



Культурный центр «Новый Акрополь»

Центр мезоамериканских исследований
им. Ю. В. Кнорозова Российского государственного
гуманитарного университета

Кафедра биофизики биологического факультета
МГУ им. М. В. Ломоносова

Редакция журнала «Человек без границ»

Туристическая фирма «Александрия»

ПРОСТРАНСТВО И ВРЕМЯ:

**физическое, психологическое,
мифологическое**

Сборник трудов

V Международной конференции

2–3 июня 2006 г.

Москва

Культурный центр
«Новый Акрополь»

2007

Собственное время и пространство биосистем

О. В. Смирнова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

Н. А. Торопова

Международный независимый эколого-политологический университет, Москва

Время и пространство представляют собой основополагающие понятия для построения системы знаний в любой из существующих в настоящее время наук. В зависимости от специфики познаваемого объекта исследователи оперируют такими понятиями как физическое, психологическое, собственное, внутреннее и пр. пространство и время. Представления о собственном времени развития биологических систем и размерах пространства, в котором они способны устойчиво существовать и полностью проявлять свои свойства, то есть реализовывать свои потенции, неоднократно возникали в разных областях биологии [1, 2, 4, 8, 9, 10, 20]. Однако до настоящего времени эти понятия не стали определяющими как при решении многих теоретических проблем биологии, так и практических задач сохранения и устойчивого использования биологических ресурсов. В то же время познание этих свойств — это первый необходимый шаг для выяснения природных закономерностей устойчивого существования биосистем разного ранга, которые должны быть положены в основу устойчивых систем природопользования.

Мы не обсуждаем, что есть время и пространство с позиций философии, но, пользуясь привычными единицами измерения физического времени и пространства, показываем, что в любой системе измерений у разных биообъектов они разные, и это представляется весьма существенным для решения проблем сохранения жизни на Земле.

Представления о собственном времени и пространстве биосистем мы рассмотрим на примере организмов (особей), популяций и биоценозов.

Особь (организм)

Собственное время жизни особи исчисляется этапами ее развития от рождения до смерти. Наиболее просто соотношение понятий — астроно-

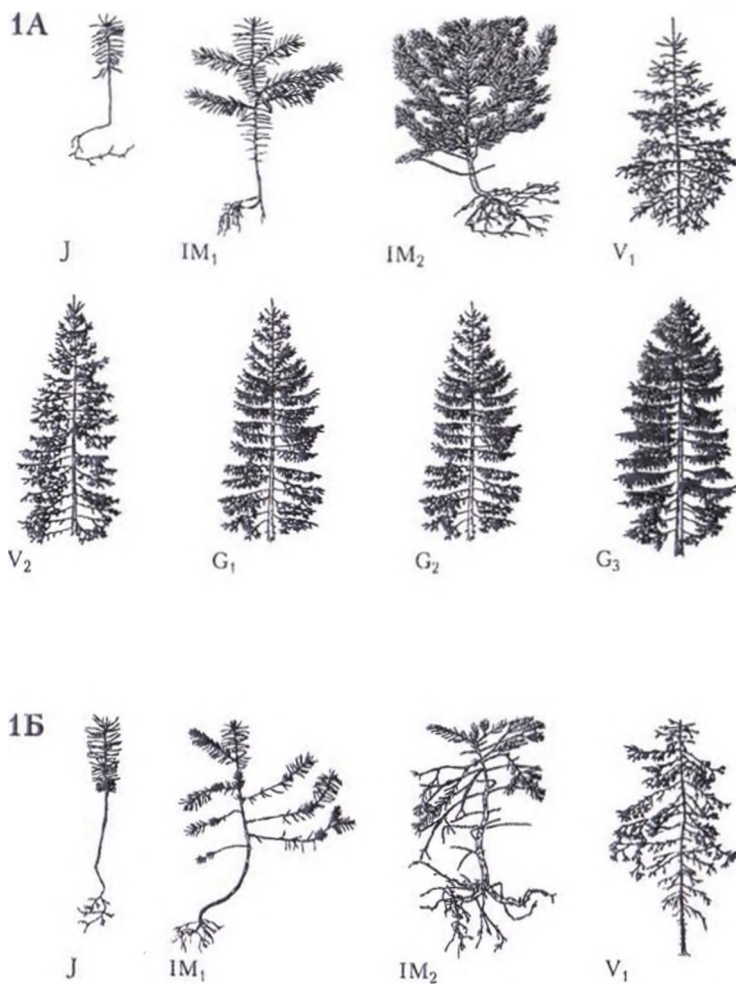


Рис. 1. Онтогенез ели европейской нормальной (А) и низкой (Б) жизненности. Онтогенетические состояния: J — ювенильное, IM₁ — имматурное первой подгруппы, IM₂ — имматурное второй подгруппы, V₁ — виргинильное первой подгруппы, V₂ — виргинильное второй подгруппы, G₁ — молодое генеративное, G₂ — средневозрастное генеративное, G₃ — старое генеративное (по: Романовский, 2001).

мическое (календарное) время и собственное время биосистемы — можно проиллюстрировать на примере деревьев, живущих в умеренном (сезонном) климате. У них, как у всех живых существ, по изменению структурно-функциональных признаков можно выделить этапы развития, и одновременно у них довольно легко определить календарный возраст по числу годовичных слоев в древесине. Сопоставление этапа развития и астрономического времени необходимого для его достижения, у особой одного и/или разных видов в разных условиях существования, позволяет понять целесообразность использования понятия «собственное время» для выяснения механизмов устойчивого существования особей и их совокупностей (внутрипопуляционных групп, популяций, сообществ).

У деревьев, как и у всех семенных растений, после прорастания семени, выделяют 9 этапов развития (рис. 1А, Б), объединенных в 3 периода. Первый период — от прорастания семени до формирования в побеговой сфере взрослых структур, способных к семеношению; второй — от первого семеношения до его прекращения в результате старения; третий — от потери способности к семеношению до отмирания в результате естественного старения [6]. У деревьев разных видов длительность периодов развития сильно различается (табл. 1), поэтому сравнительная оценка (сопоставление) их роли в сообществе на основе календарного возраста не всегда имеет биологический смысл.

Все этапы развития растение может пройти на оптимальном уровне жизнеспособности, полностью реализовав свои потенции. В таком случае четко согласуется увеличение календарного возраста особи в онтогенезе и переход ее на следующий этап развития. Высокая положительная корреляция между этими двумя параметрами: этапом развития и календарным возрастом особи — проявляется в природе в оптимальных экологических и ценологических условиях, а в искусственных условиях — в посевах или посадках растений — при постоянном устранении конкурентов и обеспечении всеми необходимыми элементами питания. В природных сообществах (в экосистемах) такое развитие осуществляется достаточно редко. Обычно в течение всего онтогенеза или его отдельных этапов растение испытывает угнетение со стороны других членов сообщества и/или оно растет (временно или постоянно) в неблагоприятных условиях, что не позволяет ему полностью реализовать свои потенции. В таких случаях развитие проходит на низком уровне жизнеспособности; растение долго задерживается на том или ином этапе онтогенеза, и календарный возраст особи не коррелирует с этапом развития [3]. Так подрост ели нормальной жизнеспособности в состоянии *1М2* (рис. 1А) находится в течение 10 лет, а подрост низкой жизнеспособности в том же состоянии (рис. 1Б) — более 30–40 лет [11].

Разная длительность онтогенеза и его этапов у разных видов определяет их разные потребности в пространстве в одно и то же время, поскольку размер пространства, занимаемого растением на том или ином этапе развития, представляет собой косвенную оценку получаемого ресурса. Существенные различия в масштабах собственных времен, необходимых для прохождения онтогенеза и его отдельных этапов, и, следовательно, во временах наиболее интенсивного потребления ресурсов, определяют возможность совместного существования многих (нескольких) видов деревьев в пределах одного лес-

Таблица 1

Примеры средней длительности периодов и онтогенеза в целом у разных видов деревьев

Виды	Длительность, годы					
	Периоды				Онтогенез в целом (учитывая пострепро- дуктивный период**)	
	пререпро- дуктивный		репродук- тивный			
	1	2	1	2		
	Лиственные виды деревьев					
Ольха серая	10	20	60	30	80	50
Черемуха обыкновенная	10	20	60	40	80	60
Береза повислая	20	40	90	50	120	80
Осина (тополь дрожащий)	15	40	130	50	150	90
Клен остролистный	30	50	170	90	220	170
Липа сердцелистная	35	75	245	90	300	170
Бук лесной	50	80	250	170	320	250
Яз гладкий	30	60	150	70	200	130
Дуб черешчатый	40	90	390	200	430	300
Хвойные виды деревьев						
Пихта сибирская	30	60	90	40	130	90
Ель европейская	40	80	220	120	280	200
Сосна обыкновенная	20	40	220	80	250	120

*1 — нормальная, 2 — пониженная и низкая;

** у деревьев пониженной и низкой жизнестойкости постгенеративный период (сильное состояние) обычно не выражен

ного сообщества и создания многоярусной структуры на основе принципа комплементарности — пространственно-временного разделения ресурсов.

Подробное исследование жизненных форм разных видов лиственных и хвойных деревьев показало, что одноствольная жизненная форма [12] — широко распространенная, но не единственная форма роста рассматриваемых видов даже в оптимальных условиях существования [6, 15, 16, 19].

Одноствольная жизненная форма в оптимальных условиях (вне природного или антропогенного стресса) характерна для изученных хвойных видов: березы, бук лесного и дуба черешчатого (табл. 2). Для остальных исследованных видов, помимо одноствольной формы, характерна и многоствольная форма: компактная или диффузная, аэроксильная или геоксильная, корневищная или корнеотпрысковая, а также форма стланика [22].

Сфера воздействия на других членов сообщества и на среду обитания одноствольных видов проявляется в пределах минимального фитогенного поля [18], у многоствольных и стланиковых форм — в пределах суммарного фитогенного поля совокупности рамет — структурных элементов физически единой системы субпопуляционного уровня (аналог полицентрической особи), получивший название клональная колония [5]. Пространство, занимаемое клональной колонией деревьев, в несколько раз больше, чем пространство, занимаемое одноствольным деревом, что представляется весьма существенным в конкурентных отношениях за ресурс. Кроме того, формирование в ходе онтогенеза из одного семени совокупности рамет (кланальной колонии), где стареющие и отмирающие раметы заменяются вновь сформировавшимися из спящих или придаточных почек, на порядок или более увеличивает время, в течение которого вегетативное потомство особи рассматриваемого вида удерживает занятое пространство.

Таким образом, рассмотренные проявления пространственно временных особенностей онтогенеза разных видов деревьев (собственный масштаб времени и размер собственного пространства для устойчивого развития) позволяют понять некоторые механизмы устойчивого совместного существования популяций разных видов в конкретном сообществе.

Популяция

Обсуждаемые в статье свойства в настоящее время изучены у элементарных популяций разных видов растений. Они могут быть охарактеризованы (1) временем жизни одного поколения (или длительностью онтогенеза особи); (2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений; (3) экологической плотностью (числом или массой особей в чистой заросли, приходящимся на единицу площади или объема); (4) специфическим размещением в пространстве (популяционный узор или популяционная мозаика). У растений разных размеров и разных жизненных форм размеры пространства, необходимого для устойчивого оборота поколений, и длительность оборота поколений отличаются на несколько порядков (табл. 3). К настоящему времени у элементарных популяций растений описаны следующие типы популяционных узоров: непрерывный — популяционные локусы (скопления особей) близких или отличающихся онтогенетических состояний находятся в непосредственной близости и прерывистый — популяционные локусы удалены друг от друга на расстояния, превышающие размер самих локусов (рис. 2).

Таблица 2

Жизненные формы и способы вегетативного разрастания у некоторых видов деревьев в оптимальных условиях (из: *Smirnova et al.*, 1999, с сокращениями)

Виды деревьев	Одноствольные	Многоствольные				Стланики
		Компактные		Диффузные		Диффузные
		азроксилые	геоксилые	геоксилые		геоксилые
		Корневищные без придаточных корней	корневищные с придаточными корнями	корневищные с придаточными корнями	корнеотпрысковые	корневищные с придаточными корнями
Сосна обыкновенная						
Ель европейская						
Береза повислая						
Бук лесной						
Дуб черешчатый						
Осина						
Пихта сибирская						
Клен остролистный						
Ольха серая						
Вяз гладкий						
Липа сердцелистная						
Черемуха обыкновенная						

Серым цветом выделены те варианты жизненных форм, которые отмечены у перечисленных видов

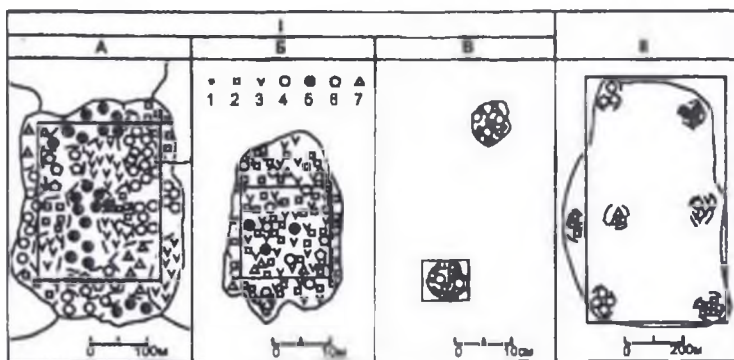


Рис. 2. Пространственная структура элементарных популяций разных типов

Типы элементарных популяций: I — непрерывный тип, варианты: А — пятнистый (ясень обыкновенный), Б — диффузный (хохлатка Маршалла), В — точечный (гусиный лук желтый); II — прерывистый тип (береза повислая). Сплошной линией отмечены условные или реальные границы элементарной популяции, прерывистой — границы одновозрастных пятен. Размеры прямоугольников пропорциональны размерам площадок, на которых выявлена структура элементарных популяций.

Онтогенетические состояния: 1 — J, 2 — IM, 3 — V, 4 — G₁, 5 — G₂, 6 — G₃, 7 — S (сенильное)

Тип непрерывный популяционный узор подразделен на три варианта: а) пятнистый (мозаичный), б) диффузный, в) точечный [14]. Размеры (табл. 4) и длительность развития популяционных локусов видоспецифичны, что определяет возможность совместного существования в пределах одного сообщества элементарных популяций видов с разными временными и пространственными характеристиками.

Пятнистый популяционный узор элементарных популяций характерен для видов деревьев-эдификаторов (наиболее мощных средообразователей) как умеренных, так и тропических лесов, не нарушенных антропогенными воздействиями или природными катастрофами. Причина такого пятнистого (или «дырчатого») узора природных лесов состоит в том, что ни одно дерево не может полностью пройти онтогенез под пологом материнского растения, поскольку одним из существенных ресурсов для него (как для любого автотрофа) выступает свет. В связи с этим развитие молодых деревьев нормальной жизненности может осуществляться только в прорывах полога леса, образованного кронами взрослых и старых деревьев. Эти прорывы или дыры (gaps) возникают в результате естественной смерти одного или немногих старых деревьев. В образовавшемся прорыве успешно растут и развиваются молодые деревья. Поскольку отмирание старых и появление на их месте скопления молодых дере-

Таблица 3

Длительность оборота поколений и размер занимаемого пространства у элементарных популяций некоторых видов растений широколиственных лесов

Жизненные формы	Вид растения	Длительность оборота поколений, годы	Площадь элементарной популяции, м ²
I. Травы	Герань Роберта	1	1
	Хохлатка Галлера	10	0,25
	Чина весенняя	20	1
II. Кустарники	Лещина обыкновенная	80	2,5 × 10 ³
III. Деревья	Грб обыкновенный	120	1,2 × 10 ⁴
	Клен остролистный	180	1,8 × 10 ⁴
	Липа сердцелистная	180	2,7 × 10 ⁴
	Ясень обыкновенный	250	1,3 × 10 ⁵
	Дуб черешчатый	350	4,2 × 10 ⁵

весь — перманентный процесс, то лесное сообщество в целом представляет собой собрание гарь разных размеров, разного времени возникновения и разного видового состава. В каждом прорыве в пологе леса корни падающих крупных деревьев выворачивают комли земли. В результате вместо ровной поверхности образуются ямы, бугры и лежащие стволы (валежины). Все эти микроместообитания вместе получили название «ветровально-почвенные комплексы» (ВПК). Прорывы в пологе леса и ВПК создают чрезвычайно мозаичную конструкцию лесных сообществ. Такая конструкция лесных сообществ, сформированная вследствие особенностей популяционных узоров популяций деревьев, в мировой экологической литературе получила название «гар mosaic concept» — концепции мозаики прорывов в пологе леса или окон возобновления [4, 7, 17, 21, 23, 24, 25]. Разнообразие популяционных узоров возрастает вследствие популяционной жизни животных-эдификаторов, в первую очередь, таких как зубры и бобры, господствовавших в природных лесах до их истребления человеком. Высокая мозаичность таких лесов определяла их максимальное биологическое разнообразие.

Диффузный популяционный узор элементарных популяций характерен для видов-доминантов, которые господствуют в травяном покрове лесов, но обладают более слабым, чем деревья-эдификаторы, средопреобразующим эффектом и не препятствующих приживанию и нормальному развитию своего потомства в непосредственной близости от материнских особей (рис. 1, 1Б). **Точечный** популяционный узор элементарных популяций описан у некоторых подчиненных видов в травяном покрове лесов. Элементарные популяции этих видов полночленны в онтогенетическом отношении, они имеют малые размеры, четкие внешние границы, отдельные элементарные популяции удалены друг от друга на расстояние, в несколько раз превышающее размеры самих элементарных популяций (рис. 2, 1В).

Таблица 4

Минимальные размеры популяционных локусов и элементарных популяций видов деревьев широколиственных лесов
(из: Восточноевропейские широколиственные леса, 1994, с сокращениями)

Виды	Бук лесной	Дуб черешчатый	Ясень обыкновенный	Липа сердцевидная	Клен остролистный	Клен палеатий	Вяз гладкий	Горький дуб
локусы	Минимальная площадь, необходимая для развития популяционных локусов: деревьев, м ²							
имматурные	20-50	300-500	50-100	200	20	10	50	30
ювенильные	150-200	1000	250-300	300	70-100	20	250	100
генеративные	200-400	1500-2500	1000-1500	400-500	400-500	100-200	400-500	400-500
элементарные популяции	Минимальная площадь, необходимая для развития элементарной популяции в целом, га							
	1.0-5.4	12.8-42.5	5.0-13.3	1.1-2.7	1.1-1.8	0.401-1	1.0-1.6	0.2-1.2

Тип прерывистый популяционный узор пока не подразделен на варианты. Он описан у древесных видов ассектаторов, приживание потомства которых возможно только в некоторых крупных прорывах полога леса (gaps), при формировании которых образуется обнаженный субстрат. Именно совокупность таких отдельных локусов и образует полноценную элементарную популяцию (рис. 2, II). Рассчитать ее площадь очень сложно, поскольку она зависит от особенностей популяционной жизни эдификаторов.

Несомненно, что не только у растений, но и у представителей других царств (животных, грибов и пр.) элементарные популяции с демографическими позициями характеризуются теми же свойствами: собственным временем и пространством, необходимым для устойчивого развития, а также формируют видоспецифичные популяционные узоры (мозаики). Реализация этих свойств приводит к тому, что элементарные популяции образуют непрерывный во времени и пространстве биоценотический покров.

Сообщество (биоценоз)

Рассмотренные свойства элементарных популяций (собственное время и пространство, необходимое для устойчивого развития), с одной стороны, определяют хронологическую и хронологическую континуальность биоценотического покрова. Из-за различий параметров этих свойств у разных видов на конкретном участке территории формируется разномасштабная мозаика фито-, зоо- и микогенного происхождения, часто определяющая саму возможность поддержания видового разнообразия и неоднородности биогенной среды. С другой стороны, эти же свойства элементарных популяций видов-эдификаторов дают возможность разделить биоценотический покров на элементы (сообщества или биоценозы), состав, структура и развитие которых в значительной степени определяются именно популяционной жизнью эдификаторов [13]. Таким образом, границы между разными биоценозами в непрерывном биоценотическом покрове можно условно провести по смене видового состава эдификаторов.

Специфические размеры и время, необходимое для достижения динамически равновесного — климаксового состояния биоценозов, рассчитываются на основе определения этих же параметров у наиболее мощных эдификаторов, формирующих эти биоценозы. Размеры элементарных популяционных единиц видов-эдификаторов разных трофических групп могут отличаться на порядок (и более) величины. В связи с этим, в биоценотическом покрове целесообразно выделять ряды ценологических единиц, обусловленных иерархией мозаик видов-эдификаторов. Предварительные представления об основных параметрах популяционных узоров видов-эдификаторов разного ранга (растений и животных) можно получить из табл. 5. Из этих данных следует еще одно существенное заключение: популяционная жизнь эдификаторов создает иерархически структурированную гетерогенную среду сообщества. Пространственная и временная гетерогенность среды сообщества определяет возможность динамически устойчивого существования на одной и той же территории множества подчиненных видов, отличающихся экологическими требованиями к среде обитания и биологическими возможностями в освоении территории.

Таблица 3

Примеры популяционных узоров разных видов-эдификторов животных и растений в восточноевропейских лесах
(из: Смирнова, 1998)

Варианты популяционных узоров	Размеры популяционных узоров	Время существования узоров	Изменения экотопа	Диагностирующие группы подчиненных видов растений
популяционные узоры, возникающие в результате жизнедеятельности животных-эдификторов				
стойла зубров	сотни м кв	десяtkи лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
"каталки" зубров	сотни м кв	десяtkи лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	семенные и вегетативные одно-малолетники
стоянки стад зубров	тысячи м кв	десяtkи лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поляны	сотни м кв	десяtkи лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водоемы	тысячи - десятки м кв	десяtkи - сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	гигро- и гидрофитные травы
очаги листогрызущих насекомых	сотни - тысячи м	сотни - десяти лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нитрофильные травы
популяционные узоры, возникающие в результате жизни и смерти растений-эдификторов				
элементы ВПК: бугры	м кв	десяtkи лет	вынос иллювиального горизонта, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элементы ВПК: ямы	м кв	десяtkи лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развитие оглеения	мезогигрофитные травы
элементы ВПК: валеж	десяtkи м кв	лет	появление нового хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	всходы деревьев и кустарников и трав рудеральной стратегии
окна распада древостоя	сотни - тысячи м кв	десяtkи - сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нитрофильные травы, подрост деревьев и кустарников

Заключение

Краткий обзор представлений о собственном времени и пространстве биосистем показывает возможности такого подхода для познания механизмов их функционирования и взаимодействия на разных уровнях организации. Несмотря на недостаток фактических данных, уже на современном этапе понятно, что пространственно-временная асинхронность развития биосистем разного уровня — это реализация комплементарности — одного из наиболее существенных способов взаимоотношений между элементами биосистем. Комплементарность — это пространственно-временное разделение одного и того же ресурса между претендующими на него объектами. Это свойство противоположно конкуренции, рассматриваемой как одновременные претензии разных особей на один и тот же ресурс, и его можно рассматривать как один из наиболее существенных механизмов поддержания максимально возможного биоразнообразия при ограниченной порции ресурса местообитания.

Среди разнообразных способов комплементарности на уровне особи наиболее легко учитывается такое ее проявление, как поливариантность их развития в онтогенезе. Она реализуется в разных темпах развития и освоения пространства особями разной жизненности и разных жизненных форм. Комплементарность на уровне элементарных популяций проявляется в формировании популяционных узоров, специфичных по темпам преобразований, плотности, способам размещения особей и по размерам занимаемого пространства. Комплементарность на уровне биоценозов реализуется в форме ценоотических мозаик, закономерности их развития и взаимоотношений в лесных биоценозах описаны в концепции мозаик окон возобновления (*gap mosaic concept*).

Анализ истории природопользования показывает, что уже на ранних этапах освоения биогеоценологического покрова человек существенным образом изменил природную гетерогенность, пытаясь получать требуемый ресурс на однородной территории и в удобные для него времена. Замена природной гетерогенности, антропогенно обусловленной однородностью, привела к тому, что большинство биосистем не имеют возможности реализовать свои потенции. Это приводит к заметным потерям продуктивности, биоразнообразия и других экологических функций конкретных биосистем и биосферы в целом.

Литература

1. Буркоаский И. В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем — М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. — 285 с.
2. Вернадский В. И. Философские мысли натуралиста. — М.: Наука, 1988. — 520 с.
3. Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журнал общей биологии — 1978 — Т. 39 — № 4. — С. 555–562.
4. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность — М.: Наука, 2004. Кн. 1. — 479 с. Кн. 2. — 575 с.
5. Грант В. Видообразование у растений. — М.: Мир, 1964. — 528 с.

7. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники — М. Прометей 1989 — 106 с.
 8. Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки — 1991 — № 8 — С. 7–20.
 9. Маргалеф Р. Облик биосферы — М. Наука, 1992. — 212 с.
 10. Мусатов А. П. Пространственно-временная структура водных экосистем — М. Наука, 1994. — 118 с.
 11. Налимов В. В. В поисках иных смыслов — М. Прогресс, 1993. — 261 с.
 12. Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Бот. журн. — 2001 — № 8 — С. 72–85.
 13. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. — М. Высшая школа, 1962 — 378 с.
 14. Смирнова О. В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биологии — 1998 — № 2 — С. 25–39.
 15. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Попадюк Р. В. Популяционная концепция в биоценологии // Журнал общей биологии — 1993 — Т. 54 — № 4 — С. 438–448.
 16. Торопова Н. А. Морфологическое и фитоценотическое разнообразие вегетативно подвижных растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений — М. Наука, 1986 — С. 65–67.
 17. Торопова Н. А. Особенности демографии и стратегии вегетативно-подвижных растений // Экология популяций — М.: Наука, 1988 — С. 41–43.
 18. Турков В. Г. Пространственно-временная структура ценопопуляций эдификаторов климаксовых пихтово-еловых лесов Урала // Структура и динамика биогеоценозов Урала — Свердловск: Изд-во УрГУ, 1985 — С. 3–10.
 19. Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники — М.-Л. 1965. — Т. 2. — С. 125–132.
 20. Чистякова А. А. Жизненные формы деревьев и их эколого-ценоценотическая обусловленность // Жизненные формы в экологии и систематике растений. — М. Изд-во МГПИ, 1986. — С. 70–75.
 21. Шмальгаузен И. И. Проблемы смерти и старения. — М.-Л.: Госиздат, 1926. — 92 с.
 22. Aubreville A. Regeneration patterns in closed forest of Ivory Coast // Word vegetation types. — N.Y.: Columbia Univ. Press, 1971. — P. 41–55.
 23. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiuk R. V. Ontogenetic concept of the tree structure and functioning // Ботанический журнал. — 1999. — Т. 84. — № 12. — С. 8–19.
 24. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. — Orlando etc.: Acad. press, 1985. — 472 p.
 25. Tropical trees as living systems. — Cambridge etc.: Univ. press, 1976. XXVIII, — 675 p.
 26. Watt A. S. On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration Pt 2, section 2,3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs // J. Ecol. — 1925. — Vol. 13. — P. 27–73.
-