций экогеографического подхода и охарактеризовать его местообитания фитоиндикационным методом.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Шалфей мутовчатый – многолетнее травянистое растение семейства *Lamiaceae* (Gybanov et al., 2004). Жизненная форма *S. verticillata* разными авторами трактуется неоднозначно. И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1964) определяет *S. verticillata* как длиннокорневищный травянистый поликарпик. Е.М. Олейникова (Oleynikova, 2012) и Н.П. Мехтиева с соавторами (Mehtieva et al., 2016) описали этот вид как стержнекорневое растение. Анализ литературных источников позволяет заключить, что данный вид проявляет морфологическую пластичность подземных органов в зависимости от типа почвы и её физико-химических свойств – гранулометрического состава, плотности, влажности и т.д. Следует отметить, что у генеративных растений стержнекорневой биоморфы, начиная со старого генеративного, а иногда и средневозрастного генеративного состояний, в корневой системе наблюдаются некротические процессы. Главный корень начинает шнуровидно закручиваться, а затем происходит его вертикальное расщепление. Такое поведение главного корня описано разными авторами (Nukhimovsky, 2002; Kozuyeva, Osmanova, 2010; Osmanova, 2009; 2014) у растений разных биоморф и связано с недостаточным увлажнением почвы и высоким содержанием солей кальция. Поэтому, при выкопке такие растения распадаются в руках. Таким образом, происходит партикуляция особей, которая тоже является одним из способов вегетативного размножения. Видимого омоложения партикул не наблюдается. На дерновоподзолистых почвах *S. verticillata* может быть и длиннокорневищным травянистым поликарпиком, гемикриптофитом (Bakin et al., 2000).

По биологической классификации Х. Раункиера (Raunkiaer, 1934) *S. verticillata* – гемикриптофит, по отношению к водному фактору – мезоксерофит (Goryshina, 1979), по отношению к почвенным условиям – петрофит, гемерофоб, автохор (Tarasova, 2007).

Шалфей мутовчатый – полиморфный вид, часто можно видеть различия в характере зубчатости края листа, степени опушения листьев – от голых с рассеянными волосками до густо, войлочно-опушенных до бархатистых с обеих сторон (Flora, 1954). Основной способ самоподдержания *S. verticillata* – семенной, а если учесть, что он может быть представлен длиннокорневищной биоморфой, то и вегетативный, с помощью корневищ.

В работе использовали фитоиндикационный, популяционно-онтогенетический и картографический методы. Работа состояла из нескольких этапов. На 1 этапе исследования провели геоботанические описания экотопов с использованием фитоиндикационного метода по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983). Флористические списки обработали по программе ECOSCALE WIN методом средневзвешенной середины интервала (Zubkova et al., 2008). С использованием подходов Л.А. Жуковой (Zhukova, 2004) рассчитали потенциальную (РЕV) и реализованную (REV) экологические валентности. Эффективность освоения экологического пространства ЦП оценили с помощью коэффициента экологической эффективности ($K_{ec,eff}$). Для характеристики отношения конкретного вида к совокупному воздействию нескольких факторов рассчитали индекс толерантности (I_t) (Ecological scale ..., 2010).

Второй этап заключался в изучении онтогенетической структуры ЦП *S. verticillata*. Нами изучено 10 ЦП *S. verticillata*, четыре из которых располагались на территории Новоторъяльского района, остальные шесть – в Мари-Турекском. Для характеристики онтогенетической структуры ЦП *S. verticillata* рассчитаны индексы возрастности (Δ) (Uranov, 1975) и эффективности (ω) (Zhivotovsky, 2001). Типы спектров определены по Л.Б. Заугольной (Zaigolnova, 1994). Тип онтогенетической структуры ЦП определяли по классификации «дельта-омега» (Zhivotovsky, 2001).

Третий этап заключался в применении экогеографического подхода, который подразумевает выделение экогеографических единиц (ЭГЕ) и экогеографических агрегаций (ЭГА) для определения границ будущих природоохранных территорий необходимых для изучения популяционной структуры *S. verticillata*. Согласно этому подходу ЦП *S. verticillata*, произрастающие в относительно однородной среде и связанные друг с другом потенциальными генными потоками, объединяются в экогеографическую единицу. Границей ЭГЕ служит дальность генного потока, то есть условный радиус разноса пыльцы и диаспор. Для определения однородности среды, ЦП *S. verticillata* охарактеризовали по экологическим

шкалам Д.Н. Цыганова (Tsyanov, 1983). Далее с использованием картографического метода провели анализ тематических карт Республики Марий Эл (почвенной, рельефа, карты транспортных путей и особо охраняемых природных территорий РМЭ), на которые нанесли координаты мест произрастания объекта исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Все изученные ЦП *S. verticillata* располагались на открытых склонах с известняково-мергелистыми обнажениями, преимущественно южных и юго-западных экспозиций. Краткие характеристики сообществ, в которых закладывались пробные площадки с участием *S. verticillata* представлены ниже.

1. Верониково-землянично-шалфейная ассоциация. ЦП 1 располагается на склоне южной и юго-западной экспозиции к долине р. Немда и насчитывает 67 особей *S. verticillata*, среди которых доминируют особи прегенеративного периода, особенно растения ювенильного онтогенетического состояния. Крутизна склона 35–40°. Выше пробной площади, на вершине склона молодой разреженный 10 летний сосняк. Ниже, в долине реки, высоко-злаковый луг из ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) и лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.). К югу и к северу по склону расположен сосново-еловый корневищноосоково-разнотравный лес. Общее проективное покрытие (ОПП) – 90 %. Видовая насыщенность – 41 вид. Доминантные виды: *S. verticillata*, вероника широколистная (*Veronica teucrium* L.), земляника зеленая (*Fragaria viridis* (Duchesne) Weston), змееголовник тимьяноцветковый (*Dracocephalum thymiflorum* L.), подмаренник северный (*Galium boreale* L.). Древостой отсутствует. На склоне есть участки с преобладанием в травяном покрове вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), который образует здесь локус. Почва перегнойно-карбонатная мощностью 10–15 см с выходами мергеля и известняка на поверхность. Ниже мергелистый горизонт.

2. Котовниково-шалфейно-девясильная ассоциация. ЦП 2 располагается на склоне южной и юго-западной экспозиции к долине р. Немда. На площади в 12 м² произрастает 205 растений *S. verticillata* разных онтогенетических состояний, но с явным преимуществом виргинильных особей. Генеративные растения единичны. Крутизна склона 35–40°. Из-за отсутствия сенокосения луг начинает зарастать соснами и елями, которые местами достигают высоты до 5 м. Ниже, в долине реки злаковый луг из *D. glomerata* и *A. pratensis*. К югу и к северу по склону сосново-еловый корневищноосоково-разнотравный лес. Почва перегнойно-карбонатная мощностью 10–15 см. Ниже мергелистый горизонт. Местами мергель и известняк выходит на поверхность и занимает до 10% поверхности луга. ОПП травостоя 90 %. Видовая насыщенность составляет 61 вид.

3. Васильково-землянично-клеверная ассоциация. ЦП 3 находится на склоне левого берега р. Немда. Крутизна склона 40–45°. На пробной площади насчитали 108 растений преимущественно ювенильных и молодых генеративных. Выше площадки на вершине склона находится зарастающее разнотравье поле. Ниже, в долине реки, расположен бодяково-васильково-злаковый луг (частично косимый). Почва суглинистая делювиальная. На склоне начинает возобновляться лес. Антропогенного воздействия нет. ОПП травостоя 95–99%. Видовая насыщенность – 35 видов. Доминантные виды: клевер средний (*Trifolium medium* L.), *F. viridis*, василек луговой (*Centaurea jacea* L.) и шероховатый (*C. scabiosa* L.).

4. Подмаренниково-землянично-нивянниковая ассоциация. ЦП 4 находится на верхней части склона южной экспозиции к долине ручья. На пробной площади 10 м² произрастает 255 растений *S. verticillata* практически всех онтогенетических состояний. Много молодых вегетирующих и средневозрастных генеративных растений. Крутизна склона 35–40°. Ниже по склону – мергелистый обрыв с углом склона 60°. Древостой отсутствует, но есть единичные экземпляры можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.), ОПП травостоя 75%. Доминанты растительного сообщества: льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.), *F. viridis*, подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.). Видовая насыщенность – 37 видов. Луг используется как пастбище для домашних животных.

5. В ассоциации молодого сосняка с клёном коротконожково-астрагаловым на средней части крутого склона – известняково-мергелисто-суглинистого обнажения к реке Арборка расположена ЦП 5. Это наиболее многочисленная (447 особей на 30 м²) и цветущая ценопопуляция. Обнажения свежие, есть ложбинки стока после дождя. Древостой отсутствует.

ОПП травостоя – 55%. Доминанты растительного сообщества: *P. sylvestris*, *B. pinnatum*, *P. saxifraga*. Видовая насыщенность – 39 видов.

6. ЦП 6 расположена в **молодом сосняке астрагаловом** на мысе, врезающемся в воду, где заканчиваются известняково-мергелисто-суглинистые обнажения к реке Арборка. *S. verticillata* здесь представлен единичными генеративными особями, молодые растения обнаружены не были. Обнажения зарастают молодыми соснами. ОПП травостоя 55%. Видовая насыщенность – 21 вид.

7. В клеверо-полынно-васильковой ассоциации у подножья склона, вдоль дороги с северной стороны, поднимающейся к бывшей д. Куммер, расположена **ЦП 7**. Пробная площадь, на которой растет *S. verticillata* сильно повреждена скотом. Большинство растений сильно объедены. Древостой отсутствует. ОПП травостоя – 75%. Доминанты растительного сообщества: полынь горькая (*Artemisia absinthium* L.), *Melilotus albus* Medik.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg.), *T. medium*, *C. scabiosa*. Видовая насыщенность – 29 видов. Луг используется как пастбище для домашних животных.

8. Подмаренниково-землянично-шалфейная ассоциация с участием **ЦП 8** расположена по мергелистому склону юго-западной экспозиции Кумерской горы. Подножья склона повреждены скотом – много сорных видов. Иногда весной склоны поджигают, поэтому встречаются голые обнажения суглинка, известняка, мергеля. Крутизна склона – 40°. Древостой отсутствует. Травостой местами с проективным покрытием (ПП) 75%. Видовая насыщенность – 21 вид.

9. В разнотравно-лабазниково-клеверной ассоциации по мергелистому склону юго-восточной экспозиции лощины, идущей со стороны поля к реке Ноля, в 200 м к западу от края посадок сосны на склонах расположена **ЦП 9** с единичными поврежденными вегетирующими растениями *S. verticillata* низкой жизненности. Древостой: отсутствует. Травяной покров с ПП – 95%. Видовая насыщенность – 28 видов.

10. ЦП 10 находится в **подмаренниково-землянично-шалфейной** ассоциации по мергелистому склону южной экспозиции к р. Ноля. В ЦП отмечено 3 генеративные особи *S. verticillata* и 10 поврежденных вегетирующих растений низкой жизненности. Древостой отсутствует. Травяной покров с ПП – 85%. Видовая насыщенность – 21 вид.

В исследуемых сообществах нами были выявлены и другие виды растений, включенные в Красную книгу Республики Марий Эл (Red book, 2013, 2023): астрагал серповидный (*Astragalus falcatus* L.), василек ложнопятнистый (*Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz.), живокость высокая (*Delphinium elatum* L.), дремлик темно-красный (*Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Besser), котовник венгерский (*Nepeta pannonica* L.), осока горная (*Carex montana* L.), остролодочник волосистый (*Oxytropis pilosa* (L.) DC.), фиалка горная (*Viola montana* L.). Василек ложнопятнистый восстановил численность, поэтому в 2023 г. исключен из списка редких видов (Red book, 2023).

Результаты обработки флористических списков показали, что в целом, абиотические условия местообитаний ЦП *S. verticillata* являются сходными и укладываются в диапазоны, приводимые Д.Н. Цыгановым (Tsyganov, 1983) для данного вида (табл. 1). ЦП *S. verticillata* произрастают на достаточно богатых (баллы от 7.7 до 8.3), но бедных азотом, слабокислых / нейтральных (от 7.0 до 9.0) почвах с лугово-степным / сухолесолуговым (9.97–11.17) слабо переменным / умеренно переменным увлажнением, предпочитают полуоткрытые пространства и светлые леса. Это подтверждается тем, что все ЦП *S. verticillata* располагаются на склонах холмов или понижениях к долинам рек, преимущественно южных и юго-западных экспозиций. Поскольку *S. verticillata* является преимущественно степным видом, фактор освещенности-затенения играет немаловажную роль в расселении и формировании устойчивых ЦП.

S. verticillata по омброклиматическому фактору, факторам солевого режима почвы и переменности увлажнения является гемистеновалентным видом (ГСВ), по факторам термоклиматической и криоклиматической шкалы, шкалы увлажнения почвы и освещенности-затенения – мезовалентным (МВ), по фактору богатства почв азотом – гемизвравалентным (ГЭВ), а по факторам кислотности почв и континентальности климата – эвравалентным (ЭВ). Коэффициент экологической эффективности для климатических факторов варьирует от 13.70 (Kn) до 25.00% (Om); для почвенных факторов – от 10.42 (Hd) до 22.22% (fH). Наибольшее экологическое пространство освоено видом по фактору освещенности-затенения (Lc) – 46.43 %.

Оценка реализованных экологических валентностей (REV) по климатическим и почвенным шкалам выявила, что в условиях РМЭ ЦП *S. verticillata* в незначительной степени реализуют свои потенциальные возможности.

Таблица 1. Характеристика местообитаний *S. verticillata* по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова

Table 1. Characteristics of habitats of *S. verticillata* according to ecological scales of D.N. Tsyganov

Диапазон экологических шкал (Цыганов, 1983) Range of ecological scales (Tsyganov, 1983)	Экологическая позиция вида по шкале факторов (Цыганов, 1983) Ecological position of a species on a scale of factors (Tsyganov, 1983)	Потенциальная экологическая валентность (PEV) Ecological position of a species on a scale of factors (Tsyganov, 1983)	Реализованная экологическая валентность (REV) Realized Environmental Valence (REV)	Коэффициент экологической эффективности (K _{ec.eff.} , %) Ecological efficiency coefficient (K _{ec.eff.} , %)	Индекс толерантности (I _t) Tolerance index (I _t)
Tm (1–17)	5–13	0.53 МВ/MV	0.09	16.98	It _{клим.} = 0.55 МБ/МВ
Kn (1–15)	3–13	0.73 ЭВ/EV	0.10	13.70	
Om (1–15)	5–10	0.40 ГСВ/HSV	0.10	25.00	
Cr (1–15)	6–13	0.53 МВ/MV	0.10	18.87	
Lc (1–9)	1–5	0.56 МВ/MV	0.26	46.43	It _{лс} = 0.56 МБ/МВ
Hd (1–23)	3–13	0.48 МВ/MV	0.05	10.42	It _{почв.} = 0.53 МБ/МВ
Tr (1–19)	5–11	0.37 ГСВ/HSV	0.08	21.62	
Rc (1–13)	5–13	0.69 ЭВ/EV	0.15	21.74	
Nt (1–11)	4–10	0.64 ГЭВ/HEV	0.1	15.63	
Fh (1–11)	5–9	0.45 ГСВ/HSV	0.1	22.22	

Примечание. Экологические шкалы: Тм – термоклиматическая, Кп – континентальности климата, Ом – омброклиматическая аридности-гумидности, Ср – криоклиматическая, Hd – увлажнения почвы, Тг – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, Fh – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения. Экологическая валентность: ГСВ – гемистеновалентная; МВ – мезовалентная; ГЭВ – гемизэвривалентная; ЭВ – эвривалентная. Группы толерантности: МБ – мезобионтная.

Note. Ecological scales: Tm – thermoclimatic, Kn – continentality of climate, Om – ombroclimatic aridity-humidity, Cr – cryoclimatic, Hd – soil moisture, Tr – soil salt regime, Nt – soil nitrogen richness, Rc – soil acidity, Fh – moisture variability, Lc – illumination-shading. Ecological valence: HSV – hemisthenovalent; MV – mesovalent; HEV – hemieurivalent; EV – eurivalent. Tolerance groups: MB – mesobiont.

Максимальное значение REV наблюдается по фактору освещенности-затенения (0.26). По другим факторам значения REV варьируют от 0.08 до 0.26, что в несколько раз ниже значений РЕВ. Минимальное значение REV отмечено по фактору увлажнения почвы. Судя по всему, узкий реализованный диапазон по данному фактору связан с тем, что *S. verticillata*, являясь

степным и гемистеновалентным по этому фактору видом, приурочен к сухостепному увлажнению, а в данных местообитаниях выявлено лугово-степное/сухолесолуговое увлажнение. Значения потенциальной и реализованной экологической валентности шалфея мутувчатого графически показано на диаграмме (рис. 2).

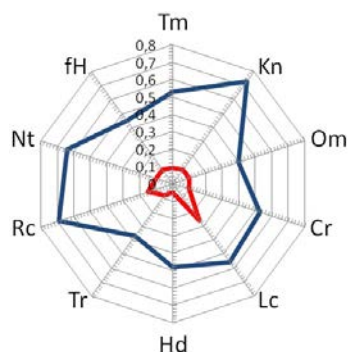


Рис. 2. Экологические валентности ценопопуляций *S. verticillata*: синяя линия – потенциальная (PEV), красная линия – реализованная (REV)

Fig. 2. Ecological valences of *S. verticillata* coenopopulations: blue line – potential (PEV), red line – realized (REV)

Диаграмма наглядно иллюстрирует – видом охвачен незначительный диапазон амплитуд по всем экологическим факторам. Экологические позиции изученных ЦП *S. verticillata* полностью укладываются в рамки возможных экологических потенций (Sinushkina, Osmanova, 2021).

Изучение популяционной структуры и организации ЦП растений, особенно редких и эндемичных видов, является необходимым условием их охраны и сохранения общего биоразнообразия природы. Исследование 10 ассоциаций с участием *S. verticillata* показало, что численность растений этого вида в ЦП разная, так же, как и онтогенетический состав. Анализ онтогенетических спектров и демографических показателей мы провели для ЦП 1–5 *S. Verticillata*. К сожалению, провести подобную работу в ЦП 6–10 не представилось возможным из-за небольшой численности и поврежденности шалфея. Следует отметить, что ЦП 6–10 *S. verticillata* находятся в угнетенном состоянии. Все 5 ЦП *S. verticillata* нормальные, ЦП 1, 3–5 – полночленные, ЦП 2 – неполночленная, т.к. отсутствуют особи сенильного состояния. В ЦП 1–3 онтогенетический спектр одновершинный левосмещенный с максимумом на ювенильной (ЦП 1), виргинильной (ЦП 2) и молодой генеративной (ЦП 3) группах. В ЦП 3 в прегенеративном периоде доминирует группа ювенильных растений, а в генеративном периоде – молодые генеративные растения (рис. 3).

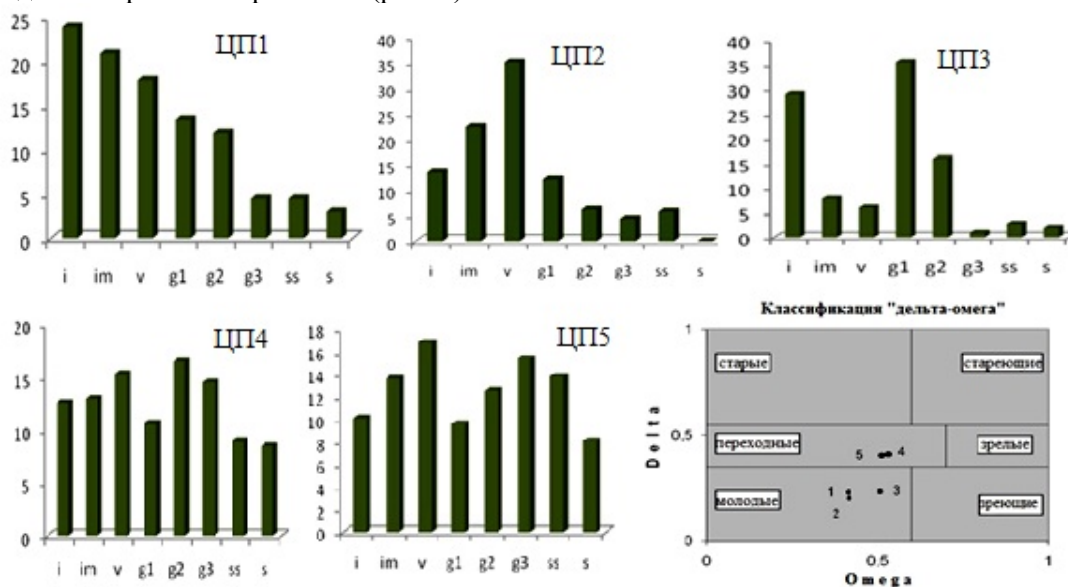


Рис. 3 – Онтогенетический спектр ЦП *S. verticillata*: по оси абсцисс – онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; по оси ординат – доля особей, в %

Fig. 3 – Ontogenetic spectrum of the CP of *S. verticillata*: on the abscissa axis – ontogenetic states: j – juvenile, im – immature, v – virginile, g1 – young generative, g2 – mature generative, g3 – old generative, ss – subsenile, s – senile; on the ordinate axis – the proportion of individuals, in %

Во всех трех ЦП *S. verticillata* доля особей постгенеративного периода минимальна. Онтогенетический спектр ЦП 4 и 5 *S. verticillata* бимодальный. Процессы самоподдержания во всех ЦП идут активно, о чем свидетельствуют высокие значения индекса восстановления – $I_B > 1$ (Zhukova, 1995).

Согласно классификации «дельта-омега» (рис. 3), основанной на использовании индекса возрастности (Uranov, 1975) и эффективности (Zhivotovsky, 2001), первые три ЦП *S. verticillata* относятся к молодым (ЦП 1 $\omega=0.414$, $\Delta=0.231$; ЦП 2 $\omega=0.416$, $\Delta=0.203$; ЦП 3 $\omega=0.507$, $\Delta=0.234$), четвертая и пятая – к переходным (ЦП 4 $\omega=0.512$, $\Delta=0.405$; ЦП 5 $\omega=0.529$, $\Delta=0.410$).

Для всестороннего изучения популяций необходимо сочетание традиционных ботанико-географических и современных молекулярно-генетических методов.

С целью изучения организации ЦП *S. verticillata* был применен экогеографический подход, согласно которому, ЦП со схожими экологическими условиями и расположенные территориально близко друг к другу мы объединили в экогеографические единицы. Для определения однородности среды ЦП *S. verticillata* были охарактеризованы по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983), а также был проведен анализ тематических карт республики. Результаты экологической оценки местообитаний *S. verticillata* по шкалам Д.Н. Цыганова показали, что ЦП весьма сходны по экологическим параметрам. В целом, это территории открытых и полукрытых пространств, с суббореальным/неморальным термоклиматическим режимом, с умеренной зимой и сухолесолуговым увлажнением. Для оценки сходства или различия экологических параметров были проанализированы тематические карты почвы и рельефа республики (рис. 4, 5).

Анализ почвенной карты РМЭ (рис. 4) и литературных источников (Abramov, 1995) показал, что изученные ЦП *S. verticillata* располагаются на дерново-подзолистых суглинистых почвах с выходами мергеля и известняка.

Рельеф, в основном, также схож (рис. 5) – все местообитания *S. verticillata* располагаются на склоновых участках холмов или понижениях к долинам рек. В целом, территория Марийско-Вятского увала, на которой расположены местообитания *S. verticillata*, представляет собой возвышенную равнину, состоящую из целого ряда увалов, холмов, плато, разделенных между собой понижениями. Большая глубина врезания речной сети придает его поверхности большую пересечённость.



Рис. 4. Местообитания изученных ценопопуляций *S. verticillata*, спроецированные на почвенную карту Республики Марий Эл (Ekologo-geograficheskii atlas) (отмечены зелеными кружками)

Fig. 4. Habitats of the studied coenopopulations of *S. verticillata*, projected onto the soil map of the Mari El Republic (Ekologo-geograficheskii atlas) (marked with green circles)

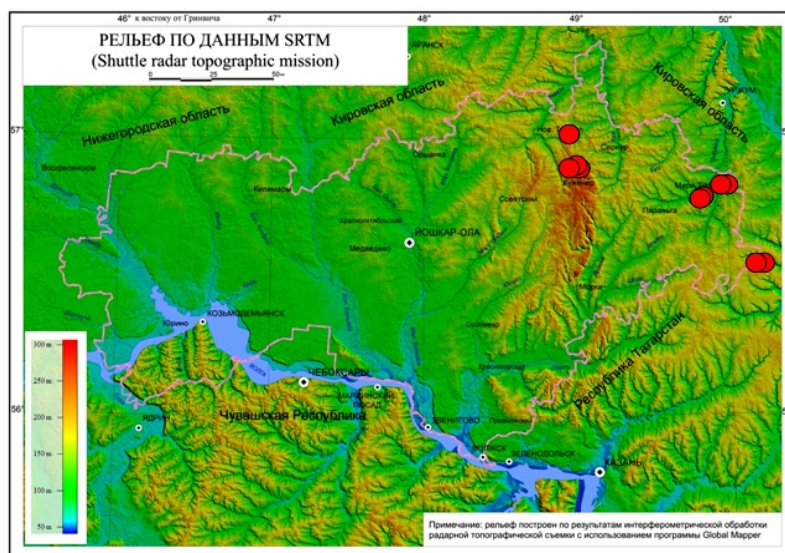


Рис. 5. Местообитания изученных ценопопуляций *S. verticillata*, спроецированные на карту рельефа Республики Марий Эл (<http://geo12.rf>) (отмечены красными кружками)

Fig. 5. Habitats of the studied coenopopulations of *S. verticillata*, projected onto the relief map of the Mari El Republic (<http://geo12.rf>) (marked with red circles)

Таким образом, экологическая характеристика местообитаний *S. verticillata* и анализ тематических карт позволяет сделать вывод о схожести ЦП по экологическим параметрам.

Ценопопуляции *S. verticillata*, расположенные территориально близко друг к другу и находящиеся в сходных почвенных и иных условиях, были объединены в экогеографические единицы (2 ЭГЕ в Новоторъяльском и 3 ЭГЕ в Мари-Турекском районах). Экогеографические единицы, согласно тем же принципам, объединили в экогеографические агрегации (ЭГА). Мы выделили одну ЭГА на территории Новоторъяльского и две ЭГА в Мари-Турекском районах (рис. 6).

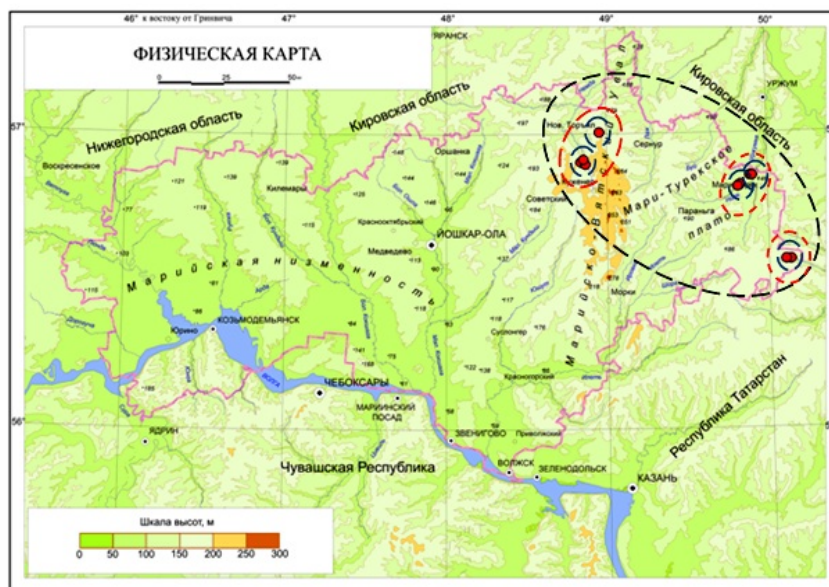


Рис. 6. Экогеографические единицы и экогеографические агрегации *S. verticillata*, спроецированные на карту Республики Марий Эл (Ekologo-geograficheskii atlas) (синими пунктирными линиями отмечены границы ЭГЕ, красными – границы ЭГА, черным – территория, нуждающаяся в охране)

Fig. 6. Ecogeographic units and ecogeographic aggregations of *S. verticillata*, projected onto the map of the Mari El Republic (Ekologo-geograficheskii atlas) (blue dotted lines mark the boundaries of the EGE, red lines mark the boundaries of the EGA, black lines mark the area in need of protection)

На следующем этапе работы предстоит проведение генетического анализа. Он позволит оценить корректность объединения популяций в ЭГЕ путем анализа изменчивости ДНК-маркеров внутри и между ЭГЕ (по показателям генетического сходства или расстояния между популяциями, генетическим кластерам особей или популяций, оценкам межпопуляционных генных обменов и пр.). Кроме того, анализ карты транспортных путей Республики Марий Эл позволил заметить близкое расположение ЦП *S. verticillata* к автодорогам, которые соединены между собой (рис. 7).

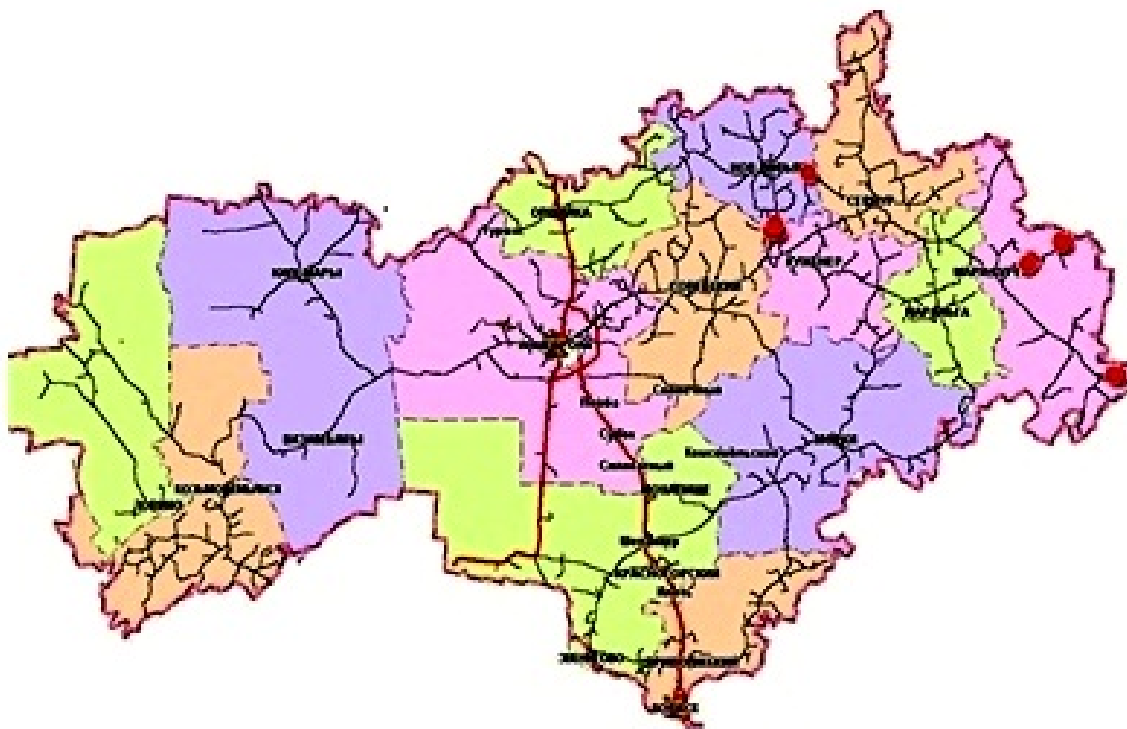


Рис. 7. Местообитания исследованных ценопопуляций *S. verticillata*, спроецированные на карту транспортных путей Республики Марий Эл (Ekologo-geograficheskii atlas) (исследованные местообитания отмечены красными кружками)

Fig. 7. Habitats of the studied coenopopulations of *S. verticillata*, projected onto the map of transport routes of the Republic of Mari El (Ekologo-geograficheskii atlas) (the studied habitats are marked with red circles)

Это может служить еще одним доказательством генетического родства особей разных ЦП *S. verticillata*.

На данном этапе работы генетический анализ не проведен, но собранные данные, их обработка и анализ позволяют нам выдвинуть гипотезу генетического родства изученных ЦП *S. verticillata*. В дальнейшем стоит задача сбора материала для генетического теста и формирования экогеографических единиц на основе данных экологии и генетики (Sinushkina, Osmanova, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время самым инновационным и информативным методом изучения популяционной структуры вида является экогеографический подход, сочетающий в себе как традиционные геоботанические методы исследования, так и современные технологии генетического анализа с помощью ДНК-маркеров. В данной работе экогеографический подход был применен к изучению организации популяций редкого для Республики Марий Эл растения – *S. verticillata*.

Данный вид не является типичным представителем флоры республики, так как приурочен к степным местообитаниям. Анализ экологической характеристики редких и исчезающих видов

растений Республики Марий Эл показал, что по факторам трех климатических шкал (Тм, Ом, Ср) краснокнижные виды проявляют большую стенобионтность, чем по фактору континентальности климата (Кп) и освещенности-затенения (Lc). Проанализировав *S. verticillata* по климатическим факторам, можно сказать, что вид довольно нетребователен к температуре, освещенности и влажности климата. Объект изучения не выходит за рамки фундаментальной экологической ниши, проявляя мезобионтность как по климатическим, так и по почвенным факторам ($It_{\text{клим.}} = 0.55$; $It_{Lc} = 0.56$; $It_{\text{почв.}} = 0.53$). Поэтому на территории региона *S. verticillata* не может реализовать все возможные потенции, находясь в узких диапазонах экологических параметров.

Состояние изученных 10 ЦП *S. verticillata* неоднозначно. ЦП 1–5 нормальные, полночленные (кроме ЦП 2). Значительная доля участия в ЦП 1–5 особей прегенеративного и генеративного периодов указывает на высокую семенную продуктивность *S. verticillata* и способствует поддержанию устойчивости популяции, но сильная антропогенная и зоогенная (ЦП 6–10) нагрузки могут стать губительными для численности этого вида.

Для оценки устойчивости популяции важно знать связанность соседних ЦП генными потоками. Определив генетическую гомогенность близко расположенных ЦП, можно рассчитать расстояние разноса пыльцы и диаспор. Эти сведения важны не только для изучения структуры популяций *S. verticillata*, но и для обнаружения путей распространения данного вида на территории Республики Марий Эл. Эта отдельная область исследования, лишь частично затрагиваемая в данной работе, но полученные результаты позволят в дальнейшем более подробно изучить появление и пути распространения *S. verticillata* в Средней России.

Выделенные ЭГЕ в дальнейшем можно рассматривать как потенциальные объекты для создания новых ООПТ. Эта задача наиболее актуальна, так как большинство ЦП *S. verticillata* в Республике Марий Эл не входят в ООПТ, исключением являются ЦП Волжского района, находящиеся в национальном парке «Марий Чодра» и ЦП Новоторъяльского района, расположенные на территории Комплексного памятника природы республиканского значения «Остепненные склоны и леса по реке Пича».

Поэтому встает проблема сохранения данного вида на территории Новоторъяльского, Моркинского и Мари-Турекского районов. Мониторинг объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Республики Марий Эл, проведенный в 2013 г., показал, что в местообитаниях *S. verticillata* в Новоторъяльском и Мари-Турекском районах периодически выпасается скот, что без сомнений, ставит под угрозу способность ЦП к самоподдержанию и самосохранению. Наглядный тому пример – ЦП 6–10 *S. verticillata*.

Необходимо также подчеркнуть, что в изученных местообитаниях обнаружены и другие редкие виды растений, такие как: астрагал серповидный, живокость высокая, дремлик темно-красный, лапчатка прямая, котловник венгерский, осока горная, остролодочник волосистый, фиалка горная. Поэтому выделение границ будущих природоохранных территорий позволит сохранить не только ЦП *S. verticillata*, но и ЦП этих редких видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramov] Абрамов Н.В. 1995. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола. 191 с.
- [Abramov] Абрамов Н.В. 2000. Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола. 164 с.
- [Bakin et al.] Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. 2000. Сосудистые растения Татарстана. Казань. 496 с.
- [Ekologo-geograficheskii atlas] Эколого-географический атлас Республики Марий Эл / [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://geo12.pf/atlas/> (дата обращения 5.04.2021).
- [Flora] Флора СССР: Т. 21. 1954. М.; Л. 703 с.
- [Goryshina] Горышина Т.К. 1979. Экология растений. М. 368 с.
- [Gubanov et al.] Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2004. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.. 520 с.
- [Kozyreva, Osmanova] Козырева С.В., Османова Г.О. 2010. О партикуляции у особей *Gentiana cruciata* L. и *Plantago atrata* HOOP. — В кн.: Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Материалы Всерос. научно-практич. Конференции. 9: 65–66.

- [Mehtieva et al.] Мехтиева Н.П., Османова Г.О., Меджидов А.И. 2016. Онтогенетическая структура ценопопуляций шалфея мотовчатого (*Salvia verticillata* L.). — В кн.: Современные проблемы медицины и естественных наук: Сборник статей Международной науч. конференции. С. 144–147.
- [Nukhimovsky] Нухимовский Е.Л. 2002. Основы биоморфологии растений: Т. 2. Габитус и формы роста организации биоморф. М. 859 с.
- [Oleynikova] Олейникова Е.М. 2012. Онтоморфогенез и структура ценопопуляций шалфея мотовчатого (*Salvia verticillata* L.). — Вестник Воронежского гос. аграрн. ун-та. 4(35): 61–67.
- [Osmanova] Османова Г.О. 2009. Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (Plantaginaceae Juss.): автореф. дис. ...д-ра биол. наук: Оренбург. 37 с.
- [Osmanova] Османова Г.О. 2014. О партикуляции у видов рода *Plantago* JUSS. — В кн.: Международный научно-исследовательский журнал: Сборник по результатам XXV заочной научной конференции. Ч. 1. 3 (22): 53–54.
- [Osmanova et al.] Османова Г.О., Богданов Г.А., Животовский Л.А. 2019. Выделение многовидовых экогеографических агрегаций редких видов растений в целях организации охраняемых природных территорий (на примере флоры Республики Марий Эл. — Экология. 5: 373–377.
- [Raunkiaer] Raunkiaer C. 1934. Life forms of plants and statistical plant geography. Oxford. P. 1–104.
- [Red...] Красная книга Калужской области. 2015. Том 1. Растительный мир. Калуга. 535 с.
- [Red...] Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. 2014. Киров. 335 с.
- [Red...] Красная книга Республики Марий Эл. Том «Растения. Грибы». 2013. Йошкар-Ола. 324 с.
- [Red...] Красная книга Республики Марий Эл. Растения. Грибы. 2023. Йошкар-Ола. 352 с.
- [Red...] Красная книга Пензенской области. Т. 1: Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. 2013. Пенза. 300 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. Л. 3: 146–208.
- [Sinushkina, Osmanova] Синушкина С.Ю., Османова Г.О. 2021. Применение экогеографического подхода к изучению ценопопуляций *Salvia verticillata* L. — В кн.: Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана [Электронный ресурс]: сборник материалов II Международной научно-практической конференции (4 июня 2021 г.). Астрахань. С. 341–346.
- [Tarasova] Тарасова Е.М. 2007. Флора Вятского края. Часть 1. Сосудистые растения. Киров. 440 с.
- [Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 198 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 2: 7–34.
- [Zaugolnova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада: 03.00.05. СПб. 70 с.
- [Zhivotovsky] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhivotovsky] Животовский Л.А. 2016. Популяционная структура вида: Эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций. — Биология моря. 42(5): 323–333.
- [Zhivotovsky] Животовский Л.А. 2017. Популяционная структура вида: эко-географический подход. — В кн.: Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова. С. 89–91.
- [Zhivotovsky, Osmanova] Животовский Л.А., Османова Г.О. 2018. Эколого-географический подход к выявлению популяционной структуры вида у растений. — В кн.: Экология и география растений и растительных сообществ (Материалы IV Междунар. науч. конф. Екатеринбург. С. 282–285.
- [Zhivotovsky, Osmanova] Животовский Л.А., Османова Г.О. 2019. Экогеографические единицы и популяционная структура вида. — В кн.: Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. VII Междунар. науч. конф. С. 10–13.

[Zhivotovsky, Osmanova] Животовский Л.А., Османова Г.О. 2020. Экогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия. — Известия РАН. Серия биологическая. 2: 124–136.

[Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.

[Zhukova] Жукова Л.А. 2004. Оценка экологической валентности основных эколого-ценотических групп подходы и методы. — В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Кн. 1. С. 256–259.

[Zubkova et al.] Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. 2008. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoscaleWin: уч. пособие. Йошкар-Ола. 96 с.

ORGANIZATION OF COENOPOPULATIONS *SALVIA VERTICILLATA* L. IN THE REPUBLIC OF MARI EL FROM THE POSITION OF ECOGEOGRAPHICAL APPROACH

© 2025 G.O. Osmanova^{1*}, L.A. Zhivotovsky²

^{1*}Mari State University

60, Osipenko Str., Yoshkar-Ola, 424002, Russia

²Vavilov Institute of General Genetics of RAS

3, Gybkina Str., Moscow, 119991 Russia

*e-mail: gyosmanova@yandex.ru

Abstract. The ontogenetic structure of 10 coenopopulations (CP) of *Salvia verticillata* growing in the Mari El Republic (MER) was studied. The state of the *S. verticillata* CP is ambiguous. The CPs 1–5 are normal, full-fledged (except for CP 2). A significant proportion of participation in CP 1–5 of individuals of the pregenerative and generative periods indicates high seed productivity of *S. verticillata* and the ability of the CP to self-sustain and sustainable development, but strong anthropogenic and zoogenic loads (CP 6–10) can be detrimental to the population of this species. *S. verticillata* exhibits mesobiontism in all climatic and soil factors ($It_{clim.} = 0.55$; $It_{Lc} = 0.56$; $It_{soil} = 0.53$) and does not go beyond the fundamental ecological niche, but on the territory of the republic *S. verticillata* cannot realize all possible potentials, being in narrow ranges of ecological parameters. The allocation of ecogeographic units (EGU) and ecogeographic aggregations (EGA) is based on the analysis of thematic geographical maps (soils, relief) and data on phytoindication assessment of ecotopes obtained using D.N. Tsyganov's ecological scales. The CPs of *S. verticillata*, located territorially close to each other and located in similar soil and other conditions, were combined into EGU, and they, according to the same principles, into EGA. The similarity of the studied CPs of *S. verticillata* was established: in the Novotoryalsky district of the Republic of Mari El, 2 EGE were identified, which were combined into one EGA, in Mari-Tureksky – 3 EGE and 2 EGA. The data from the work will allow us to identify the boundaries of future nature conservation areas.

Keywords: *Salvia verticillata* L., rare species, Mari El Republic, phytoindication, ecological scales, cenopopulation, ontogenetic structure, ecogeographic unit, ecogeographic aggregation, specially protected natural areas

Submitted: 14.07.2025. **Accepted for publication:** 30.08.2025.

For citation: Osmanova G.O., Zhivotovsky L.A. 2025. Organization of coenopopulations *Salvia verticillata* L. in the republic of Mari El from the position of ecogeographical approach. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(3): 274–288. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-274-288

REFERENCES

Abramov N.V. 1995. Summary of the flora of the Republic of Mari El. Yoshkar-Ola. 192 p. (In Russ.).

- Abramov N.V. 2000. Flora of the Mari El Republic: inventory, zoning and problems of rational use of its resources. Yoshkar-Ola. 164 p. (In Russ.).
- Bakin O.V., Rogova T.V., Sitnikov A.P. 2000. Vascular plants of Tatarstan. Kazan. 496 pp. (In Russ.).
- Ecological and geographical atlas of the Mari El Republic / [Electronic resource]. Access mode: <https://geo12.rf/atlas/> (Accessed: 4 May 2021). (In Russ.).
- Flora of the USSR: Vol. 21. 1954. Moscow; Leningrad. 703 p. (In Russ.).
- Goryshina T.K. 1979. Plant ecology. Moscow. 368 p. (In Russ.).
- Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. 2004. Illustrated guide to plants of Central Russia. Vol. 3: Angiosperms (dicotyledons: dicotyledons). Moscow. 520 p. (In Russ.).
- Kozyreva S.V., Osmanova G.O. 2010. On particulation in individuals of *Gentiana cruciata* L. and *Plantago atrata* HOOP. — In: Biodiversity and bioresources of the Urals and adjacent territories. All-Russian scientific and practical conference. 9: 65–66. (In Russ.).
- Mekhtieva N.P., Osmanova G.O., Medzhidov A.I. 2016. Ontogenetic structure of cenopopulations of whorled sage (*Salvia verticillata* L.). — Modern problems of medicine and natural sciences: Collection of articles of the International scientific conference. P. 144–147. (In Russ.).
- Nukhimovsky E.L. 2002. Fundamentals of plant biomorphology: 2. Habitus and growth forms of biomorph organization. Moscow: Overlay. 859 p. (In Russ.).
- Oleynikova E.M. 2012. Onotomorphogenesis and structure of coenopopulations of whorled sage (*Salvia verticillata* L.). — Vestnik Voronezhskogo gos. agrarn. un-ta. 4 (35): 61–67. (In Russ.).
- Osmanova G.O. 2009. Ecobiomorphology and structure of cenopopulations of species of the genus *Plantago* L. (Plantaginaceae Juss.): Abstr. diss. ... Doct. Sci. Orenburg. 37 p. (In Russ.).
- Osmanova G.O. 2014. On particulation in species of the genus *Plantago* JUSS. — In: International research journal: Collection of results of the XXV correspondence scientific conference Research Journal of International Studies. 3 (22): 53–54. (In Russ.).
- Osmanova G.O., Bogdanov G.A., Zhivotovsky L.A. 2019. Identification of multi-species ecogeographical aggregations of rare plant species for the purpose of organizing protected natural areas (using the flora of the Mari El Republic as an example. — *Ecologiya*. 5: 373–377. (In Russ.).
- [Raunkiaer] Raunkiaer C. 1934. Life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. P. 1–104.
- Red Data Book of Kaluga region. 2015. Vol. 1. Flora. Kaluga. 535 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Kirov region: animals, plants, mushrooms. 2014. Kirov. 335 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Republic of Mari El. Plants. Mushrooms. 2013. Yoshkar-Ola. 324 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Republic of Mari El. Plants. Mushrooms. 2023. Yoshkar-Ola. 352 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Penza region. Vol. 1: Mushrooms, lichens, mosses, vascular plants. Penza. 300 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1964. Zhiznennyye formy vysshikh rasteniy i ikh izuchenie [Life forms of higher plants and their study]. — In: Poleyaya geobotanika. Leningrad. 3: 146–208. (In Russ.).
- Sinushkina S.Yu., Osmanova G.O. 2021. Application of the ecogeographical approach to the study of *Salvia verticillata* L. cenopopulations. — In: Biological diversity of natural and anthropogenic landscapes: study and protection of materials from the II International scientific and practical conference (June 4, 2021). Astrakhan. P. 341–346. (In Russ.).
- Tarasova E.M. 2007. Flora of the Vyatka Region. Part 1. Vascular Plants. Kirov. 440 p. (In Russ.).
- Tsyganov D.N. 1983. Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests. Moscow. 198 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Age spectrum of phytocenocenopopulations as a function of time and energy wave processes. — Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki. 2: 7–34. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1994. Structure of seed plant populations and problems of their monitoring: Dis... Doct. Sci. in the form of a scientific report: St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. — *Ekologiya*. 1: 3–7. (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2016. Population structure of the species: Eco-geographical units and genetic differentiation of populations. — *Biologiya morya*. 42 (5): 323–333. (In Russ.).

Zhivotovsky L.A. 2017. Population structure of the species: eco-geographical approach. — In: Problems of population biology: materials of the XII All-Russian population seminar in memory of Nikolai Vasilyevich Glotov. P. 89–91. (In Russ.).

Zhivotovsky L.A., Osmanova G.O. 2018. Ecological and geographical approach to identifying the population structure of a plant species. — In: Ecology and geography of plants and plant communities (Proc. IV Int. Sci. Conf.). Ecaterinburg. P. 282–285. (In Russ.).

Zhivotovsky L.A., Osmanova G.O. 2019. Ecogeographic units and population structure of the species. — In: Principles and methods of biodiversity conservation: Proc. VII Int. scientific conf. P. 10–13. (In Russ.).

Zhivotovsky L.A., Osmanova G.O. 2020. Ecogeographic units and protection of intraspecific diversity. — *Izvestiya RAN. Ser. biol.* 2: 124–136. (In Russ.).

Zhukova L.A. 1995. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).

Zhukova L.A. 2004. Otsenka ekologicheskoy valentnosti osnovnykh ekologo-tsenoticheskikh grupp: podkhody i metody [Assessment of the ecological valence of the main ecological-cenotic groups: approaches and methods]. — In: *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East European forests: history in the Holocene and modern times]. Moscow. Book 1. P. 256–259. (In Russ.).

Zubkova E.V., Khanina L.G., Grokhlina T.I., Dorogova Yu.A. 2008. *Komp'yuternaya obrabotka geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam s pomoshch'yu programmy EcoscaleWin: uch. posobie* [Computer processing of geobotanical descriptions on ecological scales using the EcoscaleWin program: a tutorial]. Yoshkar-Ola. 96 p. (In Russ.).