

УДК 581.5+581.14 (575.13)

**ОНТОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
УЗКОЛОКАЛЬНОГО ЭНДЕМИКА КЫЗЫЛКУМА
ASTRAGALUS HOLARGYREUS BUNGE (FABACEAE)**

© 2022 г. Ш.У. Сарибаяева, Х.Ф. Шомуродов, О.А. Абдураимов

Институт ботаники АН Республики Узбекистан
Узбекистан, 100125, г. Ташкент, ул. Дурмон йули, д. 32. E-mail: ssaribayeva@list.ru

Поступила в редакцию 20.07.2021. После доработки 15.10.2021. Принята к публикации 20.10.2021

Astragalus holargyreus Bunge – узколокальный эндемик Кызылкума. Произрастает в останцовых горах Букантау. Включен в «Красную книгу» Республики Узбекистан (2019) со статусом 1. Целью статьи является оценка современного состояния ценопопуляций. При описании онтогенеза использовали методику Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975) и работу “Ценопопуляции растений” (1976). Структуру ценопопуляции изучали общепринятым методом (Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976). Ценопопуляции характеризовали по классификациям онтогенетической структурности А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), возрастности и эффективности Л.А. Животовского (2001). Экологическую плотность определили по У. Одум (1986). Геоботанические описания выполнены по стандартной методике на площадках 100 м² (Полевая геоботаника, 1964). *Astragalus holargyreus* – моноцентрический вегетативно неподвижный стержнекорневой травянистый поликарпик с симподиально возобновляющимися моноциклическими побегами. Онтогенетический спектр первой ценопопуляции соответствует характерному и отражает биологические особенности вида: постепенное увеличение длительности жизни в прегенеративном и генеративном периодах с кульминацией в средневозрастном состоянии, быстрое старение. с абсолютным максимумом на особях средневозрастного генеративного состояния. Доля особей с абсолютным максимумом приходится на особи средневозрастного генеративного состояния (29.06%). Онтогенетический спектр во второй ценопопуляции не совпадает с характерным, одновершинная с абсолютным максимумом на виргинильные особи (23.40%). В ценопопуляции 1 средняя плотность особей равна 0.86 шт. на 1 м², в ЦП2 – 1.17. Экологическая плотность варьирует от 1.28 до 2.76. По сумме баллов организменных и популяционных признаков все обследованные ценопопуляции находятся в стабильном состоянии. Сохранить природную популяцию *Astragalus holargyreus* путем внесения местообитаний вида (хребет Букантау) в систему охраняемых природных территорий республики.

Ключевые слова: *Astragalus holargyreus*, онтогенез, пустыня Кызылкум, хребет Букантау, онтогенетическая структура, ценопопуляция.

DOI: 10.24412/1993-3916-2022-1-91-98

Во флоре Узбекистана зарегистрировано 4344 видов сосудистых растений (Sennikov et al., 2016). 378 видов (10%) считаются национальными эндемиками, которые находятся под угрозой исчезновения и имеют глобальное значение (Sennikov et al., 2016). Последнее издание Национальной Красной книги Узбекистана (2019) включает 314 видов сосудистых растений. Из них 34 вида из рода *Astragalus*, 4 из которых произрастают в Кызылкуме (*Astragalus holargyreus* Bunge, *Astragalus centralis* E. Sheld, *Astragalus adylovii* F.O. Khass., Ergashev et Kadyrov, *Astragalus plumatus* Boriss.). Эти виды произрастают в останцовых горах Кызылкума в трещинах скал, каменисто-щебнистых, изредка мелкоземисто-щебнистых склонах гор. Останцовые горы Кызылкума представляют собой изолированные возвышенности на равнинной территории, вытянутые в широтном направлении. Они считаются западным продолжением горной системы Средней Азии (Закиров, 1971). В последние несколько лет большинство горных флористических элементов исчезло в горах Кызылкума в процессе ксерофилизации. Исследуемый нами вид – *Astragalus holargyreus* Bunge, узколокальный эндемик Букантау, включен в Красную книгу Республики Узбекистан (2019) со статусом 1 и

находится на грани исчезновения. Ареал этого вида постоянно сокращается, и процесс до настоящего времени не прекращается (Красная книга ..., 1998, 2009).

Материалы и методы

Во время исследования в разных эколого-фитоценологических условиях гор Букантау мы изучили две ценопопуляционные популяции *Astragalus holargyreus*. Горы Букантау считаются западным продолжением горной системы Средней Азии. Для климата этой части Узбекистана характерны резкие колебания суточных и годовых температур, сильная инсоляция и незначительная облачность, небольшое количество неравномерных атмосферных осадков. В Кызылкуме суммарная солнечная радиация достигает 140-160 ккал/см² в год, а радиационный баланс – 50-60 (местами – 70) ккал/см² в год. Продолжительность солнечного сияния высокая – 2500-3000 ч в год. Сумма температур выше 10°C составляет 4000-5000°C и выше. Среднегодовая температура – около 16°C, средняя температура января составляет 0-10°C. Основная часть атмосферных осадков выпадает в зимне-весенний и отчасти в осенний периоды (максимум наблюдается с декабря по апрель). Их годовое количество составляет 70-125 мм. В Кызылкуме почти постоянно дуют ветры (преимущественно северо-восточного направления). Этот фактор увеличивает испарение с поверхности почвы и транспирацию у растений и еще больше усиливает дефицит влаги. На останцах Кызылкума в основном распространены серо-бурые почвы (Закиров, 1971).

Первая ценопопуляция растений описана на юго-восточных склонах гор в составе эфемероидово-попынного сообщества на высоте 531 м н.у.м. БС (рис. 1). Почва на участке щебнистая, каменистая. Общее проективное покрытие сообщества составляет около 11%. Доминирующими видами растительного покрова являются *Artemisia turanica* Krasch. *Convolvulus hamadae* (Vved.) Petrov и *Artemisia diffusa* Krasch. ex Poljakov. В составе сообщества зарегистрированы 16 видов цветковых растений, где преобладают многолетние травы. Вместе с доминирующими видами произрастают *Cousinia hamadae* Juz., *Ferula kyzylkumica* Korovin, *Tulipa buhseana* Boiss. и др.

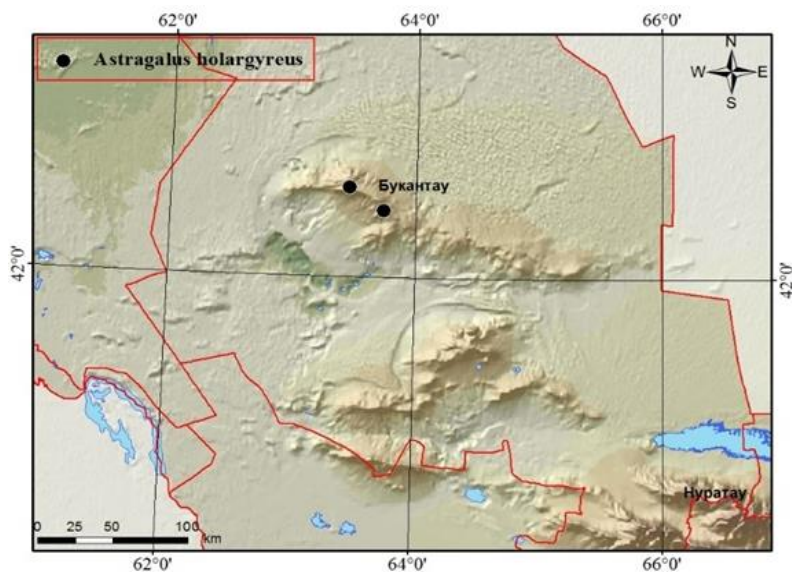


Рис. 1. Карта локализации ценопопуляций *Astragalus holargyreus*.

Вторая ценопопуляция описана на обнаженных юго-западных склонах гор в составе разнотравно-попынного сообщества на высоте 577 м н.у.м. БС (рис. 1). Растительность на участке разреженная. Благодаря негустой заросли *Atraphaxis spinosa* L. проективное покрытие травостоя составляет около 28%. Ботанический состав сообщества складывается из 25 видов сосудистых растений. В растительном покрове преобладают травянистые многолетники (67%). Наиболее распространенными являются *Artemisia diffusa* Krasch. ex Poljakov, *Artemisia turanica* Krasch., *Poa bulbosa* L. В ценозе также участвуют *Astragalus holargyreus* Bunge, *Stipa hohenackeriana* Trin. & Rupr., *Tulipa buhseana* Boiss., *Ferula kyzylkumica* Korovin, *Ephedra distachya* L. и др.

При описании онтогенеза мы использовали методику Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975, а также работу «Ценопопуляции растений» (1976). Структуру ценопопуляции изучали общепринятым методом (Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976). Трансекты закладывали длиной по 10 м и делили на площадки по 1 м². В каждой ценопопуляции было заложено от 10 до 30 таких площадок. Онтогенетическую структуру ценопопуляций определяли как соотношение особей разных онтогенетических состояний. За счетную единицу принимали особь. При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном онтогенетическом спектре (Заугольнова, 1994). По характеру распределения онтогенетических групп выделяют 4 типа спектров: левосторонний, центрированный, правосторонний и бимодальный. Характерный спектр зависит от биологических особенностей вида. Ценопопуляции характеризовали по классификациям: онтогенетической структурности А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), возрастности и эффективности Л.А. Животовского (2001). Дельта – индекс возрастности (Δ), введенный А.А. Урановым (1975):

$$\Delta = \sum K_i * M_i / N,$$

где K_i – весовой коэффициент для i -го возрастного состояния, M_i – плотность i -состояния, N – плотность ценопопуляций.

Позже Л.А. Животовский (2001) предложил индекс эффективности (ω), который можно интерпретировать как энергетическую нагрузку на среду, вызываемую «средним» растением:

$$\omega = \sum n_i e_i / \sum n_i,$$

где n_i – абсолютное число растений i -го онтогенетического состояния, $\sum n_i$ – общее число растений, e_i – эффективность растений i -го онтогенетического состояния. Индекс эффективности определяется возрастной структурой популяции. По классификации Л.А. Животовского (2001), ценопопуляции могут быть молодыми, зреющими, переходными, стареющими и старыми. Плотность популяции определяли количеством особей на единицу площади. При этом особое внимание было уделено показателям средней плотности, т.е. численности особей на единицу всего пространства (общей площади), и экологической плотности, т.е. численности на единицу обитаемого пространства, которое фактически может быть занято популяцией (Одум, 1986). На трансектах изучаемый вид встречался не на всех площадках, поэтому в качестве обитаемого пространства мы рассматривали только те площадки, на которых данный вид присутствовал, а экологическую плотность рассчитали как среднее число для этих заселенных площадок, исключив незаселенные. Геоботанические описания выполнены по стандартной методике на площадках 100 м² (Полевая геоботаника, 1964). Для оценки состояния ценопопуляции *A. holargyreus* мы анализировали ряд организменных признаков, таких как репродуктивное усилие особи (Р/У), биомассу особи, число генеративных побегов, высоту растения; и популяционных признаков, таких как плотность особей на 1 м², экологическую плотность особей на 1 м², долю особей генеративной фракции (g_2 - g_3), долю особей молодой фракции (j - g_1). Репродуктивные усилия растений определяли по отношению веса генеративных структур к общему весу особи (Марков, Плещинская, 1987). При этом диапазон каждого признака разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале, а затем каждому классу присваивался балл (табл. 1). Организменные признаки были определены для средневозрастного генеративного состояния (Заугольнова, 1994). Для характеристики каждого организменного признака проанализировано по 3 особи вида (всего для 2 изученных ценопопуляций проанализировано 36 особей).

Таблица 1. Демографическая характеристика ценопопуляций *Astragalus holargyreus*.

Демографические показатели	ЦП 1	ЦП 2
Плотность особей/м ² , шт.	0.86	1.17
Экологическая плотность особей/м ² , шт.	1.28	2.76
щ – индекс эффективности	0.64	0.41
Д – индекс возрастности	0.38	0.37
Тип ценопопуляции	переходный	переходный

Результаты и их обсуждение

В литературе имеются сведения об онтогенезе большинства видов рода *Astragalus* в аридных условиях (Джамалова, Абдураимов, 2004; Сарibaева, 2009). Но онтогенез и онтогенетическая структура *Astragalus holargyreus* ранее никем не изучались. Онтогенез вида был рассмотрен в эфемероидово-полынном сообществе.

Семена мелкие до 2 мм, почковидные, покрыты плотной кожурой, окраска коричневая, поверхность гладкая, матовая. Прорастание семян надземное.

Проростки представлены однобоговым растением с моноподиальным нарастанием (рис. 2, р). На побеге разворачиваются две супротивно расположенные семядоли эллипсовидной формы. Первичный побег ортотропный, имеет выраженный гипокотиль. Длина листа – 3 мм, ширина – 2 мм. Высота растения – 5-6 мм. Корневая система стержневая, длина корня – до 11 см.

Ювенильные растения – однобоговые с 1-3 простыми длинночерешковыми и 1-2 тройчатосложными листьями (рис. 2, j). Простые листья обратояйцевидные длиной 7 мм, шириной 5 мм. Всего на побеге разворачиваются до 7 листьев. Высота растения – 7-9 мм. Главный корень удлиняется до 25 см. Развиваются боковые корни I порядка в количестве 1-2 шт.

Имматурные растения имеют симподиально нарастающий одиночный побег с признаками, переходящими от ювенильных к взрослым: тройчатосложные длинночерешковые непарноперистосложные листья переходного типа с 2-3 парами листочков. Листорасположение очередное. В базальной части побега формируются почки возобновления. Корневая система представлена главными и боковыми корнями. Длина главного корня – 38 см, боковых – 4-5 см.

Виргинильные растения многобоговые, имеют характерные для вида непарноперистосложные листья с 3-6 парами листочков с укороченными черешками. Листовая пластинка ланцетная, длиной 1.1 см, шириной 0.5 см. Высота растения – до 6 см. Главный побег одревесневает. Главный корень сохраняется и удлиняется до 35 см (рис. 2).

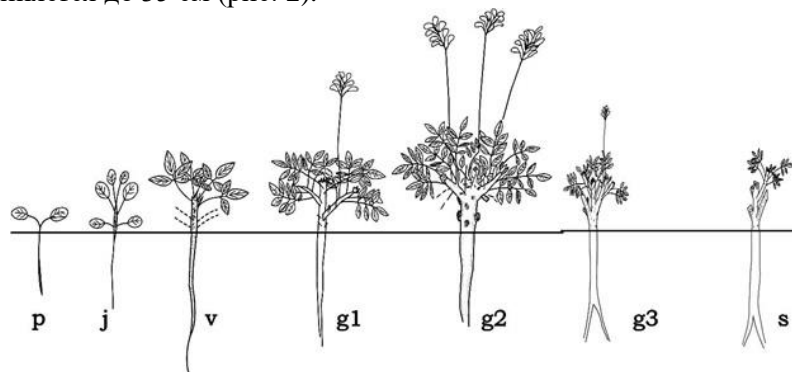


Рис. 2. Онтогенетические состояния *Astragalus holargyreus*. Условные обозначения: р – проросток, j – ювенильное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, s – сенильное.

Молодые генеративные растения (рис. 2, g1) – многобоговые, с 5-7 парноперистосложными листьями с короткими черешками, число пар листочков – 6-7. Высота растений – до 7-8 см. Генеративные побеги (цветоносы) образуются из почек, расположенных в пазухах средних листьев, и полностью отмирают после цветения. В данном состоянии рост главного побега прекращается и верхушечная почка отмирает. Растения переходят к симподиальному нарастанию. Побеги возобновления разворачиваются из боковых почек на 6-8 метамерах, заложенных на годичном приросте текущего года. Каждый побег нарастает моноподиально в течение 2-4 лет и становится скелетным. В данном состоянии на кусте насчитывается до 4 скелетных осей. Вместе с побегами возобновления ежегодно из спящих почек разворачиваются двулетние боковые вегетативные побеги. На годичном побеге развиваются от 6 до 8 листьев с 7 листочками. Высота вегетативной части растения достигает 2.8-3.8 см. Длина розеточного вегетативного побега – от 0.8 до 1.6 см. Генеративные органы закладываются весной. Число цветоносов достигает 2 (на особь). Соцветие представляет собой кисть, в которой насчитывается от 28 до 54 цветков. После цветения и плодоношения соцветие полностью отмирает, а материнская ось продолжает нарастать

моноподиально. Корень удлиняется до 48 см.

Средневозрастные генеративные растения имеют симподиальную систему моноподиальных скелетных побегов (рис. 2, g2). Особи характеризуются максимальным приростом биомассы, числом соцветий, семенной продуктивностью, с большим числом почек возобновления в базальных частях побегов. Высота растения – до 8-8.6 см. На кусте насчитывается до 12 скелетных осей. Число генеративных побегов достигает 8 (на особь), их длина колеблется от 7 до 15 см. В соцветии насчитывается 32-45 цветков. Развит мощный главный корень длиной до 67 см.

У старых генеративных растений (рис. 2, g3) процессы отмирания преобладают над процессами новообразования, которые выражаются в сокращении числа генеративных (до 2) и вегетативных побегов (до 3). Высота растений – 4.5-4.8 см. Число листочков – до 5. Длина генеративных побегов – до 7 см. Соцветие несет 18-20 цветков. Наблюдается отмирание вегетативных побегов на кусте (рис. 2). Длина корня достигает 75 см.

У сенильных растений отсутствуют генеративные побеги (рис. 2, s). В этом состоянии наблюдается резкое преобладание процессов отмирания над новообразованием. В корневой системе усиливается процесс разрушения центрального главного корня. Высота особей – до 1.8-2.1 см.

Таким образом, *A. holargyreus* – это моноцентрический, вегетативно неподвижный стержнекорневой травянистый поликарпик с симподиально возобновляющимися моноциклическими побегами.

Изучена онтогенетическая структура *A. holargyreus* в двух ценопопуляциях. По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1971) обследованные ценопопуляции вида – нормальные, полночленные. Онтогенетическая структура ценопопуляций *A. holargyreus* имеет два типа спектра: левосторонний (ЦП2) и центрированный (ЦП1). Онтогенез *A. holargyreus* полный, простой, с продолжительностью в средневозрастном генеративном состоянии. Характерный онтогенетический спектр центрированный и определяется биологией вида: семенным способом самоподдержания ценопопуляций, длительным генеративным периодом и быстрым темпом развития особей в прегенеративном и постгенеративном периодах.

Первая ценопопуляция *A. holargyreus* является центрированной, с абсолютным максимумом на особи средневозрастного генеративного состояния. Доля особей этой возрастной группы в ЦП составляет 29.1% (рис. 3).

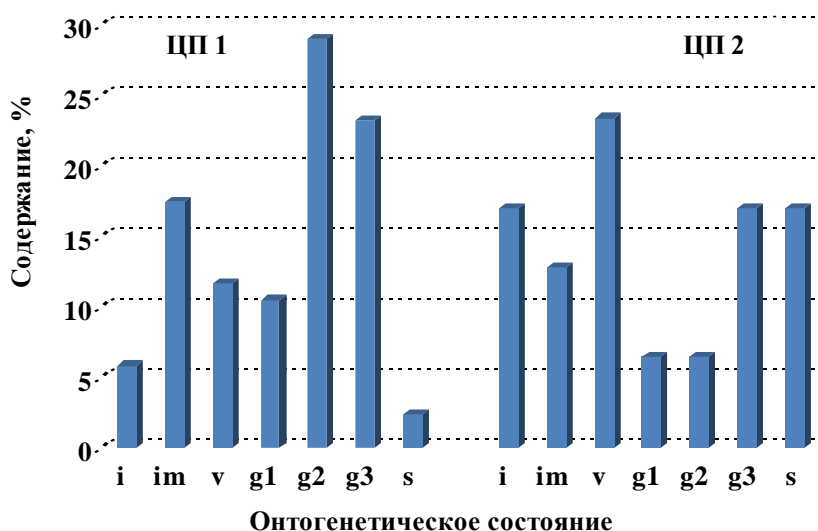


Рис. 3. Онтогенетические спектры ценопопуляции *Astragalus holargyreus* (ЦП 1, ЦП 2).

Накопление средневозрастных генеративных растений в ценопопуляции связано с продолжительным развитием данной онтогенетической группы и быстрым темпом развития особей в прегенеративном возрастном состоянии. Ничтожная доля ювенильных особей в ценопопуляции (5.8%), вероятно, связана с затруднением всхожести семян на каменисто-щебнистых почвах и выпадом молодняка в процессе смещения щебня и камней во время пастьбы скота. Низкие значения в

ценопопуляции имматурных (17.4%) и виргинильных (11.6%) особей – результат интенсивного темпа развития растений в этих возрастных группах и быстрого перехода особей к следующему возрастному состоянию. Старых особей в обследуемой ценопопуляции чуть больше 2%. Это свидетельствует о том, что многие стареющие особи заканчивают свой продолжительный жизненный цикл в старом генеративном возрастном состоянии. Онтогенетический спектр данной ценопопуляции совпадает с характерным.

Вторая ценопопуляция (левостороннего типа) – одновершинная, с абсолютным максимумом на виргинильные особи (23.4%). Подобный тип спектра формируется при обильном плодоношении и быстрых темпах развития молодых особей. На юго-западных склонах гор в составе разнотравно-полынного сообщества из-за плотного зарастания полынью туранской подрост исследуемого вида защищен от ветровой эрозии, а его элиминация незначительная. Низкие показатели генеративных особей (молодых – 6.4%, зрелых – 6.4%) связаны с высоким фитоценоотическим давлением, созданным двумя видами полыни. В подобных условиях длительность репродуктивных этапов (g1 и g2) у *A. holargyreus* сокращается и особи переходят к следующему этапу развития. Вследствие этого число особей старого генеративного и сенильного возрастного состояния в ценопопуляции заметно увеличивается (17%). Онтогенетический спектр данной ценопопуляции не совпадает с характерным.

Оценка возрастности (Δ -дельта) и эффективности (ω -омега) ценопопуляций показала, что изученные ценопопуляции *A. holargyreus* – переходные (ЦП1 $\Delta=0.38$, $\omega=0.64$; ЦП2 $\Delta=0.37$, $\omega=0.41$).

Плотность особей в изученных ценопопуляциях варьирует в среднем от 0.86 до 1.17 экз./м². Экологическая плотность колеблется от 1.28 до 2.76 экз./м² (табл. 2).

Таблица 2. Балловые оценки величины признаков *Astragalus holargyreus*.

№	Признаки	ЦП 1		ЦП 2	
		среднее значение \pm ошибка	V, %	среднее значение \pm ошибка	V, %
Организменные признаки					
1	P/Y, %	31.93	–	31.23	–
2	Биомасса особи, г	8.3 \pm 0.5	11.3	10.66 \pm 0.7	11.69
3	Число генеративных побегов, шт.	4.3 \pm 0.2	6.8	4.0 \pm 0.4	20.01
4	Высота растений, см	8.6 \pm 0.5	10.07	7.2 \pm 0.4	9.6
Популяционные признаки					
5	Плотность особей вида на 1 м ² , шт.	0.86	–	1.17	–
6	Экологическая плотность особей вида на 1 м ² , шт.	1.28	–	2.76	–
7	Доля g2-g3, %	52.31	–	23.4	–
8	Доля j-g1, %	45.31	–	59.56	–

Примечание к таблице 2: V – коэффициент варьирования признаков.

Изученные ценопопуляции *A. holargyreus* – нормальные, полночленные. Их онтогенетический спектр, изученный на разнотравно-полынном сообществе, не совпадает с характерным. Возрастной спектр первой ценопопуляции соответствует характерному и отражает биологические особенности вида: постепенное увеличение длительности жизни в прегенеративном и генеративном периодах с кульминацией в средневозрастном состоянии, быстрое старение.

Для оценки состояния ценопопуляций в качестве организменных признаков были взяты репродуктивное усилие (P/Y), биомасса особей, число генеративных побегов, высота растения, а в качестве организменных признаков – плотность особей, экологическая плотность, доля молодых (j-g1) и доля генеративных особей (g2-g3).

Следует отметить, что в обследованных ценопопуляциях показатели организменных признаков не имеют больших отличий. В них среднее число генеративных побегов варьирует от 4.0 до 4.3 см, биомасса особей – от 8.3 до 10.66 г, высота растений составляет 7.2-8.6 см. По всей вероятности, высокие значения этих признаков связаны с благоприятными условиями обитания вида: скалистый

склон, отсутствие высокотравных конкурентных видов.

Анализ популяционных параметров также показал относительное сходство по выбранным признакам. Высокая доля особей молодой фракции (j-g1) в ценопопуляциях связана с хорошим семенным возобновлением и выживанием молодых растений в составе фитоценозов, где они произрастают.

Доля генеративной фракции (g2-g3) в ЦП1 складывается только за счет одних зрелых генеративных особей. Накопление зрелых генеративных особей объясняется длительностью развития особей в данном онтогенетическом состоянии. В ЦП1 средняя плотность особей составляет 0.86 шт. на 1 м², в ЦП2 – 1.17. Экологическая плотность варьирует от 1.28 до 2.76.

Выводы

Ценопопуляции, произрастающие в останцовых горах Букантау, круглогодично находятся под антропогенным прессингом. Популяции исследованных видов страдают от вытаптывания и высокой пастбищной нагрузки. С другой стороны, изменение экологических условий в регионе Приаралья в связи с усыханием Аральского моря заметно повлияло на структуру растительного покрова. Псаммофитные и галофитные сообщества с целыми рядами своих эдификаторов в останцовых горах Кызылкума постепенно вытесняют горные флористические элементы, к числу которых относится и *Astragalus holargyreus*.

Изученные ценопопуляции *A. holargyreus* являются нормальными и полночленными. Благодаря максимальному количеству виргинильных особей их онтогенетический спектр, изученный на разнотравно-полынном сообществе, не совпадает с характерным (левосторонний). Подобный спектр формируется при обильном плодоношении и быстрых темпах развития молодых особей, что свидетельствует об устойчивости ценопопуляции. Спектр другой ценопопуляции соответствует характерному и отражает биологические особенности вида. Анализ организменных и популяционных признаков показал, что они близки к исследованным ценопопуляциям. Большое количество генеративных побегов (4.3), высокие показатели биомассы особей и репродуктивного усилия являются признаком хорошего виталитетного состояния особей. Популяционные признаки также говорят о благоприятном состоянии ценопопуляций *A. holargyreus*. В среднем одна особь на 1 м² и высокие доли как молодых, так и зрелых фракций подтверждают стабильное состояние изученных ценопопуляций вида.

Горы Букантау считаются ключевым ботаническим районом Узбекистана. Здесь произрастают эндемы *Gagea deserticola* Levichev, *Scrophularia rudolfii* F.O. Khass., Serekeeva & Kadyrov, *Astragalus remanens* Nabiev (Серекеева, 2012) и редкие виды, которые, включены в «Красную Книгу» Республики Узбекистан (2019): *Ferula kyzylkumica* Korovin, *Lagochilus vvedenskyi* Kamelin & Tzukerv, *Stipa aktauensis* Roshev и другие. Мы считаем целесообразным сохранить природную популяцию редких видов и *Astragalus holargyreus* путем внесения местообитаний вида (хребет Букантау) в систему охраняемых природных территорий республики.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке проекта Министерства инновации Республики Узбекистан в рамках научного проекта ПЗ-2014-0828163420 “Оценка состояния ценопопуляций редких и исчезающих видов растений останцовых низкогорий Кызылкума в связи с опустыниванием”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Джамалова Г.Т., Абдураимов С.А. 2004. Онтогенез *Astragalus turczaninonii* Kar. et Kir. // Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство. Материалы международной научной конференции. Ташкент. С. 129-131.
- Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. Т. 2. № 1. С. 3-7.
- Закиров П.К. 1971. Ботаническая география низкогорий Кызылкума и хребта Нуратау. Ташкент: Фан. С. 11-19.
- Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Автореф. дисс. док. наук по биол. С-Пб. 70 с.
- Красная Книга Республики Узбекистан. 2019 / Ред. Ф.О. Хасанов. Ташкент: Chinor ENK. Т. 1. С. 16-50.
- Красная Книга Республики Узбекистан. 1998 / Ред. У. Прагов. Ташкент: Chinor ENK. Т. 1. С. 60.
- Красная Книга Республики Узбекистан. 2009 / Ред. У. Прагов. Ташкент: Chinor ENK. Т. 1. С. 48-49.

- Марков М.В., Плещинская Е.Н. 1987. Репродуктивное усилие у растений // Журнал общей биологии. № 48 (1). С. 77-82.
- Одум У. 1986. Экология. Т. 2. М. 209 с.
- Полевая геоботаника. 1964 / Ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагин. М.-Л.: АН СССР. Т. 3. 530 с.
- Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. № 6. С. 7-204.
- Сарибаева Ш.У. 2009. Биоэкологические особенности и ценопопуляционная характеристика *Astragalus centralis* E. Sheld. в условиях Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ташкент. 16 с.
- Серикиева Г.А. 2012. Флора Букантау. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ташкент. 16 с.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. № 2. С. 7-34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отделение биологии. Т. 74. № 2. С. 119-134.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- Sennikov A.N., Tojibaev K.Sh., Khassanov F.O., Beshko N.Yu. 2016. The Flora of Uzbekistan Project // Phytotaxa. No. 282 (2) P. 107-118.