

***К ВОПРОСУ ОБ ОЦЕНКЕ ЖИЗНЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ:  
СРАВНЕНИЕ МЕТОДОВ НА ПРИМЕРЕ RUBUS IDAEUS L.***

Жизненность ценопопуляции у растений понимается большинством исследователей как жизнеспособность, т. е. свойство, определяющее продолжительное существование как современных особей, составляющих ценопопуляцию, так и их потомства. Поскольку непосредственное определение жизненности возможно только при многолетних наблюдениях, сравнимых по длительности с временем существования ценопопуляции, что не всегда осуществимо, большое распространение получили косвенные экспресс-методы оценки жизненности. Результаты оценок зависят от концептуальных предположений, заложенных в основу метода, и поэтому не всегда сравнимы.

Ниже будет показано (п. 2–4), что к настоящему времени развито четыре последовательно возникавших подхода к оценке жизненности ценопопуляций: фитоценотический, демографический, комплексный и виталитетный. В п. 5 исследуются характеристики ценопопуляций малины обыкновенной на высотном экологическом профиле хребта Большой Нургуш (Южный Урал) и производится сравнение результатов двух современных экспресс-методов оценки виталитета популяций.

**ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ**

Очевидно, что жизнедеятельность ценопопуляции определяется внутривидовыми и межвидовыми взаимодействиями, т. е. имеет два аспекта: внутренний и внешний.

Внешний, ценотический аспект существования ценопопуляции, заключается, прежде всего, в участии в обменных процессах биоценоза, что связано главным образом с величиной продуцируемой фитомассы. Эту величину можно оценить как непосредственным измерением фитомассы на единицу площади, так и определением связанных с фитомассой косвенных показателей (проективное покрытие, урожай). Например, А. В. Прозоровский [12] определяет оптимум популяции по численности побегов на единицу площади и по проективному покрытию, М. В. Марков [10] по обилию, А. А. Шахов [22; 23] по экземплярной насыщенности, Т. К. Горышина [3] по фитомассе, Элленберг (Ellenberg) [26] по урожаю.

Внутренний аспект существования ценопопуляции связан с поддержанием определенного уровня численности и генетического разнообразия, свойственного данному виду. Для оценки успеха ценопопуляции наиболее подходящими параметрами будут уровень численности и степень обеспечения ценопопуляции молодыми растениями для осуществления круговорота поколений.

Первым опытом в демографическом направлении стало создание Браун-Бланкэ и Павияром (Braun-Blanquet et Pavillard) [25] четырехбалльной шкалы жизненного состояния ценопопуляций. Шкала основана на глазомерной оценке способности растений цвести и плодоносить. Субъективность таких оценок для растений с разной репродуктивной биологией и игнорирование внешнего аспекта существования ценопопуляций вызвали нарекания со стороны последователей [1; 17], послужив толчком для совершенствования подхода. Т. А. Работнов [13] предложил определять жизненность ценопопуляций по полночленности возрастного

состава и темпам развития особей, которые оцениваются по соотношению взрослых особей и подростов. Согласно этому принципу, ценопопуляции классифицируются на инвазионные, нормальные и регрессивные [13; 20; 30]. Однако, относительно применимости показателя соотношения взрослых особей и подростков, или доли генеративных растений [19] для диагностирования темпов развития особей высказываются обоснованные сомнения. Л. Б. Заугольнова [5] полагает, что соотношение численности различных возрастных групп в ценопопуляции определяется не только скоростью прохождения фаз развития, но и уровнем смертности в данной фазе.

Дальнейшее развитие демографическое направление получило в работе А. А. Уранова и О. В. Смирновой [20], которые предложили для оценки соотношения молодых и старых особей использовать индекс возрастности, определяемой как разность между численностью старой части ценопопуляции (старые генеративные, субсенильные и сенильные растения) и молодой части ценопопуляции (прегенеративные, молодые и зрелые генеративные растения) по отношению к общей численности растений. При этом высокая возрастность свидетельствует о подавленности ценопопуляции и снижении ее эдификаторного влияния, низкая возрастность говорит о незавершенности становления ценопопуляции.

### КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД

Комплексный подход, учитывающий оба аспекта существования ценопопуляции, впервые предложен А. П. Шенниковым [24], который, помимо проективного покрытия и относительного обилия особей, предложил учитывать степень прохождения особями полного цикла развития и устойчивость ценопопуляции в фитоценозе. Устойчивость ценопопуляции в данном случае представляет собой непрерывность оборота поколений, т. е. относится к внутреннему аспекту ее существования.

Дальнейшее развитие комплексный подход получил в работах А. А. Уранова [19], и Л. Б. Заугольновой [5]. А. А. Уранов [19] установил, что зависимость от плотности ценопопуляции таких параметров, как скорость развития особей (который относится к внутреннему аспекту существования ценопопуляции) и мощность ценопопуляции, выражаемой в любых показателях связанных с фитомассой на единицу площади в год (который относится к внешнему аспекту существования ценопопуляции), выражается одновершинной кривой. А. А. Уранов предложил за точку отсчета оптимума принять значение плотности ценопопуляции, соответствующее экстремуму кривой, т. е. максимальному в ряду всех обследованных ценопопуляций значению мощности и темпов развития. Жизненность остальных ценопопуляций определяется в относительных величинах только по отличию плотности данной ценопопуляции от плотности ценопопуляции в точке оптимума. Область применения предложенного метода А. А. Уранов ограничил стационарными исследованиями нормальных ценопопуляций при достаточной для построения эколого-ценотического ряда широте охвата экологических условий мест произрастания и при широком диапазоне изменчивости плотности ценопопуляций. Для инвазионных ценопопуляций, по свидетельству автора, метод не является вполне корректным. Для грубой экспресс-оценки жизненности ценопопуляций А. А. Уранов [19] предложил балловую шкалу, представляющую собой модифицированную шкалу Браун-Бланке и Павияра (Braun-Blanquet, Pavillard) [25] с добавлением оценок обилия по Друде [18] и проективного покрытия по Л. Г. Раменскому [17].

Многочисленные исследования подтверждают тот факт, что условия оптимума часто не совпадают не только для организма и ценопопуляции (см. табл. 1), но и для разных параметров в пределах изучаемой совокупности организмов или ценопопуляций. Максимальный уровень разных популяционных параметров может быть обнаружен в разных ценопопуляциях одного вида [2; 5; 15; 21]. При этом максимальный уровень фитомассы на единицу площади может достигаться разными путями: 1) за счет высокого прироста биомассы организма при средней численности; 2) за счет высокой численности при небольшой биомассе прироста; 3) за счет среднего прироста биомассы и среднего уровня численности; 4) за счет высокой численности и длительности существования растений в сочетании с низким приростом биомассы [5]. Причины этого явления могут быть связаны как с пластичностью организма, так и с неоднозначным влиянием экологических факторов на разные параметры организма и ценопопуляции [21].

Таблица 1

*Характеристика терминов оптимума, используемых различными авторами*

Область применения	Условия применения		
	Природные растительные сообщества в условиях внутривидовых и межвидовых взаимодействий	Экспериментальные одновидовые посадки в условиях отсутствия межвидовых взаимодействий	Экспериментальные индивидуальные посадки в условиях отсутствия как межвидовых, так и внутривидовых взаимодействий
Для организма	Индивидуальный оптимум [12], экологический оптимум [22; 23; 24]; реальный оптимум [5]	Потенциальный оптимум [5]	Экологический оптимум [11], идеальный оптимум [5]
Для ценопопуляции	Биоценологический оптимум [12], фитоценотический оптимум [10; 22; 23; 24], экологический оптимум [26], синэкологический оптимум [14; 16], реальный оптимум [5]	Физиологический оптимум [26], аутоэкологический оптимум [14; 16], потенциальный оптимум [5]	

## ВИТАЛИТЕТНЫЙ ПОДХОД

Сторонники виталитетного подхода к определению жизненности опираются на предположение о равнозначности во всех исследуемых ценопопуляциях тех признаков, которые характеризуют жизненность особи. Обоснованием этого подхода послужили результаты исследований, свидетельствующие о том, что более крупные особи обладают большим репродуктивным потенциалом и, как правило, вносят больший вклад в самоподдержание ценопопуляции. Роль более мелких особей заключается преимущественно в участии в биогеоценотическом круговороте веществ, вытеснении особей других видов путем межвидовой конкуренции и удержании территории [4; 6; 9; 21; 27; 28; 29; 31]. Методы определения жизненности особей и ценопопуляций у сторонников виталитетного подхода различны, но все они основаны на разделении особей во всей совокупности исследованных ценопопуляций на некоторое количество рангов или классов виталитета на основании их дифференциации по одному или по каждому из нескольких морфологических признаков. Затем вычисляется средний балл для каждой ценопопуляции и проводится их ранжирование в ряд по уровню жизненности.

## СРАВНЕНИЕ ОЦЕНОК ВИТАЛИТЕТА НА ПРИМЕРЕ МАЛИНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ *RUBUS IDAEUS* L.

Эволюция виталитетных методов привела к представлению о виталитете популяции как интегральной характеристики вегетативной мощности и репродуктивного потенциала. Метод определения виталитета ценопопуляций, предложенный Ю. А. Злобиным [6], основан на разделении особей во всей совокупности исследованных ценопопуляций на три морфологических класса (а, б и с). По соотношению особей, относящихся к тому или иному классу, ценопопуляции делятся на три типа. К *процветающим* ценопопуляциям, относятся такие, в составе которых совокупность крупных и средних растений классов виталитета а и б более чем вдвое превышает количество мелких, относящихся к классу с. К третьей группе – *депрессивным* ценопопуляциям, относятся такие, в составе которых преобладают мелкие растения. Ко второй группе – *равновесным* ценопопуляциям, относятся промежуточные по составу между первой и третьей группами [6].

Несмотря на очевидную эффективность оценки виталитета, возникает сомнение в объективности предложенного А. А. Злобиным метода, так как в качестве критерия отнесения особи к тому или иному классу а, б, с выступает положение особи в исследуемой выборке. Это предполагает, что класс особи в выборке не должен изменяться при изменении объема выборки.

Рассмотренных недостатков метода оценки виталитета по Ю. А. Злобину [6], по мнению автора, лишен метод оценки благоприятности условий произрастания с использованием коэффициента виталитета, являющийся дальнейшим развитием данного направления. Коэффициент виталитета IVC конкретной ценопопуляции вычисляется методом средневзвешенного на основе N морфологических признаков [7; 8]:

$$IVC = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{x_i}{X_i}, \quad (1)$$

где  $x_i$  — среднее значение  $i$ -го признака в ценопопуляции, а  $X_i$  среднее значение  $i$ -го признака для всех ценопопуляций;

В качестве иллюстрации сравнения этих двух методов, приведем результаты наших исследований виталитета ценопопуляций малины обыкновенной *Rubus idaeus* L. на высотном экологическом профиле. Высотный профиль проложен на северо-западном склоне горы Большой Нургуш от вершины до побережья озера Зюраткуль (Южный Урал) и охватывает местообитания на высоте 730–1400 м над уровнем моря. Краткая характеристика местообитаний приведена в табл. 2.

Таблица 2

*Условия произрастания ценопопуляций малины обыкновенной на высотном  
экологическом профиле*

№ п/п	Высота над уровнем моря, м	Характеристика условий произрастания
1	1400	Курумы (гольцы) на вершине г. Большой Нургуш. Почвы фрагментарные, скелетные, с переменным режимом увлажнения.
2	1250	Горные луга в верхней части склона в западине. Почвы горно-луговые с постоянным режимом увлажнения.
3	1150	Горные луга на дренированном склоне. Почвы горно-луговые неполноразвитые.

№ п/п	Высота над уровнем моря, м	Характеристика условий произрастания
4	1050	Подгольцовые редколесья на верхней границе леса, сомкнутость полога незначительна. Почвы горно-луговые неполноразвитые.
5	880	Ельник крупнотравный на дренированном склоне, сомкнутость полога 50 %. Почвы подзолистые.
6	770	Заболоченный ельник в западине, сомкнутость полога 60 %. Почвы подзолистые с застойным переувлажнением.
7	730	Ельник поручейный у подножия, сомкнутость полога 50 %. Почвы дерново-подзолистые с проточным режимом увлажнения.

Расстояние между соседними местообитаниями во всех случаях превышало 200 м, что позволяет предполагать отсутствие в разных местообитаниях одних и тех же клонов. В каждой ценопопуляции вдоль трансекты на расстоянии от 1 до 20 м друг от друга отбирали по одному двухлетнему побегу возобновления от каждого из 20 зрелых генеративных кустов. Виталитет оценивали по 4 морфологическим признакам, характеризующим габитус куста малины: 1) длина побега, 2) максимальная длина междоузлия, 3) количество узлов на побеге и 4) количество узлов с латералами.

Первый этап исследований проводили в пределах лесного пояса на высотах 730–880 м над ур. м. Ценопопуляции 5 и 6 оценены как депрессивные, а ценопопуляция 7 как процветающая (табл. 3).

Таблица 3

*Распределение особей в трех ценопопуляциях по классам виталитета и виталитетный тип ценопопуляций на высотном экологическом профиле*

Ценопопуляция	Класс виталитета особей	Признаки				Среднее по четырем признакам	Виталитетный тип ценопопуляции
		Длина побега	Максимальная длина междоузлия	Количество узлов	Количество узлов с латералами		
5	a	2	1	0	0	0,8	Депрессивная
	b	11	14	5	7	9,3	
	c	7	5	15	13	10,0	
6	a	0	4	1	1	1,5	Депрессивная
	b	6	7	5	14	8,0	
	c	14	9	14	5	10,5	
7	a	4	1	7	9	5,3	Процветающая
	b	16	9	10	10	11,3	
	c	0	10	3	1	3,5	

На втором этапе в исследование вовлечены еще 4 ценопопуляции, расположенные в подгольцовом и горно-тундровом поясе на высотах 1050–1400 м над уровнем моря. Границы классов виталитета при этом существенно смещаются по всем признакам. Происходит также резкое смещение оценок виталитета ценопопуляций 5 и 6, из депрессивных они становятся процветающими (табл. 4). Подобная зависимость жизненности растений от репрезентативности выборки, предъявляет очень сложные требования полного охвата исследованиями экологического ареала вида, иначе неизбежны искажения реального жизненного состояния ценопопуляций.

Таблица 4

*Распределение особей в семи ценопопуляциях по классам виталитета и виталитетный тип ценопопуляций на высотном экологическом профиле*

Ценопопуляция	Класс виталитета особей	Признаки				Среднее по четырем признакам	Виталитетный тип ценопопуляции
		Длина побега	Максимальная длина междоузлия	Количество узлов	Количество узлов с латералами		
1	a	0	0	0	0	0,0	Депрессивная
	b	0	4	2	2	2,0	
	c	20	16	18	18	18,0	
2	a	0	0	0	0	0,0	Депрессивная
	b	0	7	1	4	3,0	
	c	20	13	19	16	17,0	
3	a	0	0	0	0	0,0	Депрессивная
	b	1	16	6	7	7,5	
	c	19	4	14	13	12,5	
4	a	0	0	0	0	0,0	Депрессивная
	b	7	12	11	5	8,8	
	c	13	8	9	15	11,2	
5	a	4	0	0	0	1,0	Процветающая
	b	16	15	15	11	14,2	
	c	0	5	5	9	4,8	
6	a	1	4	1	4	2,5	Процветающая
	b	17	15	14	11	14,2	
	c	2	1	5	5	3,3	
7	a	9	4	8	13	8,5	Процветающая
	b	11	16	12	6	11,2	
	c	0	0	0	1	0,3	

В табл. 5 и 6 приведены результаты аналогичного двух этапного исследования виталитета описанных выше ценопопуляций малины обыкновенной с использованием коэффициента виталитета IVC (формула 1). Абсолютные значения коэффициентов на втором этапе исследования меняются, однако относительные различия в жизненности между разными ценопопуляциями и порядок расположения ценопопуляций в ряду жизненности не меняется. С увеличением высоты местообитания над уровнем моря индекс виталитета ценопопуляций постепенно снижается (табл. 6). Эта закономерность отражает снижение благоприятности условий произрастания малины обыкновенной в высокогорьях. Реальный оптимум ценопопуляции малины обыкновенной располагается в низкогорных лесных местообитаниях с проточным режимом увлажнения почвы.

Итак, в результате анализа можно выделить четыре основных направления, в рамках которых развиваются многочисленные методы оценки жизненности особей и ценопопуляций растений. Все эти методы являются косвенными и опираются на те или иные предположения о связи некоторых морфологических признаков особей и параметров ценопопуляций с их жизнеспособностью.

Таблица 5

*Средние значения морфологических признаков и индекс виталитета (IVC) в трех ценопопуляциях на высотном экологическом профиле*

Ценопопуляция	Признаки				IVC
	Длина побега	Максимальная длина междоузлия	Количество узлов	Количество узлов с латералами	
5	1141,0	126,3	16,1	5,9	0,91
6	1001,9	122,0	16,5	7,7	0,93
7	1322,5	119,7	22,2	11,0	1,17
Среднее	1155,1	122,7	18,2	8,2	

Таблица 6

*Средние значения морфологических признаков и индекс виталитета (IVC) в семи ценопопуляциях на высотном экологическом профиле*

Ценопопуляция	Признаки				IVC
	Длина побега	Максимальная длина междоузлия	Количество узлов	Количество узлов с латералами	
1	376,6	69,3	11,9	3,1	0,6
2	474,1	77,2	11,4	4,1	0,7
3	655,5	97,9	13,6	5,2	0,9
4	752,6	84,6	14,6	4,6	0,9
5	1141,0	126,3	16,1	5,9	1,2
6	1001,9	122,0	16,5	7,7	1,2
7	1322,5	119,7	22,2	11,0	1,5
Среднее	817,7	99,6	15,2	5,9	

Следует заметить, что исторически исследования жизненности растений начинаются с развития понятия оптимума условий произрастания, т. е. в рамках наиболее грубой оценочной шкалы наименований. Максимальная жизненность реализуется в оптимальных условиях. В дальнейшем от понятия оптимума большинство исследователей переходят к понятию рядов жизненности, т. е. оценивание производится по шкале порядка. Наконец в последнее время предложена методика оценки жизненности по шкале соотношений. Переходу исследований на новый уровень, к оценке жизненности по числовой шкале, в настоящее время препятствует, по нашему мнению, неполнота сведений о факторах, определяющих жизнеспособность, а также недостаточная изученность процессов деградации и вымирания ценопопуляций.

Наши исследования виталитета ценопопуляций на примере малины обыкновенной показали, что при использовании метода оценки виталитета по порядковой шкале Ю.А. Злобина [6], необходимо полностью охватить исследованиями экологический ареал вида. В противном случае неизбежны искажения оценок жизненности ценопопуляций. В тоже время, при оценке виталитета ценопопуляций по шкале соотношений с использованием коэффициента виталитета [7] искажений можно избежать даже при условии неполного охвата исследованиями экологического ареала вида, что позволяет рекомендовать данный метод для широкого применения.

Работа выполнена при поддержке гранта НШ-9692.2006.4

## Список литературы

1. Алехин В. В. Фитосоциология (учение о растительных сообществах) и ее последние успехи у нас и на западе / В. В. Алехин // Методика геоботанических исследований. Л. : Пучина, 1925. С. 130.
2. Бахматова М. П. Влияние экологических условий на ценопопуляции чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) / М. П. Бахматова // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М. : Наука, 1982. С. 86–90.
3. Горышина Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. М. : Высш. шк., 1979. 336 с.
4. Ермакова И. М., Жукова Л. А., Миронова Л. С. Динамика ценопопуляций ежи сборной и овсяницы луговой в искусственных фитоценозах Псковской области / И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, Л. С. Миронова // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М. : Наука, 1982. С. 93–96.
5. Заугольнова Л. Б. Понятие оптимумов у растений / Л. Б. Заугольнова // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. № 4. С. 441–451.
6. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений / Ю. А. Злобин. Казань: Казанский ун-т, 1989. 148 с.
7. Ишбирдин А. Р., К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iredemela* Boriss. по размерному спектру / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Ученые записки НТГСПА. Нижний Тагил, 2004. С. 80–85.
8. Ишмуратова М. М., Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iredemela* / М. М. Ишмуратова, А. Р. Ишбирдин // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной экологии: сборник тезисов докладов VI Всероссийского популяционного семинара 2–6 декабря 2002 года. Нижний Тагил, 2002. С. 76–78.
9. Любарский Е. Л., Полуянова В. И. Структура ценопопуляций вегетативно подвижных растений / Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова. Казань: Казанский ун-т, 1984. 138 с.
10. Марков М. В. Общая геоботаника / М. В. Марков. М. : Высш. шк., 1962. 450 с.
11. Миркин Б. М. Фитоценология. Принципы и методы / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. М. : Наука, 1978. 211 с.
12. Прозоровский А. В. Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов / А. В. Прозоровский // Советская Ботаника. 1940. № 5–6. С. 302–316.
13. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–207.
14. Работнов Т. А. О работах Г. Элленберга по казуальному изучению луговой растительности / Т. А. Работнов // Ботан. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 634–638.
15. Работнов Т. А. Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений / Т. А. Работнов // Тр. МОИП. 1966. Т. 27. С. 139–153.
16. Работнов Т. А. Луговедение / Т. А. Работнов. М. : Изд-во МГУ, 1974. 384 с.
17. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л. Г. Раменский. М. : Сельхозгиз, 1938. 619 с.
18. Уранов А. А. О методе Друде / А. А. Уранов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 19. Вып. 1–2. С. 18–31.



19. Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе / А. А. Уранов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 77–92.
20. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 119–134.
21. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.
22. Шахов А. А. Экологическая и фитоценотическая области солончакового фитоценоза / А. А. Шахов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50. № 3–4. С. 120–127.
23. Шахов А. А. О факторах распределения и структуры фитоценозов (к современному состоянию проблемы в советской фитоценологии) / А. А. Шахов // Ботан. Журн. 1949. Т. 34. № 2. С. 148–162.
24. Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении / А. П. Шенников // Журн. общ. биологии. 1942. Т. 3. № 5–6. С. 331–361.
25. Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulaire de Sociologie vegetale. Montpellier. 1925. 22 p.
26. Ellenberg H. Physiologisches und okologisches Verhalten derselbe Pflanzenarten // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1953. B. 65. H.10. S. 350–361.
27. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.
28. Harper J. L., White J. The demography of plants // Annual review of ecology and systematics. – 1974. Vol. 5. p. 419–463.
29. Leverich W. J., Levin D. A. Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii* // Amer. Natur. 1979. Vol. 113, № 6. P. 881–903.
30. Ostermeijer J., Van't Veer R., Den. Nijs J. Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands // J. Appl. Ecol. 1994. Vol. 31, № 3. P. 428–438.
31. Solbrig O. T., Mewell S. Y., Kincaid D. T. The population biology of the genus *Viola*. I. The Demography of *V. sororia* // J. Ecol. 1980. № 2. P. 521–546.