ЭКОЛОГИЯ ДЛЯ ВСЕХ

НАУКИ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМ ВЫЖИВАНИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА: ЭКОЛОГИЯ БИОСИСТЕМ - ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ - ПОПУЛЯЦИИ

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ЭКОЛОГИИ БИОСИСТЕМ

Население любого вида в пределах локальной территории – **элементарная популяция.**

Наличие и соотношение особей разных онтогенетических состояний в популяциях позволяет оценить их состояние и составить прогнозы развития.

У деревьев, как и у всех живых существ, можно выделить три основных типа спектров локальных популяций, которые описывают процессы внедрения, достижения устойчивого состояния и дигрессию, а также фрагментарный тип (в которых присутствуют особи отдельных онтогенетических состояний):

1. **инвазионный спектр:** состоит из особей начальных этапов развития (*pl, j, im, v*); такой спектр свидетельствует о внедрении вида на анализируемую территорию;

2. **полночленный спектр:** состоит из особей всех онтогенетических состояний (от *pl* до *s*) в соотношении, необходимым для поддержания равновесия между рождаемостью и смертностью; наличие такого спектра свидетельствует об устойчивом существовании вида на анализируемой территории;

3. **регрессивный спектр:** состоит из стареющих и старых особей (g_3, *s*); наличие такого спектра свидетельствует о неустойчивом существовании вида на анализируемой территории и о вероятности его ухода с этой территории.

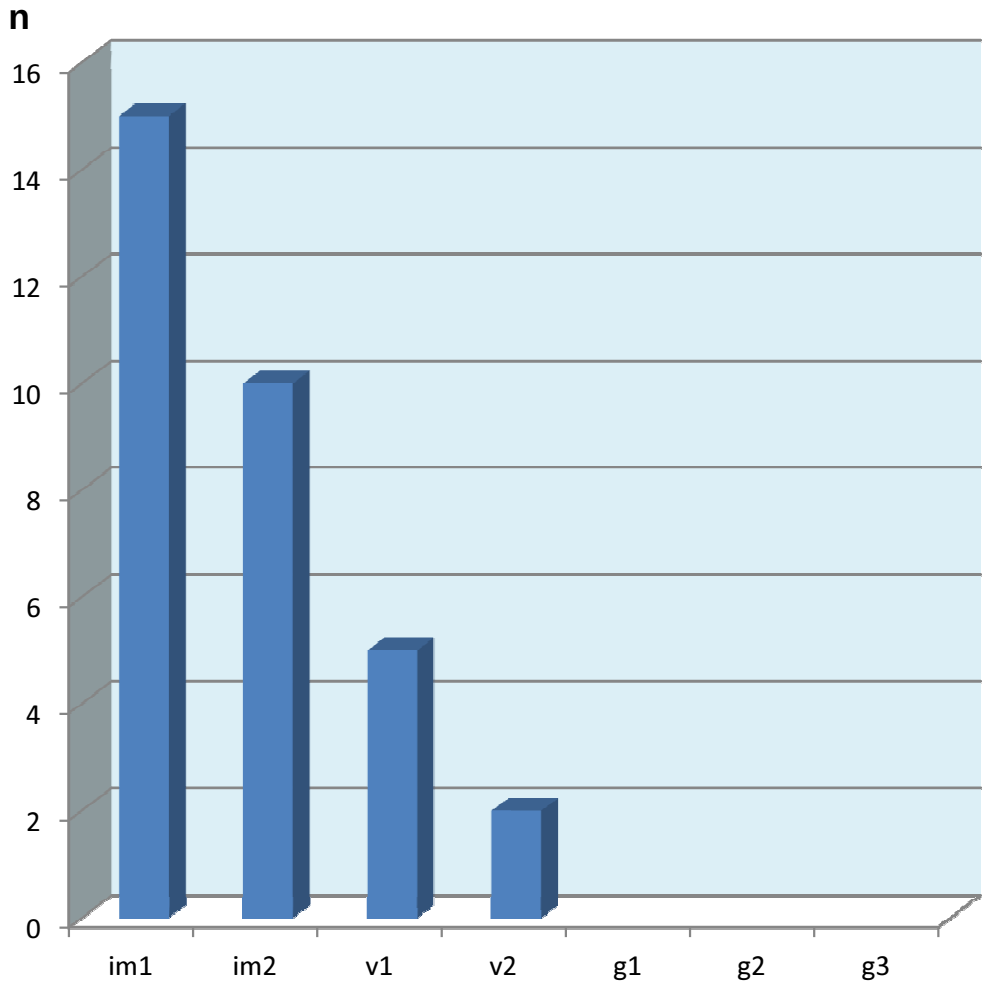
4. **фрагментарный спектр:** состоит из особей разных этапов онтогенеза, не связанных последовательностью развития; для выяснения причин его формирования необходимо исследовать условия существования данного вида в экосистеме и выявить особенности воздействия, как правило антропогенного, на этот вид и на экосистему в целом (*Уранов, Смирнова, 1969;* Ценопопуляции растений*, 1976, 1984) .*

В популяционной биологии (демографии) растений и животных часто используют метод составления онтогенетических спектров. Это позволяет оценить перспективы популяций видов, совместно обитающих на одной и той же территории, составить прогнозы изменений их состава и предложить меры восстановления полночленных спектров у популяций видов с регрессивным онтогенетическим спектром.

ИНВАЗИОННЫЙ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ СПЕКТР ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ

молодые лиственничные леса ЮЖНОГО ЯМАЛА на границе с тундрой

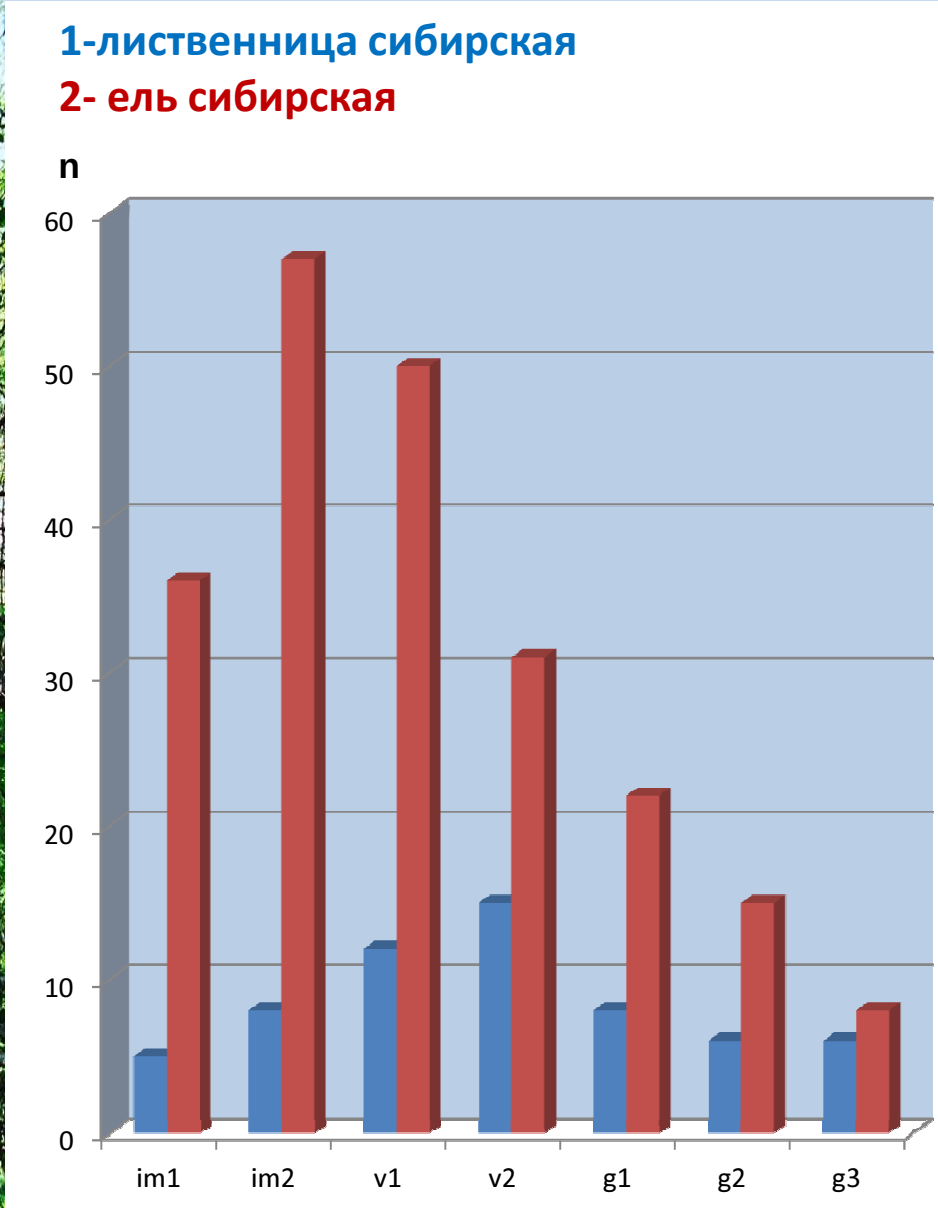
Бывшая стоянка стада северных оленей зарастает лиственницей



n – число особей на 400 м^2

ПОЛНОЧЛЕННЫЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ И ЕЛИ СИБИРСКОЙ

Елово-лиственичные леса южного Ямала с полночленным спектром; старым (g3) деревьям ели 200-250 лет, лиственницы более 300 лет.

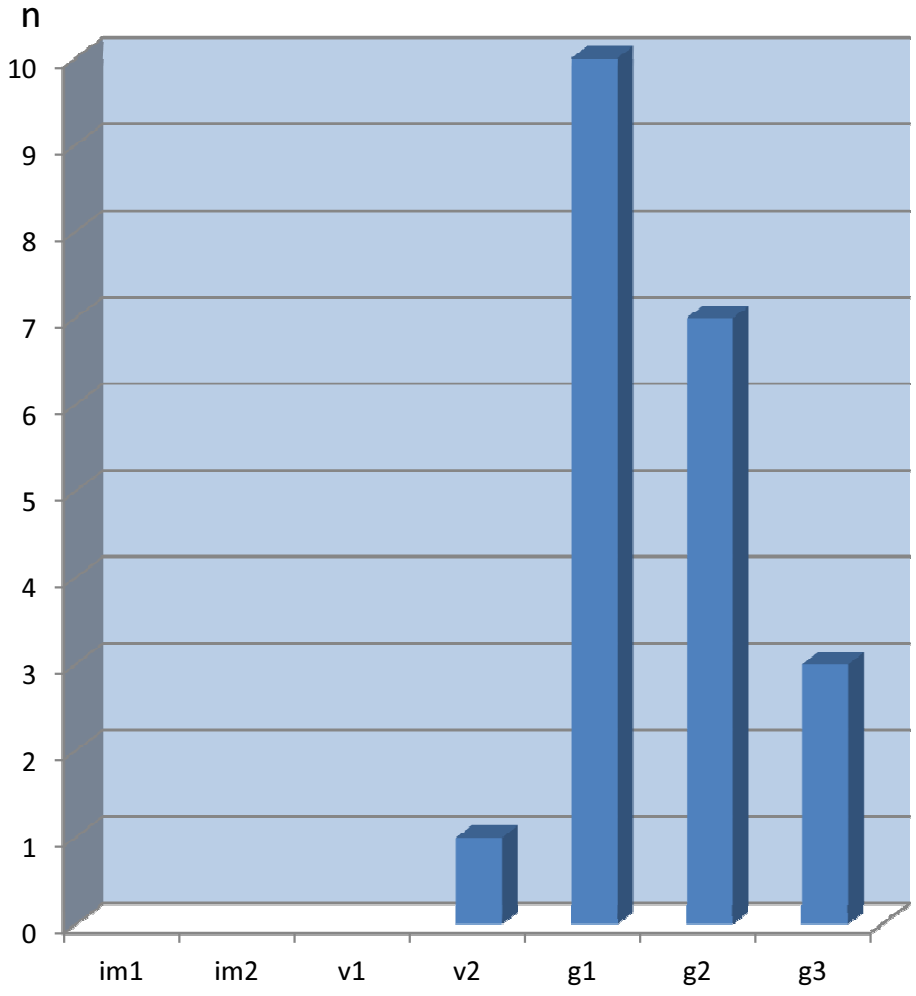


n – число особей на 400 м²

Окно в елово-лиственничном лесу, возникшее в результате смерти старых деревьев – местообитание светолюбивых трав и кустарников

РЕГРЕССИВНЫЙ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ СПЕКТР ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ
старые лиственничные редколесья ЮЖНОГО ЯМАЛА

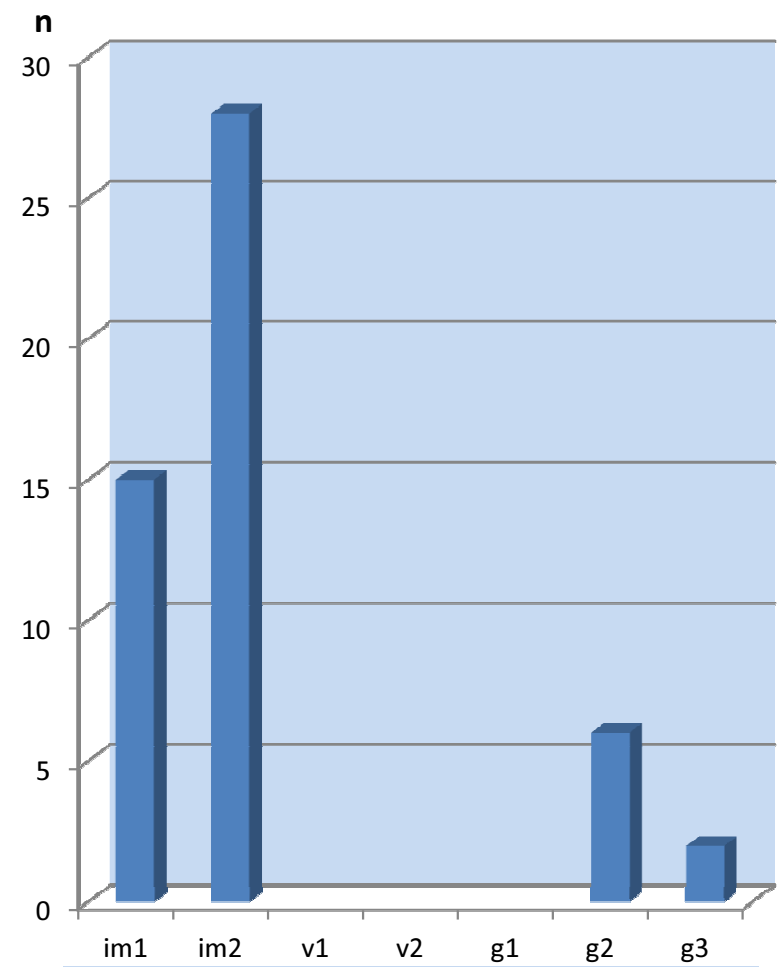
Популяция стареет: появлению молодежи препятствует густой покров из карликовой березки



n – число особей на 400м²

ФРАГМЕНТАРНЫЙ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ СПЕКТР СОСНЫ
северная Карелия

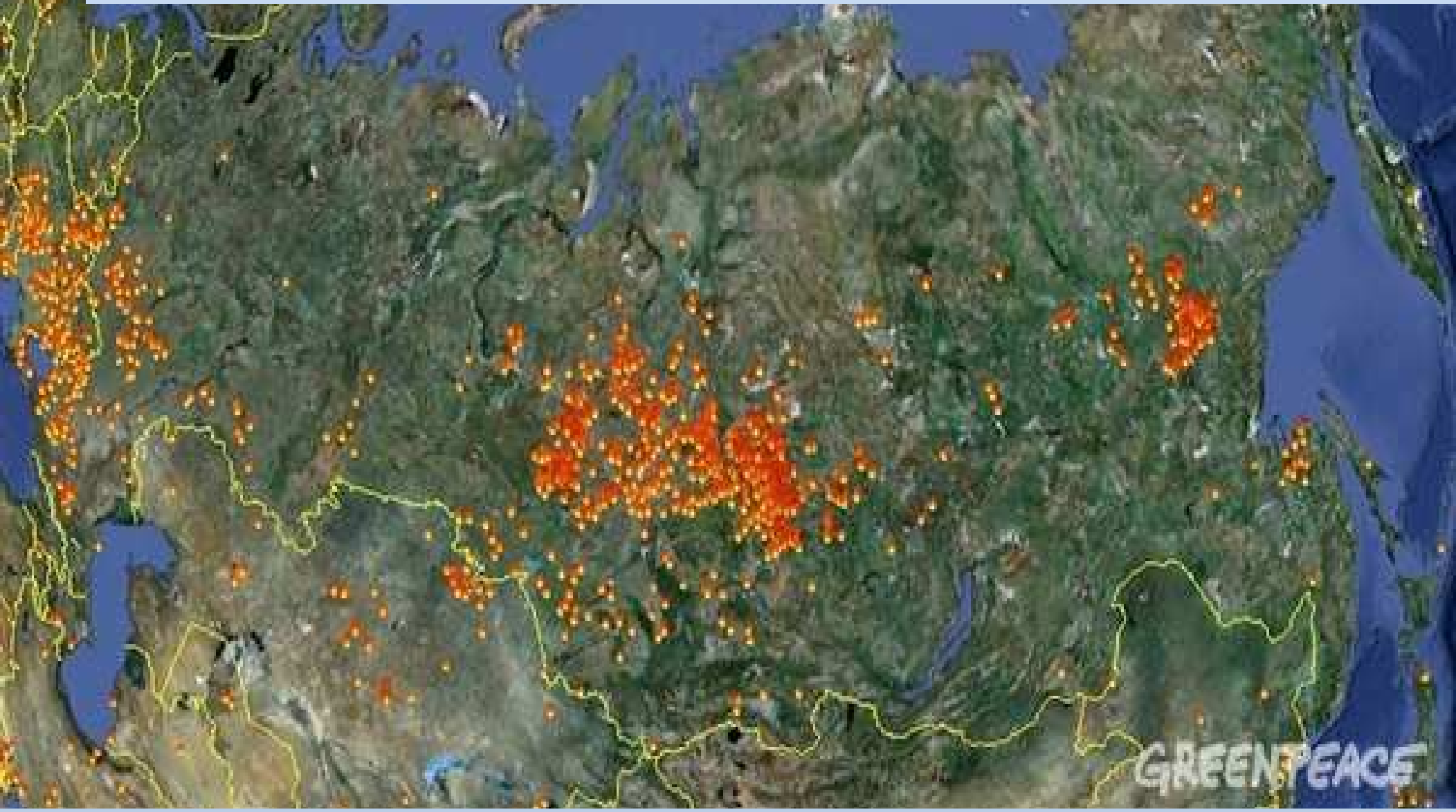
Периодические низовые пожары антропогенного происхождения губят подрост, не давая ему достичь взрослого состояния, а взрослые особи стареют и умирают.



n – число особей на 400м²

15 лет после пожара в подмосковном лесу: сохранившиеся взрослые сосны и выросшие молодые березы на месте сгоревших сосен

ОЧАГИ ОСНОВНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО ДАННЫМ ПОЖАРНОЙ ИНФОРМАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ FIRMS, утро 27 июля 2012 г.

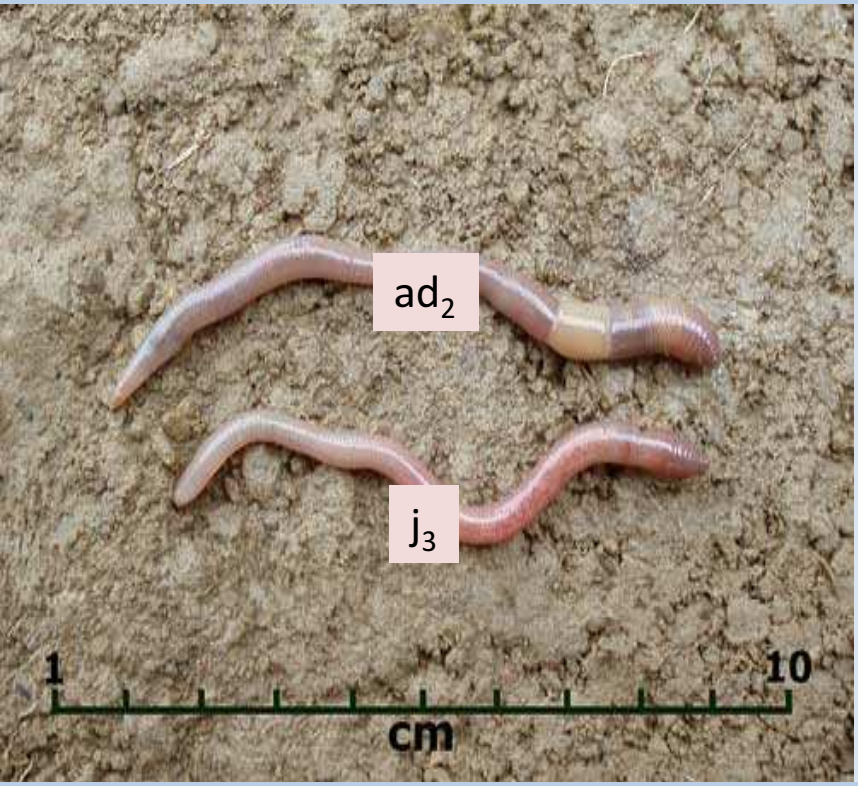


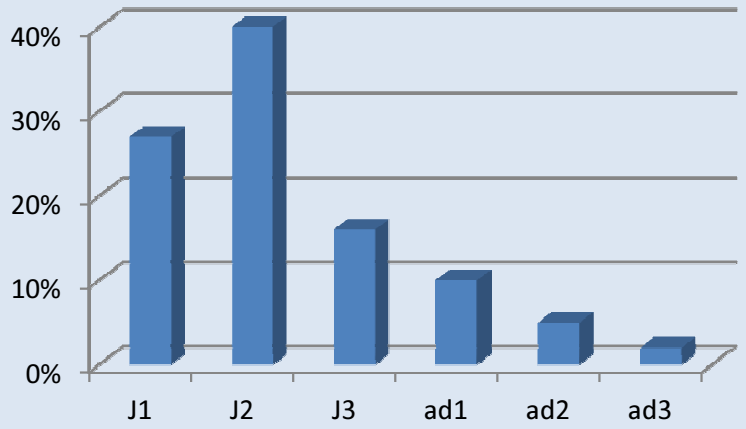
Для официальной отчетности данные о площадях, пройденных огнем, занижаются в масштабах страны в 5-7 раз, а по отдельным субъектам РФ до 200 раз.

ФРАГМЕНТАРНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ БЕРЕЗЫ БОРОДАВЧАТОЙ

До 1960 г. в правилах лесопользования России был разрешен выпас скота в лесу: подрост и молодые деревья периодически повреждались скотом и гибли.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ДОЖДЕВОГО ЧЕРВЯ - *APPORECTODEA CALIGINOSA* - СОБСТВЕННО ПОЧВЕННОГО ВИДА (*Гераськина, 2009*)





онтогенетические группы:

ювенильные особи

J_1- мелкие
J_2 - средние
J_3 - крупные

половозрелые особи

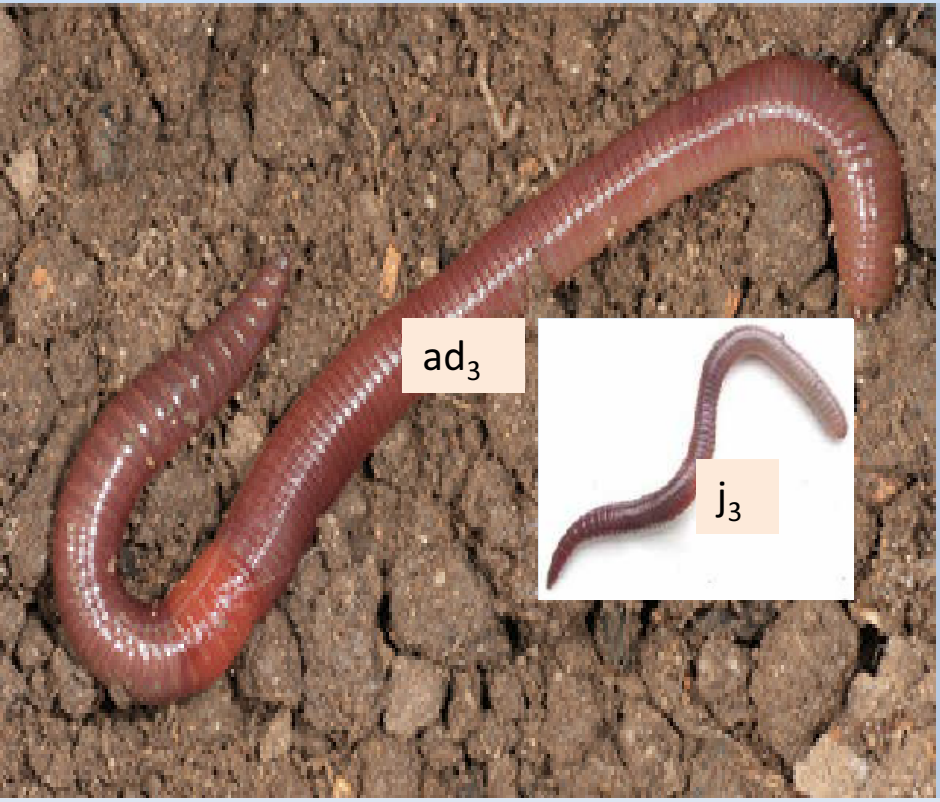
ad_1 -мелкие
ad_2 - средние
ad_3 - крупные

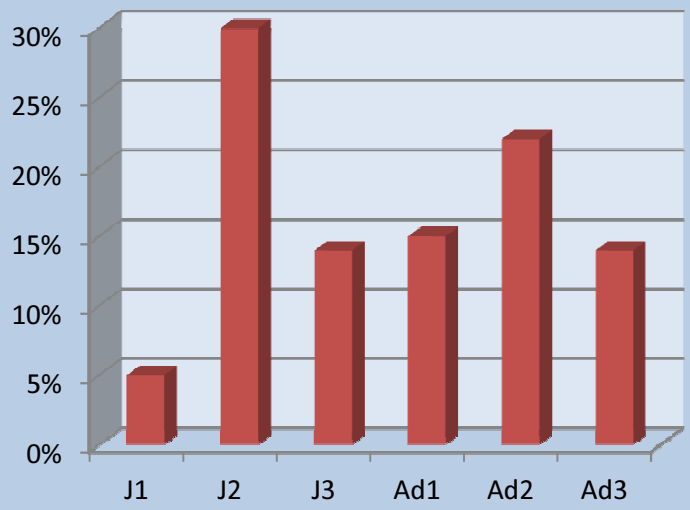
Ось абсцисс - доля онтогенетической группы от общей биомассы в выборке; ось ординат - онтогенетические группы.

Онтогенетические группы дождевых червей выделены по биомассе, поскольку биомасса почвенных животных более полно отражает их функциональную роль в почве по сравнению с численностью (Dunger, 1974). Определение видовой принадлежности, численности и биомассы червей разных онтогенетических групп и жизненных форм в единице объема обрабатываемой ими почвы позволяет полноценно охарактеризовать их средопреобразующую деятельность (*Гераськина, 2016).*

В онтогенетическом спектре *Apporectodea caliginosa* по биомассе преобладают ювенильные особи; спектр характерен для весны, когда из перезимовавших коконов интенсивно развиваются молодые черви. Присутствие в спектре особей всех онтогенетических состояний и преобладание ювенильных червей свидетельствует об устойчивом развитии популяции.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *LUMBRICUS RUBELLUS* - ПОЧВЕННО-ПОДСТИЛОЧНОГО ВИДА (*Гераськина, 2009*).





онтогенетические группы:

ювенильные особи

J_1- мелкие
J_2 - средние
J_3 - крупные

половозрелые особи

ad_1 -мелкие
ad_2 - средние
ad_3 - крупные

Ось абсцисс -доля онтогенетической группы от общей биомассы в выборке;
ось ординат - онтогенетические группы.

В онтогенетическом спектре *Lumbricus rubellus* примерно равное соотношение ювенильных и взрослых червей. Спектр характерен для летне-осеннего времени, когда из вновь отложенных коконов развиваются ювенильные черви и одновременно достигают половозрелости ювенильные черви, вышедших из коконов весной.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ЭКОЛОГИИ БИОСИСТЕМ

Население любого вида в пределах локальной территории - **элементарная популяция**. Непрерывность существования населения каждого вида в пределах локальной территории осуществляется в потоках поколений организмов, совместно использующих и преобразующих среду обитания.

Показатели элементарных популяций разных видов:

размер пространства, необходимого для осуществления потока поколений;

длительность оборота поколений;

плотность (экологическая по *Ю. Одуму,1986*): число или масса особей на единицу площади или объема);

способ преобразования среды (*Смирнова, 1998*).

размещение в пространстве - «популяционная мозаика» (*Whittaker, Lewin, 1977).*

Полная реализация этих показателей возможна лишь в популяциях с полночленным спектром.

Параметры перечисленных показателей элементарных популяций в значительной степени определяется типом стратегии вида.

ТИПЫ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СТРАТЕГИЙ ВИДОВ

1. Конкурентоспособность (большую конкурентную мощность) — способность одних видов подавлять другие вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды. Вид, обладающий этими свойствами, назван ***competitor*** **(конкурент); обозначение – (C).**

2. Толерантность (устойчивость, выносливость к неблагоприятным фитоценотическим или экологическим условиям) — способность видов длительно существовать на занятой территории за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности. Вид, обладающий этими свойствами, назван ***stress-tolerant*** **(выносливец); обозначение – (ST).**

3. Реактивность (динамичность, пионерность, рудеральность) — способность видов максимально быстро захватывать освободившуюся территорию. Вид, обладающий этими свойствами назван **ruderal (сорный); обозначение – (R).** *(Раменский Л.Г., 1938; Grime J.P. 1979; Смирнова,2006в)*

У большинства исследованных видов преобладает один из названных типов стратегий.

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ОБОРОТА ПОКОЛЕНИЙ (Т) И РАЗМЕР ПРОСТРАНСТВА (S), НЕОБХОДИМОГО ДЛЯ УСТОЙЧИВОГО СУЩЕСТВОВАНИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

Жизненные формы	Виды	Т, годы	S, $м^2$
Травы	Хохлатка плотная	5-10	1,0
	Герань Роберта	1	4,0
	Чина весенняя	15-20	25,0
Кустарники	Лещина обыкновенная	60-120	$2,5x10^3$
Деревья	Береза бородавчатая *R-стратег*	60-110	$1,2x10^4$
	Клен остролистный	180-250	$1.8x10^4$
	Липа мелколистная *ST-стратег*	180-250	$2.7x10^4$
	Ясень обыкновенный	250-350	$1,3x10^5$
	Дуб черешчатый *C- стратег*	350-600	$4,2x10^5$

Минимальное пространство для изучения состава и структуры природных лесов – это территория, необходимая для существования элементарных популяций наиболее крупных деревьев; в Европейской России – это дуб черешчатый (*Смирнова и др.. 1988; 1990***)**

ВИДОСПЕЦИФИЧНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛОТНОСТЬ РАННЕВЕСЕННИХ РАСТЕНИЙ: (число и масса особей на единицу площади) зависит от типа стратегии

Черемша – С- стратег: 2400 ос./м^2 и 60г/м^2
Подавляет другие виды энергией жизне-деятельности и полнотой использования ресурсов среды.

Пролеска – ST-стратег: 196 ос./м2 и 81 г/м2
Может долго выживать на ограниченном ресурсе, формирует покоящиеся особи.

Гусиный лук – R-стратег: 420 ос./м^2 и 23 г/м^2
образует много вегетативных луковичек, быстро разрастается на пороях животных.

СПОСОБЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СРЕДЫ ЖИВОТНЫМИ ЛЕСОВ И ЛУГОВ; ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОЗДАННЫХ МИКРОМЕСТООБИТАНИЙ РАСТЕНИЯМИ РАЗНОЙ ЭКОЛОГИИ И РАЗНЫХ СТРАТЕГИЙ *(Смирнова, 1998, 1999*)

Варианты мозаик	Площадь/ время сохранения	Глубина изменения субстрата	Особенности изменения субстрата /растения, поселяющиеся на измененном субстрате
Кротовины	десятки $см^2$/годы	2-3 м	Улучшение аэрации и повышение влагоемкости почв/одно-малолетние, мезофильные травы (R- стратеги), всходы деревьев и кустарников
Купальни лосей	$м^2$/дес. лет	До 1-2 м	Застойное увлажнение, обогащение почвы минеральными веществами из мочи и экскрементов/ водно-болотные травы (ST- стратеги).
«Лежки» кабанов	$м^2$/годы, дес. лет	До 1 -3 м	Улучшение аэрации, повышение влагоемкости почв, гумусообразование, распространение плодов и семян/ травы и кустарнички (R, C и ST стратеги) требовательные к элементам минерального питания.
Очаги листогры-зущих насекомых	сотни-тыс. $м^2$/годы	Нет	Обогащение почвы азотом из экскрементов и трупов насекомых; увеличение освещенности и температуры почвы и воздуха/светолюбивые и влаголюбивые травы (C и ST стратеги), подрост деревьев и кустарников разных стратегий.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ КРОТА.

Кротовины – единственные места, где могут прижиться всходы луговых трав

Уничтожим всех кротов: луговые травы перестанут возобновляться на их выбросах, а дождевая влага, которая по их норам приникает внутрь почвы, испарится с поверхности и почва будет пересыхать.

КУПАЛЬНИ ЛОСЕЙ в ямах от вывалов деревьев: места сохранения влаги в лесах и места жизни водно-болотных трав

Муравейник рыжих муравьев

Муравьи разносят семена многих растений и создают местообитания, пригодные для их жизни.

СПОСОБЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СРЕДЫ ЖИВОТНЫМИ-ЗЕМЛЕРОЯМИ СТЕПЕЙ И ПОЛУПУСТЫНЬ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОЗДАННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ РАСТЕНИЯМИ РАЗНОЙ ЭКОЛОГИИ И РАЗНЫХ СТРАТЕГИЙ
(*Смирнова, 1998, 1999***)**

Варианты мозаик	Площадь/ время сохранения	Глубина изменения субстрата	Особенности изменения субстрата/растения, поселяющиеся на измененном субстрате
Выбросы гигантского слепыша	Десятки $см^2$/годы	2-3 м	Улучшение аэрации и повышение влагоемкости почв/ одно-малолетние, рудеральные («сорные») травы (R-стратегии).
Колонии муравьев (Lasius niger)	Сотни $см^2$/годы, дес. лет	До 1 -3 м	Улучшение аэрации, повышение влагоемкости почв, гумусообразование, распространение плодов и семян/ травы и кустарнички (R, C и ST стратегии) требовательные к элементам минерального питания.
Выбросы и норы крапчатого суслика	Десятки-сотни $м^2$/ дес. лет	До 1-2 м	Улучшение аэрации, повышение влагоемкости, обогащение почвы минеральными веществами из мочи и экскрементов, создание мозаики засоленных участков/ одно-малолетние, солевыносливые травы (R- и ST- стратегии).
Выбросы сурка-байбака (бутаны)	Сотни-тыс.$м^2$/ сотни, тыс. лет	До 1-2 м	Увеличение температуры почвы и воздуха, локальное засоление и рассоление, уплотнение, обогащение почвы минеральными веществами/ одно-малолетние и многолетние, солевыносливые, ксерофитные травы разных стратегий (C, ST , R).

Особи и их группы в элементарных популяциях создают местообитания, специфичные по размерам, способам преобразования и длительности восстановления

Зачем суслики в степях и полупустынях?

В степях и полупустынях, где сусликов уничтожили, чтобы они не портили пастбища домашних животных, большая часть осадков испаряется в первые часы после дождя; а там, где суслики живут, до 70-90% осадков просачивается по их норам вглубь почвы и эта влага обеспечивает высокую продуктивность пастбищ и ослабляет действие засух.

ЗАРАСТАНИЕ БУТАНОВ – ВЫБРОСОВ ПОЧВЫ СУРКАМИ

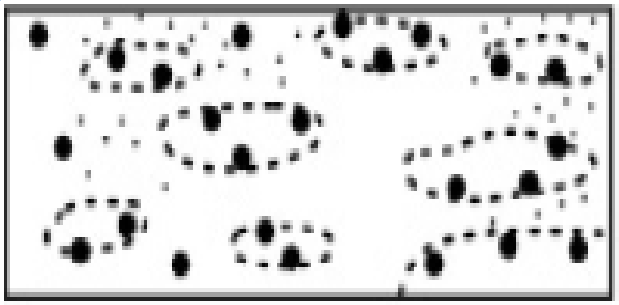
Современный ареал сурков занимает огромную площадь в Евразии: от степей Украины до высокогорных лугов Средней Азии. Системы подземных ходов и камер сохраняют дождевую воду в почве, выбросы почв, удобренные участки, обнаженный субстрат позволяет в непосредственной близости жить видам растений разной стратегии и разной экологии (*Прошлое, настоящее и будущее сурков Евразии, 2015).*

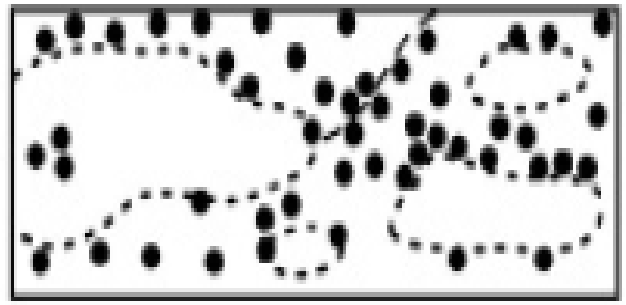
ГИГАНТСКИЙ СЛЕПЫШ – ОБИТАТЕЛЬ ПОЛУПУСТЫНЬ ПРИКАСПИЯ

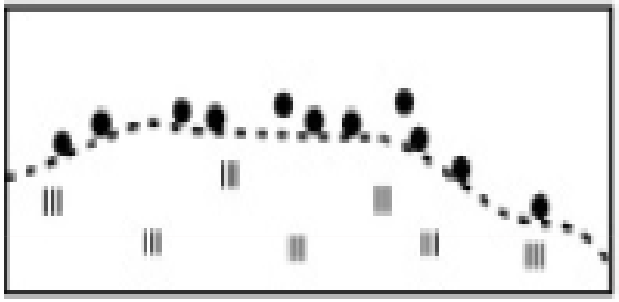
Подземные ходы роет на глубине 25-50 см, подземные камеры - на глубине до 3 м. На поверхность выбрасывает землю, образуя конусы 25-50 см. Питается корневищами, клубнями, луковицами, делает запасы до 2-2.5 кг.
Огромная система подземных ходов и камер позволяет сберегать скудные запасы влаги, поступающей, в основном, с ливневыми дождями и очень быстро испаряющейся при отсутствии систем ходов и камер.

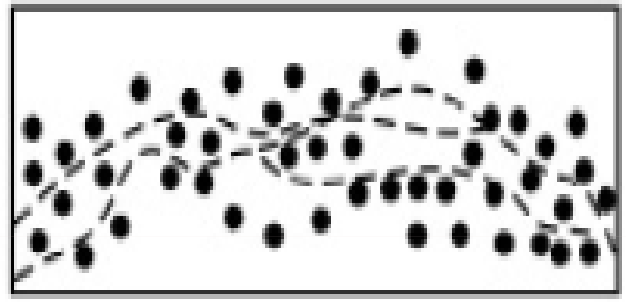
Влага в степях и полупустынях сохраняется в значительной степени благодаря роющей деятельности животных.

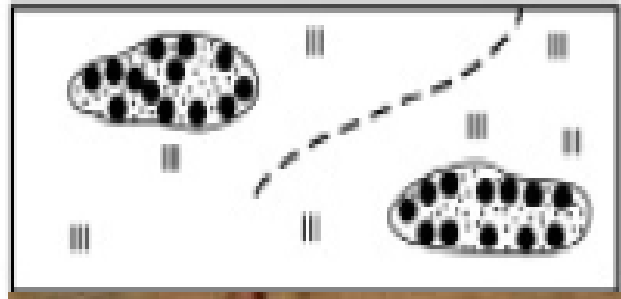
ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ КОЛОНИЙ ПЕСЧАНОК:
способность песчанок изменять тип размещения в зависимости от почвенных условий, состава и обилия кормовых растений позволяет им поддерживать устойчивость локальных популяций

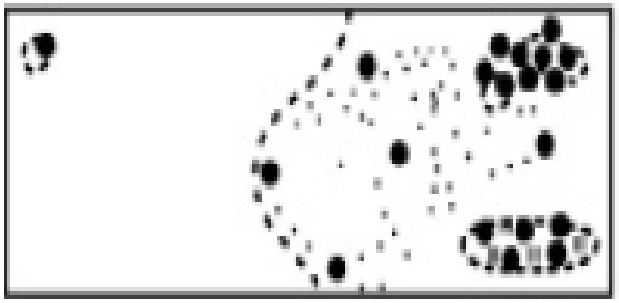












Типы размещения

сплошные:

1- равномерные,

2- кружевные;

ленточные:

3- узкие,

4- широкие;

островные:

5- мелкие

6-крупные;

скопления:

отдельные колонии - 7.

На лугах, в степях и полупустынях деятельность всех землероев способствует разрыхлению почвы, улучшению аэрации и большей влагоемкости; в результате перемешивания почв на открытой поверхности идут активные почвообразовательные процессы. Изменения физико-химических свойств почвы способствуют обогащению почвенной фауны, в том числе видами позвоночных животных (роющие амфибии, мышевидные грызуны, ящерицы, желтобрюхи), увеличению плотности и биомасса животного населения *(Гиляров, 1934; 1951*).

Микро- и мезомозаичность, создаваемая в поселениях одиночных и колониальных видов мелких позвоночных и колоний беспозвоночных животных приводит к устойчивому сосуществованию микро-группировок растений разной экологии и разных типов стратегии.

В пределах одной колонии устойчиво существуют солевыносливые (галофиты) и не выносящие засоление (гликофиты), мезофиты (требовательные к влаге) и ксерофиты (засухоустойчивые) виды, а также виды C,ST, R стратегий.

Выбросы почвы у нор колониальных животных это естественные местообитания «сорно-полевой» флоры (*Гиляров, 1951*)

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ (съемка с вертолета).

Мозаичное размещение деревьев разных видов значительно уменьшает риск их повреждения листогрызущими и древоразрушающими насекомыми, патогенными грибами, вирусными инфекциями (*Восточноевропейские леса, 2004*).

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ТРАВ В СТЕПЯХ СТАВРОПОЛЬЯ

Совместное обитание видов растений разных стратегий и разной экологии позволяет более полно использовать ресурсы, занимая местообитания, наиболее благоприятные для каждого вида.

СРАВНЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДЕ И В ХОЗЯЙСТВЕ

В ПРИРОДЕ - ПОДДЕРЖАНИЕ МАКСИМАЛЬНО ВОЗМОЖНОГО РАЗНООБРАЗИЯ КАК ОСНОВА УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЖИЗНИ ВИДОВ:

1. все виды существуют как устойчивые потоки поколений особей в элементарных популяциях;
2. непрерывное преобразование среды особями разных видов и разных онтогенетических состояний определяет ее динамическую мозаичность;
3. размеры элементов мозаики и длительность существования каждого элемента мозаики различны у разных видов на каждом этапе онтогенеза;
4. использование особями одних видов элементов среды, преобразованных другими видами - процесс **«УВЕЛИЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЕМКОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ»** (по: Ю.Одум,1969) и один из основных механизмов поддержания **МАКСИМАЛЬНО ВОЗМОЖНОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ.**

В ХОЗЯЙСТВЕ - ПОДДЕРЖАНИЕ МАКСИМАЛЬНО ВОЗМОЖНОГО ОДНООБРАЗИЯ КАК ОСНОВА ПОЛУЧЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ВЫСОКОГО КАЧЕСТВА И УДОБСТВО ЕЕ УЧЕТА;

популяционная жизнь в хозяйстве существует в очень ограниченных пределах:

1. в охотхозяйствах, где размеры добычи регулируют, оценивая численность локальных популяций объектов охоты;
2. на лесопромышленных предприятиях, где предполагается выращивание многопородных (многовидовых) насаждений на основе естественного возобновления деревьев.

ПОСЛЕДСТВИЯ СОЗДАНИЯ МОНОКУЛЬТУР В ЛЕСНОМ ХОЗЯЙСТВЕ:
ЕЛЬНИКИ, ПОГИБШИЕ В ПОДМОСКОВЬЕ В 2010-2013 ГОДАХ ОТ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА

ИТОГ СРАВНЕНИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДЕ И В ХОЗЯЙСТВЕ

НЕОБХОДИМЫЕ ДЕЙСТВИЯ

на основе современных концепций экологии биосистем и данных исторической экологии **ТЩАТЕЛЬНО ИССЛЕДОВАТЬ ПРИРОДУ РЕГИОНА, ПУТЕШЕСТВУЯ И ИЗУЧАЯ ИСТОРИЧЕСКИЕ ДОКУМЕНТЫ МЕСТ ПУТЕШЕСТВИЙ:**

1) находить, выделять и сохранять еще не преобразованные или слабо преобразованные человеком территории, определять их размеры, оценивать возможность устойчивого существования на них всех современных обитателей (растений и животных) и проводить длительные наблюдения за их жизнью;

2) на территориях с благоприятными почвенными и гидрологическими условиями восстанавливать, путем реинтродукции (внедрения), элементарные популяции (население) видов животных и растений, обитавших здесь в исторические времена;

3) на сильно преобразованных территориях организовать высокопродуктивные хозяйства плантационного типа, используя современные технологии.

Литература к презентации 3

Гераськина А.П. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Vol 1, N 2.
Гиляров М.С. Роль степных грызунов в происхождении полевой энтомофауны и сорно-полевой растительности // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. N4. С. 69-671.
Одум Ю. Экология. В 2-х томах. М.: Мир, 1986. Т.1- 328с.; Т.2 - 376с.
Прошлое, настоящее и будущее сурков Евразии. Сборник научных трудов. – М.: АБФ Медиа. 2015. – 144 с.: ил.
Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. — 1935. — № 4. — С. 25—42.
Растительноядные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. 189 с.
Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118. № 2. С. 148-165.
Смирнова О.В. Популяционная стратегия // Энциклопедия лесного хозяйства. М.: ВНИИЛМ, 2006. Т. 2. С. 158.
Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. М.: Изд-во НУМЦ. 2002. С. 145-194.
Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1423-1433.
Методические рекомендации по воспроизводству разновозрастных широколиственных лесов европейской части СССР (на основе популяционного анализа). М.: ВАСХНИЛ, 1989. 19 с.
Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. М.: Изд-во НУМЦ, 2002. С. 109-144.
Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино: ОНТИ Научный центр биол. исследований АН СССР. 1990. 92 с.
Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Том 74. Вып. 1. С.119-134.
Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 1976.
Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука. 1988. 184с.
Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. N. Y., 1979. 222 p.
Dunger W. Tire im Boden. Wittenberg: A. Ziemsen Verlag. 1974. 256 s.
Whittaker R.H., Lewin A.S. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. 1977. Vol. 12, N 2. P.117-139.