

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПЯТИЛИСТНИКА КУСТАРНИКОВОГО (*PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*, *ROSACEAE*) В ГОРНОМ АЛТАЕ

Е.К. Комаревцева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Проведена оценка состояния пяти ценопопуляций *P. fruticosa* (L.) O. Schwarz методом сопоставления организменных и популяционных параметров. В оптимальном состоянии находятся ценопопуляции в луговой степи и на субальпийском лугу. Условия мелкодерновинной степи, галечниковой поймы и альпийского луга неблагоприятны для *P. fruticosa*, что вызывает снижение или организменных, или популяционных параметров.

**Ключевые слова:** *Rosaceae*, *Pentaphylloides fruticosa*, состояние ценопопуляции, оптимум ценопопуляции, пятилистник кустарниковый, кустарник, кустарничек, Горный Алтай.

## STATUS OF COENOPOPULATIONS OF THE SCHRUBBY CINQUEFOIL (*PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*, *ROSACEAE*) THE ALTAI MOUNTAINS

Е.К. Komarevtseva

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

The assessment of the status of populations of five *P. fruticosa* (L.) O. Schwarz by comparing the organismic and population parameters have been made. The coenopopulations in the meadow steppe and subalpine meadow are in the optimal condition. Conditions of the small-turf steppe, pebbly flood plain and the alpine meadows are unfavorable for *P. fruticosa*, which causes a reduction or organismic, or population parameters.

**Key words:** *Rosaceae*, *Pentaphylloides fruticosa*, the state of coenopopulations, coenopopulation optimum, shrubby cinquefoil, shrub, low shrub, Altai Mountains.

### ВВЕДЕНИЕ

Ценопопуляцию как систему характеризует способность длительно сохранять свою структуру и численность, что обуславливает ее устойчивость и продуктивность. Степень выраженности этих свойств ценопопуляции определяет ее жизненное состояние (Ермакова, 1976). Оценка состояния вида в ценозе тесно связана с определением понятия оптимума, который определяется для особи и совокупности особей (ценопопуляции). При этом обсуждается соотношение потенциальных возможностей организма и популяции, и степени их реализации в конкретных природных условиях (Прозоровский, 1940; Шахов, 1945, 1949; Марков, 1962; Миркин, Розенберг, 1978).

Метод сопоставления организменных и популяционных параметров, предложенный Л.Б. Заугольной (Заугольнова и др., 1993а; Заугольнова, 1994), позволяет оценить состояние ценопопуляции с учетом структурной иерархии организации популяций, т. е. развития популяции как системы и развития особей, ее составляющих. При этом оптимальное состояние ценопопуляции соответствует наивысшим значениям

как организменных, так и популяционных показателей, а пессимальное состояние констатируется, соответственно, при минимальных значениях этих двух групп параметров. Критическое состояние ценопопуляции наступает при нарушении круговорота поколений особей и сопровождается пространственной ее расчлененностью, а также неполноценностью лоскусов.

*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (*P. fruticosa*), или пятилистник кустарниковый – прямостоячий (иногда простертый) летнезеленый геоксильный кустарник из сем. *Rosaceae* высотой до 150 см. Этот вид хорошо известен как лекарственное растение в восточной медицине. Водный настой цветов, побегов или корней пятилистника кустарникового применяется как противовоспалительное средство при различных заболеваниях желудочно-кишечного тракта, ротовой полости, лор-органов и глаз, а также благотворно влияет на обмен веществ и обладает легким мочегонным эффектом (Шретер, 1975; Телятьев, 1976; Растения..., 1989; Минаева, 1991). Современные фармакологичес-

кие исследования сухого экстракта *P. fruticosa* выявили его малотоксичность, а также выраженные антиоксидантные, гипогликемические, иммуномодулирующие и антиаллергические свойства (Иммуномодулирующие свойства..., 2000; Николаева и др., 2001).

*P. fruticosa* – голарктический горный вид с дизъюнктивным ареалом, состоящим из нескольких неравных частей. Основная (азиатская) часть его ареала лежит в пределах Северной, Центральной и Средней Азии. Остальные фрагменты ареала значительно меньше по площади и очень удалены от азиатской части – Северная Америка, Европа, Урал и Кавказ (Юзепчук, 1941; Коропачинский, Встовская, 2002). По всему ареалу вид проявляет себя как светолюбивый

мезофит, тяготеющий к горным местообитаниям (Горчаковский, 1960).

Основным районом сбора сырья является территория Горного Алтая, где *P. fruticosa* широко распространен и отмечается практически во всех поясах растительности (Куминова, 1960). Однако в условиях ухудшения экологической обстановки и увеличения антропогенной нагрузки необходим рациональный подход к использованию природных зарослей вида, что невозможно без оценки состояния его природных популяций.

Цель работы – оценить состояние ценопопуляций (ЦП) *P. fruticosa* на основе организменных и популяционных признаков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проведена оценка пяти ценопопуляций *P. fruticosa* в следующих местообитаниях (Комаревцева, 2005а): 1) несформированные группировки растений галечниковой поймы р. Катунь (800 м над ур. м.), окрестности с. Тюнгур (Тюнгурская ЦП); 2) пятилистниковая луговая степь в бассейне р. Чарыш на высоте 1000 м над ур. м. (Усть-Канская ЦП); 3) мелкодерновинная разнотравно-злаковая степь в нижней части северного склона хр. Чихачева (2000 м над ур. м.) на границе с галечниковым руслом временного водотока, окрестности с. Кокоря (Чихачевская ЦП); 4) пятилистниково-манжетковый субальпийский луг на северо-западном склоне Курайского хребта, окрестности с. Курай, высота 2200 м над ур. м. (Курайская ЦП); 5) альпийский деградированный луг на Семином перевале, на высоте 1700 м над ур. м. (Семиная ЦП).

Онтогенез и структура этих ценопопуляций *P. fruticosa* изучены ранее (Комаревцева, 2005а,в). Диагностику состояния ценопопуляций проводили по методике Л.Б. Заугольной (1994) с учетом организменных признаков и популяционных параметров. Диапазон каждого признака разбивали на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале. Каждому классу присваивался балл: максимальные

значения соответствовали 5 баллам, наименьшие – 1 баллу.

Для характеристики организменного уровня выбирали средневозрастные генеративные особи ( $g_2$ ), как оказывающие наибольшее влияние на условия среды. Состояние ценопопуляций оценивали по следующим параметрам особей *P. fruticosa*: надземной биомассе особи, ее высоте, числу цветков на побеге формирования, числу побегов ветвления (ПВ) I порядка на побеге формирования и их длине, диаметру ксилоподия (табл. 1). Перечисленные организменные признаки достоверно отличаются по  $t$ -критерию Стьюдента при 95%-м уровне значимости (Зайцев, 1973).

В качестве популяционных показателей были взяты индекс восстановления ( $I_1$ ) (Жукова, 1987; Глотов, 1998), эффективная плотность популяции ( $M_e$ ) (Животовский, 2001), а также параметры пространственной структуры (Григорьева и др., 1977):  $M_a$  – средняя плотность особей в пределах скоплений (число счетных единиц на  $0.25 \text{ м}^2$ ),  $L_a$  – протяженность скоплений по трансекте ( $m$ ),  $D_m$  – степень отграниченности скоплений друг от друга и  $D_l$  – степень их отдаленности (табл. 2). В изученных ценопопуляциях *P. fruticosa* установлено контагиозное (групповое)

Таблица 1

Организменные параметры средневозрастных генеративных особей (или парциальных образований) *P. fruticosa* в ценопопуляциях (среднеарифметические значения)

Параметр	Ценопопуляция				
	Тюнгурская	Усть-Канская	Чихачевская	Курайская	Семиная
Высота растения, см	63.5	72.1	30.5	56.7	20.8
Диаметр ксилоподия, см	6.0	4.8	3.0	1.2	0.8
Число цветков на ПФ	76.0	104.0	13.0	17.0	4.0
Надземная биомасса, г	295.1	675.5	148.3	54.8	4.8
Число ПВ I порядка на ПФ, шт.	9.0	8.0	5.0	7.0	6.0
Длина ПВ I порядка, см	15.4	32.0	7.7	10.5	6.6

Примечание. ПФ – побег формирования; ПВ – побег ветвления.

Таблица 2

**Популяционные параметры ценопопуляций  
*P. fruticosa***

Параметр	Ценопопуляция				
	Тюнгурская	Усть-Канская	Чихачевская	Курайская	Семинская
$L_a$ , м	5.40	7.70	8.20	5.90	10.20
$M_a$ , шт.	0.63	1.50	1.90	1.03	3.51
$D_m$	0.90	0.93	0.63	0.65	0.93
$D_l$	0.71	0.38	0.39	0.44	0.40
$I_1$	0.71	0.87	0.60	0.24	0.74
$M_e$	0.27	0.46	1.06	0.70	1.82
$\omega$	0.43	0.31	0.56	0.67	0.52

*Примечание.*  $\omega$  – эффективность ценопопуляции, остальные пояснения см. на рисунке.

распределение особей с тремя уровнями агрегированности (Комаревцева, 2005в). Формирование I и II уровней обусловлено биологическими характеристиками вида – радиусом рассеивания семян вокруг генеративной особи, темпами развития семенного подростка и вегетативным разрастанием, и параметры их слабо зависят от условий среды. Развитие скопле-

ний III уровня определяется эколого-ценотическими условиями, поэтому параметры их были выбраны как популяционные показатели. Значения дискретности ( $D_m$  и  $D_l$ ) оценивались в обратной зависимости: чем выше показатель, тем ниже его балловая оценка, так как высокая ограниченность и отдаленность скопленный свидетельствуют о низкой степени сформированности пространственной структуры ценопопуляции. Индекс восстановления ( $I_1$ ), представляющий собой долю подростка от общего числа особей без учета старых нецветущих растений, использовался для оценки возможности самоподдержания ценопопуляций. Для определения скорости усвоения энергетических ресурсов среды (нагрузки) ценопопуляцией вычисляется эффективная плотность популяции ( $M_e$ ): как произведение индекса эффективности популяции  $\omega$  на ее плотность  $M_a$  (Животовский, 2001), т. е.  $M_e$  зависит как от плотности ценопопуляции, так и от ее онтогенетического спектра. По классификации “дельта-омега” исследуемые ценопопуляции относятся к молодым (Усть-Канская, Тюнгурская, Чихачевская) и к переходной (Курайская). Эффективность  $\omega$  ценопопуляций при этом различна, что связано с разной долей генеративных растений в онтогенетическом спектре ценопопуляций (Комаревцева, 2005б).

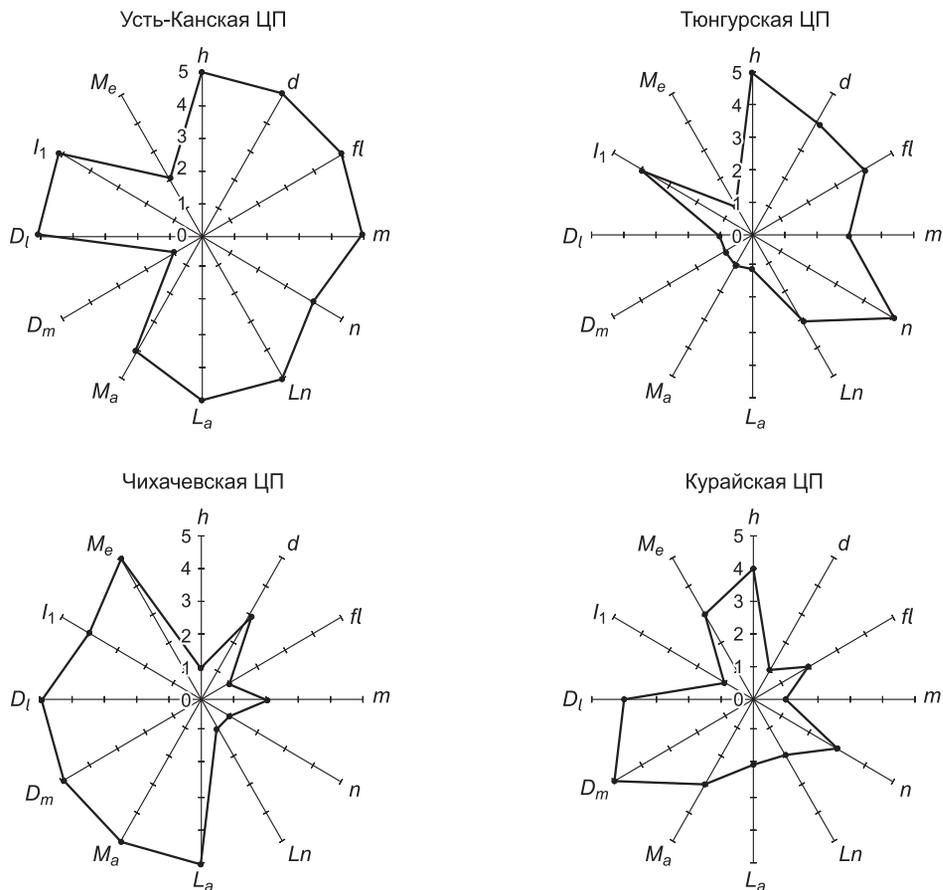
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*P. fruticosa* в исследуемых ценопопуляциях образует две жизненные формы – геоксильный кустарник и вегетативно-подвижный геоксильный кустарничек. Наиболее распространены кустарниковые жизненные формы вида: компактный геоксильный кустарник в Усть-Канской, Тюнгурской, Чихачевской ценопопуляциях и эпигеогенно-геоксильный кустарник в Курайской ЦП. Как кустарничек *P. fruticosa* развивается только в Семинской ЦП. В связи с этим параметры последней рассматриваются отдельно от остальных ценопопуляций.

Результаты оценок состояния ценопопуляций по совокупности организменных и популяционных признаков представлены в виде лепестковых диаграмм (см. рисунок). Наибольшие значения суммы организменных признаков наблюдаются в пятилистниковой луговой степи и на галечниковой пойме реки (Усть-Канская ЦП – 29 баллов, Тюнгурская ЦП – 24 балла). В Усть-Канской ЦП значения большинства организменных признаков достигают 5 баллов, а в Тюнгурской ЦП колеблются в пределах 3–5 баллов. Значительное снижение значений организменных параметров (суммарная оценка всего 9 баллов) наблюдается в мелкодерновинной степи (Чихачевская ЦП), где параметры особей не выше 1–2 баллов. На субальпийском лугу параметры средневозрастных особей оцениваются в 1–4 балла, что в сумме составляет 13 баллов, и Курайская ЦП занимает промежуточное положение.

Следовательно, условия луговой степи и галечниковой поймы реки оптимальны для индивидуального развития особей *P. fruticosa*, а условия субальпийского луга и мелкодерновинной степи неблагоприятны. В мелкодерновинной степи это связано с недостаточным количеством влаги в почве, на субальпийском лугу – с развитием полицентрической биоморфы и, соответственно, парциального средневозрастного генеративного куста, менее мощного по сравнению с кустом семенного происхождения.

Оценка популяционных параметров показала, что изученные ценопопуляции различаются между собой по показателям популяционной структуры (см. табл. 2). Наиболее высокие значения параметров пространственной структуры наблюдаются в условиях мелкодерновинной степи (Чихачевская ЦП), где общее проективное покрытие (ОПП) травостоя составляет 50 %. Суммарное количество баллов по популяционным признакам здесь равно 29. Несмотря на высокое ОПП травостоя в луговой степи и на субальпийском лугу (80 и 100 % соответственно), сумма баллов по популяционным параметрам у этих ценопопуляций также довольно высока. В Усть-Канской ЦП (22 балла) это обусловлено образованием в результате умеренного выпаса достаточного количества “микросайтов”, благоприятных для развития прегенеративных особей вида, о чем свидетельствует высокое значение  $I_1$  (5 баллов). В Курайской ЦП (18 баллов) при низком  $I_1$  (1 балл) *P. fruticosa* сохраняет свое положе-



Оценка состояния ценопопуляций *P. fruticosa* (в баллах) по организменным и популяционным признакам.

*Организменные признаки:*  $m$  – надземная масса особи;  $h$  – высота куста;  $d$  – диаметр ксиллоподия;  $fl$  – число цветков на побеге формирования;  $n$  – число побегов ветвления I порядка;  $Ln$  – длина побегов ветвления I порядка.

*Популяционные признаки:*  $L_a$  – протяженность скопления по трансекте ( $m$ );  $M_a$  – средняя плотность особей в пределах скопления;  $D_m$  – степень отграниченности скоплений;  $D_l$  – степень отдаленности скоплений,  $I_1$  – индекс восстановления;  $M_e$  – эффективная плотность ценопопуляции.

ние в фитоценозе за счет вегетативного разрастания. Одним из основных препятствий для развития ценопопуляций в фитоценозе является недоразвитие почвенного покрова, наблюдающееся на галечниковой пойме (Тюнгурская ЦП). Здесь, несмотря на довольно высокое значение индекса восстановления ( $I_1$ ) (4 балла), зафиксированы наименьшие значения (по 1 баллу) всех параметров пространственной структуры.

Эффективная плотность популяции ( $M_e$ ) через среднюю плотность ( $M_a$ ) ценопопуляции связывает онтогенетическую структуру, во многом обусловленную биологическими свойствами вида, с эколого-ценоотическими условиями произрастания (Животовский, 2001). Анализ ценопопуляций *P. fruticosa* по эффективной плотности (см. табл. 1) показывает, что при невысокой эффективности ценопопуляций (Усть-Канская и Тюнгурская) повышение средней плотности ценопопуляции незначительно увеличивает ее эффективную плотность (Усть-Канская). У ценопопуляций, эффективность которых выше (Чихачевская и Курайская), значение  $M_e$  более зависимо от средней плотности ценопопуляции. Наибольшая эффектив-

ная плотность выявлена в Чихачевской ЦП (5 баллов), а наименьшие ее значения имеют Тюнгурская и Усть-Канская ЦП (1 и 2 балла соответственно). Курайская ЦП по значению  $M_e$  (3 балла) занимает промежуточное положение.

Итак, из изученных ценопопуляций вида наиболее высокими значениями популяционных параметров отличается Чихачевская ЦП, что объясняется минимальным фитоценоотическим воздействием на нее. Здесь высокие значения показателей пространственной структуры (наибольшие размеры и плотность скоплений, низкая их дискретность) ценопопуляции сочетаются с высокими значениями индекса восстановления ( $I_1$ ) и эффективной плотности ( $M_e$ ). Наименьшие значения почти всех популяционных параметров (кроме  $I_1$ ) отмечаются в Тюнгурской ЦП, что обусловлено отсутствием сплошного почвенного покрова на галечнике. Эдафические условия оказывают отрицательное влияние на параметры пространственной структуры. Преобладание прегеративных особей и низкая плотность определяют низкую эффективную плотность Тюнгурской ЦП. Промежуточное по-

ложение занимают Усть-Канская и Курайская ЦП. В Усть-Канской ЦП (в связи с высокой сомкнутостью травостоя) скопления имеют высокую дискретность, а переходный характер этой ценопопуляции от инвазионной к молодой нормальной обуславливает ее низкую эффективную плотность. В Курайской ЦП при средних значениях параметров пространственной структуры и эффективной плотности отмечается крайне низкий индекс восстановления, что связано с отсутствием омоложения вегетативного потомства.

Оценка состояния ценопопуляций по комплексу признаков показала, что в ценопопуляциях, где *P. fruticosa* развивается как кустарник, суммарные значения организменных и популяционных характеристик колеблются в одинаковых пределах – от 9 до 29 баллов. В оптимальном состоянии находится Усть-Канская ЦП, в которой формируются особи с высокими значениями организменных признаков (29 баллов), а значения популяционных параметров приближаются к максимальным (22 балла). Состояние Курайской ЦП близко к оптимальному, так как характеризуется сочетанием средних суммарных значений организменных признаков (13 баллов) со средними значениями популяционных параметров (18 баллов). В других ценопопуляциях наблюдается несовпадение организменных и популяционных оптимумов. Низкие значения популяционных параметров в Тюнгурской ЦП и слабое развитие особей *P. fruticosa* в Чихачевской ЦП свидетельствуют о стрессовых экологических условиях для вида.

На альпийском лугу (Семинаская ЦП) сохранение позиций вида в ценозе происходит за счет адаптации на организменном уровне. В суровых условиях высокогорий у *P. fruticosa* значения всех организменных признаков минимизируются (см. табл. 2), в результате чего жизненная форма с кустарниковой меняется на

кустарничковую. В данных условиях вид развивает полицентрическую биоморфу со специализированной дезинтеграцией с омоложением парциальных особей.

Интересно, что по значениям некоторых организменных признаков вегетативные парциальные образования из Семинаской ЦП сходны с семенными особями Чихачевской ЦП: по высоте особи, по числу ПВ I порядка на ПФ (см. табл. 2). При этом в Чихачевской ЦП фактором, вызывающим уменьшение размеров особей, является недостаток влаги в почве, а в Семинаской ЦП – низкий температурный фон и связанная с этим физиологическая сухость субстрата.

Однако при уменьшении организменных параметров на альпийском лугу значительно увеличиваются значения популяционных параметров (см. табл. 1): формируются самые крупные скопления (с длиной более 10 м) с наиболее высокой плотностью ( $M_a = 3.51$ ) по сравнению с другими ценопопуляциями. При максимальной плотности особей и достаточно высоком значении эффективности ( $\omega = 0.52$ ) эффективная плотность данной ценопопуляции имеет наибольшее значение ( $M_e = 1.82$ ).

Семинаская ЦП характеризуется высоким значением индекса восстановления ( $I_1 = 0.74$ ) в отличие от Курайской ЦП, в которой также развивается полицентрическая биоморфа, но дезинтеграция неспециализированная и не сопровождается омоложением потомства.

Итак, под влиянием экстремальных условий (альпийский луг) у *P. fruticosa* уменьшаются все организменные параметры и жизненная форма меняется на кустарничковую, но при этом вид берет своеобразный “реванш”, формируя ценопопуляцию, состоящую из крупных скоплений с высокой плотностью и высоким индексом возобновления.

## ВЫВОДЫ

Оценка состояния ценопопуляций по комплексу признаков позволяет заключить следующее.

1. В пятилистниковой луговой степи ценопопуляция *P. fruticosa* представлена крупными локусами, высокая плотность которых обеспечивается множеством прегенеративных особей и небольшим числом хорошо развитых генеративных компактных кустов. Сочетание высоких значений организменных и популяционных признаков позволяет охарактеризовать состояние ценопопуляции как оптимальное, которое обеспечивается за счет эффективного в условиях средней пастбищной нагрузки семенного возобновления.

2. На субальпийском лугу ценопопуляция *P. fruticosa* состоит из локусов средней протяженности и плотности, сформировавшихся в результате вегетативного разрастания особей и представленных генеративными парциальными образованиями, уступающими по мощности семенным особям. Средние зна-

чения организменных и популяционных параметров позволяют охарактеризовать состояние ценопопуляции как близкое к оптимальному. Устойчивость ценопопуляции при низкой эффективности семенного размножения обеспечивается вегетативным возобновлением.

3. На галечниковой пойме и в мелкодерновинной степи ценопопуляции *P. fruticosa* испытывают экологический стресс, что вызывает несовпадение организменного и популяционного оптимумов. Несформированность почвенного покрова на галечнике отрицательно влияет на популяционную структуру, обуславливая низкую плотность и протяженность популяционных локусов, а дефицит влаги в мелкодерновинной степи способствует уменьшению всех организменных параметров. При высокой эффективности семенного возобновления удержание территории ценопопуляцией на галечниковой пойме реки обеспечивается за счет развития мощных кустов, в мелкодер-

новинной степи – за счет увеличения параметров популяционной структуры.

4. Произрастание в экстремальных условиях альпийского пояса вызывает минимизацию всех организменных параметров *P. fruticosa* – вплоть до смены жизненной формы с геоксильного кустарника на

геоксильный вегетативно-подвижный кустарничек. При низкой эффективности семенного возобновления устойчивость ценопопуляции достигается за счет усиления вегетативной подвижности, что обеспечивает формирование ценопопуляции с наибольшими значениями популяционной структуры.

## ЛИТЕРАТУРА

- Глогов Н.В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде: Материалы II Всерос. популяционно-го сем. Ч. I. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Горчаковский П.Л.** О распространении и условиях произрастания дазифоры кустарниковой (*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb) в связи с реликтовой природой ее уральских местонахождений // Зап.-Свердл. отд. Всесоюз. ботан. о-ва. Свердловск, 1960. Вып. 1. С. 3–22.
- Григорьева Н.М., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.** Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., 1977. С. 20–36.
- Ермакова И.М.** Жизненность ценопопуляций и методы ее определения // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 92–105.
- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А.** Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973. 256 с.
- Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В.** Принципы и методы оценки состояния популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993а. Т. 98, вып. 5. С. 100–106.
- Иммуномодулирующие** свойства сухого экстракта из побегов *Pentaphylloides fruticosa* (L) O. Schwarz / В.Б. Хобракова [и др.] // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 1. С. 45–52.
- Комаревцева Е.К.** Онтогенез и структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. // Раст. ресурсы. 2005а. Т. 41, вып. 1. С. 27–35.
- Комаревцева Е.К.** Оценка возрастности ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Горном Алтае // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы III Междунар. науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. Н.П. Крылова Том. гос. ун-та (Томск, 16–18 нояб. 2005 г.). Томск, 2005б. С. 135.
- Комаревцева Е.К.** Пространственная структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. // Раст. ресурсы. 2005в. Т. 41, вып. 2. С. 34–38.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. С. 341–342.
- Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Марков М.В.** Общая геоботаника. М., 1962. 450 с.
- Минаева В.Г.** Лекарственные растения Сибири. Новосибирск, 1991. 341 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Фитоценология: принципы и методы. М., 1978. 212 с.
- Николаева И.Г., Хобракова В.Б., Арьяева М.М.** Пятилистник кустарниковый (Курильский чай кустарниковый) // Лекарственные растения тибетской медицины. Улан-Удэ, 2001. 110 с.
- Прозоровский А.В.** Изучение биоценологических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов // Сов. ботаника. 1940. № 5–6. С. 302–316.
- Растения тибетской медицины: опыт фармакогностического исследования.** Новосибирск, 1989. 159 с.
- Телятьев В.В.** Целебные клады Восточной Сибири. Иркутск, 1976. 447 с.
- Шахов А.А.** Экологическая и фитоценологическая области солончакового фитоценоза // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50, № 3, 4. С. 120–127.
- Шахов А.А.** О факторах распределения и структуры фитоценозов (к современному состоянию проблемы в советской фитоценологии) // Бот. журн. 1949. Т. 34, № 2. С. 148–162.
- Шретер А.И.** Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М., 1975. С. 148–149.
- Юзепчук С.В.** Род Курильский чай – *Dasiphora* Raf. // Флора СССР. Т. 10. М.; Л., 1941. С. 68–73.