
УДК 581.9 (470.621)
ББК 28.585 (2Рос.Ады)
С 40

Сиротюк Э.А.

Доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и защиты окружающей среды экологического факультета Майкопского государственного технологического университета, тел. (8772) 55-71-71, e-mail: emiliya09@yandex.ru

Бахарева Т.Г.

Кандидат биологических наук

Внутрипопуляционная и эколого-географическая изменчивость горечавки пиренейской (Северо-Западный Кавказ) (Рецензирована)

Аннотация

Изучена внутри- и межпопуляционная изменчивость горечавки пиренейской в альпийских и субальпийских фитоценозах Северо-Западного Кавказа. По большинству размерных признаков и числу метамеров цветка отмечена некоторая дифференциация ценопопуляций вида из различных фитоценозов. Делается предположение, что эти признаки наиболее пластичны и в большей степени зависят от влияния факторов окружающей среды.

Ключевые слова: горечавка пиренейская, ценопопуляция, популяция, вид, морфологические признаки, внутрипопуляционная и эколого-географическая изменчивость, фитоценоз.

Sirotyuk E.A.

Doctor of Biology, Professor of Department of Ecology and Protection of Environment, Ecological Faculty, Maikop State University of Technology, ph. (8772) 55-71-71, e-mail: emiliya09@yandex.ru

Bakhareva T.G.

Candidate of Biology

Intrapopulation and ecological-geographical variability of gentian Pyrenean (Northwestern Caucasus)

Abstract

The paper examines intra- and interpopulation variability of a gentian Pyrenean in Alpine and subalpine phytocenoses of the Northwest Caucasus. Based on the majority of dimensional signs and the number of metameres of a flower, the authors show that there is a differentiation of cenopopulations of this species from various phytocenoses. It is assumed that these signs are the most plastic and depend to a greater degree on influence of environment factors.

Keywords: gentian Pyrenean, cenopopulation, population, species, morphological signs, intrapopulation and ecologic-geographical variability, phytocenosis.

Принято считать, что внутривидовая изменчивость определяется варьированием ряда факторов, в том числе генотипа, стадии развития организма и окружающей среды [1, 2]. При этом роль каждого из этих факторов может быть строго вычленена только в искусственно контролируемых модельных системах [3]. Анализ изменчивости организмов в природе представляет собой значительно более сложную задачу в виду невозможности строгого контроля генотипа и совокупности влияний со стороны окружающей среды. Поэтому конкретные причины, лежащие в основе природной изменчивости, остаются неизученными для большинства видов. Однако, если исследуемый объект формирует несколько одноименных структур, например, особей в клоне, цветков на растении и т.д., характер их изменчивости может быть выявлен и в естественных условиях. Если у этих структур наблюдается высокая степень сходства, напрашивается вывод о жестком генетическом контроле их развития. Напротив, высокая степень их гете-

рогенности указывает на ненаследственный характер их изменчивости. Этот подход оказался успешным при изучении целого ряда признаков животных и растений [4].

Для популяционных исследований центральной является проблема изменчивости особей в границах популяций. Амплитуда общей изменчивости включает в себя, с точки зрения происхождения, две основные компоненты – неопределенную и определенную. Неопределенная изменчивость отражает общую несбалансированность того или иного параметра. Определенная изменчивость в пределах данной популяции связана с ее генотипической неоднородностью или воздействием на особи экологических и ценологических факторов. Морфологические признаки растений отличаются размахом варьирования. Так, у всех растений сильно варьируют параметры вегетативной сферы. Обладают изменчивостью и параметры генеративных органов, но они считаются более устойчивыми. В наибольшей степени признаются стабилизированными элементы цветка, ответственные за его функционирование, а также вес и размер семян [4].

В качестве объекта данного исследования в силу ряда причин была выбрана *Gentiana pyrenaica* L. Во-первых, *Gentiana pyrenaica* – единственный представитель секции *Cyclostigma* Griseb. на Кавказе. Во-вторых, вид является достаточно широко распространенным в пределах своего ареала. В-третьих, это – критический вид. Популяции *Gentiana pyrenaica*, обитающие на Кавказе и в Передней Азии, признаются некоторыми авторами самостоятельным видом *Gentiana dshimilensis* C. Koch [5-7]. Другие исследователи [8-11] считают нецелесообразным выделение *Gentiana dshimilensis* в качестве самостоятельного вида и рассматривают его синонимом *Gentiana pyrenaica*, возвращаясь, тем самым, к более ранним воззрениям исследователей кавказской флоры [12, 13]. Подобная ситуация обусловлена тем, что при определении таксономического статуса вида, в основном, принималась во внимание специфичность морфологических признаков, т.е. фенотип, без изучения широты изменчивости признаков.

Цель работы: изучить изменчивость морфологических признаков горечавки пиренейской в высокогорных фитоценозах Северо-Западного Кавказа.

Материал и методы исследования

В популяциях *Gentiana pyrenaica* нами рассматривались две формы изменчивости: внутрипопуляционная – форма изменчивости, которая отражает полиморфность популяции; межпопуляционная, или эколого-географическая, – изменчивость морфологических признаков, отражающая дифференциацию популяций в пределах ареала вида. Внутрипопуляционная и эколого-географическая формы изменчивости являются следствием генетической неоднородности особей и разности экологических и фитоценологических условий произрастания растений.

Материал отбирался нами в 20 ценопопуляциях вида (в среднем по 30 особей) (табл. 1). Внутривидовая изменчивость морфологических признаков растения изучена по методике С.А. Мамаева [14]. Мерой изменчивости служил коэффициент вариации C_v , %. У растений измерялись:

- 1) высота (H_p);
- 2) общее число побегов (N_p);
- 3) число метамеров цветка (N_F);
- 4) длина чашечки (L_C);
- 5) диаметр трубки венчика (D_{VT});
- 6) длина венчика до отгиба (L_{VO});
- 7) отношение диаметра трубки к ее длине (D_{VT}/L_{VO});
- 8) длина лопасти отгиба (L_L);
- 9) длина венчика (L_V);
- 10) отношение длины венчика к длине лопасти (L_V/L_L).

Измерения проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Показатель внутривидовой изменчивости по всем ценопопуляциям ($C_{\text{вид.}}$) вычислялся как среднее значение коэффициентов вариации признаков по всем выборкам, показатель эколого-географической изменчивости ($C_{\text{эк.-геогр.}}$) – по средним значениям признаков в популяциях.

Таблица 1

Характеристика ценопопуляций *Gentiana pyrenaica*

№ ЦП	Местонахождение	Высота над у.м., м	Подстилающая горная порода	Высотный пояс
ЦП1	г. Тыбга	2570	силикатная	альпийский
ЦП2	г. Тыбга	2300	силикатная	альпийский
ЦП3	г. Тыбга	2250	силикатная	альпийский
ЦП4	г. Тыбга	2200	силикатная	альпийский
ЦП5	г. Тыбга	1950	силикатная	субальпийский
ЦП6	Пастисье Абаго	1850	силикатная	субальпийский
ЦП7	Пастбище Абаго	1850	силикатная	субальпийский
ЦП8	г. Абаго	2150	силикатная	альпийский
ЦП9	г. Абаго	2430	силикатная	альпийский
ЦП10	г. Абаго	2400	силикатная	альпийский
ЦП11	г. Абаго	2500	силикатная	альпийский
ЦП12	г. Абаго	2550	силикатная	альпийский
ЦП13	г. Оштен	2250	карбонатная	альпийский
ЦП14	г. Оштен	2100	карбонатная	альпийский
ЦП15	г. Оштен	2000	карбонатная	альпийский
ЦП16	г. Оштен	2430	карбонатная	альпийский
ЦП17	г. Оштен	2500	карбонатная	альпийский
ЦП18	плато Лагонаки	1800	карбонатная	субальпийский
ЦП19	плато Лагонаки	1850	карбонатная	субальпийский
ЦП20	плато Лагонаки	2100	карбонатная	альпийский

Статистическая обработка данных проводилась с использованием стандартных процедур [15], факторные решения – с использованием программного обеспечения STATISTICA FOR WINDOWS (модуль *Factor Analysis*).

Результаты исследования и их обсуждение

Gentiana pyrenaica в пределах Северо-Западного Кавказа повсеместно встречается в альпийском и субальпийском поясах, реже отмечена на полянах верхнего горнолесного пояса. Высотные пределы ее распространения – 1200–3200 м над у. м. Вид является мезофитом, гелиофитом, мезотрофом [16]. Его наибольшее обилие связано со склонами южной ориентации, силикатными горными породами и с сообществами с низким видовым разнообразием [17]. Вид произрастает на лугах, каменистых склонах, в родоретах, в составе ковровой растительности и болотистых дерновинно-осоковых ассоциаций, на лесных полянах.

Наибольшую локальную и региональную встречаемость горечавка пиренейская имеет на низкотравных альпийских лугах и лишайниковых пустошах, которые занимают выпуклые малоснежные склоны различной крутизны и экспозиции, а также гребни хребтов и платообразные поверхности [18]. Они развиваются на мало- и среднемошных альпийских горно-луговых сильно скелетных и примитивных почвах. Общее проектив-

ное покрытие в ценозах варьирует от 70% до 100%, проективное покрытие лишайников – от 6% до 70%. Среди сосудистых растений доминируют *Festuca ovina* L., *Carex tristis* Bieb., *C. huetiana* Boiss. Покрытие доминирующих видов составляет 20–40%. Видовое разнообразие на участках площадью 400 м² варьирует от 31 до 84 видов.

Gentiana pyrenaica – глянцеvито-зеленое растение с ползучими разветвленными корневищами, несущими многочисленные стебли и пучки прикорневых листьев (рис. 1). Средняя общая длина корневищ составляет 19,53–40,74 мм, общее число побегов – 10,6–7,5 шт. В высоту растения достигают 33,7–55,6 мм. Самые нижние листья чешуевидные, очень короткие 1,5–2 мм шириной, следующие, скученные в виде розетки, узколанцетные или ланцетно-линейные, 7–11 мм длиной. Тип вегетации горечавки пиренейской можно определить как вечнозеленый, так как листья у нее функционируют не менее двух-трех лет.

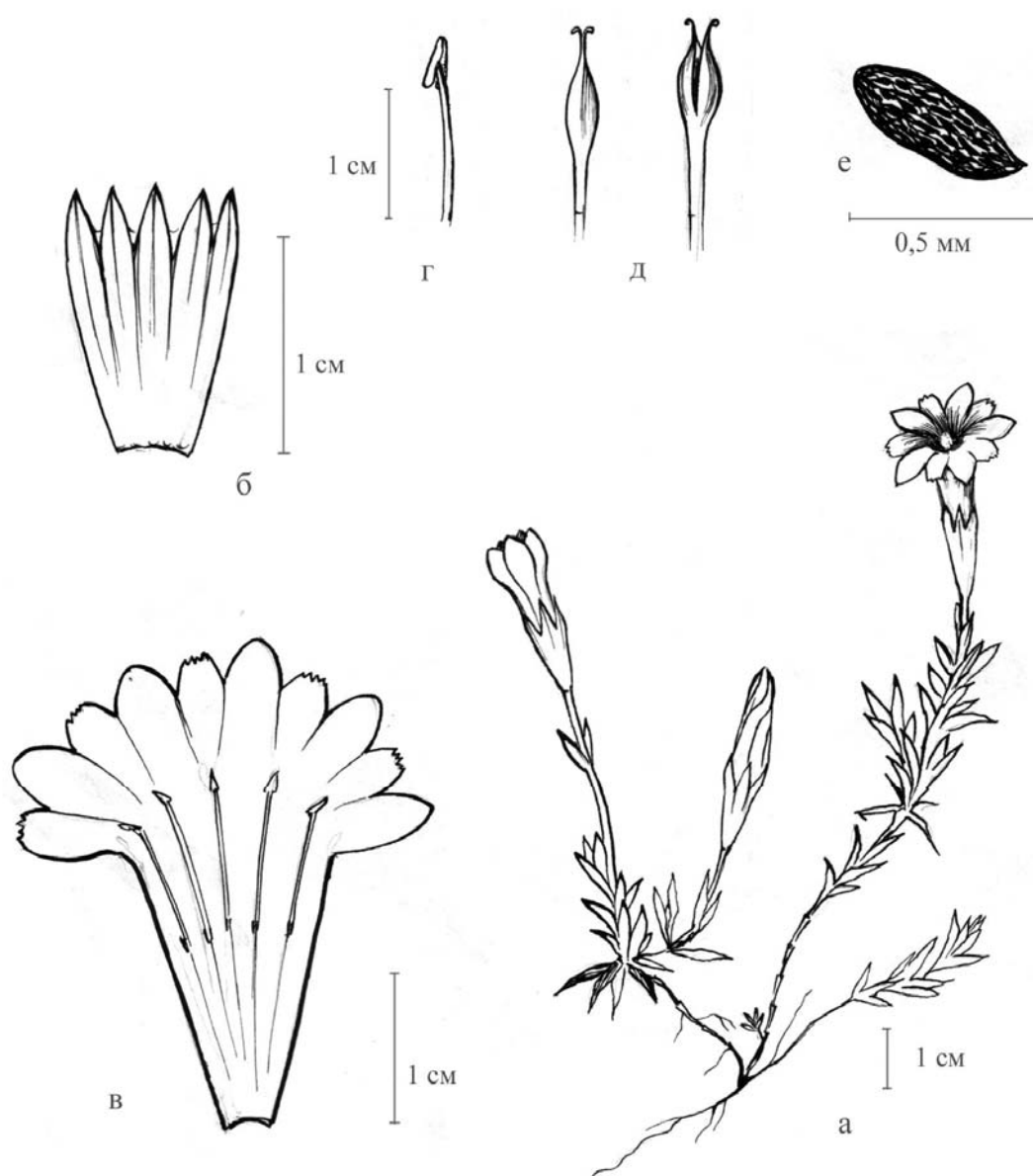


Рис. 1. *Gentiana pyrenaica*: а – общий вид растения; б – чашечка; в – венчик; г – тычинка; д – пестик; е – семя

Цветок одиночный, верхушечный. Чашечка трубчато-коническая, вдвое короче венчика, нерасщепленная, длиной 11,6–13,3 мм. Зубцы чашечки одинаковые, ланцетно-треугольные или ланцетные, острые или заостренные, 2–3 мм длиной. Венчик трубчато-булавовидный, с широким отгибом, ярко фиолетово-синий. Длина трубки венчика составляет 15,9–18,6 мм, диаметр – 4,81–6,12 мм.

Лопастни венчика отогнуты горизонтально или вниз, продолговато-овальные, туповатые или тупые. Межлопастные складки венчика одного цвета с венчиком, немного короче его лопастей, продолговато-овальные, кверху мало суженные, на вершине с 3–4 невысокими зубчиками. Тычинки свободные, беловатые, столбик хорошо развит; рыльца линейные. Плод горечавки пиренейской – продолговато-ланцетная или овальная коробочка на длинной ножке, около 5 мм длиной. Семена мелкие, яйцевидной формы, светло коричневые, бескрылые. Поверхность семян сетчато-морщинистая. Распространение семян анемохорное. Возобновление ценопопуляций горечавки пиренейской происходит семенами и вегетативно.

При анализе полученных данных каких-либо четких градиентов внутрипопуляционной изменчивости вида выявить не удалось. Во всех ценопопуляциях внутрипопуляционная изменчивость признаков вегетативной сферы имела достаточно высокий уровень варьирования. Коэффициенты внутрипопуляционной изменчивости по высоте растений и общему числу побегов составляют 44,8% и 77,7% соответственно (табл. 2).

Метрические признаки цветка горечавки пиренейской демонстрируют относительную устойчивость. Коэффициенты внутрипопуляционной изменчивости для них имеют невысокие значения ($C_{\text{внутр.}} < 15\%$). Наименьшее значение коэффициента отмечено для отношения диаметра трубки к ее длине ($C_{\text{внутр.}} = 7,4\%$). Также достаточно низок этот показатель для другого относительного признака – отношения длины венчика к длине лопасти ($C_{\text{внутр.}} = 10,6\%$). Остальные признаки цветка имеют показатели внутрипопуляционной изменчивости от 11,5% до 14,2%.

Что касается показателя изменчивости числа метамеров цветка ($C_{\text{внутр.}} = 0,9\%$), то, вероятно, имеет значение не его абсолютное выражение, а само существование такой формы изменчивости в популяциях *Gentiana pyrenaica* (данная форма изменчивости обсуждается позже). Следует отметить, что несколько более высокая изменчивость и большие значения средних арифметических измеренных нами признаков характерны для ценопопуляций альпийских фитоценозов (рис. 2, 3 – номера осей на полигональных графиках соответствуют номерам признаков в таблице 2).

Как известно, уровень внутрипопуляционной изменчивости определяется, с одной стороны, генотипическими особенностями особей (генофондом популяции), с другой стороны, – экологическими факторами (разнообразием экологических условий на занятой популяцией территории).

В какой мере каждый из этих факторов определяет уровень изменчивости горечавки пиренейской, не ясно. Каждая из групп (ценопопуляции субальпийских и альпийских фитоценозов) занимает территорию с достаточно выровненными экологическими условиями. Более сильное варьирование признаков обычно происходит в местобитаниях с оптимальными для вида условиями. Если исходить из этого, можно предположить, что в альпийских фитоценозах увеличение амплитуды варьирования связано с уменьшением фитоценотического стресса. С другой стороны, известны факты, что виды с г-стратегией повышают уровень внутрипопуляционного варьирования и фенотипической пластичности при ухудшении условий. Видимо, поэтому горечавка пиренейская, которая проявляет свойства эксплерентности [19], в более жестких условиях альпийских лугов повышает уровень изменчивости морфологических признаков.

Таблица 2

**Внутрипопуляционная и эколого-географическая изменчивость некоторых морфологических признаков
Gentiana pyrenaica в фитоценозах Северо-Западного Кавказа**

№ ЦП	Н _Р , мм		N _Р , шт.		N _Ф , шт.		L _С , мм		D _{VT} , мм		L _{VO} , мм		D _{VT} / L _{VO}		L _L , мм		L _V , мм		L _V / L _L	
	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V	x _{ср}	C _V
1	33,4	33,6	10,4	85,4	4,9	2,5	11,3	12,2	4,8	9,2	15,9	7,1	0,30	5,5	10,2	13,1	26,1	10,1	2,3	5,9
2	42,3	57,2	8,6	96,5	5,0	0,0	10,8	8,9	4,6	13,8	14,8	16,8	0,31	6,8	9,9	11,2	24,7	14,0	2,3	9,7
3	29,5	38,2	9,2	74,2	5,0	1,3	11,6	15,4	4,9	12,9	16,8	11,5	0,29	5,4	9,3	15,4	26,1	13,5	2,2	5,3
4	46,5	89,5	8,3	69,6	5,0	0,0	10,2	9,3	4,7	11,6	13,8	14,8	0,34	9,6	10,5	16,8	24,3	15,8	2,4	11,6
5	37,2	32,7	11,5	88,3	5,0	0,0	15,2	8,7	6,4	10,6	22,5	13,6	0,28	6,2	8,6	10,3	31,1	12,0	2,0	12,4
6	59,3	25,6	7,5	75,3	5,0	0,0	13,2	11,3	5,8	9,9	19,1	15,4	0,30	7,1	12,0	16,5	31,1	16,0	2,4	7,1
7	64,8	38,6	10,8	59,6	5,0	1,3	14,8	10,8	6,2	6,8	21,7	11,5	0,29	5,1	11,9	10,6	33,6	11,1	2,3	5,1
8	55,6	33,9	7,3	77,4	5,1	3,8	13,3	11,0	6,1	12,5	18,6	9,7	0,33	10,0	13,4	11,4	32,0	10,6	2,4	11,8
9	37,6	65,0	13,5	79,3	5,0	0,0	9,4	10,4	4,7	16,8	13,2	18,2	0,36	10,6	11,6	16,9	24,8	17,6	2,6	15,4
10	35,3	48,5	9,2	83,4	4,9	2,5	8,9	12,6	4,5	15,7	12,4	13,5	0,36	5,8	9,4	13,8	21,8	13,7	2,5	9,6
11	49,5	32,8	6,4	55,9	5,0	1,3	11,5	11,5	4,6	11,3	16,0	11,9	0,29	4,9	8,9	17,8	24,9	14,9	2,2	8,4
12	41,8	41,3	9,4	85,6	5,0	0,0	10,8	15,6	5,1	15,4	16,8	16,5	0,30	8,1	11,4	16,8	28,2	16,7	2,6	8,9
13	46,2	37,2	6,2	76,8	5,0	0,0	11,7	14,5	4,9	13,2	17,2	9,6	0,28	10,6	12,0	15,6	29,2	12,6	2,5	11,5
14	31,6	69,5	7,1	91,2	5,0	0,0	10,4	11,2	4,6	15,8	14,2	14,8	0,32	5,9	12,3	12,1	26,5	13,5	2,5	16,5
15	30,2	45,7	8,5	81,1	5,0	1,3	9,8	7,8	4,4	13,8	13,5	19,6	0,33	8,3	10,1	14,8	23,6	17,2	2,4	12,4
16	51,6	44,8	6,9	65,9	5,0	1,3	11,1	15,2	5,3	13,3	15,1	11,5	0,35	6,7	9,6	18,6	24,7	15,1	2,2	9,9
17	56,2	33,8	6,5	79,3	5,0	1,3	11,8	14,2	4,8	17,2	16,5	8,4	0,29	7,8	10,8	15,2	27,3	11,8	2,3	11,4
18	47,3	32,4	8,6	69,5	5,0	0,0	12,8	8,6	5,6	10,2	18,6	9,8	0,30	5,5	11,8	11,5	30,4	10,7	2,4	6,9
19	59,6	38,6	11,2	62,7	5,0	0,0	14,2	9,5	6,1	11,8	20,9	12,6	0,29	9,4	13,3	12,8	34,2	12,7	2,4	14,3
20	46,5	56,8	15,3	96,8	5,0	1,3	13,2	12,1	6,2	16,8	18,0	16,5	0,34	9,4	14,9	13,6	32,9	15,1	2,5	18,2
$C_{V_{эког.}} / C_{V_{инд}}$	19,3	44,8	9,8	77,7	0,5	0,9	12,0	11,5	11,5	12,9	13,3	13,2	7,2	7,4	12,3	14,2	11,4	13,7	4,7	10,6

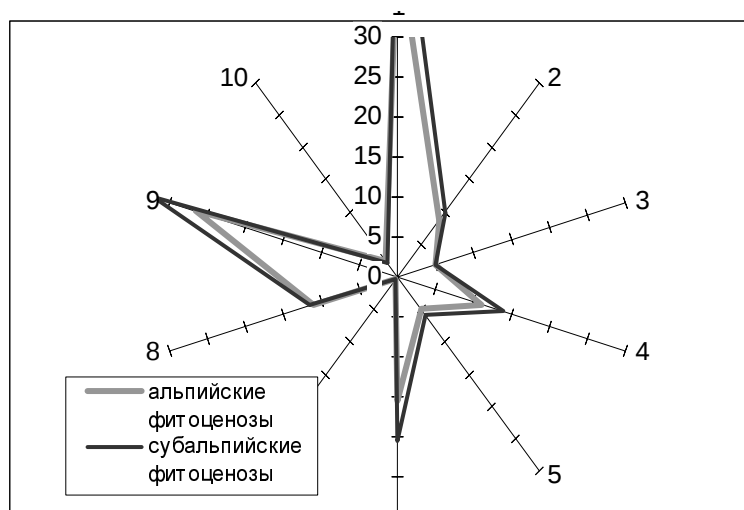


Рис. 2. Средние значения морфологических признаков *Gentiana pyrenaica* в различных фитоценозах

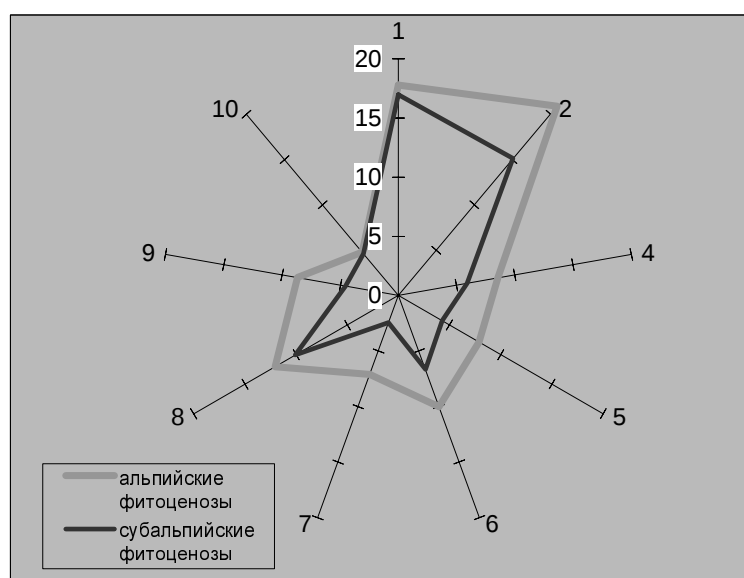


Рис. 3. Уровень внутрипопуляционной изменчивости признаков *Gentiana pyrenaica* в различных фитоценозах

Анализ эколого-географической изменчивости показал, что по двум признакам вегетативной сферы ее уровень значительно ниже уровня внутрипопуляционной изменчивости, т.е. по высоте надземной части побега и общему числу побегов исследованные ценопопуляции различных местообитаний не сильно отличаются друг от друга (табл. 2). А вот по таким признакам, как диаметр трубки венчика, длина лопасти, длина венчика и относительным признакам цветка, показатели эколого-географической изменчивости горечавки пиренейской несколько превышают уровень их внутрипопуляционного варьирования. Остальные признаки (длина чашечки, длина венчика до отгиба) имеют примерно одинаковую амплитуду обеих форм изменчивости ($C_{V_{эк.-геогр}} \approx C_{V_{инд}}$) (рис. 4 – номера осей на графике соответствуют номерам признаков в таблице 2).

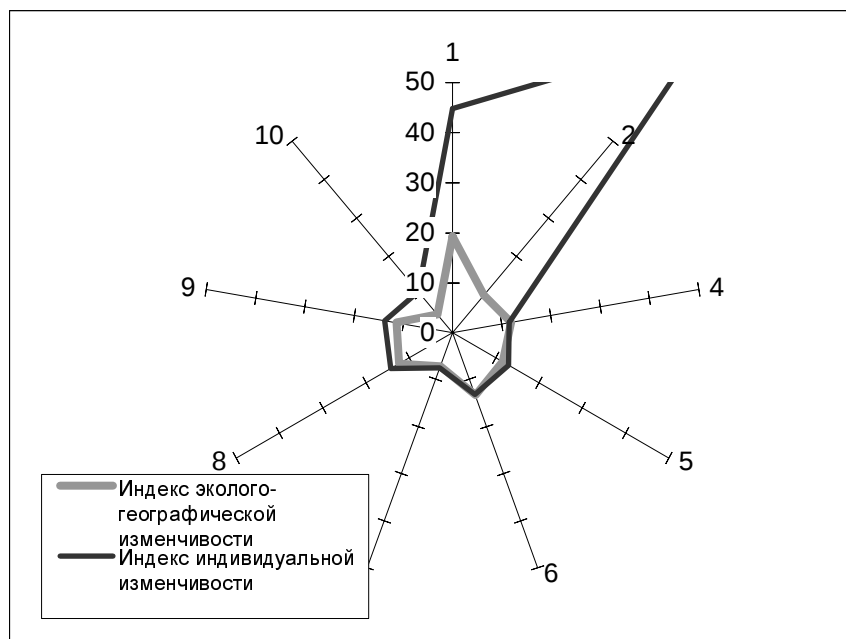


Рис. 4. Эколого-географическая и индивидуальная изменчивость *Gentiana pyrenaica*

Таблица 3

Изменчивость числа метамеров цветка *Gentiana pyrenaica*

№ ЦП	Число генеративных особей, шт.	Число генеративных побегов, шт.	Число генеративных побегов с аномалией, шт.	Число метамеров в цветке, шт.	Частота встречаемости генеративных побегов с аномальным числом метамеров, %	Частота встречаемости особей с аномальным числом метамеров, %
ЦП1	19	66	1	4	1,5	5,3
ЦП2	35	84	0		0,0	0,0
ЦП3	30	92	1	4	1,1	3,3
ЦП4	24	66	0		0,0	0,0
ЦП5	25	96	0		0,0	0,0
ЦП6	31	78	0		0,0	0,0
ЦП7	35	126	1	4	0,8	2,9
ЦП8	28	68	1	8	1,5	3,6
ЦП9	21	95	0		0,0	0,0
ЦП10	27	83	0		0,0	0,0
ЦП11	38	81	1	4	1,2	2,6
ЦП12	45	141	0		0,0	0,0
ЦП13	39	81	0		0,0	0,0
ЦП14	26	62	0		0,0	0,0
ЦП15	25	71	1	4	1,4	4,0
ЦП16	30	69	1	4	1,4	3,3
ЦП17	32	69	2	4	1,4	6,3
ЦП18	22	58	0		0,0	0,0
ЦП19	28	105	0		0,0	0,0
ЦП20	28	143	1	4	0,7	3,6
В среднем		86,6			0,58	1,53
Всего		1734	10			

Причиной возникновения подобных цветков у *Gentiana pyrenaica* могут быть аномалии развития цветочной меристемы, которые возникают, в свою очередь, под воздействием каких-то случайных событий. Однако, в связи с недостаточным количеством материала, нам не удалось выявить, под воздействием каких именно факторов среды возникает этот тип изменчивости в природных популяциях горечавки пиренейской (чаще встречающийся в альпийских ценопопуляциях). Но так или иначе, их ненаследственная детерминированность свидетельствует о высокой пластичности цветочных меристем исследуемого вида по отношению к внешним воздействиям.

Таким образом, горечавка пиренейская – вид, обладающий значительной толерантностью по отношению к экологическим факторам, нуждающийся в дальнейшей систематической обработке с привлечением результатов изучения популяционной биологии и кариологических исследований в пределах всего ареала.

Примечания:

1. Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 253 с.
2. Генетика развития растений: учебник / под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. СПб.: Наука, 2000. 538 с.
3. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Изд-во КГУ, 1989. 146 с.
4. Тиходеев О.Н., Тиходеева М.Ю. Изменчивость структуры цветка седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в природных популяциях // Экология. 2001. № 3. С. 225-230.
5. Гроссгейм А.А. Горечавковые – *Gentianaceae* Dumort // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 525-640.
6. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа: определитель. Т. 2. Ростов-н/Д: Изд-во РГУ, 1980. 352 с.
7. Колаковский А.А. Флора Абхазии. Т. 1. 2-е изд., перераб. и доп. Тбилиси: Мецниереба, 1982. 328 с.
8. Цвелев Н.Н. Обзор видов семейства *Gentianaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 6. С. 131-138.
9. Экоотопическая приуроченность высокогорных растений Тебердинского заповедника: анализ базы данных геоботанических описаний / В.Г. Онипченко, А.В. Егоров, Е.М. Глухова, Л.Г. Ханина // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации: тр. Тебердинского гос. биосф. заповедника. 1999.

References:

1. Korochkin L.I. Introduction to the genetics of development. M.: Nauka, 1999. 253 p.
2. Genetics of development of plants: a textbook / ed. by S.G. Inge-Vechtomova. SPb.: Nauka, 2000. 538 p.
3. Zlobin Yu.A. Principles and methods of studying the coenotic populations of plants. Kazan: KGU Publishing house, 1989. 146 p.
4. Tikhodeev O.N., Tikhodeeva M.Yu. Structure variability of the flower of European star-flower (*Trientalis europaea* L.) in natural populations // Ecology. 2001. No. 3. P. 225-230.
5. Grossheim A.A. The Gentianaceae – *Gentianaceae* Dumort // Flora of the USSR. M.; L.: The USSR AS Publishing house. 1952. Vol. 18. P. 525-640.
6. Galushko A.I. Flora of the North Caucasus: identification guide. Vol. 2. Rostov-on-Don: RGU Publishing house, 1980. 352 p.
7. Kolakovskiy A.A. Flora of Abkhazia. Vol. 1. 2nd ed., revised and enlarged. Tbilisi: Metsniereba, 1982. 328 p.
8. Tsvelev N.N. The review of species of *Gentianaceae* family of the Caucasian flora // Bot. journal. 1993. Vol. 78, No. 6. P. 131-138.
9. Ecotopical confinement of high-mountainous plants of the Teberdinsky nature reserve: the analysis of the database of geobotanical descriptions / V.G. Onipchenko, A.V. Egorov, E.M. Glukhova, L.G. Khanina // High-mountainous ecosystems of the Teberdinsky nature reserve: composition, structure and experimental analysis of organization mechanisms: proceedings of the Teberdinsky state

-
- Вып. 15. С. 166-183.
10. Коротков К.О. Флористические аналоги между высокогорьями Кавказа и Западной Европы // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 119-137.
11. Davis P.H. *Gentiana* L. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburg: University Press, 1978. Vol. 6. P. 183-190.
12. Липский В.И. Флора Кавказа // Труды Тифлисского Ботанического сада. 1899. Вып. 4. 584 с.
13. Кузнецов Н.И., Буш Н.А., Фомин А.В. Flora caucasica critica. Материалы для флоры Кавказа. Критическое систематическо-географическое исследование. Юрьев: Юрьевская тип. К. Маттисена, 1908. Ч. IV, вып. 1.
14. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений / Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений: сб. ст. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1975. С. 3-14.
15. Лакин Г.Ф. Биометрия. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
16. Литвинская Л.А. Атлас растений северо-западной части Большого Кавказа: учеб. пособие. Краснодар: Экоинвест, 2001. 334 с.
17. Сиротюк Э.А., Акатова Т.В. Локальная и региональная встречаемость некоторых видов семейства *Gentianaceae* в высокогорной зоне Западного Кавказа: сб. науч. тр. МГТИ. Майкоп: Изд-во МГТИ, 2001. С. 286-293.
18. Акатов В.В. Роль островного эффекта в формировании высокогорных фитоценозов Западного Кавказа: дис. ... д-ра биол. наук. Майкоп, 1999. 331 с.
19. Onipchenko V.G., Semenova G.V., Maarel E. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // Journ. of Veget. Science. 1998. No. 9. P. 27-40.
- biospheric reserve. 1999. Iss. 15. P. 166-183.
10. Korotkov K.O. Floristic analogs between the highlands of the Caucasus and Western Europe // The MOIP Bulletin. Biol. department. 1989. Vol. 94, iss. 5. P. 119-137.
11. Davis P.H. *Gentiana* L. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburg: University Press, 1978. Vol. 6. P. 183-190.
12. Lipskiy V.I. Flora of the Caucasus // Works of the Tiflis Botanical garden. 1899. Iss. 4. 584 p.
13. Kuznetsov N.I., Bush N.A., Fomin A.V. Flora caucasica critica. Materials for flora of the Caucasus. Critical systematic-geographical research. Yuryev: Yuryev's Publishing house of K. Mattisen, 1908. Pt. IV, iss. 1.
14. Mamaev S.A. Basic principles of methodology of research of intraspecific variability of woody plants / Individual, ecological and geographical variability of plants: coll. of articles. Sverdlovsk: UNTS AS of the USSR Publishing house. 1975. P. 3-14.
15. Lakin G.F. Biometry. 4th ed., revised and enlarged. M.: Vyssh. shk., 1990. 352 p.
16. Litvinskaya L.A. Atlas of plants of the northwest part of the Big Caucasus: a manual. Krasnodar: Ekoinvest, 2001. 334 p.
17. Sirotyuk E.A., Akatova T.V. Local and regional occurrence of some species of *Gentianaceae* family in the high-mountainous zone of the Western Caucasus: coll. of proceedings of the MGTI. Maikop: MGTI Publishing house, 2001. P. 286-293.
18. Akatov V.V. The role of a shadow forming effect in the formation of high-mountainous phytocenoses of the Western Caucasus: Dissertation for the Dr. of Biol. degree. Maikop, 1999. 331 p.
19. Onipchenko V.G., Semenova G.V., Maarel E. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // Journ. of Veget. Science. 1998. No. 9. P. 27-40.