

## НЕРАЗРУШАЮЩИЕ МЕТОДЫ МОРФОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА РЕДКИХ РАСТЕНИЙ И ИХ ПРИМЕНЕНИЕ НА ПРИМЕРЕ *HUPERZIA SELAGO* (HUPERZIACEAE)

С.М. Панченко

Национальный природный парк “Деснянско-Старогутский”

**Non-destructive morphometric analysis of the rare plants and their application on an example of *Huperzia selago* (Huperziaceae).** - Panchenko S.M. - *Nature reserves in Ukraine*. 13 (1-2): 106-110. - The importance of the nondestructive morphometric analysis to plants biology and ecology rare and protected species research was proved. Some ways of its methods for example to the *Huperzia selago* were attempted. They are: long time monitoring to the marking clones; field investigation and database morphometric descriptions accumulation; herbarium collections studies. Largest adaptation for the youngest clones to yearly factors was illustrated. Some peculiarity of the soils cover, geographical and coenotical factors on the morphometrical parameters are investigated.

Разрабатываемые рядом научных школ методы морфометрического анализа дали обширный материал, к настоящему времени достаточно обобщенный, чтобы быть применимым в экологии растений, геоботанике, флористике (Марков, 1990; Злобин, 1976, 1989а; Любарский, Полуянова, 1984; Ростова, 1999). Многочисленными исследованиями показано, что морфометрические параметры отражают погодные, антропогенные и другие воздействия на растения (Сухой, 1990; Мельник, 2005), они свидетельствуют о географической изменчивости (Скворцов, Зайцева, 1989; Крамина, 1992). Изменение морфометрической структуры популяции является первичным по отношению возрастной и онтогенетической структурам и к тому же отличается более высокой чувствительностью (Морозова, Злобин, 2001; Коваленко, 2005).

Специфика применения методов морфометрии при изучении редких видов заключается в том, что приходится иметь дело с единичными особями. Поэтому недопустимо уничтожение растений для учета, прежде всего, весовых параметров. Все чаще исследователи ищут способы оценки состояния растений с причинением им наименьшего урона (Расевич, Дідух, 2006). Хотя даже легкие прикосновения могут привести к изменениям параметров их роста (Hik and al., 2003).

С применением таких неразрушающих растений методов морфометрического анализа изучали различные аспекты экологии и географии *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mert. (*Huperziaceae*) – редкого в Украине растения, занесенного в Красную книгу (Червона книга, 1996).

*H. selago* – многолетнее вечнозеленое растение высотой 5–20 см. Его вегетативное тело не имеет побеговой организации и представлено синтеломом. Он являет собой систему восходящих, равнодихотомически разветвленных веточек. По мере нарастания они в основании полегают и укореняются. В результате осуществляемого таким образом вегетативного размножения, формируются клоны до 1,5 м в диаметре. Синтелом покрыт многолетними линейно-ланцетными филлоидами до 1 см длиной, размещенными в восьми ортостихах. Спороангии формируются в пазухах фил-

лоидов на части прироста текущего года. На некоторых растениях формируются выводковые почки. Созревая в сентябре-октябре, они продолжают опадать весной следующего года. На равнинной части Украины и в лесном поясе Карпат распространена исследованная форма *H. selago* var. *patens* Desv., имеющая отклоненные темно-зеленые филлоиды.

Основной целью работы является апробация различных способов получения морфометрических данных без уничтожения растений. Первоначальная задача состояла в выделении набора учитываемых морфометрических параметров (этапы этой работы описаны в методике исследований). В дальнейшем их учитывали в ходе мониторинга за маркированными растениями в природных популяциях; сбора массового материала и создания базы морфометрических описаний в различных эколого-ценотических условиях; обработки гербарных коллекций и изучения географической изменчивости вида.

### Материал и методика

За счетную единицу приняты отдельные куртины (клоны), а внутри их – отдельные ортотропные синтеломы (далее ОС), представляющие собой восходящую часть отдельных укорененных веточек. В основу отбора морфопараметров были взяты принципы и алгоритм разработанные Ю.А. Злобиным (1981, 1989 а, б) и применяемые для виталитетного анализа. Набор учитываемых морфометрических параметров у *H. selago* определен ранее (Панченко, 2000). Первоначально были учтены 14 морфопараметров у 9 клонов. Далее изучали варьирование полученных параметров. Были выделены три группы морфопараметров: а) имеющие коэффициент вариации более 60%; б) в пределах 40–50% и в) менее 35%. На третьем этапе данные подвергались корреляционному и факторному анализам. В корреляционных плеядах, построенных по алгоритму Выханду (Шмидт, 1984) выделили параметры-интеграторы, принадлежавшие различным плеядам. Факторные решения дали возможность отобразить параметры, вносящие наибольший вклад в первый и последующие факторы.

В результате из 14 первоначально учтенных морфопараметров были отобраны те, которые отличались высоким варьированием на экологическом градиенте, низкой скоррелированностью между собой и вносили большой вклад в различные факторы, а их биологический смысл легко интерпретировался.

Сделан вывод о том, что достаточно полную информацию

о состоянии отдельного клона *H. selago* дают следующие морфопараметры: высота ОС (Н, см); количество конусов нарастания на нем (Nbr, шт.); количество филлоидов на ортостихе по всей высоте ОС (шт.); количество спороносных филлоидов годового прироста на ортостихе (Nsf, шт.); количество стерильных филлоидов годового прироста на ортостихе (Nf, шт.); число выводковых почек (Np, шт.). На основе полученных данных рассчитываются репродуктивное усилие (RE) как соотношение количества спороносных к сумме стерильных и спороносных филлоидов (шт./шт.), а также плотность размещения филлоидов на ортостихе (Nfst, шт./см). У клонов, имевших до 50 ОС, морфометрический анализ проводили на всех ОС, а у крупных клонов размер выборки составлял 30–40 шт.

Для формирования баз морфометрических данных и их математической обработки (описательные статистики, дисперсионный, регрессионный и корреляционный анализы) использовали пакет прикладных программ Statistica 6.0.

Оценку жизненного состояния клонов и популяций проводили с использованием виталитетного анализа (Злобин, 1981, 1989 а, б). Суть метода заключается в отнесении счетной единицы (в нашем случае ОС) к одному из трех классов виталитета на основе значений выделенных морфопараметров (обычно одного-трех). Для определения границ классов статистический ряд каждого из морфопараметров разделяют на три равных интервала. В случае проведения виталитетного анализа на основе одного морфопараметра, все счетные единицы, значение которых попадают в интервал от  $\bar{x} + t_{0,05} \cdot S_x$  до  $\bar{x} - t_{0,05} \cdot S_x$ , составляют второй класс виталитета (класс “б”). Если значения морфопараметра для счетной единицы превышают  $\bar{x} + t_{0,05} \cdot S_x$ , то ее относят к первому классу виталитета (класс “а”). И, наконец, к третьему классу виталитета (класс “с”) относятся счетные единицы, для которых значения морфопараметра менее  $\bar{x} - t_{0,05} \cdot S_x$ . Если используют

Таблица 1.

Динамика виталитета клонов *Huperzia selago* в НПП „Деснянско-Старогутский”

Клон	1998		2000		2002		2004		2006	
	Индекс качества	Тип клона*	Индекс качества	Тип клона	Индекс качества	Тип клона	Индекс качества	Тип клона	Индекс качества	Тип клона
1	0,4107	П	0,3919	П	0,2705	Р	0,0000	Д	0,0248	Д
2	0,3611	П	0,3649	П	0,4000	П	0,1912	Р	0,3448	П
3	0,3833	П	0,0541	Д	0,3553	П	0,0667	Д	0,0417	Д
4	0,2143	Р	0,1923	Р	0,2667	П	0,1111	Д	0,2778	Р
5	0,2292	Р	0,3108	Р	0,4189	П	0,1212	Д	0,3421	П
6	0,2059	Р	0,2258	Р	0,3491	П	0,1250	Д	0,2143	Р
7			0,1905	Р	0,4286	П	0,2121	Р	0,1897	Р
8	0,1000	Д	0,0313	Д	0,3611	П	0,2321	Р	0,3750	П
9	0,5000	П	0,4615	П	0,5000	П	0,0488	Д	0,1250	Д

\* П - процветающий, Р - равновесный, Д - депрессивный

ся два или три морфопараметра, то определение виталитета для счетной единицы проводят на основе соответственно двух- и трехмерной ранжировки.

Соотношение в популяции или клоне счетных единиц различных классов виталитета, выраженное в долях единицы или в процентах составляет виталитетную структуру. Индекс качества клона или популяции определяется как полусумма классов “а” и “б”. На основе соотношения ОС различных классов виталитета клоны или популяции относили к трем типам: процветающему, равновесному или депрессивному.

### Результаты и их обсуждение

**Мониторинг состояния маркированных растений** проведен в национальном природном парке “Деснянско-Старогутский”. Здесь за период с 1996 по 1998 гг. было выявлено 9 клонов *H. selago*. Взяв во внимание их размер, учитывая качественные признаки – переход к спороношению и степень партикуляции, выделили 4 возрастных группы клонов. К первой, самой молодой группе, отнесены клоны 7 и 8; ко второй – 2 и 9; к третьей – 3, 4, 5 и 6, а к четвертой клон 1 (Панченко, 2006). Начиная с 1998 г., один раз в два года, весной до возобновления вегетации проводили учет морфометрических параметров каждого из клонов. Полученные результаты подвергли виталитетному анализу. Использовали следующие параметры: высоту ОС ( $\bar{x} = 9,68 \pm 0,076$ ), плотность размещения филлоидов на ортостихе ( $3,73 \pm 0,014$ ), репродуктивное усилие ( $1,42 \pm 0,023$ ). Результаты представлены в таблице 1. Наибольший уровень жизнеспособности клоны имели в 2002 г. В 2004 г. жизненный уровень клонов существенно уменьшился. Установлено, что эта тенденция началась еще в 2003 г. Сходство ценотических условий и короткий период наблюдений не позволяют сделать выводы о влиянии на динамику виталитета эколого-ценотических и погодных факторов. Однако удалось проследить зависимость динамики виталитета от возраста клонов. Наиболее изменчивым был виталитет молодых клонов 2, 7 и 8. Это может свидетельствовать об их высокой пластичности. Молодые клоны оказались также более устойчивыми, и их виталитет

Таблица 2.

Влияние субстрата на морфометрические параметры *Huperzia selago* в Карпатском НПП. Результаты дисперсионного анализа

Морфопараметры	Среднее арифметическое и его ошибка на различных субстратах				Критерий Фишера F	Уровень значи- мости р
	Еловая подстилка	Мхи	Обнаженная почва	Камни		
Высота ОС, см	7,62±0,686	6,49±0,287	7,58±0,829	7,45±0,555	0,50537	0,683199
Количество филлоидов на оргостихе, шт.	26,76±3,176	22,08±0,409	27,79±2,921	26,93±1,054	0,85389	0,481776
Количество конусов нарастания, шт.	2,66±0,209	1,78±0,137	1,41±0,213	2,21±0,389	3,47598	0,036423
Длина прироста, см	1,25±0,109	1,60±0,197	1,20±0,104	1,06±0,041	3,87000	0,031157
Плотность размещения филлоидов на оргостихе, шт./см	3,48±0,139	3,44±0,165	3,71±0,183	3,70±0,206	0,60083	0,622351
Число спороносных филлоидов	3,07±0,381	4,54±0,462	3,98±0,485	2,82±0,163	3,92834	0,028157
Количество стерильных филлоидов, шт.	2,32±0,486	3,95±1,187	3,93±0,301	2,23±0,188	3,46982	0,042991
Соотношение высоты и количества конусов нарастания, см/шт.	2,98±0,348	3,69±0,302	6,16±1,371	3,83±0,461	3,75369	0,028481
Репродуктивное усилие, шт./шт.	0,41±0,046	0,56±0,127	0,67±0,052	0,43±0,024	4,77854	0,015676

оказался самым высоким на фоне общего снижения жизненного состояния у более старых клонов.

Использование неразрушающего морфометрического анализа дает возможность решать задачи определения скорости роста, возрастных изменений растений, влияния на них погодных и изменяющихся эколого-ценотических условий. Подобные подходы широко применяются в интродукции растений и селекции.

С целью **сбора массового материала и создания базы морфометрических описаний** в июле 2005 г. проводили маршрутные исследования в Черногорском массиве Украинских Карпат на территории Карпатского НПП. Учитывали морфометрические параметры клонов *H. selago* в поясе смешанных и хвойных лесов. Всего обследовано 27 клонов. Изучали влияние напочвенного покрова на морфометрические параметры *H. selago* в лесных сообществах. Выделено 4 типа местообитаний: на обнаженной почве, на еловой подстилке, на крупнокаменистых субстратах, а также среди мхов при глубине мохового покрова не менее 5 см. Методом однофакторного дисперсионного анализа показано существенное влияние характера напочвенного покрова на средние значения большинства морфометрических параметров клонов на 95% уровне значимости (табл. 2). На **еловой подстилке** растения имеют среднюю величину годового прироста, относительно малоинтенсивно ветвятся, а высокое количество конусов нарастания достигается за счет значительной высоты ОС. Репродуктивное усилие низкое, компенсируется за счет формирования выводковых почек. На **обнаженной почве** ОС сильно варьируют по высоте, слабо разветвленные с небольшим годичными приростом, но формируют наибольшее количество выводковых почек и отличаются высоким репродуктивным усилием. **Среди мхов** высота ОС наименьшая при большом годичном приросте. Репродуктивное усилие сильно варьирует, с довольно высоким средним значени-

ем, выводковые почки формируются очень редко. Растения с высокими и разветвленными ОС встречаются на **каменистых субстратах**. Но на этих местообитаниях они имеют незначительный прирост по высоте и низкие значения репродуктивного усилия и продуктивности выводковых почек.

Обращает внимание высокие репродуктивные показатели *H. selago* на обнаженном субстрате. В подобных местообитаниях, как природных (покрытые лесом склоны и каменистые осыпи), так и антропогенных (скалистые обнажения, отвалы в условиях влажного климата), часто приурочены находки вида за пределами сплошного распространения (Слободян, 1972; Майоров и др., 1993; Murphy, Bennalick, 1999). Это согласуется с экологическими потребностями гаметофита и медленнорастущих заростков, для появления и развития которых необходимы специфические условия (Хохряков, 1981; Whittier, 1998).

В целом сбор массового материала может быть использован для накопления информации о виде при проведении маршрутных исследований, когда решаются иные задачи, не связанные с изучением популяций и проведением морфометрических измерений растений. Учет морфометрических параметров выборки растений следует производить после краткого описания местообитания и приблизительной оценки численности и плотности популяции. Важным для правильности дальнейшего анализа и интерпретации результатов является учет фенологического состояния растений. Накопленный массовый морфометрический материал может лечь в основу самостоятельных исследований и использоваться как дополнение к более узким исследованиям в популяционной биологии, систематике и экологии растений.

Морфометрические методы использованы при **работе с гербарными коллекциями**. Исследовано 61 образец *H. selago* var. *patens* Desv. из гербариев Инсти-

Таблица 3.

Результаты виталитетного анализа различных ценологических популяций *Huperzia selago*

Популяции		Классы виталитета			Индекс качества, Q	Тип популяции	Достоверность оценки, %
		C	B	A			
Темнохвойные леса	Тайга	0,4043	0,2553	0,3404	0,2979	Равновесная	99,0
	Карпаты	0,6508	0,1746	0,1746	0,1746	Равновесная	50,0
Широколиственные леса	Тайга	0,3846	0,2308	0,3846	0,3077	Равновесная	90,0
	Карпаты	0,7143	0,2857	0,0000	0,1428	Депрессивная	50,0
	Полесье	0,4878	0,1463	0,3659	0,2561	Равновесная	92,5
Сосновые леса	Тайга	0,6250	0,0000	0,3750	0,1875	Равновесная	50,0
	Полесье	0,7241	0,1379	0,1379	0,1379	Депрессивная	60,0
Вместе	Тайга	0,3884	0,2397	0,3719	0,3858	Равновесная	99,9
	Карпаты	0,6126	0,2162	0,1712	0,1939	Равновесная	70,0
	Полесье	0,4483	0,2069	0,3448	0,2759	Равновесная	99,9

тута ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (KW; г. Киев), Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE; г. Санкт-Петербург), Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришка НАН Украины (KWHА; г. Киев) и Черновицкого национального университета им. Ю. Федьковича (CHER; г. Черновцы). Учитывали такие морфопараметры: высоту ортотропного синтелома, количество филлоидов на ортостихе, количество конусов нарастания, длину филлоидов и плотность их размещения на ортостихе и наличие выводковых почек. Исследованные образцы отнесены к одной из ценологических популяций: темнохвойных, смешанных, широколиственных и светлохвойных (сосновых) лесов. Таким образом, здесь популяции рассматриваются в синтаксономическом аспекте, и включают все особи в пределах определенных синтаксонов (Злобин, 1989). Самостоятельными популяциями считали популяции северо-западной России, Литвы, Эстонии и Латвии (таежная популяция; всего 20 образцов и 122 ортотропных синтелома) и Украинского Полесья (полесская популяция; 19 образцов, 101 ортотропный синтелом) и лесного пояса Карпат (карпатская популяция; 22 образца, 100 ортотропных синтеломов).

Для обобщенной морфометрической характеристики популяций проведен виталитетный анализ. Использовали такие морфопараметры: высоту ортотропных синтеломов ( $8,4 \pm 0,14$  см); количество конусов нарастания ( $2,8 \pm 0,11$  шт.); плотность размещения филлоидов на ортостихе ( $3,9 \pm 0,03$  шт./см). Результаты виталитетного анализа указывают на более значительное развитие вегетативной сферы в таежной популяции *H. selago* (табл. 3). Наиболее низкое качество карпатской популяции.

Данные морфометрического анализа указывают на максимальное развитие вегетативной сферы в широколиственных и темнохвойных лесах, что в общем согласуется с выводами других авторов. В таежной зоне вид наиболее часто встречается во влажных смешанных и еловых лесах, а также в прилегающих к ним сероольшаниках (Селиванова-Городкова, 1965). По мнению В.И. Мельника, на Украинском Полесье *H. selago* наиболее высокую жизненность имеет в островных еловых ле-

сах (Мельник, 1993, 2000). Вблизи южной границы ареала в Брянской области вид распространен в елово-широколиственных лесах ассоциации *Tilio-Carpinetum* (Евстигнеев и др., 2000).

Таким образом, обработка гербарных материалов дает значительный материал о географической изменчивости растений. Однако применение метода ограничивает несколько причин, связанных с техникой сбора гербария. Во-первых, если мелких растений на одном гербарном листе можно разместить несколько, то крупные приходится резать и размещать на нескольких гербарных листах. Во-вторых, не всегда коллекторы дают достаточно подробное описание местообитания. В-третьих, учитывать нужно и фенологическое состояние растений. В-четвертых, не все морфопараметры можно учесть, не повреждая гербарный образец. Для высушенных под прессом растений *H. selago* такими параметрами является количество спорозонных и стерильных филлоидов, тогда как у живых растений этот параметр легко учитывается. Поэтому наши данные позволяют судить лишь о географической изменчивости вегетативной сферы растений.

#### Выводы

Мероприятия по охране редких видов растений должны базироваться на знаниях их биологических и эколого-ценологических свойств. Получение такой информации, выявление региональных особенностей экологии видов возможно с применением методов морфометрического анализа. В работе апробированы различные техники сбора морфометрических данных без уничтожения растений: мониторинг состояния маркированных растений, сбор массового материала и создание базы морфометрических описаний, работа с гербарными коллекциями.

Для выбора неразрушающих растение морфопараметров, которые достаточно информативны и доступны для учетов в полевых условиях, целесообразно использовать критерии и подход, применяемые в виталитетном анализе. При этом набор учитываемых морфопараметров целесообразно несколько расширить с учетом того, что в различном диапазоне географичес-

ких или ценоотических условий, они могут отличаться различным характером изменчивости и информативности.

Применение на примере *H. selago* различных техник сбора морфометрических данных дало разнообразную информацию о экологии и биологии вида. Шестилетние наблюдения за маркированными клонами указывают на более высокую пластичность и устойчивость виталитета молодых клонов *H. selago*. Анализ гербарных материалов позволил установить, что растения на севере Русской равнины имеют более мощную вегетативную сферу, чем на Полесье и в лесном поясе Карпат. Из базы морфометрических данных сделана выборка растений из лесного пояса Карпат, произрастающих в условиях различного почвенного покрова. Показано его влияние на средние значения морфопараметров клонов. В частности на обнаженной почве растения отличались наибольшими значениями репродуктивных параметров при относительно низких значениях параметров вегетативной сферы.

Принципы неразрушающего морфометрического анализа, на наш взгляд, могут быть использованы и на других видах редких и исчезающих растений.

### Литература

- Злобин Ю.А. (1976): Оценка качества цеопопуляций подростов древесных пород. - Лесоведение. 6: 72-79.
- Злобин Ю.А. (1981): Об уровнях жизнеспособности растений. - Журн. общ. биологии. 42 (4): 492-505.
- Злобин Ю.А. (1989а): Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Казанск. ун-т. 1-146.
- Злобин Ю.А. (1989б): Теория и практика оценки виталитетного состава цеопопуляций растений. - Бот. журн. 82 (6): 769-781.
- Коваленко І.М. (2005): Структура популяцій доміантів трав'яночагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. 1. Онтогенетична структура. - Укр. ботан. журн. 62 (5): 707-714.
- Крамина Т.Е. (1992): Изучение географической изменчивости отдельных морфологических признаков *Lotus corniculatus* L. s. l. (*Leguminosae* Juss.) в Европейской России и на сопредельных территориях. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 97 (6): 108-119.
- Любарский Е.Л., Полуянова В.И. (1984): Структура цеопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Казанск. ун-т. 1-140.
- Майоров С.Р., Волоснова Л.Ф., Дараган Е.А. (1993): Новые флористические находки в Калужской области. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 98 (6): 118-122.
- Марков М.В. (1990): Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: Казанск. ун-т. 1-186.
- Мельник В.И. (2000): Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. К.: Фитосоцицентр. 1-212.
- Мельник Т.І. (2005): Вплив урбанізації на стан популяцій модельних видів рудеральних рослин (м. Суми). - Укр. ботан. журн. 62 (3): 349-359.
- Морозова Г.Ю., Злобин Ю.А. (2001): Сравнительный анализ популяций растений с контрастными типами эколого-ценоотических стратегий. - Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. 3: 326-332.
- Панченко С.М. (2000): Особливості клонів *Huperzia selago* (L.) Bernh. Ex Schrank & Mert. (*Huperziaceae* Rothm.) на північному сході України. - Укр. ботан. журн. 57 (2): 148-155.
- Панченко С.М. (2006): Особенности вегетативного размножения клонов *Huperzia selago* (*Huperziaceae*) на востоке Полесской низменности. - Бот. журн. 91 (5): 716-728.
- Панченко С.М., Карпенко Ю.О., Графін М.В. (2006): Флористичні знахідки на північному сході України. - Укр. ботан. журн. 63 (1): 40-46.
- Расевич В.В., Дідух Я.П. (2006): Еколого-ценоотичні особливості популяцій *Daphne taurica* Kotov. - Укр. ботан. журн. 63 (3): 392-400.
- Ростова Н.С. (1999): Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*). - Ботан. журн. 84 (11): 50-66.
- Селиванова-Городкова Е.А. (1965): Лекарственное значение и биологические особенности баранца - *Huperzia selago* (*Lycopodium selago*). - Проблемы современной ботаники. М.-Л.: Наука. 2: 205-208.
- Скворцов А.К., Зайцева Т.А. (1989): Широкий профиль эколого-географической изменчивости *Solidago virgaurea* L. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 94 (6): 53-59.
- Слободян М.П. (1972): До вивчення природного поширення п'яди-ча баранця (*Lycopodium selago* L.) на заході Української РСР. - Укр. ботан. журн. 29 (2): 286-238.
- Сухой И.Б. (1990): Принципы оценки экологического оптимума на примере растений широколиственных лесов. - Биол. науки. 4: 83-89.
- Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П., Кайгородова Е.Ю. (2000): Природа Неруссо-Деснянского полесья Брянской области. Редкие растения. Брянск: Десна. 1-159.
- Хохряков А.П. (1981): Эволюция биоморф растений. М.: Наука. 1-168.
- Червона книга України. Рослинний світ. Київ: Українська енциклопедія, 1996. 1-608.
- Шмидт В.М. (1984): Математические методы в ботанике. - Л.: Изд-во ЛГУ. 1-288 с.
- Hik D.S., Brown M., Dabros A. and all. (2003): Prevalence and predictability of hadling effects in field studies: results from field experiments and a meta-analysis. - Amer. J. Bot. 90 (2): 270-277.
- Murphy R.J., Bernalick I.B. (1999): *Huperzia selago* in Cornwall. - Pteriolgist. (4): 95-97.
- Whittier D.P. (1998): Germination of spores of the *Lycopodiaceae* in axenic culture. - Amer. Fern. J. 88 (3): 106-113.