

УДК 581.14 : 582.571.2

UDC 581.14 : 582.571.2

**ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И  
ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ  
PULSATILLA PATENS(L.) MILL**

**PECULIARITIES OF ONTOGENESIS AND  
POPULATION AGE STRUCTURE OF  
PULSATILLA PATENS (L.) MILL**

Зонтиков Дмитрий Николаевич  
к.с.-х.н.

Zontikov Dmitriy Nikolaevich  
Cand.Agr.Sci.

Зонтикова Светлана Анатольевна  
к.с.-х.н.  
Костромской государственный университет им.  
Некрасова, Кострома, Россия

Zontikova Svetlana Anatolievna  
Cand.Agr.Sci.  
Nekrasov Kostroma State University, Kostroma,  
Russia

Сергеев Роман Владимирович  
к.с.-х.н.  
Поволжский государственный технологический  
университет, Йошкар-Ола, Россия

Sergeyev Roman Vladimirovich  
Cand.Agr.Sci.  
Volga State University of Technology, Yoshkar-Ola,  
Russia

Исследован онтогенез и выявлены особенности прохождения его этапов у *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Охарактеризованы морфологические особенности онтогенетических стадий. Определена возрастная структура популяций и влияние на него антропогенных факторов

In the article we have investigated the ontogeny and the peculiarities of the passage of its stages from *Pulsatilla patens* (L.) Mill. We have characterized the morphological features of the developmental stages. The age structure of populations and the influence of anthropogenic factors on it have been set

Ключевые слова: ОНТОГЕНЕЗ, PULSATILLA PATENS, ПОПУЛЯЦИЯ

Keywords: ONTOGENY, PULSATILLA PATENS, POPULATION

Вид *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (прострел раскрытый) занесён в Красную книгу Костромской области [1].

Ареал распространения *P. patens* постоянно сокращается в связи с активным хозяйственным использованием его местообитания. Исследование структурных и онтогенетических особенностей имеет значение при определении жизненных форм и продуктивности видов [2]. Изучение возрастного состава, отражающего в определённой мере тенденции развития ценопопуляций, также невозможно без исследования большого жизненного цикла развития растений [11].

Создан банк генотипов *P. patens* из трех популяций для проведения реинтродукции. Банк генотипов состоит из запаса семян, которые обновляются каждый год, растений находящихся в культуре *in vitro* (рис. 1) и адаптированных к почвенным условиям.



Рисунок 1. *Pulsatilla patens* (L.) Mill в культуре *in vitro*

Ранее были проанализированы жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *P. patens* в северной степи [12], биоморфология [10], морфологическую изменчивость [9], биологию и ранние этапы онтогенеза [8].

Остаётся невыясненным вопрос о морфологических признаках возрастных состояний и особенностях прохождения большого жизненного цикла *P. patens*. Интерес представляет выявление возрастной структуры популяций вида различных фитоценозах отличающихся по интенсивности антропогенной нагрузкой.

**Цель работы** – дать характеристику возрастным состояниям *P. patens* и выявить структуру популяций с прогнозированием перспективы их развития.

**Материалы и методы.** Исследовались следующие места произрастания *P. patens*: левый берег реки Волга (95 м над у.м.), 4 км от поселка Красное-на-Волге (популяция – I), долина ручья Корба 10 км от г. Нерехта (популяция – II, 90 м над у.м.).

Обе популяции располагаются на территории относящейся к северо-восточной подобласти Атлантико-континентальной лесной области, с преобладанием атлантических воздушных масс. Годовой климатический цикл типичен для умеренно-континентальных таежных европейских ландшафтов. В зимний период наиболее суровые условия создают арктические антициклоны, нередко чередующиеся с циклонами. В некоторые годы средняя температура января бывает  $-20^{\circ}\text{C}$ . Однако случаются и короткие оттепели (до  $+6^{\circ}\text{C}$ ). Снежный покров наиболее высок в конце второй декады марта. Снежный покров 50-70 см, залегание снега неравномерное. Зима самое длительное время года, подразделяется на несколько фаз: перевозимье, глухозимье, предвесенняя фаза [6].

Летний период продолжается от 60 до 70 суток, вегетационный период – от 160 до 170 суток. В последнее десятилетие увеличилось количество аномально засушливых лет. Исследования проводились на территории южного менее влажного подрайона – это наиболее тёплый район Заволжья. Осадков выпадает 520-570 мм, за период вегетации 300-320 мм [6].

Наблюдения проводились в 2003-2005 и 2011-2012 годах, использовали метод заложения временных площадок  $1 \times 1$  м в двух популяциях. В I-популяции, заложено 60 площадок – 30 площадок заложено на площади с интенсивным антропогенным влиянием (санитарные рубки, минерализованные полосы, сбор ягод и грибов) и 30 где влияние человека ограничивается только сбором ягод. Во II-й популяции 30 площадок. Сопутствующие виды учитывали по шкале Друде [7]. При определении возрастной структуры популяции за учётную единицу принимали особей семенного происхождения – генеты и особи вегетативного происхождения, образовавшиеся в результате старческой партикуляции. Онтогенетические состояния описывали по Работнову Т.А. и др. [13]. Возраст растений определяли по остаткам листьев на

корневище. Индекс возрастности ( $S$ ) определяли по формуле  $S=(P-p)/(P+p)$ , где  $P$  – старые генеративные и сенильные особи,  $p$  – проростки, имматурные, виргинильные, молодые и средневозрастные генеративные особи, при отрицательных значениях в популяции достаточно молодых особей для самоподдержания [13].

**Результаты и обсуждения.** *P. patens* – многолетнее, поликарпическое, розеточное, вертикально корневищное, травянистое растение. Летнезимнезелёный вид. Цветёт в конце апреля начале мая (рис. 2), плоды формируются в конце мая начале июня на высоком цветоносе высотой до 50 см. Стеблевые листья собраны в мутовку, редуцированные, сросшиеся своими основаниями и образующие обертку колокольчатой формы, разделённую на узколинейные доли [5]. У молодых растений корни стержневые, в раннем и средневозрастном генеративном состоянии идёт развитие хорошо развитых боковых корней. Стержневой корень у ранних и средневозрастных генеративных особей уходит на глубину до 70 см и глубже (по полевым исследованиям). Цветение растения начинается на 10-12 год жизни [12]. Плод – многоорешек, каждый орешек снабжён перисто-волосистой остью, до 5 см длиной [11].

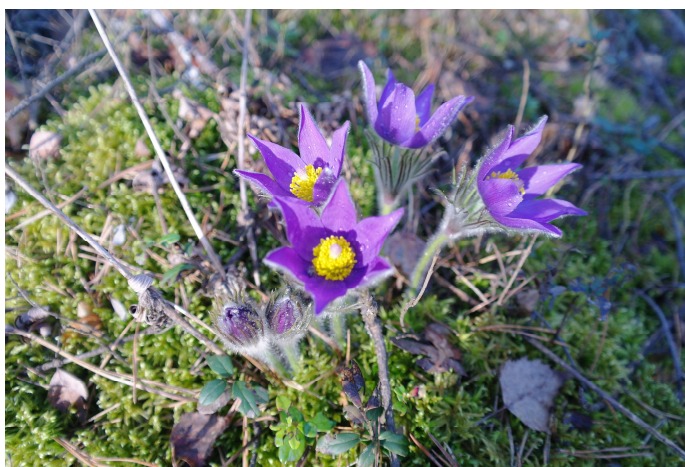


Рисунок 2. Цветение средневозрастной генеративной особи *P. Patens*

Фитоценотическая характеристика исследуемых популяций. Исследовались два местообитания. В растительных группировках с *P. patens* было отмечено 46 видов сосудистых растений, из которых постоянно сопутствуют этому виду во всех местообитаниях: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Antennaria dioica*, *Convallaria majalis*, *Juncus filiformis*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Festuca longifolia* (табл. 1). Популяция – I (располагающаяся в Красносельском районе) и имеет фитоценотическую приуроченность к лесным сообществам с доминированием: в древесном ярусе *Pinus sylvestris* в травяно-кустарничковом ярусе – *Vaccinium myrtillus* и моховом *Pleurozium schreberi*. Территория, которая занимается популяцией, испытывает сильную антропогенную нагрузку – сбор ягод и грибов, работы по санитарной прочистке леса, противопожарные мероприятия (минерализованные полосы и рвы). На некоторых участках с нарушенным моховым покровом наблюдали участки локального произрастания *P. patens* с плотностью от 7 до 10 особей на 1 м<sup>2</sup> там же отмечали высокую плотность *Convallaria majalis*.

Популяция – II (располагается в Нерехтском районе) и имеет фитоценотическую приуроченность к лесным сообществам с доминированием: в древесном ярусе *Pinus sylvestris* в травяно-кустарничковом ярусе – *Vaccinium vitis-idaea* и моховом *Sphagnum girgensohni*. Данная популяция произрастает в условиях большей влажности почвы, что обусловлено особенностями рельефа и хозяйственной деятельностью человека. В результате вырубki располагающейся на границе популяции был нарушен гидрологический режим местности, в результате чего отмечено избыточное увлажнение территории.

Таблица 1. - Виды травяно-кустарничкового яруса местообитаний *P. Patens* (Костромская обл.) с их обилием по шкале Друде

Популяция – I		Популяция – II	
вид растения	обилие	вид растения	обилие
<i>Andromeda polifolia</i>	sol	<i>Adoxa moschatellina</i>	sp
<i>Antennaria dioica</i>	sol	<i>Antennaria dioica</i>	sp
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	sol	<i>Asarum europaeum</i>	sp
<i>Calluna vulgaris</i>	sp	<i>Convallaria majalis</i>	sp
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	sol	<i>Festuca longifolia</i>	sol
<i>Convallaria majalis</i>	cop1	<i>Fragaria vesca</i>	sp
<i>Festuca longifolia</i>	sol	<i>Juncus filiformis</i>	sol
<i>Fragaria vesca</i>	sp	<i>Dianthus superbus</i>	sol
<i>Ledum palustre</i>	sol	<i>Luzula pilosa</i>	sp
<i>Luzula pilosa</i>	sp	<i>Melampyrum nemorosum</i>	sp
<i>Juncus filiformis</i>	sol	<i>Oxalis acetosella</i>	cop1
<i>Linnaea borealis</i>	sp	<i>Paris quadrifolia</i>	sp
<i>Maianthemum bifolium</i>	sp	<i>Polygala amarella</i>	sol
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	sol	<i>Pulsatilla patens</i>	sol
<i>Oxalis acetosella</i>	cop1	<i>Pyrola media</i>	sol
<i>Polygonatum officinale</i>	sp	<i>Pyrola rotundifolia</i>	sol
<i>Pulsatilla patens</i>	sol	<i>Solidago virgaurea</i>	sp
<i>Pyrola minor</i>	sp	<i>Salix cinerea</i>	sol
<i>Pyrola rotundifolia</i>	sp	<i>Vaccinium myrtillus</i>	cop2
<i>Chimaphilla umbellata</i>	sol	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	cop2
<i>Solidago virgaurea</i>	sol	<i>Vaccinium uliginosum</i>	cop1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	cop2	<i>Poa trivialis</i>	sp
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	cop1	<i>Briza media</i>	sol
<i>Vaccinium uliginosum</i>	cop1	<i>Calamagrostis epigeios</i>	cop1

Онтогенетические состояния *Pulsatilla patens*. В обеих изучаемых популяциях нами обнаружены все возрастные состояния *P. patens* от семян и проростков до сенильных особей.

Семена *P. patens* вытянутые длиной 3-5 мм, заостренные в базальной части и с длинной волосистой остью 3-5 см. Созревают в конце июня, зрелые семена осыпаются вблизи материнского растения, могут быть отнесены на некоторое расстояние ветром. В зависимости от условий семена прорастают в августе, но основная часть на следующий год. Для прорастания семян наиболее благоприятны места, не покрытые мхом (на минерализованных полосах, у края дорог).

Проростки, однопобеговые растения с двумя удлинёнными тёмно-зелёными семядолями, заострёнными на вершине, длиной 3-4 мм, черешки около 2 мм длиной образующих короткую пазуху с почкой из которой образуется первый трёхлопастной лист диаметром порядка 7 мм (в таком состоянии они остаются до первой зимовки). Проростки появляющиеся весной, за вегетационный период успевают сформировать три настоящих листа и в сентябре достигают высоты до 2-3 см.

Ювенильные особи. В ювенильном состоянии *P. patens* пребывает в течении 2-х или 3-х лет. Ежегодно в розеточном побеге образуется 3-4 новых листа, которые появляются во второй половине мая. Листья простые трёхдольные, опушённые длинными волосками, которые пропадают к середине июня. Длина листа ювенильного растения составляет порядка 3-5 см. Корневая система представлена главным и боковыми корнями первого и второго порядка.

Имматурные особи. В имматурном состоянии начинает формироваться вертикальное корневище. Главный корень отмирает, начинает формироваться вертикальное эпигеогенное корневище. Высота растения составляет от 5 до 15 см. За вегетационный период образуется от 3 до 6 листьев. Листовая пластина опушена с нижней части листа до момента полного раскрытия листовой пластины, после раскрытия опушен, остаётся черешок, полностью опушение пропадает в июле. Побег нарастает моноподиально. Мелкая диаметром 2-3 см трёхлопастная листовая пластинка, рассечённая клиновидными зубчатыми сегментами на длинном черешке. К концу имматурного состояния появляются крупные листовые пластины диаметром 4-5 см. Имматурный возраст длится 3-4 года.

Виргинильные особи. Для данного возрастного состояния характерно хорошо развитое вертикальное корневище с большим количеством черешков отмерших листьев (по числу которых можно

достаточно точно определять возраст растения). В виргинильном возрасте *P. patens* имеет крупную, диаметром до 10 см, 4-5 лопастную пластинку. Листья первой генерации текущего года более мелкие и могут иметь трёхлопастную листовую пластинку (как в имматурном состоянии) по сравнению с более поздней генерацией. За вегетативный период развивается от 5 до 9 новых листьев. Продолжительность виргинильного возрастного состояния 2-3 года. К концу виргинильного состояния происходит ветвление корневища и разрастание куста.

Молодые генеративные особи. Развитие первого генеративного побега у *P. patens* происходит на 10-12 год жизни растения. Продолжительность данного возрастного состояния длится 2-3 года.

Средневозрастные генеративные особи. Переход в данное возрастное состояние характеризуется ветвлением эпигеогенного корневища (в полевых условиях к средневозрастным растениям относили особей имеющих от 3 генеративных побегов). Куст разрастается и даёт начало новым парциальным кустам.

Старовозрастные генеративные особи. Каудекс сильно разрушен, имеются отмирающие части, которые могут делить растение на части. Количество цветоносов значительно сокращается, наблюдаются усыхающие листья и цветоносы.

Сенильные. Каудекс разрушен, листья имеют морфологию схожую с имматурной стадией.

Численность и плотность популяций. Численность и плотность популяции, является одним из важнейших параметров характеризующих её состояние. Из-за хозяйственной деятельности человека растения в пределах исследованных участков популяций распределены крайне неравномерно. Нами исследовано 30 м<sup>2</sup>, на площади с интенсивной антропогенной нагрузкой, на которой произрастает 156 особей *P. patens*, плотность составляет 2,5 особи на 1 м<sup>2</sup>. Однако, может формировать



локальные группировки в местах с нарушенным моховым покровом, плотность в таких локусах колеблется от 7 до 10 растений на 1 м<sup>2</sup>. Так же исследовано 30 м<sup>2</sup> местообитания с незначительным влиянием хозяйственной деятельности человека, нами отмечено 37 растений – 1,2 особи на 1 м<sup>2</sup>. В ненарушенной её части *P. patens* произрастает относительно равномерно единичными особями.

Популяция – II испытывает значительное влияние со стороны человека, наблюдали выпадение целого ряда возрастных стадий. Нами исследовано 30 м<sup>2</sup>, на которых произрастает 34 особи *P. patens*, растения располагаются локально по краю верхового болота. Плотность этой популяции составляет 1,1 особь на 1 м<sup>2</sup>.

Возрастная структура популяций. В обеих популяциях были обнаружены растения различных возрастных состояний: проростки, имматурные, ювенильные, виргинильные, молодые, средневозрастные, старые генеративные и сенильные особи.

Абсолютный максимум растений в обеих популяциях приходится на средневозрастную генеративную онтогенетическую группу. Так для популяции – I на них приходится 44% (69 штук) от общей численности популяции. Проростки – 20 (12%) особей, ювенильных – 11 (7%), имматурных 14 (9%), виргинильных 15 (9%), молодых генеративных 14 (9%), старовозрастных генеративных 11 (7%), сенильных 2 (1%). Одновершинный возрастной спектр со значительным числом прегенеративных возрастных состояний свидетельствует о достаточно устойчивом положении вида в данном местообитании. Преобладание средневозрастных генеративных особей характерно для длительно живущих травянистых стержнекорневых многолетников [3]. Небольшое количество сенильных растений обусловлено значительной продолжительностью жизни растений в генеративном возрастном состоянии. В целом популяцию в Красносельском районе можно отнести к

нормальному полночленному типу. Резкое преобладание средневозрастных особей можно объяснить наибольшей длительностью этого возрастного состояния и наименьшей элиминацией в данном возрастном состоянии. Возрастной спектр этого типа свойственен популяции способной к самоподдержанию и самовоспроизведению.

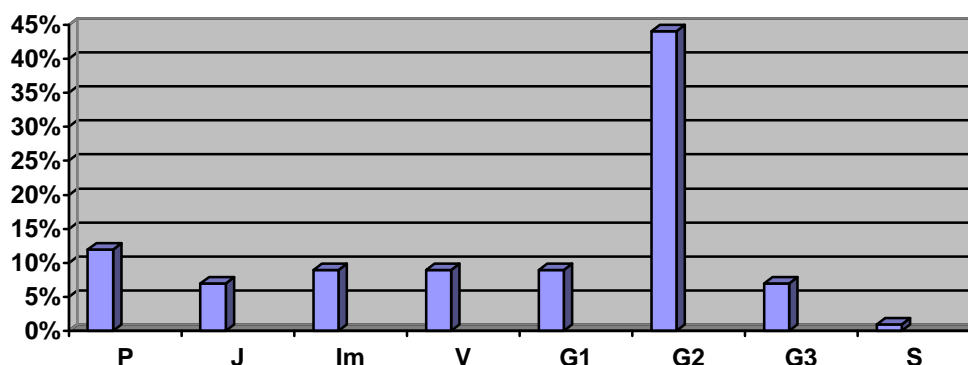


Рисунок 3. Возрастной спектр популяции – I *Pulsatilla patens* (Красносельский район, Костромской обл., 2012 г.) P – проростки, J – ювенильные особи, Im – имматурные особи, V – виргинильные особи, G1 – молодые генеративные особи, G2 – средневозрастные генеративные особи, G3 – старовозрастные генеративные особи, S – сенильные особи

Индекс возрастности свидетельствует о молодости этой популяции, он равен  $S = -0,831$ .

Для популяции – II, распределение по возрастным стадиям было следующее: 50% (16 особей) приходилось на средневозрастную генеративную стадию, отличительной чертой данной популяции, является отсутствие целого ряда возрастных стадий – проростков, ювенильных и имматурных особей было отмечено только 2 (6%) особи на виргинильной стадии развития, молодых генеративных растений нами было отмечено 5 (15%) особей, старовозрастных генеративных особей обнаружено 10 (29%) и 1 (2%) особь на сенильной стадии развития. Данную популяцию можно отнести к регрессивному типу, в возрастном спектре отмечается правосторонняя симметрия.

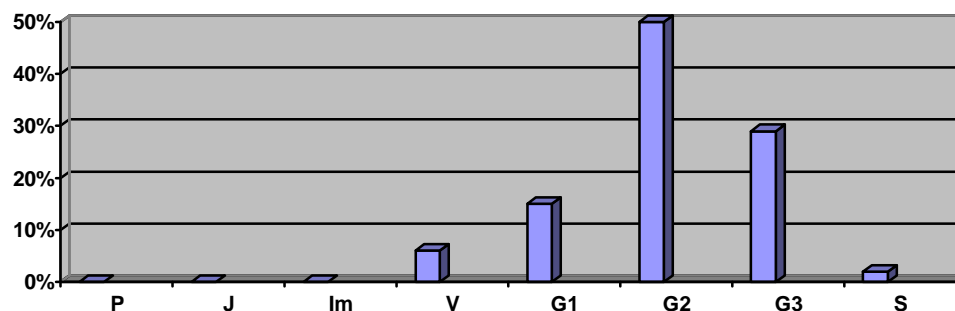


Рисунок 4. Возрастной спектр популяции – II *Pulsatilla patens* (Нерехтский район, Костромской обл., 2012 г.). P – проростки, J – ювенильные особи, Im – имматурные особи, V – виргинильные особи, G1 – молодые генеративные особи, G2 – средневозрастные генеративные особи, G3 – старовозрастные генеративные особи, S – сенильные особи

Индекс возрастности  $S=0,352$  – свидетельствует о том, что в данной популяции преобладают зрелые особи.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Минобр РФ в рамках реализации ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007-2013 годы» (государственный контракт № 16.552.11.7089 от 12 июля 2012 г.) с использованием оборудования ЦКП «ЭБЭЭ» ФГБОУ ВПО «ПГТУ».*

#### Список литературы

1. Красная книга Костромской области. Редакторы: А.Г. Еленевский, В.М. Константинов. Кострома: Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Костромской области, 2009. 369 с.
2. Борисова И.В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана / И.В. Борисова // Бот. Журнал. 1960. Т. 60, № 1. - С. 19-33.
3. Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 81-92.
4. Ишмуратова М.М. Изменчивость *Pulsatilla patens* (L.) Mill, в Башкирском Зауралье / М.М. Ишмуратова, Ю.В. Суровцева // Итоги биологических исследований 2001. Уфа, 2003. - Вып. 7. - С. 231-233.

5. Никитина С.В. Прострел раскрытый /С.В. Никитина, Л.В. Никитина, М.Г. Вахрамеева // Биол. флора Моск. области. – М., 1978.- Вып. 4 С. 79-85.
6. Рысина Г.П. К биологии прострела раскрытого в Подмосковье / Т.П. Рысина // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. - Т. 86, вып. 3. - С. 129-134.
7. Полевая геоботаника / Под. Ред.Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина М.: Л., 1964 Т.Ш. 530 с.
8. Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г.П. Рысина. М.: Наука, 1973. - 216 с.
9. Сафонова Е.А., Скобелева А.А., Андреева С.Н., Черосов М.М. Модель побегообразования *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz. *Pulsatilla multifida* (G. Pritzel) Juz. // Материалы международной научной конференции посвящённой 110-летию А.А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. 2011. Т.1. С. 189-193.
10. Сушенцов О.Е. Структура популяций видов *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) на Урале / О.Е. Сушенцов // Ботан. журн. – 2007. – Т. 92, № 4. – С. 493-505.
11. Филимонова Т.В. Онтогенез и возрастная структура популяций *Alchemilla alpine* (*Rosaceae*) в Мурманской области // Бот. журнал. 2006. Т. 91. № 11. С. 1672-1682.
12. Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) в северной степи / Н.А. Цибанова// Ботан. журн., 1976. - Т. 61, № 9. - С. 1272-1277.
13. Работнов Т.А. Некоторые важнейшие современные задачи изучения растительных сообществ. Основные проблемы современной геоботаники. М.: Наука, 1950. 254 с.

### References

1. Krasnaya kniga Kostromskoy oblasti. Redaktory: A.G. Elenevskiy, V.M. Konstantinov. Kostroma: Departament prirodnih resursov i ohrany okruzhayushey sredy Kostromskoy oblasti, 2009. 369 s.
2. Borisova I.V. Osnovnye zhiznennye formy dvudol'nyh mnogoletnih travyanistykh rasteniy stepnykh fitocenzov Severnogo Kazahstana / I.V. Borisova // Bot. Zhurnal. 1960. Т. 60, № 1. - S. 19-33.
3. Zaugol'nova L.B. Tipy vozrastnykh spektrov normal'nykh cenopopulyatsiy rasteniy // Cenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura). М.: Nauka, 1976. S. 81-92.

4. Ishmuratova M.M. Izmenchivost' *Pulsatilla patens* (L.) Mill, v Bashkirskom Zauralie / M.M. Ishmuratova, Yu.V. Surovceva // Itogi biologicheskikh issledovaniy 2001. Ufa, 2003. - Vyp. 7. - S. 231-233.
5. Nikitina S.V. Prostrel raskrytiy /S.V. Nikitina, L.V. Nikitina, M.G. Vahrameeva // Biol. flora Mosk. oblasti. – M., 1978.- Vyp. 4 S. 79-85.
6. Rysina G.P. K biologii prostrela raskrytogo v Podmoskovie / T.P. Rysina // Bul. MOIP. Otd. biol. 1981. - T. 86, vyp. 3. - S. 129-134.
7. Poleyaya geobotanika / Pod. Red.E.M. Lavrenko i A.A. Korchagina M.: L., 1964 T.III. 530 s.
8. Rysina G.P. Rannie etapy ontogeneza lesnyh travyanistykh rasteniy Podmoskovia / G.P. Rysina. M.: Nauka, 1973. - 216 s.
9. Safonova E.A., Skobeleva A.A., Andreeva S.N., Cherosov M.M. Model' pobegoobrazovaniya *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz. *Pulsatilla multifida* (G. Pritzel) Juz. // Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii posvyaschennoy 110-letiyu A.A. Uranova «Sovremennye problemy populyacionnoy ekologii, geobotaniki, sistematiki i floristiki. 2011. T.1. S. 189-193.
10. Sushentsov O.E. Struktura populyatsiy vidov *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) na Urale / O.E. Sushentsov // Botan. zhurn. – 2007. – T. 92, № 4. – S. 493-505.
11. Filimonova T.V. Ontogenez i vozrastnaya struktura populyatsiy *Alchemilla alpine* (*Rosaceae*) v Murmanskoy oblasti // Bot. zhurnal. 2006. T. 91. № 11. S. 1672-1682.
12. Cibanova N.A. Zhiznenniy cikl i vozrastnaya struktura cenopopulyatsiy *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) v severnoy stepi / N.A. Cibanova// Botan. zhurn., 1976. - T. 61, № 9. - S. 1272-1277.
13. Rabotnov T.A. Nekotorye vazhneishie sovremennye zadachi izucheniya rastitel'nykh soobshchestv. Osnovnye problemy sovremennoy geobotaniki. M.: Nauka, 1950. 254 s.