

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.
2018. – Т. 27, № 4(1). – С. 27-33.

УДК 581.9(476)

DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10087

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LASER TRILOBUM* (L.) BORKH. В САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2018 В.Н. Ильина¹, Д.С. Киселева², С.В. Саксонов³

¹ Самарский государственный социально-педагогический университет,
г. Самара (Россия)

² Жигулевский государственный природный биосферный заповедник
им. И.И. Спрыгина, с. Бахилова Поляна (Россия)

³ Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 25.06.2018

Проведены итоги ценопопуляционных исследований редкого вида лазурника трехлопастного *Laser trilobum* (L.) Borkh. в бассейне Средней Волги, которые свидетельствуют о хорошем их состоянии в условиях средней и низкой антропогенной нагрузки на местообитания. Состояние популяций модельного вида в изученных местообитаниях удовлетворительное. В связи с длительным течением онтогенеза популяциям *L. trilobum* свойственно накопление генеративных особей, а численность вида в сообществах остается стабильной. Для ценопопуляций лазурника свойственна флуктуационная динамика онтогенетического состава. Усредненный онтогенетический спектр для исследованных ЦП является одновершинным левосторонним, с преобладанием виргинильных особей. Большинство ЦП являются молодыми (24, или 75%), семь (22%) – зреющими, одна (3%) – переходной. В целях сохранения вида в регионе требуется соблюдение природоохранного режима, поиск новых местообитаний этого вида, дальнейшее изучение биоэкологических особенностей его представителей.

Ключевые слова: ценопопуляции, онтогенетический состав, *Laser trilobum* (L.) Borkh., Среднее Поволжье, Самарская область.

Pyina V.N., Kiseleva D.S., Saksonov S.V. Ontogenetic structure of coenopopulations of *Laser trilobum* (L.) Borkh. in Samara region. – Carried out results cenopopulation studies of rare species of Lazurniy three-bladed *Laser trilobum* (L.) Borkh. in the middle Volga basin, which indicates their good condition in conditions of medium and low anthropogenic load on habitats. The condition of populations of model species in the studied habitats is satisfactory. Due to the long-term course of ontogenesis, *L. trilobum* populations tend to accumulate generative individuals, and the number of species in the communities remains stable. For cenopopulations Lazurniy characteristic of the fluctuation dynamics of ontogenetic structure. The averaged ontogenetic spectrum for the studied CP is a single-vertex left-sided one with a predominance of virginile individuals. Most CPUs are young (24 or 75%), seven (22%) are Mature, and one (3%) is transient. In order to preserve the species in the region requires compliance with the environmental regime, the search for new habitats of this species, further study of the bioecological characteristics of its representatives.

Key words: coenopopulations, ontogenetic composition, *Laser trilobum* (L.) Borkh., Middle Volga region, Samara region.

Для успешной разработки теоретических и практических основ экологического мониторинга растительного покрова и оценки состояния биологических ресурсов в современной науке широко применяются ценопопуляционные исследования (Ценопопуляции растений..., 1976, 1977, 1988; Абрамова и др., 2012). Плодотворность таких исследований в геоботанике отметил проф. Т.А. Работнов (1945, 1950, 1951), который использовал анализ онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) ряда травянистых многолетних видов растений при изучении строения и динамики луговых фитоценозов.

Популяционно-онтогенетические методы исследований в настоящее время используются достаточно активно при мониторинге растительного покрова, исследователями охвачен лишь небольшой процент представителей флоры, как конкретных регионов, так и России в целом. Среди них чаще всего в качестве объектов избираются редкие и/или лекарственные растения (Жукова, 2001; Маслова и др., 2005; Абрамова и др., 2009; Каримова, Жигунов, 2012; Пузырькина и др., 2012; Ильина, 2014, 2015; Алиева и др., 2016). Для выявления структуры и состояния ЦП в регионах и на протяжении ареала требуется приложить еще много усилий, в связи с чем подобные работы отличаются актуальностью. Результаты мониторинга ЦП растений, в том числе сведения об онтоморфогенезе, экологической пластичности особей, динамике популяций, реакции видов и фитоценозов как системы ЦП, позволят использовать эти данные при оценке состояния природных комплексов и прогнозировать их дальнейшее развитие.

Одним из редких представителей флоры бассейна Средней Волги, в частности Самарской области является лазурник трехлопастной – *Laser trilobum* (L.) Borkh. (Ariaceae). Ареал вида достаточно широк и включает Малую Азию, Иран, Кавказ, Турцию, Южную Европу (Балканы), Восточную Европу (Россия, Молдова, Беларусь). Растет в тенистых лесах и по их опушкам, в кустарниках на склонах и обрывах, преимущественно на известковых и глинистых почвах (Маевский, 2006).

Лазурник считается доледниковым реликтом широколиственных лесов (Горчаковский,

1982). Однако А. Г. Еленевский и В. И. Радыгина (2002) выражают сомнение относительно реликтового характера *L. trilobum*.

Первоначально он включен в Красную книгу Самарской области (2007) с категорией 4/Г (редкий вид со стабильной численностью). Во втором издании (Красная книга..., 2017) указан как редкий вид – категория 3.

Некоторые особенности биологии и экологии вида изучены и в других регионах. *L. trilobum* культивируется во многих ботанических садах (Дедюхина, 2006; Мамонтова и др., 2007; Абрамова и др., 2009, 2016; Каримова, Жигунов, 2012; Киселева, Мухаметова, 2014).

В Самарской области вид произрастает в основном по известняковым и мергелистым склонам, несущим дубравы. Численность особей может быть различной, что зависит от площади местообитаний с необходимыми экологическими условиями и степени антропогенной трансформации растительных сообществ. А.А. Головлевым и Н.В. Прохоровой (2015) проведена оценка численности особей *L. trilobum* в популяции Сокольных гор (окр. г. Самары).

Цель нашего исследования – изучение современного состояния ценопопуляций редкого в бассейне Средней Волги лазурника трехлопастного (*Laser trilobum* (L.) Borkh.).

В задачи работы входило определение онтогенетического состава природных популяций, выявление базового онтогенетического спектра и основных демографических характеристик, распределение ценопопуляций модельного вида по типам с использованием критерия «дельта-омега».

Структура ЦП изучается в Самарском Предволжье и Заволжье. Территория исследований охватывает бассейн Средней Волги в правобережье (включая Самарскую Луку) и левобережье. Обследованы ЦП *L. trilobum* в местообитаниях Жигулевского государственного заповедника (Зольная и Стрельная горы), Национального природного парка «Самарская Лука» (горы Верблюд, Серная, Лысая в пос. Яблонево овраге, Лысая в г. Жигулевске, Могутова гора, окр. пос. Гаврилова поляна, Крестовая поляна, Богатырь), а также на территории памятников природы регионального значения в правобережной части Самарской области (Гурьев овраг, входит в состав Средневожского биосферного резервата) и в левобережной части Самарской области (берег р. Волги между Студеным и Коптевым оврагами в окрестностях г. Самара, Красная гора в Красноярском районе Самарской области).

Ильина Валентина Николаевна, кандидат биологических наук, доцент, siva@mail.ru; Киселева Дарья Сергеевна, аспирант, das991834@yandex.ru; Саксонов Сергей Владимирович, доктор биологических наук, профессор, исполняющий обязанности директора

В ходе работ применялись традиционные популяционно-онтогенетические методы (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Работнов; 1945, 1950, 1951; Уранов, 1975; Жукова, 1995, 2001). Оценка популяций проведена по критерию «дельта-омега» (Животовский, 2001).

Некоторые сведения отражены в работах (Ильина, 2003, 2008, 2013, 2014, 2015, 2018; Ильина и др., 2017). Приведены данные об особенностях онтогенетических спектров, в том числе при разной интенсивности использования территорий; в популяциях отмечены квазисенильные особи, чему обычно предшествовали степные пожары.

Все изученные ЦП *L. trilobum* отмечены в дубравах липовых и кленовых на склонах южной, западной и близких к ним экспозиций с крутизной 3–20°. Проективное покрытие почвы травостоем – 10–60 %, модельным видом – 8–30 %. Нередко изучаемый вид выходил на позиции доминанта в соответствующем ярусе фитоценозов. Плотность особей в ЦП 0,5–8 гене-

ративных особей на 1 м². С учетом особей всех возрастных групп плотность составила 5,3–26,1 экз/м².

В онтогенезе *L. trilobum* в условиях Самарской области выделены 2 периода (прегенеративный, генеративный) и 8 онтогенетических состояний (проростки (p), ювенильные (j), им-матурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g₁), зрелые генеративные (g₂), старые генеративные (g₃)). Сенильные особи (ss и s) в ЦП не отмечены.

Нами изучена онтогенетическая структура 32 ЦП *L. trilobum* (табл. 1). Все они являлись неполночленными, так как растений постгенеративного периода не выявлено. Отмирание особей происходило в старом генеративном состоянии. Лишь в некоторых случаях в составе популяций не зафиксированы проростки, что в основном связано со временем проведения описаний растительных сообществ, когда проростки уже перешли в стадию ювенильных особей.

Таблица 1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *L. trilobum*

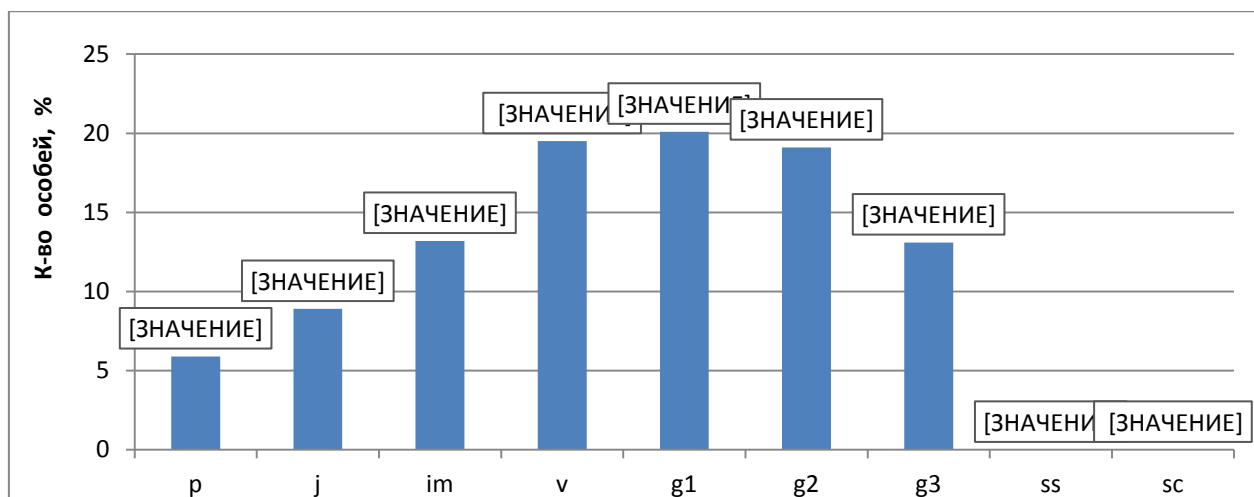
№ ЦП	Местообитание	Онтогенетические группы особей ценопопуляций, %							
		p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss
1	Студеный овраг	12,4	10,2	13,5	12,9	17,9	18,5	14,6	0
2		8,4	12,7	8,4	23,1	14,7	11,5	21,2	0
3		5,7	18,8	17,7	13,5	17,8	17,2	9,3	0
4	Коптев овраг	11,8	10,5	15,9	12,8	13,5	24,9	10,6	0
5		4,2	12,6	13,2	18,3	16,5	20,5	14,7	0
6	Гурьев овраг	2,3	2,3	8,8	27,2	17,9	24,1	17,4	0
7		7,7	7,7	17,8	17,1	11,9	17,3	20,5	0
8		0	3,9	25,1	15,1	19,1	18,5	18,3	0
9	Красная гора	6,3	8,8	13,7	14,8	20,5	22,1	13,8	0
10		8,2	14,1	15,5	21,3	11	17,3	12,6	0
11		2,9	15,1	11,1	13,1	27,9	14,4	15,5	0
12	Гора Верблюд	4,9	12,4	15,4	27,4	12,4	17,2	10,3	0
23		8	16	12	22	32	6	4	0
13	Гаврилова поляна	1,7	6,1	8,8	32,1	16,7	24,1	10,5	0
24		5,3	8,1	13,9	12,7	45,1	12,3	2,6	0
14	Крестовая поляна	11,3	8,9	14,3	18,8	13	10,6	23,1	0
25		2,6	13,1	7,7	16,2	25,9	24,2	10,3	0
15	Зольная гора	4,5	6,3	17,1	25,7	12,6	19,7	14,1	0
26		11,2	4,8	20,4	9,7	26,8	12,7	14,4	0
16	Стрельная гора	0	1,5	6,4	30,1	27,3	20,5	14,2	0
27		6,4	12,3	14,8	23	16,8	22,2	4,5	0
17	Богатырь (карьер)	7,6	9,5	12,9	22,5	14,3	12,6	20,6	0
28		6	12	8	14	26	27	7	0
18	Серная гора	3,8	12,6	6,3	22,1	33,2	16	6	0
29		3,7	10,1	12,4	10,3	31,6	22,1	9,8	0

Окончание таблицы 1

№ ЦП	Местообитание	Онтогенетические группы особей ценопопуляций, %							
19	Лысая гора (Яблоневый овраг, Жигули)	4,9	6,2	14,1	20,7	12,4	18,5	23,2	0
30		8,4	3,5	16,1	18,3	20,2	14,8	18,7	0
20	Лысая гора (Жигулевск, Жигули)	5,9	3,8	10,1	14,7	15,8	29,1	20,6	0
31		2	6,3	10,5	20,1	20,1	33,6	7,4	0
21	Могутова гора (Жигули)	2	4	3,7	44,1	23,8	12,6	9,8	0
22		12,6	7,2	20,2	13,9	10,4	25,1	10,6	0
32		4,4	8,8	17,3	15,8	18,7	25,2	9,8	0
Среднее значение		5,9	8,9	13,2	19,5	20,1	19,1	13,1	

Составленный базовый онтогенетический спектр для исследованных ЦП *L. trilobum* являлся одновершинным центрированным (табл. 1, рисунок), хотя в предыдущих публикациях указывается его левомодальность (Ильина, 2018). С учетом данных, полученных в 2018 году, среди онтогенетических групп в ЦП ла-

зурника преобладает молодая генеративная (20,1%), на втором месте находятся виргинильные (19,5%), почти не уступают им по численности зрелые генеративные особи (19,1%). Примерно равные доли имеют имматурные (13,2%) и старые генеративные (13,1%) растения.

Рис. Базовый онтогенетический спектр *L. trilobum*

Установлено, что в целом соотношение прегенеративных и генеративных особей примерно равное, с небольшим преобладанием генеративных растений (см. табл. 2). В изученных ЦП доля прегенеративных растений составляла от 34 до 60 %, а генеративных – от 40 до 66 %. Наличие значительного числа молодых растений свидетельствует о высоких возможностях ЦП *L. trilobum* к самовосстановлению и самоподдержанию даже в условиях умеренного антропогенного пресса. Однако интенсивная эксплуатация местообитаний, внутрипопуляционная конкуренция и специфика почвенно-растительного покрова приводит к значительной элиминации проростков, а значит и старению ЦП.

Основные демографические параметры, определенные для ЦП модельного вида (табл. 2), позволили выявить тип популяций и судить о их современном состоянии. Установлено, что большинство ЦП являются молодыми ($I_3 = 0,67-1,51$; $I_b = 0,67-1,51$; $\Delta = 0,18-0,33$; $\omega = 0,47-0,59$), семь (№№ 6, 13, 16, 25, 28, 29, 31) – зреющими ($I_3 = 0,57-0,95$; $I_b = 0,57-0,95$; $\Delta = 0,29-0,33$; $\omega = 0,61-0,67$), одна (№ 20) – переходной ($I_3 = 0,53$; $I_b = 0,53$; $\Delta = 0,36$; $\omega = 0,66$).

Отсутствие в ЦП *L. trilobum* сенильных растений обуславливает равенство индексов замещения и восстановления. Средний индекс замещения особей в ЦП *L. trilobum* составил 0,94, индекс восстановления – 0,94, индекс старения – 0, возрастность – 0,28, эффективность – 0,57.

Таблица 2. Основные демографические показатели и тип ценопопуляций *L. trilobum*

№ ЦП	Демографический показатель								Тип ЦП
	p-v, %	g1-g3, %	ss-s, %	I _з	I _в	I _{ст}	Δ	ω	
1	49,0	51,0	0	0,96	0,96	0	0,27	0,53	Молодая
2	52,6	47,4	0	1,11	1,11	0	0,29	0,52	Молодая
3	55,7	44,3	0	1,26	1,26	0	0,23	0,49	Молодая
4	51,0	49,0	0	1,04	1,04	0	0,26	0,53	Молодая
5	48,3	51,7	0	0,93	0,93	0	0,29	0,56	Молодая
7	50,3	49,7	0	1,01	1,01	0	0,30	0,54	Молодая
8	44,1	55,9	0	0,79	0,79	0	0,31	0,59	Молодая
9	43,6	56,4	0	0,77	0,77	0	0,29	0,59	Молодая
10	59,1	40,9	0	1,44	1,44	0	0,24	0,49	Молодая
11	42,2	57,8	0	0,73	0,73	0	0,28	0,57	Молодая
12	60,1	39,9	0	1,51	1,51	0	0,24	0,50	Молодая
14	53,3	46,7	0	1,14	1,14	0	0,29	0,50	Молодая
15	53,6	46,4	0	1,16	1,16	0	0,28	0,55	Молодая
17	52,5	47,5	0	1,11	1,11	0	0,29	0,53	Молодая
18	44,8	55,2	0	0,81	0,81	0	0,25	0,58	Молодая
19	45,9	54,1	0	0,85	0,85	0	0,33	0,58	Молодая
21	53,8	46,2	0	1,16	1,16	0	0,25	0,59	Молодая
22	53,9	46,1	0	1,17	1,17	0	0,26	0,52	Молодая
23	58,0	42,0	0	1,38	1,38	0	0,18	0,47	Молодая
24	40,0	60,0	0	0,67	0,67	0	0,23	0,58	Молодая
26	46,1	53,9	0	0,86	0,86	0	0,26	0,53	Молодая
27	56,5	43,5	0	1,30	1,30	0	0,23	0,52	Молодая
30	46,3	53,7	0	0,86	0,86	0	0,30	0,56	Молодая
32	46,3	53,7	0	0,86	0,86	0	0,28	0,58	Молодая
6	40,6	59,4	0	0,68	0,68	0	0,33	0,65	<u>Зреющая</u>
13	48,7	51,3	0	0,95	0,95	0	0,29	0,61	<u>Зреющая</u>
16	38,0	62,0	0	0,61	0,61	0	0,32	0,67	<u>Зреющая</u>
25	39,6	60,4	0	0,66	0,66	0	0,29	0,62	<u>Зреющая</u>
28	40,0	60,0	0	0,67	0,67	0	0,28	0,61	<u>Зреющая</u>
29	36,5	63,5	0	0,57	0,57	0	0,29	0,62	<u>Зреющая</u>
31	38,9	61,1	0	0,64	0,64	0	0,31	0,66	<u>Зреющая</u>
20	34,5	65,5	0	0,53	0,53	0	0,36	0,66	Переходная
Среднее значение	47,6	52,4	0	0,94	0,94	0	0,28	0,57	

Проведенные в бассейне Средней Волги исследования ЦП редкого вида *L. trilobum* свидетельствуют о хорошем их состоянии в условиях средней и низкой антропогенной нагрузки на местообитания. Состояние популяций модельного вида в изученных местообитаниях удовлетворительное. В связи с длительным течением онтогенеза популяциям *L. trilobum* свойственно накопление генеративных особей, а численность вида в сообществах остается стабильной. Для ценопопуляций лазурника свойственна флуктуационная динамика онтогенетического

состава. Усредненный онтогенетический спектр для исследованных ЦП является одновершинным левосторонним, с преобладанием виргинильных особей. Большинство ЦП являются молодыми (24, или 75%), семь (22%) – зреющими, одна (3%) – переходной. В целях сохранения вида в регионе требуется соблюдение природоохранного режима, поиск новых местообитаний этого вида, дальнейшее изучение биоэкологических особенностей его представителей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.М., Андреева И.З., Каримова О.А.** Некоторые итоги изучения лекарственных растений в Ботаническом саду г. Уфы // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2009. № 6. С. 18-21.
- Абрамова Л.М., Ильина В.Н., Каримова О.А., Мустафина А.Н.** Сравнительный анализ структуры популяций *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) в Самарской области и Республике Башкортостан // Растительные ресурсы. 2016. Т. 52, № 2. С. 225-239.
- Абрамова Л.М., Каримова О.А., Вафин Р.В., Миронова Л.Н.** Редкие виды Урала и Поволжья в коллекциях Ботанического сада города Уфы // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. 10, № 3. С. 97-127.
- Алиева З.М., Зубаирова Ш.М., Мартемьянова В.К., Юсуфов А.Г.** Особенности естественного воспроизведения и реализации процессов регенерации у популяций *Hedysarum daghestanicum* // Изв. высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Сер.: Естественные науки. 2016. № 4 (192). С. 40-44.
- Головлёв А.А., Прохорова Н.В.** Лазурник трехлопастной в Сокольных горах // Экология России: на пути к инновациям. 2015. № 12. С. 81-84.
- Горчаковский П.Л., Шурова Е.А.** Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.
- Дедюхина О.Н.** Предварительные итоги интродукции многолетних травянистых растений местной флоры Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. Биология. 2006. № 10. С. 11-16.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И.** О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 2002. Т. 107, вып. 3. С. 39-49.
- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Жукова Л.А.** Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169-176.
- Ильина В.Н.** Онтогенетические спектры ценопопуляций некоторых кальцефитов Самарской Луки // Экологические, морфофизиологические особенности и современные методы исследования живых систем. Казань, 2003. С. 17-20.
- Ильина В.Н.** О роли квазисенильных особей в популяциях кальцефильных видов растений в степях бассейна Средней Волги // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всеросс. науч. конф. / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола; Пушино, 2008. С. 335-336.
- Ильина В.Н.** Структура и динамика популяций некоторых кальцефитов Средней Волги // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Международной научной конференции: в 2 ч. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. Ч. I. С. 266-268.
- Ильина В.Н.** Определение природоохранного статуса редких видов растений Красной книги Самарской области (второе издание) на основе особенностей их онтогенеза и популяционной структуры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2014. Т. VIII, № 4. С. 98-113.
- Ильина В.Н.** Изменения базовых онтогенетических спектров популяций некоторых редких видов растений Самарской области при антропогенной нагрузке на местообитания // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2015. Т. 24, № 3. С. 144-170.
- Ильина В.Н.** Онтогенетическая структура и типы ценопопуляций лазурника трехлопастного (*Laser trilobum* (L.) Borkh.) в бассейне Средней Волги // Вестн. Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. 2018. Т. 63, № 1. С. 99-106.
- Ильина В.Н., Ильина Н.С., Калашникова О.В., Киселева Д.С.** Лазурник трехлопастной *Laser trilobum* (L.) Borkh. / Красная книга Самарской области. Т. I. Редкие виды растений и грибов. Самара, 2017. С. 37.
- Каримова О.А., Жигунов О.Ю.** К биологии редкого вида Республики Башкортостан *Laser trilobum* (L.) Borkh. в природе и культуре // Изв. Самар. НЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1(7). С. 1762-1766.
- Киселева Е.И., Мухаметова С.В.** Реинтродукция *Laser trilobum* (L.) Borkh. на территории Республики Марий Эл // Особо охраняемые природные территории. Интродукция растений - 2014. Материалы заоч. междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 2014. С. 140-147.
- Красная книга Самарской области.** Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 372 с.
- Красная книга Самарской области.** Т. I. Редкие виды растений и грибов. Самара, 2017. 384 с.
- Маевский П.Ф.** Флора средней полосы европейской части России. М.: 2006. 600 с.
- Мамонтова Е.Н., Васильева Е.И., Рузаева И.В.** Сохранение редких растений в Ботаническом саду Самарского государственного университета. Самарская Лука: Бюл. 2007. Т. 16, № 1-2(19-20). С. 58-75.
- Маслова Н.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Елизарьева О.А.** Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций *Oxytropis gmelinii* (Fabaceae) на Южном Урале // Растительные ресурсы. 2005. Т. 41, № 4. С. 41-49.

Пузырькина Е.В., Силаева Т.Б., Лабутин Д.С. Состояние ценопопуляций льна украинского (*Linum usranicum* Czern., *Linaceae*) на северной границе ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, № 5. С. 78-83.

Работнов Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа // Бот. журн. 1945. Т. 30, №4. С. 167-176.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. М.; Л., 1950. С. 77-204.

Работнов Т.А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках // Бот. журн. 1951. Т. 36, № 6. С. 643-646.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 183 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.