

УДК 633.274:581.14 (571.56 / 191.2)

UDC 633.274:581.14 (571.56 / 191.2)

03.00.00 Биологические науки

Biological sciences

**ВИТАЛИТЕТНАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БЕКМАНИИ ВОСТОЧНОЙ (*BECKMANNIA SYZIGACHNE* (STEUD.) FERN) И ВЕЙНИКА ЛАНГСДОРФА (*CALAMAGROSTIS LANGSDORFII* (LINK) TRIN) В УСЛОВИЯХ ЛЕНО-ВИЛЮЙСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ**

**VITALITY AND AGE STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF (*BECKMANNIA SYZIGACHNE* (STEUD.) FERN) AND (*CALAMAGROSTIS LANGSDORFII* (LINK) TRIN) UNDER CONDITION OF THE LENA-VILUY INTERFLUVE**

Федорова Александра Ивановна  
младший научный сотрудник лаборатории генезиса и экологии почвенно-растительного покрова, SPIN-код – 7614-4102  
E-mail: [nyrba\\_nps@mail.ru](mailto:nyrba_nps@mail.ru).

Fedorova Aleksandra Ivanovna  
Minor Researcher of the laboratory of genesis and ecology of soil and vegetation cover  
SPIN-code – 7614-4102  
E-mail: [nyrba\\_nps@mail.ru](mailto:nyrba_nps@mail.ru).

Черосов Михаил Михайлович  
доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории генезиса и экологии почвенно-растительного покрова  
E-mail: [cherosov@mai.ru](mailto:cherosov@mai.ru)  
*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Россия*

Cherosov Mikhail Mikhailovich  
Dr.Sci.Biol., chief researcher of the laboratory of genesis and ecology of soil and vegetation cover  
E-mail: [cherosov@mai.ru](mailto:cherosov@mai.ru)  
*Institute of Cryolithozone Biological Problems SB RAS, Russia*

В статье представлены виталитетная и возрастная структуры ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii* в условиях Лено-Вилюйского междуречья. По результатам исследования у *Beckmannia syzigachne* выявлены 3 типа виталитета: (процветающие, равновесные и депрессивные), а у *Calamagrostis langsdorffii* 2 типа виталитета: (процветающие и депрессивные). Возрастной спектр у обоих видов нормальные, неполночленные, левосторонние. По классификации дельта-омега относятся к молодым

The article presents the data on vitality and age structure of *Beckmannia syzigachne* and *Calamagrostis langsdorffii* coenopopulations under conditions of the Lena-Viluy interfluve. The study revealed 3 types of vitality of *Beckmannia syzigachne* (prosperous, equilibrium, and depressive), 2 types of vitality of *Calamagrostis langsdorffii* (prosperous and depressive). The age spectrum in both species is normal, non-complete, left-sided. According to the delta-omega classification, the coenopopulations are considered to be young

Ключевые слова: *BECKMANNIA SYZIGACHNE*, *CALAMAGROSTIS LANGSDORFFII*, ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯ, ВИТАЛИТЕТ, КРИТЕРИЙ ВИТАЛИТЕТА Q, ИНДЕКС ВИТАЛИТЕТА IVC, ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ЛЕНО-ВИЛЮЙСКОЕ МЕЖДУРЕЧЬЕ

Keywords: *BECKMANNIA SYZIGACHNE*, *CALAMAGROSTIS LANGSDORFFII*, COENOPOPULATION, VITALITET, Q CRITERION OF VITALITY, VITALITY INDEX IVC, AGE STRUCTURE, LENA-VILUY INTERFLUVE

Doi: 10.21515/1990-4665-130-013

## Введение

Популяционный анализ является наиболее перспективным и полным методом для изучения состояния и структуры ценопопуляций растений. Ценопопуляция каждого вида обладает некоторыми специфическими признаками и свойствами присущими только ей. Во времени изменяются численность, возрастная структура, жизненное состояние и т.д. [1]

Одной из важных задач для создания и эффективного использования высокопродуктивных сеяных сенокосов в условиях криолитозоны является проведение работ по популяционно-биологическому анализу произрастающих в природе ценных видов. Наиболее отзывчивыми на изменение эколого-ценотической обстановки являются виталитетная и возрастная структуры.

Виталитетная структура позволяет надежно оценить как состояние травостоев и их динамику, так биологическую ценность, экологическую роль и ресурсный потенциал луговых сообществ [2]. Возрастная структура является интегральным показателем состояния ценопопуляций растений. Она определяется индивидуальными свойствами видов (характером и продолжительностью онтогенеза, особенностями возобновления), ценотическими условиями и этапом большой волны развития ценопопуляции. Возрастной состав ценопопуляции отражает ее состояние в данных ценотических условиях в определенный период и определяет ее устойчивость [3].

В работе изложены данные наших исследований виталитетной и возрастной структуры *Beckmannia syzigachne* (Steud) Fern и *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin в условиях Лено-Вилуйского междуречья.

*Beckmannia syzigachne* - многолетнее травянистое растение, корневищно-рыхлокустовое, гемикриптофит, мезогигрофит [4]. Один из ценнейших кормовых злаков, отличается хорошей поедаемостью скотом, питательностью и перевариваемостью, и выносит умеренный выпас. Благодаря своим биологическим особенностям произрастает в разнообразных почвенно-климатических условиях. При достаточном уровне увлажнения и питания интенсивно кустится, образуя при разреженном стоянии до 60-70 побегов и более на одно растение. Побеги развиваются по озимому типу. Устойчива к длительному затоплению, свыше 30-40 дней, и засолению почв [5], относится к видам высокой

зимостойкости, выносит некоторое уплотнение почвы при выпасе [6]. Встречается в Западной, Средней и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, Востоке и в Средней Азии, в Европе и Северной Америке [7, 8]. В Якутии произрастает во всех районах на сырых и заболоченных лугах, по берегам рек и озер, на приречных песках и лугах повышенного увлажнения [9].

*Calamagrostis langsdorffii*. - многолетнее травянистое растение, вегетативно-подвижное, поликарпическое, длиннокорневищное растение гемикриптофит, гигромезофит [10], играет активную и часто доминирующую роль в сложении травянистого покрова лугов, свойственен широкий диапазон эколого-фитоценологических условий произрастания, относится к гидролабильным видам, что позволяет ему произрастать в поймах рек на лугах высокого, среднего и низкого уровней, на болотах, на опушках леса, имеет большое сельскохозяйственное значение и особый интерес для испытания в культуре [5]. Общее распространение в Западной Сибири, Средней Сибири, Восточной Сибири и все районы, а также в Европе, Западном Китае, Японии, Монголии, Восточной Азии, Северной Америке [7, 8].

Несмотря на широкую встречаемость и хозяйственную значимость *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii* адаптационные возможности этих видов к различным условиям произрастания изучены слабо. Это и послужило основанием для проведения популяционных исследований.

### **Материал и методы исследований**

Исследования проведены в окрестностях с. Сюля и г. Нюрбы в Нюрбинском районе. Изучены 5 ценопопуляций (далее ЦП) *Beckmannia syzigachne* и 4 ЦП *Calamagrostis langsdorffii* в природных условиях, которые отличаются по градиентам увлажнения, засоления, видовому составу и по степени антропогенного воздействия. Оценка экологических

условий местообитания проводились по региональным экологическим шкалам Е.И. Троевой и др. [11] представлена в таблице 1.

Анализ местообитаний по экологическим шкалам показал, что изученные сообщества по фактору увлажнения почв, располагаются от сухолугового 34,1 % до влажнолугowego 45,9 %, а по ступеням богатства-засоленности почв располагаются довольно богатым 56,9 %.

Таблица 1

Экологическая оценка и мест произрастания ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii*

Экологические показатели Название сообществ	Балл по увлажнению	Балл по богатству почв – засолению	Роль в сообществе	Тип виталитета	Степень антропогенной нагрузки
<b><i>Beckmannia syzigachne</i></b>					
1. Осоково-бекманниевый (приозерный) влажнолуговой	71,2	12,8	доминант	процветающее	отсутств.
2. Лисохвостно-бекманиево-ячменный (опушка листвен. леса) влажнолуговой	65,3	13,0	содомин.	равновесное	средняя
3. Лисохвостно-пырейный (алас) сухолуговой	63,5	12,7	спутник	депрессивное	сильная
4. Бекманниев-осоковый (опушка елового леса) влажнолуговой	71,2	12,7	содомин.	равновесное	средняя
5. Пырейно-бескильницевый (песчаный берег) влажнолуговой	64,3	13,1	спутник	депрессивное	средняя
<b><i>Calamagrostis langsdorffii</i></b>					
1. Вейниково-осоковый влажнолуговой	71,6	13,0	содоминант	процветающее	-
2. Бекманниев-осоковый (опушка елового леса) влажнолуговой	71,2	12,7	спутник	депрессивное	Выше среднего
3. Осоково-вейниковый влажнолуговой	68,8	13,0	доминант	процветающее	слабая
4. Осоково-пырейный сухолуговой	63,8	13,4	содомин.	процветающее	слабая

Оценка виталитета ЦП проведена с использованием двух методов: метода определения критерия (Q) Ю.А. Злобина [2] и индекса виталитета ценопопуляций (IVC), разработанного А.Р. Ишбирдиным и М.М. Ишмуратовой [12]. С помощью индекса (Q) проведена оценка

виталитетного состояния среднегенеративных особей. Для построения размерного спектра были взяты следующие признаки: высота побега, число листьев и побегов, длина соцветия, количество узлов, количество колосков в соцветии, длина и ширина листьев. В каждой ценопопуляции было проанализировано по 30 особей среднегенеративного состояния. Выбранные признаки хорошо раскрывают жизненные показатели растений и весьма удобны для измерения в полевых условиях, охватывают как вегетативные, так и репродуктивные признаки вида.

В соответствии с методикой особи были поделены на три класса по индексу жизненности: (a) – высокий, (b) – средний, (c) – низкий. Оценку виталитетного типа ценопопуляций проводили с использованием критерия Q:  $Q = \frac{1}{2} (a + b) > c$  – процветающие ценопопуляции;  $Q = \frac{1}{2} (a + b) = c$  – равновесные ценопопуляции;  $Q = \frac{1}{2} (a + b) < c$  – депрессивные ценопопуляции.

Индекс виталитета ценопопуляций (IVC), рассчитываемый по размерным спектрам составляющих ценопопуляции особей генеративного состояния. Индекс рассчитывался с использованием выравнивания методом взвешивания средних:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N x_i / \bar{x}_i}{N}$$

где  $x_i$  – среднее значение  $i$ -того признака в ценопопуляции,  $\bar{x}_i$  – среднее значение  $i$ -того признака для всех ценопопуляций,  $N$  – число признаков.

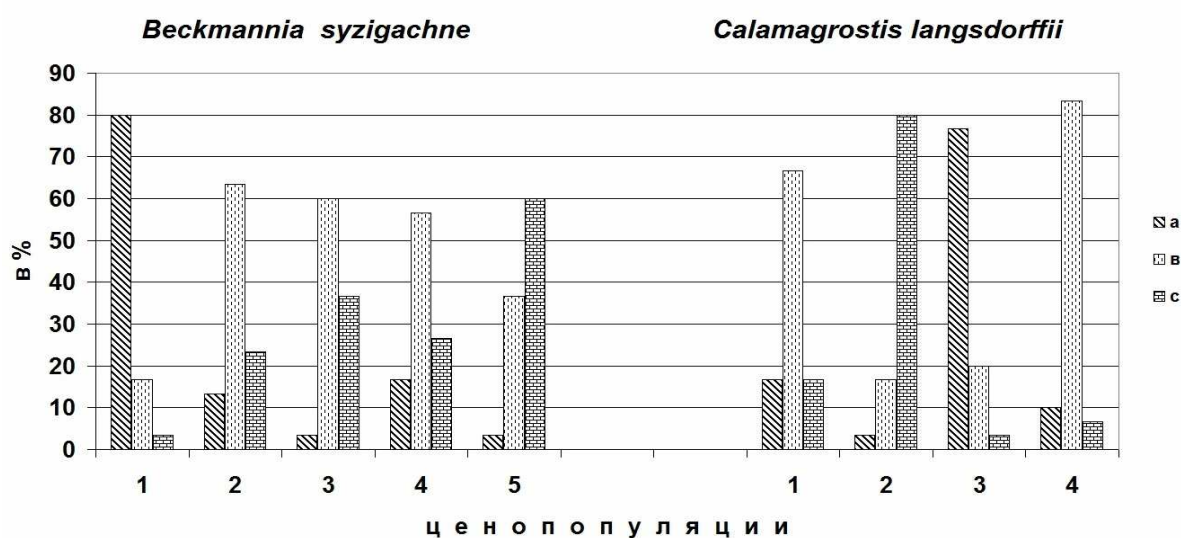
Построение возрастных спектров проведены по методике, предложенной Т.А. Работновым [13] и получившей дальнейшее развитие в работах школы А.А. Уранова [14, 15], О.В. Смирновой и др. [16]. Индекс возрастности ценопопуляций определен по методике А.А. Уранова [17]. Индекс эффективности и тип ценопопуляций – по методике Л.А. Животовского [18], которая основана на совместном использовании

индекса возрастности ( $\Delta$  - дельта) и индекса эффективности ( $\omega$  – омега). Для общей оценки самоподдержания ценопопуляции использованы индексы восстановления и старения [19, 20]. Первичный материал обработан с использованием пакетов программ STATISTICA 7 и EXCEL.

### Результаты и их обсуждение.

***Beckmannia syzigachne***. Индекс виталитета ценопопуляций является интегральным показателем изменения условий среды. С ухудшением условий роста по уменьшению IVC составил ряд ценопопуляций: ЦП1→ЦП2→ЦП4→ЦП3→ЦП5. Наиболее в благоприятных условиях находятся растения ЦП 1, где IVC составляет (1,26). В наименее благоприятных условиях находятся растения ЦП 3 и 5, где IVC составляют (0,88 и 0,85 соответственно). Объем выборки 150 особей, при ранжировании особей в высший класс попало 23,3 %, в средний класс – 46,7 %, а низший класс – 30 %.

Как видно, из рисунка 1, наибольшая доля особей класса виталитета «а» отмечено в ЦП 1. Эта ценопопуляция имеет левосторонний спектр виталитетной гистограммы, и отнесена к категории процветающих.



**Рис.1. Виталитетный спектр ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* в % соотношениях (классы: а–высший, б–средний, с–низший)**

Средний уровень жизненности отмечены в ЦП 2 и 4, связаны с высокой представленностью среднего класса виталитета «b» и с небольшим числом представлены особи высшего «a» и низшего «c» классов. Эти ценопопуляции имеют центрированный спектр виталитетной гистограммы, и отнесены к категории равновесных. Низший уровень жизненности отмечены в ЦП 3 и 5, имеющие правосторонний спектр виталитетной гистограммы, с высокой представленностью особей низшего класса «c» и среднего класса «b», и совсем с небольшим числом особи высшего класса «a», и относятся к категории депрессивных. Индекс качества ценопопуляций менялся в амплитуде от 0,33 до 14,25, соответствуя структурным типам ценопопуляций – от процветающего до депрессивного. По виталитетному типу ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* выявлены все три типа ценопопуляции: процветающие, равновесные и депрессивные. К процветающим относится ЦП 1, к равновесным ЦП 2 и 4, к депрессивным ЦП 3 и 5 (табл. 2).

*Calamagrostis langsdorffii*. Оценка жизненности ЦП по размерному спектру особей показала, что в наиболее благоприятных условиях находятся растения ЦП 3, где IVC составляет (1,16), в наименее благоприятных условиях находятся растения ЦП 2, где IVC составляет 0,84.

С ухудшением условий роста по уменьшению IVC составил ряд ценопопуляций: ЦП3→ЦП4→ЦП1→ЦП2. Объем выборки 120 особей. Высший класс «a» – 26,5 %, средний класс «b» – 47 %, низший класс «c» – 26,5 %.

Левосторонний спектр виталитетной гистограммы отмечен в ЦП 1 и отнесена к категории процветающих. Несмотря на процветающий характер в ЦП 1 и 4 виталитетный спектр имеет центральную тенденцию, в этих ценопопуляциях особи высшего и низшего классов представлены почти в равных долях. Правосторонний спектр виталитетной гистограммы отмечен

в ЦП 2, и отнесен к категории депрессивных. Индекс качества ценопопуляций менялся в амплитуде от 0,12 до 14,25 (Рис.1).

По виталитетному типу у *Calamagrostis langsdorffii* выявлены два типа ценопопуляции: процветающие и депрессивные. К процветающим относятся ЦП 3, 1 и 4, к депрессивным ЦП 2 (табл. 2).

Таблица 2

Основные параметры, характеризующие жизненное состояние ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii*

№ ЦП	(a+b)/2c	Q	Индекс виталитета (IVC)	Особи по классам виталитета (%)			Тип ценопопуляций
				a	b	c	
<i>Beckmannia syzigachne</i>							
1	14,5	14,5	1,26	80	16,5	3,5	процветающая
2	11,5	1,64	0,99	13,3	63,4	23,3	равновесная
3	9,5	0,86	0,88	3,5	60	36,5	депрессивная
4	11	1,37	0,99	16,7	56,7	26,6	равновесная
5	6	0,33	0,85	3,5	36,5	60	депрессивная
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>							
1	12,5	2,5	0,98	16,7	66,6	16,7	процветающие
2	3	0,12	0,84	3,4	16,6	80	депрессивные
3	14,5	14,5	1,16	76,7	20	3,3	процветающие
4	14	7	1,00	10	83,3	6,7	процветающие

В возрастном спектре во всех исследованных ценопопуляциях *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii* присутствовали все возрастные состояния кроме сенильных (s) и отмирающих растений (sc). Сенильные и отмирающие особи в момент учета (фаза полного цветения) не обнаружены. Базовый возрастной спектр у обоих изученных видов нормальные, в основном левосторонние, неполночленные (Рис.2).

*Beckmannia syzigachne*. В исследованных ценопопуляциях плотность колеблется от 57 до 119 особей. Характер возрастного спектра одновершинные и двухвершинные (бимодальные). К двухвершинным относятся ЦП 1 и 4, абсолютные максимумы приходились на виргинильные (25 и 20 % соответственно) и на среднегенеративные растения (20 и 14 % соответственно). К одновершинным вегетативно-



ориентированным относится ЦП 3, где абсолютный максимум приходился на виргинильные растения (20 %). К одновершинным генеративно-ориентированным относится ЦП 5, где абсолютный максимум приходился на среднегенеративные (14,6 %).

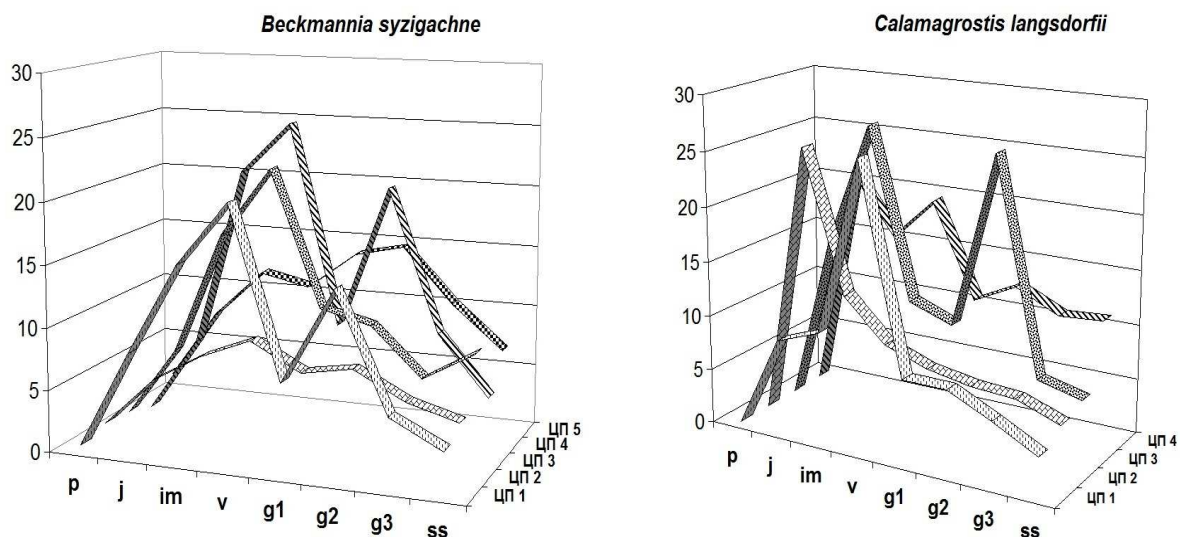


Рис.2. Возрастные спектры ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii*: по оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – % представленности.

Во всех ценопопуляциях показатель индекса возрастности меньше индекса эффективности. Индекс возрастности, являющийся количественной мерой молодости и старости ценопопуляций, колеблется от 0,14 до 0,25, и свидетельствует о молодости всех изученных ценопопуляций. Индекс восстановления, показывающий, какую часть генеративной фракции после ее отмирания способен восстановить подрост или сколько потомков в данный момент времени приходится на одну генеративную особь, варьирует от 2,29 до 6,26. Достаточно низкий индекс восстановления указывает на то, что в изученных ценопопуляциях основным способом самоподдержания является вегетативное размножение. Высокие показатели индексов восстановления и замещения отмечены в ЦП 1 и 4 (6,26 и 1,45; 6 и 1,25 соответственно), а низкие показатели отмечены в ЦП 2 и 5 (3,24 и 0,92; 2,29 и 0,69 соответственно).

Индекс старения достаточно низкий и не превышает 0,10. Минимальные темпы старения отмечены в ЦП 1 и 4 (по 0,04). Максимальные в ЦП 3 и 2. (0,10 и 0,09 соответственно)(табл.3).

Таблица 3

Некоторые демографические показатели ценопопуляций  
*Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii*

Признаки	Номер ценопопуляции								
	1	2	3	4	5	1	2	3	4
	<i>Beckmannia syzigachne</i>					<i>Calamagrostis langsdorffii</i>			
Плотность особей на единицу площади, шт 1 м <sup>2</sup>	119	65	110	97	57	84	92	127	107
Индекс восстановления I <sub>восст</sub>	6,26	3,24	4,13	6	2,29	4	4,85	4,43	5,54
Индекс замещения I <sub>замещ.</sub>	1,45	0,92	1,27	1,25	0,69	1,25	1,46	1,75	1,31
Индекс старения I <sub>стар.</sub>	0,04	0,09	0,10	0,04	0,08	0,06	0,06	0,05	0,11
Индекс возрастности Δ	0,17	0,14	0,23	0,22	0,25	0,14	0,16	0,20	0,29
Индекс эффективности ω	0,33	0,24	0,39	0,41	0,40	0,25	0,29	0,39	0,45

*Calamagrostis langsdorffii*. Плотность колеблется от 84 до 127 особей. Анализ возрастных спектров в изученных ценопопуляциях показал, что спектры различными максимумами: одновершинные и двухвершинные в основном левосторонние. К двухвершинным относятся ЦП 3 и 4 абсолютные максимумы приходились на имматурные и на среднегенеративные (26,6 и 25,6 соответственно); на ювенильные и виргинильные (20,6 и 19,3 % соответственно). К одновершинным относятся ЦП 1 и 2 абсолютные максимумы наблюдаются на виргинильных (26 %) и на ювенильных (25 %). Индекс восстановления изменялся от (4,0) ЦП 1 до (5,54) ЦП 4, а индекс замещения от (1,25) ЦП 1 до (1,75) ЦП 3. Высокие индексы восстановления и замещения свидетельствуют о достаточно устойчивом их состоянии.

Анализ онтогенетической структуры по классификации «дельта – омега» оба ЦП *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii* - относятся к молодым, так как большинство особей находятся в прегенеративных состояниях.

### Заключение

При сходстве возрастного состава ценопопуляций *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii* на разных участках эколого-ценоотического клина отличались друг от друга по виталитетному составу. Виталитетный состав изученных ценопопуляций изменялись от процветающего до депрессивного.

Основными факторами влияющими на возрастно-виталитетную структуру изученных ценопопуляций являются влажность, антропогенная нагрузка и видовой состав. Из наших данных видно, что реакция виталитетного состава ценопопуляций зависит от антропогенного воздействия (сенокос, выпас, тебеневка и т. д.) и от видowego состава. Увлажненность почв на качество ценопопуляций влияет неодинаково и в увлажненных и в сухих местообитаниях.

Анализ возрастного спектра показал, что все исследованные ценопопуляции *Beckmannia syzigachne* и *Calamagrostis langsdorffii* можно отнести к молодым нормальным неполночленным и имели выраженную левосторонность, для них характерным является наличие большой доли растений прегенеративного периода, представленного в основном имматурными и виргинильными растениями, небольшое участие генеративных растений и незначительная доля субсенильных особей. Высокий процент участия имматурных и виргинильных растений свидетельствует о молодости ценопопуляции за счет нормальной партикуляции, и преимущественно вегетативным способом возобновления.

Наиболее благоприятные условия для роста и развития создаются у *Beckmannia syzigachne* в ЦП 1, а у *Calamagrostis langsdorffii* в ЦП 3, влажнолуговых сообществах на достаточно засоленных почвах при минимальных антропогенных нагрузках.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИБПК СО РАН по проекту № 0376 – 2014 – 002 тема 52.1.11. «Разнообразие растительного мира таежной зоны Якутии: структура, динамика, сохранение» Направление 52. «Биологическое разнообразие программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013 – 2020 годы, и продолжена по проекту: «Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии». Регистрационный номер: АААА-А117020110056.

### Литература

1. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. / Отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976.
2. Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.
3. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т.98. Вып. 5. С.100-108.
4. Гоголева П.А. Конспект флоры высших сосудистых растений Центральной Якутии: Справочное пособие. – Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2003. – 64 с.
5. Денисов Г.В. Травосеяние в зоне вечной мерзлоты. – Новосибирск: Наука, 1983. – 240 с.
6. Кононов К.Е., Гоголева П.А., Бурцева Е.И. Сенокосы и пастбища Центральной Якутии. – Якутск: Кн. Изд-во, 1979. – 160 с.
7. Харкевич С.С. Сосудистые растения советского Дальнего Востока: Т. 1. – Л.: Наука, 1985. - 398 с.
8. Флора Сибири – Новосибирск: Наука, 1987 – 1997. – Т. 1 – 13.
9. Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, 1974. С. 68.
10. Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С. 146 – 208.
11. Троева Е.И., Зверев А.А., Королюк А.Ю., Черосов М.М. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии // Флора Якутии: Географический и экологический аспекты. Новосибирск: Наука, 2010 – С. 114 – 150.
12. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всеросс. популяц. семинара (16-21 февраля 2004). Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113-120.
13. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 7-204.
14. Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций//Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. –М.: Наука, 1967. – С. 3-8.
15. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки, 1975. №2. С. 7-33.
16. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. / Отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976.
17. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1969. Т. 79, вып. 1. С. 119-134.
18. Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций //Экология. 2001, № 1. С.3-7.
19. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИИ «Ланар», 1995. – 224 с.

20. Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.

### References

1. Cenopopuljaccii rastenij: Osnovnye ponjatija i struktura. / Otv. red. T. I. Serebrjakova. – M.: Nauka, 1976.
2. Zlobin Ju.A. Principy i metody cenoticheskikh populjaccij rastenij. Kazan', 1989. 146 s.
3. Zaugol'nova L.B., Denisova L.V., Nikitina S.B. Podhody k ocenke sostojanija cenopopuljaccij rastenij // Bjul. MOIP. Otd. biol. 1993. T.98. Vyp. 5. S.100-108.
4. Gogoleva P.A. Konspekt flory vysshih sosudistyh rastenij Central'noj Jakutii: Spravochnoe posobie. – Jakutsk: Izd-vo Jakutskogo un-ta, 2003. – 64 s.
5. Denisov G.V. Travosejanie v zone vечноj merzloty. – Novosibirsk: Nauka, 1983. – 240 s.
6. Kononov K.E., Gogoleva P.A., Burceva E.I. Senokosy i pastbishha Central'noj Jakutii. – Jakutsk: Kn. Izd-vo, 1979. – 160 s.
7. Harkevich S.S. Sosudistye rastenija sovetskogo Dal'nego Vostoka: T. 1. – L.: Nauka, 1985. - 398 s.
8. Flora Sibiri – Novosibirsk: Nauka, 1987 – 1997. – T. 1 – 13.
9. Opredelitel' vysshih rastenij Jakutii. Novosibirsk, 1974. S. 68.
10. Serebrjakov I.G. Zhiznennye formy rastenij i ih izuchenie // Polevaja geobotanika. – M.-L.: Nauka, 1964. – T.3. – S. 146 – 208.
11. Troeva E.I., Zverev A.A., Koroljuk A.Ju., Cherosov M.M. Jekologicheskie shkaly flory i mikobioty Jakutii // Flora Jakutii: Geograficheskij i jekologicheskij aspekty. Novosibirsk: Nauka, 2010 – S. 114 – 150.
12. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Adaptivnyj morfogenez i jekologo-cenoticheskie strategii vyzhivaniya travjanistyh rastenij // Metody populjacionnoj biologii. Sbornik materialov VII Vseross. populjac. seminaru (16-21 fevralja 2004). Syktyvkar, 2004. Ch. 2. S. 113-120.
13. Rabotnov T.A. Zhiznennyj cikl mnogoletnih travjanistyh rastenij v lugovyh cenozah / T.A. Rabotnov // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1950. Vyp. 6. S. 7-204.
14. Uranov A. A. Ontogenez i vozrastnoj sostav populjaccij//Ontogenez i vozrastnoj sostav populjaccij cvetkovykh rastenij. –M.: Nauka, 1967. – S. 3-8.
15. Uranov A.A. Vozrastnoj spektr fitocenopopuljaccij kak funkcija vremeni i jenergeticheskikh volnovykh processov // Biologicheskie nauki, 1975. №2. S. 7-33.
16. Cenopopuljaccii rastenij: Osnovnye ponjatija i struktura. / Otv. red. T. I. Serebrjakova. – M.: Nauka, 1976.
17. Uranov A. A., Smirnova O. V. Klassifikacija i osnovnye cherty razvitija populjaccij mnogoletnih rastenij // Bjul. MOIP, otd. biol. 1969. T. 79, vyp. 1. S. 119-134.
18. Zhivotovskij L. A. Ontogeneticheskoe sostojanie, jeffektivnaja plotnost' i klassifikacija populjaccij //Jekologija. 2001, № 1. S.3-7.
19. Zhukova L. A. Populjacionnaja zhizn' lugovyh rastenij. – Joshkar-Ola: RIIN «Lanar», 1995. – 224 s.
20. Glotov N. V. Ob ocenke parametrov vozrastnoj struktury populjaccij rastenij // Zhizn' populjaccij v geterogennoj srede. Ch. 1. Joshkar-Ola, 1998. S. 146-149.