

УДК 581.9 (477.8)

ПРОБЛЕМА ЖИТТЄЗДАТНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ

Й.В.Царик

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул.Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: zoomus@franko.lviv.ua*

Обговорюються проблеми життєздатності популяцій, вказано на індивідуальні та групові ознаки, які детермінують її, виділено види рослин, які перебувають під загрозою зникнення у високогір'ї Карпат і які необхідно досліджувати з позиції життєздатності їхніх популяцій для розроблення заходів щодо їх збереження. Пропонується програма досліджень життєздатності популяцій та обговорюються фактори, що їм загрожують.

Ключові слова: життєздатність, популяція, високогір'я, Українські Карпати, рідкісні види.

PROBLEMS OF POPULATION VIABILITY

J.V.Tsaryk

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine*

Problems of population viability are discussed. Its individual and group characteristics are presented. Species are selected that are endangered to extinction in highlands of the Carpathians. They require more precise study from the viability point of view in order to design methods of their conservation. The program of population viability study is proposed and the threatening factors are discussed.

Key-words: viability, population, mountain region, Ukrainian Carpathians, rare species.

Сучасна парадигма збереження біорізноманіття бере офіційний початок із Конференції ООН в м. Ріо-де Женеїро (1992). Власне після цієї Конференції у Ріо в міжнародно-правовому лексиконі з'явився новий термін „збереження біорізноманіття”. „Конвенція про біорізноманіття” стала відображенням нового світового мислення перед лицем нечуваних екологічних проблем сучасності, свідченням нових підходів до діалогу між розвинутими країнами та країнами, що розвиваються. Конференція в Ріо започаткувала низку загальнопланетарних, регіональних заходів, спрямованих на збереження біотичного різноманіття. Під біотичним різноманіттям розуміють варіабельність живих організмів, усіх джерел, включаючи наземні, морські й інші водні екосистеми та екологічні комплекси, компонентами яких вони є; це поняття включає в себе різноманіття в межах виду, між видами й екосистемами [8]. Біотичне різноманіття як цілісна жива система проявляється на трьох рівнях живого: організмовому, популяційному й екосистемному [1]. До речі, рівнів пізнання біотичного різноманіття є безліч, залежно від мети досліджень, наявних методів тощо. Серед названих трьох рівнів живого на особливу увагу заслуговує популяційний рівень, який охоплює організмовий рівень і є підсистемою екосистемного рівня організації. Збереження, експлуатація видів, управління екосистемами є неможливими без знань про функціонування популяції організмів. Під популяцією – елементарною одиницею еволюції – ми розуміємо „мінімальну самовідновну групу особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему: формує власну екологічну нішу” [18]. Можливе й інше розуміння терміна популяції – як групи особин на конкретній території, в конкретному фітоценозі тощо. Таке визначення популяції не пояснює, наскільки для цієї групи властиве самовідновлення, протягом якого часу вона заселяє територію, тобто застосування такого терміна популяції можливе лише у випадку аналізу потоку через цю групу особин речовин та енергії або її впливу на середовище (наприклад, фітофагів тощо). Тому говорити про життєздатність такої групи особин, напевно, недоцільно. Слід зауважити, що проблема життєздатності популяцій з позиції їхньої охорони вперше фундаментально була обговорена в книзі „Жизнеспособность популяций” [4]. У цій книзі поняття життєздатності популяції тісно пов'язане із розумінням мінімальної життєздатності популяції, тобто популяції, яка за мінімальних умов і без втручань ззовні здатна до самовідновлення протягом довгого часу (декількох поколінь).

До появи терміна „життєздатність популяцій” існували терміни життєвість [19]; життєвий стан, віталітет, життєвий потенціал, життєва сила та інші [5,6,7].

Г.Г.Жиляєв (2005), аналізуючи життєздатність популяцій, дав визначення термінів „життєвість” і „життєвий стан”. Життєвість – це біотично зумовлена різноякісність особин, яка визначає їхні потенції, а життєвий стан – це ознака реалізації біотичних властивостей особин, їхньої життєвості в конкретних умовах. Вона визначається за кількісними (габітуальними) або якісними (функціональними) показниками.

Що стосується поняття життєздатності, – то воно із когорти таких фундаментальних понять, як стратегія популяцій [13], великий життєвий цикл популяції [17], стійкість і стабільність біосистем [2].

За Г.Г.Жиляєвим (2005), життєздатність популяції – це інтегральний ефект основних популяційних функцій: оновлення (циклічності), утримання й експансії території (розселення) та збереження еволюційних перспектив. Таким чином, життєздатною популяція є тоді, коли вона:

- 1 – здатна до самовідновлення;
- 2 – здатна до утримання та експансії території;
- 3 – має еволюційну перспективу (тобто здатна до адаптації за мінливих умов середовища).

Третя ознака життєздатності популяції (має еволюційну перспективу) вказує на те, що популяція в конкретному місці повинна рости (жити) протягом еволюційно тривалого часу (декілька поколінь). Ймовірність її росту (життя) в конкретному місці не має бути нижчою, ніж 95 % (згідно з М.Є.Сулеєм, 1982).

Життєздатність популяції забезпечується функціонуванням особин та їхніх груп (вікових, статевих). На рівні особин на перше місце можна поставити їхню життєвість і співвідношення особин різної життєвості, відтак особливості онтогенезу, самопідтримання.

На рівні груп доцільно аналізувати глибину вегетативного омолодження особин, чисельність, їхнє просторове розміщення, статеве співвідношення, ефективність розселення, швидкість заміни поколінь у популяціях, співвідношення насінневого й вегетативного розмноження особин [16].

Розглянемо дещо детальніше роль вегетативного й генеративного розмноження особин у підтриманні життєздатності популяції. Можна зробити припущення, що для тривалого розвитку популяцій генеративне розмноження є більш важливим, ніж вегетативне.

Генеративне самопідтримання популяції значно залежить від кількості генеративних особин, насінневої продуктивності, життєвості насіння та підросту, особливостей онтогенезу особин у генеративному періоді розвитку та статевої структури популяції. На ефективність генеративного розмноження впливають також зовнішні чинники (абіотичні, біотичні – консорти).

У багатьох видів високогір'я вегетативне розмноження особин, порівняно з генеративним, має більше значення у самопідтриманні популяції та забезпеченні не лише її кількості, а й достатньої чисельності особин. Перспектива збереження не лише чисельності особин, але й їхньої життєвості у таких популяціях забезпечується за рахунок глибокого омолодження вегетативного потомства та тривалою партикуляцією.

Водночас у високогір'ї є види рослин, самопідтримання популяцій яких досягається за рахунок насінневого розмноження особин. До найсуттєвіших ознак, які відображають роль генеративного розмноження у конкретній популяції, належить ефективна чисельність особин (кількість особин, що генерують). Проте для визначення стану популяції набагато вагомніше значення має відношення ефективної чисельності до загальної чисельності дорослих особин загалом [16]. Назвемо це відношення коефіцієнтом генерування популяції. Коефіцієнт генерування є досить наочним показником стану передусім малих популяцій (популяцій, які займають невеликі площі оселищ і мають невисоку чисельність особин).

Для великих популяцій, які налічують тисячі особин на площах у кілька гектарів, коефіцієнт генерування не відіграє ролі індикатора їхньої життєздатності. Він є лише мірою віддаленості умов місця росту (життя) від еколого-фітоценотичного оптимуму виду.

Можна навести приклади, коли у популяціях великої життєздатності (ймовірність їхнього існування на даній території значна – сотні років) генерує лише незначна кількість особин на маргінальних ділянках або в місцях порушень едафотопу, розрідження ярусу дерев чи інших збурень (*Calamagrostis villosa*, *Pinus mugo*, *Rhododendron myrtifolium* та інші).

Натомість для малих популяцій коефіцієнт генерування є показовим. Збереження протягом декількох років низького коефіцієнта генерування вказує на низьку життєздатність малої популяції (ймовірність її існування протягом довгого часу на даній території є низькою).

Всі перелічені вище ознаки та властивості дають змогу прямо або опосередковано оцінити здатність популяції до самопідтримання в мінливих умовах середовища. Таким чином, говорячи про життєздатність популяції, ми повинні поставити питання, наскільки популяція за наявних ресурсів: площі, світла, вологості, трофності ґрунту, поживи (для тварин), конкуренції та дії різних чинників (абіотичних: кліматичних, антропоічних) – здатна до самовідновлення.

Фактично, розв'язання проблеми життєздатності популяцій – це встановлення межі впливу на неї різних чинників, після якої настає її руйнація та відмирання.

Життєздатність популяцій тісно пов'язана з внутрішньою просторовою структурою, яка імперативно залежить від мікрочваріації факторів середовища. Відповідно до цього, популяція як система є мозаїкою просторових елементів, контакти між якими сприяють зменшенню локальних ефектів вимирання [15].

Слід вказати, що нині на популяції видів високогір'я діють небезпечні для їхнього існування різні типи стохастичності:

1. Катастрофічні.
2. Середовищні.
3. Демографічні.
4. Генетичні.

До цього переліку слід додати ще тип антропогенної стохастичності. Найбільш вразливими до всіх типів стохастичностей у природі є малі популяції.

Взагалі проблема життєздатності популяцій в Україні розглядається більш-менш у повному обсязі лише співробітниками відділу популяційної екології Інституту екології Карпат НАН України. У той же час, як показали автори книги „Життєспособність популяцій”, Г.Г.Жиляєв (2005) та інші дослідники, без вивчення механізмів, якими забезпечується життєздатність популяцій, розроблені методи експлуатації, збереження, відтворення будуть неповними, а інколи під час їх застосування можливий негативний ефект.

Виникає необхідність у розробці програми вивчення життєздатності популяцій рослин і тварин, у першу чергу тих, які перебувають під загрозою зникнення й потребують охорони як на регіональному, так і на державному рівнях.

Аналізові на життєздатність популяції, в першу чергу, мають бути піддані види, які представлені неповночленими популяціями, малочисельними на особини, з перевагою вегетативного поновлення особин над генеративним. Переважно це види давніх, а також молодших філогенетичних груп вільно- і зрослопелюсткових (наприклад, *Delphinium elatum* L. subsp. *nacladense* (Zapal) J. Holub та інші, не лише високогірні, але й лісові види, як, наприклад *Taxus baccata* L.). До цієї групи доцільно також віднести види, які представлені окремими особинами і не утворюють сукупностей їх. До них належить *Ophioglossum vulgatum* L., деякі види роду *Botrychium* Sw., *Cystopteris alpina* (Lam.) Desv., *Aquilegia nigricaus* Bauma subsp. *nigricaus*, *Arabis hornungiana* Shur та інші, які ще недавно існували у формі досить численних популяцій [10].

Доцільно також досліджувати види, які представлені повночленими або неповночленими популяціями, для яких властиве як генеративне, так і вегетативне самопідтримання, але вони збереглися в одному, в крайньому разі у двох оселищах. Прикладом можуть бути види *Juniperus sabina* L., *Aquilegia transsilvania* Schur, *Erysium witmannii* Zawadzki subsp. *transsilvanicum* (Schur) P.W.Ball, *Biscutella lavigata* L. subsp. *lavigata*, *Saxifraga aizoides* L. та інші.

Також доцільно аналізувати життєздатність популяцій видів, які представлені повночленними віковими спектрами, задовільно поновлюються вегетативно й генеративно і трапляються у багатьох оселищах. До цієї категорії видів доцільно віднести *Diphasiastrum alpinum* (L.) J. Holub, *Aconitum tauricum* Wulfen subsp. *nanum*, *Pinus cembra* L. (Baumg), Gayer, *Anemone narcissiflora* L. та інші. Заслужують на увагу також популяції погранично-ареальних видів.

За просторовою структурою популяції цих та інших рідкісних видів у Карпатах можна розділити на дві категорії: континуальні та ізольовані з підкатегорією „лінійних популяцій” [10].

Для континуальних популяцій властиві великі об'єми. Вони формуються на вирівняних ділянках рельєфу з поступовою зміною умов середовища й притаманні переважно анемофільним і анемохорним видам.

Ізольовані популяції властиві здебільшого ентомофільним, рідше анемофільним рослинам. Розміри цих популяцій малі, вони відрізняються від інших високим ступенем ізоляції, стенотонністю, відсутністю обміну генетичною інформацією або незначною його часткою, генетичною гомогенністю у зв'язку зі зростанням ролі інбридингу. Серед ізольованих популяцій виділяють лінійні, що властиві гідрої анемохорам, які формуються вздовж потоків або замкнутих ущелин.

Програма вивчення життєздатності цих популяцій має передбачати таку послідовність: аналіз диференціальних ознак індивідуального рівня; оцінка інтегральних ефектів внутріпопуляційних груп особин і обґрунтування життєздатності популяції [3]. На особливу увагу в цій програмі заслуговує вивчення статевого процесу і потоків спадкової інформації в межах популяції та між популяціями. Слід вказати, що власне цей аспект досліджень життєздатності популяцій найбільш методично трудомісткий. Ще один аспект вивчення життєздатності популяції – це встановлення особливостей передачі спадкового матеріалу з покоління в покоління та зміна норми реакції популяції під час трансформації середовища.

Таким чином, вивчення життєздатності популяції, умов, за яких вона досягається і втрачається, є надзвичайно актуальною теоретичною проблемою популяційної біології. Розв'язання цієї проблеми, безумовно, прислужиться під час розробки шляхів збереження та відтворення біотичного різноманіття, прогнозу його змін в умовах впливу на нього різних чинників. Насамперед це стосується високогір'я.

Тепер для високогір'я Українських Карпат існує низка зумовлених людською діяльністю факторів, які загрожують існуванню його екосистем. Розглянемо ці фактори загрози.

Оскільки високогір'я розташоване над верхньою межею лісу, то одним із головних чинників, які впливають на функціонування його біосистем, є випасання тварин. Про наслідки впливу випасання тварин на екосистеми є значна інформація [8], яка свідчить про те, що це фактор подвійної дії. При інтенсивності випасу понад одну особину великої рогатої худоби на гектар площі або понад п'ять особин овець у екосистемах починають розвиватися дегресивні зміни, які зі збільшенням навантаження тварин і терміну їх присутності на пасовищах призводять до формування низькопродуктивних угруповань (наприклад, білоусових або щучникових ценозів). При низькій інтенсивності випасу тварин суттєвих змін у функціонуванні лучних екосистем не спостерігається: навпаки, підтримується високе біотичне різноманіття в них і утруднюється заростання полонин лісом (якщо луки виникли на місці лісових угруповань) [4]. Тепер у зв'язку зі зниженням поголів'я тварин, зумовленим змінами форм власності, відсутність колгоспів, для яких були характерні великі стада тварин, виникає крайня необхідність у розробці науково обґрунтованих і природоохоронних форм випасу тварин у високогір'ї Карпат.

Це диктується необхідністю попередити ті негативні наслідки, які вже були у 70–80-х роках минулого століття (в період інтенсивного випасу тварин на полонинах), а також запобігти трансформації ландшафтів, зумовленій випасом тварин.

Другим чинником, який суттєво впливає на функціонування високогірних екосистем, популяцій, є збирання, виривання і витоптування рослин. Якщо інтенсивність витоптування рослин з метою заготівлі лікарської сировини в останні декілька років дещо зменшилася, то збирання ягід і зривання рослин суттєво зросли. Кількість людей, які збирають ягоди чорниць без будь-яких ліцензій на цю діяльність, без дотримання норм заготівлі, зросла до 10 осіб на 100 м². Це призводить до руйнації чагарничкового покриву, відлякування і зменшення кормової бази для птахів та інших груп тварин. Виривання генеративних пагонів рослин нерідко здійснюють так звані „туристи” з метою формування тимчасових букетів.

Особливо загрозливим фактором для існування високогірних екосистем Українських Карпат є теперішня туристична діяльність. Нині суттєво зросло число рекреантів, які ігнорують природоохоронні норми поведінки в горах, не дотримуються визначених маршрутів і місць стоянок, термінів відвідування тих чи інших місць. Багато рекреантів здійснюють свої подорожі індивідуально, а організовані групи – не забезпечені кваліфікованими провідниками. Внаслідок такої туристичної діяльності порушуються цикли розмноження тварин, відбувається витоптування рослин, руйнується дерновий покрив, вирубуються чагарники (сосна муго) для вогнищ, засмічуються харчовими рештками високогірні озера (наприклад, озеро Несамовите біля гори Туркул) [11,18].

Слід визнати, що в Українських Карпатах не велися фундаментальні дослідження впливу рекреантів на високогірні екосистеми, а тому відсутні і науково обґрунтовані рекомендації щодо ведення туристичної господарки та підготовки відповідних фахівців для цієї галузі з глибокими знаннями основ біології, екології, географії, етнографії, естетики й економіки. Відсутні також дослідження наслідків проникнення у високогір'я особин видів рослин і тварин, не властивих цьому регіонові. Можна думати, що найбільш захищеними від такого проникнення є угруповання альпійського поясу, які існують у специфічних кліматичних, едафічних і фізичних умовах.

Не вивченими є також наслідки прокладання на високогірні пасовища доріг за допомогою бульдозерів та іншої дорожньої техніки. Прокладання таких доріг суттєво впливає на поверхневий і ґрунтовий стік води під час злив, зумовлює ерозійні процеси і сприяє проникненню діаспор як вниз за схилом, так і вгору разом із технікою, людьми та тваринами.

Вплив на життєздатність популяцій випасу, рекреації, збирання, виривання і витоптування рослин, проникнення видів, прокладання доріг слід досліджувати вже сьогодні, оскільки це дасть можливість реально оцінити вплив того чи іншого фактора на популяції.

Проблематичним і майже не вивченим фактором загрози існуванню високогірних екосистем та їхніх популяцій є глобальна зміна клімату, зумовлена людською діяльністю. Відомо, що глобальна зміна клімату проявляється у змінах температури і темпах циркуляції повітря, а це впливатиме на перерозподіл випадання опадів, швидкість вітру, накопичення снігу тощо. Існують прогнози про те, що в кінці цього століття середня температура поверхні Землі підвищиться з 1,4 до 5,8°C (www.poteplenie.ru). Але ми не знаємо, які зміни клімату будуть характерними для високогір'я Карпат. Спробуємо розглянути декілька сценаріїв: *перший* – підвищення температури повітря і зменшення кількості опадів; *другий* – зниження температури повітря і збільшення кількості опадів; *третій* – підвищення температури і збільшення кількості опадів; *четвертий* – зниження температури повітря і зменшення кількості опадів.

Можна припустити, що в місцях, де збереглася природна межа лісу і континуум між рослинними поясами, як показують палеонтологічні дані, в час потепління і похолодання клімату відбувалася безперешкодна міграція видів „вгору і вниз”. Але оскільки тепер у більшості районів високогір’я відбулася фрагментація покриву, яка призвела до руйнації міграційних шляхів видів, то потепління або похолодання клімату призведе до вимирання низки видів тварин і рослин.

Розглянемо можливі зміни у функціонуванні сучасних фрагментованих і змінених людською діяльністю високогірних екосистем за умови реалізації запропонованих нами сценаріїв зміни клімату.

Перший сценарій – зростання температури повітря і зменшення кількості опадів. Можна думати, що під час реалізації цього сценарію зміни в структурі та функціонуванні екосистем будуть кардинальними. Зокрема, зміняться ґрунтотворчі процеси, які тепер відбуваються в умовах гумідного клімату, перевагу отримують ксерофітні види рослин, яких тепер у високогір’ї Українських Карпат майже нема. Можливо, цілком зникне альпійський пояс. Піднімуться на вищий гіпсометричний рівень плазуни, зникне значна частина комах-запилювачів рослин, амфібій, зменшиться площа гігрофітних угруповань. У деяких комах зменшиться кількість поколінь розвитку від яйця до дорослої стадії, зміняться терміни вегетації, послідовність онтогенезу рослин і темпи деструкції мертвих рослинних решток. Фактично будуть відбуватися процеси опустелювання території.

У випадку реалізації **другого сценарію** – зниження температури повітря і підвищення кількості опадів – слід сподіватися зниження природної верхньої межі лісу, збільшення площі альпійського поясу, зменшення видового різноманіття комах і зростання частки боліт у льодовикових карах та улоговинах, формування умов, характерних для тундри.

Оптимістичним можна вважати **третій сценарій**, коли буде зростати температура повітря і кількість опадів. При такій комбінації факторів можна спостерігати формування теплолюбних екосистем, повне зникнення у високогір’ї альпійського поясу, поясу смерекових лісів і піднімання верхньої межі лісу за рахунок теплолюбних порід дерев.

Особливо негативно на структурно-функціональній організації високогірних екосистем відображається реалізація **четвертого сценарію** зміни клімату – зниження температури повітря та зменшення кількості опадів. У таких умовах можна чекати на появу нівального поясу та суттєве зниження верхньої природної межі лісу, появи холодо- та посухостійких видів рослин і тварин, які можуть існувати в умовах глибокого промерзання ґрунту. Деструкційні процеси будуть відбуватися завдяки діяльності мікроорганізмів і фізичних чинників. У високогір’ї тоді доцільно чекати на появу елементів полярних пустель.

Таким чином, узагальнюючи вищесказане, можна зробити деякі висновки, які стосуються факторів загрози існуванню високогірних екосистем Українських Карпат, а відтак – і популяції різних видів.

На перше місце за негативними наслідками дії тепер доцільно віднести рекреаційну діяльність у високогір’ї, на друге – збір ягід чорниці, на третє – випас тварин, на четверте – прокладання доріг, фрагментацію екосистем і на п’яте – проникнення „чужих” видів.

Що стосується глобального потепління клімату, то цей фактор потребує фундаментального вивчення власне у високогір’ї Українських Карпат. Доцільно сформуванню програму наукового дослідження наслідків впливу на екосистеми та популяції ендемічних, реліктових видів факторів загрози їхньому існуванню, в тому числі і за дії глобального потепління. З цієї метою доцільно вибрати

найбільш характерні для високогір'я екосистеми і популяції та запровадити в них довготривалі спостереження.

1. Голубець М. **Екосистемологія**. Львів: Поллі, 2000. 315 с.
2. Голубець М.А., Царик Й.В. Стійкість і стабільність – важливі ознаки живих систем. **Ойкументи**, 1992; 1: 21–26.
3. Жиляев Г.Г. **Жизнеспособность популяций растений**. Львов: Б.и., 2005. 301 с.
4. **Жизнеспособность популяций**: Природоохранные аспекты / Под ред. М.Сулея. Москва: Мир, 1989. 158 с.
5. Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений. **Журн. обл. биологии**, 1981; 42 (4): 492–505.
6. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состояния ценопопуляций растений. **Бот. журнал**, 1989; 74 (6): 769–784.
7. Злобин Ю.А. Репродукция у ветковых растений: уровень особей и уровень популяции. **Биол. науч. журнал**, 1889; 7: 77–89.
8. Конвенция о биологическом разнообразии. **Программа действий. Повестка дня на XXI век и другие документы конференции в Рио-де-Жанейро в популярном изложении**. Женева: Центр „За наше будущее“, 1993. 70 с.
9. Малиновський К.А. **Рослинність високогір'я Українських Карпат**. Київ: Наукова думка, 1980. 277 с.
10. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. **Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат**. Львів: Ліга-прес, 2002. 75 с.
11. Микітчак Т.І. **Структурно-функціональна організація й збереження зоомікроценозів водних екосистем Чорногори (Українські Карпати)**: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2005. 19 с.
12. Нестерук Ю.Й. Район досліджень. **Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат**. Львів: Поллі, 2004: 12–21.
13. **Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат**. Львів: Євросвіт, 2001. 159 с.
14. Сулей М.Е. Пороги для виживання: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала. **Биология охраны природы**. Москва: Мир, 1983: 177–197.
15. Царик Й., Жиляев Г. Внутрішньопопуляційне різноманіття рослин як основа адаптації, життєздатності та еволюції. **Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат**. Львів: Поллі, 2005: 39–52.
16. Царик Й., Кияк В., Дмитрах Р., Білонога В. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака життєздатності. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2004; 36: 50–56.
17. **Ценопопуляції рослин (основные понятия и структура)**. Москва: Наука, 1976. 217 с.
18. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. **Эволюционное учение**. Москва: Высшая школа, 1989. 335 с.
19. Braun–Blanquet J., Pavillard J. **Vocabulaire de Sociologie vegetale**. 2^e ed. Montpellier, 1925. 22 p.

Одержано: 10.05.2007