

ББК Е081+Е046
Э400

Под редакцией Л.А.Жуковой, Н.В.Глотова,
Л.А.Животовского

Рецензенты: акад. РАЕН, д.б.н., проф. Котов М.М.,
д.б.н., проф. Шорина Н.И., к.х.н., доц. Григорьев М.Г.

Печатается по решению редакционно-издательского
Совета Марийского государственного университета

Печатается при поддержке Российского Фонда
Фундаментальных Исследований (грант № 97 04-58001).

Э400 Экология и генетика популяций. - Йошкар-Ола:
Периодика, 1998. - 333 с.

Сборник научных материалов Всероссийского популяционного семинара посвящен вопросам популяционной экологии и генетики, в том числе разным аспектам внутривидового биоразнообразия, медицинской генетики, теории эволюции, селекции растений и животных, проблемам сохранения и рационального использования природных ресурсов. Сборник предназначен для биологов и экологов широкого профиля, аспирантов и студентов биологических факультетов университетов и педагогических институтов.

ISBN 5-230-00510-6

ББК Е081+Е046

© Марийский государственный университет

© Жукова Л.А., Глотов Н.В., Животовский Л.А., редакция

ОНТОГЕНЕЗ И ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Попадюк Р.В

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва

Объект исследования экологии и генетики популяций принципиально совпадает, однако имеет место расхождение в объеме рассматриваемых природных объектов, поскольку в экологии и генетике используются несколько различные признаки для выделения конкретных популяционных систем.

В связи с такой ситуацией имеет смысл, прежде всего, выявить, что же является предметом рассмотрения при экологическом и генетическом подходах и сопоставить разные популяционные единицы, которые используются в генетике и экологии популяций растений (Завадский, 1967; Малиновский и др., 1988; Подгорный, 1988; Придня, 1975; Санников и др., 1976; Семериков, 1986).

В приведенной таблице отражены наиболее вероятные соотношения между разными популяционными единицами

Таблица

Соотношение между популяционными единицами
разного объема у растений

Популяционные единицы		Ландшафтные единицы
Генетические	Экологические	
	ЭДЕ	Фрагмент элементарного ландшафта
Локальная популяция	Ценопопуляция	Элементарный ландшафт (фация)
	Экотопическая популяция	Элементарный ландшафт (урочище)
	Катенная популяция	Геохимическая катена (речной бассейн, группа урочищ)
Региональная популяция или группа популяций		Ландшафтный (ботанико-географический) регион

Если ценоотическая популяция как понятие уже утвердилось в российской фитоценологии и популяционной экологии растений, то более крупные популяционные единицы редко используются исследователями. Особенный интерес представляет сопоставление параметров разных ценопопуляций, входящих в состав одной экотопической популяции. Все дело в том, что само существо-

вание несходных по структуре ценотических популяций одного вида в пределах сходных экологических условий (т.е. в пределах одного элементарного ландшафта) свидетельствует, прежде всего, об антропогенных преобразованиях такой территории. Таким образом, выделение популяций по ценотическим и экотопическим признакам открывает возможность выявления роли антропогенных преобразований на популяционную структуру растений. Особенно это важно в отношении древесных видов, которые подвергаются наибольшему хозяйственному воздействию самого разного типа.

Следующий важный аспект, который приходится учитывать при изучении экологии популяций всех растений и древесных, в частности, это представление о структурной иерархии в организации тела растения. Растительный организм в отличие от животных характеризуется меньшей степенью интеграции, вплоть до того, что отдельные его части могут превращаться в самостоятельные организмы (при вегетативном размножении). Модульная структура растений определяет возможность высокой пластичности организма и его частей, что дало основание для восприятия одного растения как «популяции рамет». В настоящее время уже появляются работы, где методы популяционного анализа применяются к дереву как совокупности побегов и выявляются закономерности в их соотношении. Дерево как организм несет в себе одновременно черты как интегрированного целого, так и совокупности дискретных образований. Вот почему так высока индивидуальная изменчивость деревьев, что хорошо показано в работе Л.Ф.Семерикова по дубам (1986).

При экологических исследованиях популяций основным объектом служит ценотическая популяция (совокупность особей вида в пределах фитоценоза), а в качестве ведущего процесса рассматривается непрерывный поток поколений как основа существования вида в сообществе. Поэтому первостепенным оказывается выделение в составе ценопопуляции разных возрастных групп. Однако трудности определения календарного (физического) возраста растений и значительные расхождения между возрастом и состоянием организма привели к разработке в 50-60-х годах представлений о возрастном (онтогенетическом) состоянии, как мере биологического возраста.

Известно, что в ходе онтогенеза (индивидуального развития) любая особь претерпевает весьма существенные структурные и функциональные изменения, причем у растений одного вида (и тем более - у разных) соотношение между календарным возрастом

и функциональным состоянием растения (т.е. его биологическим возрастом) оказывается неоднозначным (Морозов, 1949; Ценопопуляции растений, 1976; Harper, 1977; Passeker, 1977). Подразделение непрерывного процесса индивидуального развития (онтогенеза) на структурно-функциональные этапы, разработанное в экологии популяций растений, позволяет получить сравнимые шкалы биологического времени для видов с разной продолжительностью жизни (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Gatzuk et al., 1980; Ценопопуляции растений, 1976; 1988; The population structure..., 1985). Эта концепция получила название "дискретного описания онтогенеза" (Жукова, 1995).

Детальное изучение онтогенеза разных видов растений в различных сообществах дало возможность сформулировать основные положения этой концепции.

1. Непрерывный процесс индивидуального развития растений может быть подразделен на несколько этапов на основании структурных индикаторных признаков, которые имеют функциональное значение. Это следующие признаки: наличие или отсутствие эмбриональных, ювенильных или взрослых структур, способность к семенному или вегетативному размножению, соотношение живых и мертвых, растущих и прекративших рост структур.

2. Онтогенетические состояния являются универсальными и сопоставимыми для растений разных видов. Онтогенез древесных поликарпических растений подразделяется на 4 периода и 11 состояний: 1) латентный период (семена), 2) пререпродуктивный период (проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные), 3) репродуктивный период (молодые, средневозрастные, старые генеративные), 4) пострепродуктивный период (субсенильные, сенильные и отмирающие).

3. Индивидуальное развитие (онтогенез) у особей одного вида может происходить разными путями. Это явление описано как поливариантность (мультивариантность) онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978; Чистякова, 1987; Жукова, 1979, 1986, 1987, 1995; Ценопопуляции растений, 1988). Поливариантность онтогенеза выражается как временное и структурное разнообразие путей индивидуального развития. Временная поливариантность включает: 1) временные задержки, т.е. удлинение некоторых онтогенетических состояний в неблагоприятных условиях в сравнении с оптимальными; 2) пропуски некоторых онтогенетических состояний; 3) возвращение к более ранним онтогенетическим состояниям. Структурное разнообразие проявляется в: 1) различной мощности; 2) разнообразии жизненных форм и типов размножения. Подроб-

ная классификация различных проявлений поливариантности предложена Л.А. Жуковой в 1984 г.) в докладе на конференции памяти И.Г. Серебрякова (Жукова, 1986).

В настоящее время для 22 видов деревьев европейской России получены количественные данные и качественные параметры, характеризующие особенности их онтогенеза в разных почвенно-климатических условиях (см. обзор: Восточноевропейские широколиственные леса, 1994).

Каждое из состояний маркируется с помощью диагностических морфологических признаков, за которыми стоит соответствующее функциональное содержание. Для деревьев такими признаками являются: начало ветвления и формирование кроны, дифференциация ствола и его покровных тканей, формирование лидерной оси, изменения в соотношении роста лидерной и боковых осей и соответствующее изменение формы кроны, начало плодоношения, отмирание крупных ветвей и корней, массовое пробуждение спящих почек и образование вторичной кроны. Параллельно изменяются форма и размер листьев, соотношение побегов разного типа (укороченных, удлинённых, ветвящихся и неветвящихся), размеры растения, интенсивность роста побегов и продуктивность.

Так, проростки и ювенильные растения имеют неразветвленную ось и листья ювенильной формы, отличающиеся от взрослых. Особенно четко последний признак выражен у деревьев со сложными листьями (ясень), при этом каждое состояние имеет свой набор форм, которые в некоторой степени перекрываются. В этих онтогенетических состояниях деревья входят в состав травяно-кустарничкового яруса и характеризуются высокой теневыносливостью (существуют при освещенности 1-5% от полной). Имматурные деревья имеют черты, характеризующие их промежуточное положение между взрослыми и ювенильными растениями. Деревья начинают ветвиться и постепенно выходят в ярус подлеска. В этом состоянии резко увеличивается потребность в свете (Евстигнеев, 1991) и, если освещенность оказывается ниже некоторого порога, имматурные особи резко задерживаются в развитии, а затем отмирают. Виргинильные деревья имеют почти полностью сформированные черты взрослого дерева, но еще не приступили к плодоношению. У них хорошо развиты ствол и крона, и для дерева характерен максимальный прирост в высоту. Еще более резко увеличивается потребность в свете. Величины годовичного прироста ствола по длине значительно превышают таковые у крупных ветвей, что определяет удлиненную (овальную или конусовидную)

форму кроны с заостренной вершиной. На стволе развита только перидерма. Виргинильные деревья в начале своего развития обычно находятся в пределах яруса кустарников, по завершению этого состояния растения постепенно входят в древесный полог. Молодые репродуктивные деревья имеют взрослый облик и начинают плодоносить. Органы плодоношения локализованы в верхней части кроны. Форма кроны такая же, как у виргинильных растений. Верхняя часть ствола еще покрыта перидермой, однако в нижней части уже начинает формироваться корка. Потребности в свете в этом состоянии максимальны. У средневозрастных растений уменьшается интенсивность роста лидерной оси или происходит ее отмирание, что приводит к изменению формы кроны (она становится округлой или тупоконусовидной). Семена развиваются как в верхней, так и в средней частях кроны. На этом этапе развития проявляются некоторые черты старения (уменьшается годичный прирост ствола в высоту, прекращается верхушечный рост некоторых крупных (скелетных) ветвей и они начинают отмирать, накапливаются спящие почки на стволе и/или скелетных ветвях, отмирает часть якорных корней). Старые репродуктивные растения практически прекращают рост в высоту. Размеры кроны и корневой системы уменьшаются в связи с тем, что часть скелетных ветвей и якорных корней отмирает. Особенно четко сокращение кроны проявляется у лиственных деревьев и сосны, у темнохвойных видов (ели, пихты) оно менее заметно. Это связано с тем, что у темнохвойных видов спящие почки могут пробуждаться практически по всей длине скелетных ветвей, образуя большое количество охвоенных побегов. У лиственных деревьев спящие почки пробуждаются на стволе или в основании скелетных ветвей. В некоторых случаях вторичная крона может полностью заменить первичную. Сенильные растения у большинства видов имеют только вторичную крону, листья или хвоя могут приобретать ювенильные черты. Верхняя часть кроны и ствола отмирает, у лиственных деревьев и сосны часто остается живой половина или треть ствола. Такие деревья теряют способность к образованию семян.

Конечно, каждое состояние может быть представлено непрерывным рядом, границы в котором устанавливаются по выбранным признакам, однако, отсутствие жесткой корреляции между ними и непрерывный характер их проявления заставляет экспертным путем определять принадлежность переходных вариантов к той или иной группе. Если такие переходные варианты встречаются часто, то возможно два решения: 1) более грубое членение на

состояния, 2) введение нового признака или использование количественных характеристик для подразделения.

Индивидуальное развитие деревьев осуществляется на разном уровне жизненности (мощности). Это наиболее характерное для растений проявление поливариантности развития. Под жизненностью особи понимаются ее свойства, проявляющиеся: 1) в мощности вегетативных органов, 2) в интенсивности образования семян или вегетативных зачатков (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Наиболее удачная техника выделения растений с разным уровнем жизненности (виталитета) предложена, по нашему мнению, Ю.А.Злобиным (1989).

Наиболее высокая жизненность свойственна растениям в оптимальных ценогенетических и экологических условиях в пределах данного региона. В каждом онтогенетическом состоянии растения имеют максимальную для данных почвенно-климатических условий биомассу и размеры. Деревья нормальной жизненности в пределах лесного массива растут и развиваются без задержек, пропусков состояний или возвращений в более молодые состояния (реверсий) и характеризуются наибольшей продолжительностью жизни. Размеры и биомасса в каждом состоянии четко коррелирует с абсолютным возрастом вплоть до сенильного состояния. Количественные параметры особей нормальной жизненности меняются в зависимости от региональных почвенно-растительных условий. Растения пониженной жизненности сохраняют все основные структурные признаки особей нормальной жизненности (за исключением эпизодического перевершинивания и отмирания части побегов). Пререгенеративный период (от проростков до виргинильных включительно) у них длиннее, а репродуктивный и пострепродуктивный короче, чем у растений с нормальной жизненностью.

Растения низкой жизненности формируются, главным образом, из особей, попавших в неблагоприятные для роста условия: сильное затенение, задернение, недостаток влаги, повреждение животными и пр. Общей отличительной особенностью развития, начиная с ювенильного состояния, является периодическое отмирание ствола и части ветвей и, как следствие, частое перевершинивание. Следы от многократного перевершинивания могут быть заметны на стволах длительное время. Такие деревья довольно долго задерживаются в прегенеративном периоде и быстро "проскакивают" генеративный период. Плодоношение на протяжении всего генеративного периода обычно незначительное.

К последнему, сублетальному, уровню жизненности относятся растения, которые не могут развить древесную форму роста (без изменения текущих условий). Такие растения при большом абсолютном возрасте имеют вид кустовидного подроста (Восточноевропейские широколиственные леса, 1994). В практике лесоводства такие растения называются "торчками", по предложению Т.А.Работнова (1985), они получили название квазисенильных. Этот уровень жизненности характерен для растений, развивающихся при низкой освещенности или при постоянном повреждении животными. Улучшение условий может способствовать переходу таких растений на более высокий уровень жизненности. В исследовании Н.Д.Кожевниковой (1982) по ели Шренка выдвинута гипотеза о функциональном сходстве особой низкой жизненности и стареющих растений, что позволяет предположить сходство механизмов старения и снижения жизненного уровня у деревьев.

Причины формирования растений разного уровня жизненности многообразны. Это может быть связано с варьированием микроусловий в сообществе, с генотипическими различиями, с происхождением дерева (из семени или из вегетативных зачатков разного типа: корневых отпрысков, почек в основании ствола или на одревесневающих ксилоризомах). Экологическая значимость дифференциации деревьев по жизненности состоит в том, что эти варианты определяют продуктивность онтогенетической группы, ее вклад в репродукцию и вероятность выживания, т.е. важнейшие популяционные свойства.

Весьма важной в адаптивном отношении у деревьев является способность к формированию разных жизненных форм. Она может проявляться у одного вида как в разных климатических условиях, так и в пределах одного растительного сообщества. Исследования многих видов преимущественно лиственных деревьев в разных экологических и ценологических условиях (см. обзор: Восточноевропейские широколиственные леса, 1994) дали возможность выявить набор жизненных форм деревьев.

Одностовольная жизненная форма имеет только один ствол, который развивается из семени. Новые особи могут возникать также только из семян. Компактная многостовольная жизненная форма характеризуется наличием нескольких стволов, но материнский ствол развивается из семени. Последующие генерации стволов появляются из спящих почек в основании стволов предыдущих генераций. Можно выделить два варианта компактной многостовольной формы: у одного на стволах развиваются придаточные корни, у другого - они отсутствуют. У второго варианта общая

продолжительность жизни короче по сравнению с первым. Диффузные многоствольные формы также имеют много стволов, но дочерние стволы удалены от материнского, так как они развиваются из почек на корнях (осина, тополя) или на ксилоризомах (липа, некоторые клены). Последние могут образовываться как непосредственно под землей и иметь только чешуевидные листья (специализированные ксилоризома у липы), так и из лежащих и укореняющихся нижних ветвей (неспециализированные ксилоризома у ясеня и видов клена). У диффузных многоствольных индивидов каждый ствол имеет собственные придаточные корни и его развитие по темпам мало отличается от развития особей из семян того же вида. Стланниковые формы образуются только у видов, способных формировать ксилоризома. Обычно дочерние генерации стволов не переходят к плодоношению и находятся в прегенеративном состоянии (в имматурном или ювенильном). В этом состоит существенное экологическое отличие стланниковой жизненной формы, характерной для видов деревьев слабо адаптированных к стрессовым условиям, в отличие от тех видов, которые приспособлены к таковым (стланниковые деревья высокогорий и тундровой зоны). Видимо, в подавляющем большинстве случаев группировка по уровню жизненности и жизненным формам отражает модификационную внутри- и межпопуляционную изменчивость деревьев, хотя адаптивное значение этих групп несомненно.

В процессе онтогенеза у каждой особи возможна неоднократная смена уровня жизненности, а также пропуски или возвраты в предшествующие состояния. Для травянистых растений разных биоморф были составлены таблицы разрешенных и неразрешенных переходов для полного онтогенеза разных видов и построена компьютерная имитационная алгоритмическая модель (Жукова, Комаров, 1990).

Таким образом, онтогенез у деревьев (как впрочем и у всех других растений) можно представить как набор траекторий, а все разнообразие внутривидовых групп - как трехмерную матрицу.

Представление о поливариантности онтогенеза полезно учитывать как экологами, так и генетикам, поскольку позволяет анализировать биологически равноценный материал. Это тем более важно, что отбор любого признака не является изолированным процессом, а сопряжен с той или иной перестройкой всего «эпиморфологического ландшафта» (термин Waddington'a). К сожалению, в отношении растений много неясного в отношении степени генетической детерминации разных онтогенетических траекторий.

Здесь уместно подчеркнуть, что популяционные реакции растений на изменения разных факторов среды неспецифичны и на стресс любого происхождения (недостаток ресурса, предельные значения нересурсных факторов, повреждения животными, рекреация, атмосферные загрязнения) популяция реагирует сходным образом, выбирая вариант развития по той или иной траектории.

Дифференцированный онтогенетический подход к анализу структуры ценопопуляций позволяет вскрыть ход процессов самоподдержания и непрерывного потока поколений в популяциях растений. Исследование пространственного размещения разных онтогенетических групп особей в ценопопуляции свидетельствует о том, что вокруг плодоносящего дерева из его разновозрастных потомков постепенно формируется внутривидовой фрагмент. Благодаря разновозрастности такой фрагмент в спонтанном режиме может поддерживать свое существование неопределенно долго (Смирнова и др., 1993), т.е. его можно рассматривать как элементарную демографическую единицу (ЭДЕ). Размер таких единиц определяется размером растения, а также радиусом разноса зачатков, который в свою очередь связан со способом их распространения. У анемохорных видов деревьев максимальный радиус разноса составляет 100-200 м (Удра, 1988), а модальный не намного превышает диаметр кроны (10-20 м). Наибольшая дальность разноса характерна для зоохорных видов (до одного-нескольких км). Эти показатели могут влиять как на экологическую дифференциацию вида путем модификационной изменчивости, так и на интенсивность генетического обмена.

Пространственная структура ЭДЕ и численность потомков связана со степенью благоприятности условий для приживания и развития деревьев. В популяционной биологии растений хорошо обоснована концепция *safe-sites* (Harper, 1977), которая применима и к популяциям деревьев. Приживание тем успешнее, чем в большей степени условия микросайта соответствуют экологическим требованиям растения. Для зачатков разных видов деревьев такими микросайтами являются окна в пологом, разлагающемся валеж и вывальных ямы от старых деревьев, пни, микронарушения, вызванные деятельностью животных (кротовины, порои кабанов, бобровые поляны и др.). Достаточно убедительно (Евстигнеев, 1991) показано, что экологические требования изменяются по мере индивидуального развития деревьев, особенно явно увеличиваются требования к освещенности, при этом для нормального развития разных видов деревьев необходимы окна различного размера.

Характерным свойством популяционной жизни деревьев является резкое снижение численности на начальных этапах развития, по этой причине нормальный круговорот поколений возможен только при значительном превышении числа ювенильных и имматурных растений над взрослыми. Эта особенность и определяет характер нормального онтогенетического спектра популяций древесных видов. Существенные отклонения от такого спектра являются свидетельством неустойчивого существования популяции. Так, изучение популяций дуба черешчатого в широком спектре условий (Восточноевропейские широколиственные леса, 1994) показывает, что на большей части Европейской России и Украины популяции вида неполночленны и их существование неустойчиво.

Другой важный экологический аспект популяционной жизни деревьев - современное пространственное размещение популяций разного ранга, различие их демографической структуры в разных условиях и причины, вызывающие такие изменения. Ценоотические популяции вида, которые формируются в лесных сообществах с разными доминантами, могут иметь различную демографическую структуру в связи с тем, что условия существования для вида складываются не одинаково. Достаточно часто эти различия связаны с разной историей хозяйственного использования территории. Различные экологические условия также могут привести к существенным различиям в демографической структуре популяций деревьев.

Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии, - 1978. - № 4. - С. 555-562. *Восточноевропейские широколиственные леса.* М.: Наука, 1994. - 364 с. *Евстигнеев О.И.* Отношение лиственных деревьев к свету // Биол.науки. 1991. - № 8. - С. 20-29. *Жукова Л.А.* Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Бот. журн. 1979. - Т. 64. - № 4. - С. 525-540. *Жукова Л.А.* Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИИ им. В.И. Ленина, 1986. - С. 104-114. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК Ланар, 1995. - 224 с. *Завадский К.М.* Вид и видообразование. - Л.: Наука, 1967. - 396 с. *Жукова Л.А., Комаров А.С.* Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол., 1990. - Т. 51, № 4. - С. 450-461. *Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. - Казань: Изд.Казанского гос. ун-та, 1989. - 146 с. *Кожжевникова Н.Д.* Биология и экология тянь-шанской ели. - Фрунзе: Илим, -1982. - 240 с. *Малиновский К.А., Царик И.В., Жилиев Г.Г.* О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол., 1988. - Т.49.,5. - С.46-56. *Морозов Г.Ф.* Избранные труды. М.: Лесн. пром-сть, 1970. Т. - 559 с. *Подгорный Ю.К.* Методические рекомендации по выделению природных популяций растений в горных условиях. - Ялта: Никитский бот.сад, 1988. - 23 с. *Придня М.В.* О генетической структуре популяций и семей кавказской пихты в Кавказском заповеднике // Бюлл. МОИП.отд.биол., 1975. - Т.53. - Вып.4. - С.105-116. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. // Тр.

БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. 1950. - Вып. 6. - С. 7-204. *Работнов А.А.* Изучение ценоотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1975.Т.80. - Вып. 2. - С. 5-17. *Санников С.Н., Санникова Н.С., Гришина И.В.* Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье // Лесоведение, 1976. - № 1. - С. 76-81. *Семериков Л.Ф.* Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. - 140 с. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.* Популяционная концепция в биогеоценологии. - Журн. общ. биол. 1993. -Т. 53. - № 3. - С. 438-448. *Удра И.Ф.* Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова думка, 1988. - 196 с. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. // Биол. науки. 1975. - №2. - С. 7-34. *Ценопопуляции растений* (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. - 216 с. *Ценопопуляции растений* (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. - 183 с. *Чистякова А.А.* Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов / Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. - С. 39-43. *Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., and oth.* Age states of plants of various growth forms: a review // J.Ecol. 1980. - V. 68. - № 4. - P. 675-696. *Harper J.L.* Population biology of plants. L.: Acad. Press, 1977. - 892 p. *Passeker F.* Theorie der ontogenetischen Evolution und Alterung holziger Gewachse // Bodenkultur, 1977. - V. 28. - P. 277-294. *The population structure of vegetation.* Pt. III. - Dordrecht, 1985. - 626 p.