

## “ДВОЙНАЯ КАРУСЕЛЬ” СУКЦЕССИОННОГО ПРОЦЕССА В РЕГИОНАЛЬНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ

© 2011 г. А. С. Керженцев, Р. В. Трапеев

*Институт фундаментальных проблем биологии РАН  
142290 Московская обл., г. Пущино, ул. Институтская, 2  
E-mail: kerzhent@ibbp.psn.ru*

Поступила в редакцию 8.07.2010 г.

На примере лесов южной тайги Западной Сибири показан механизм мерцания мозаики растительного покрова как естественный регулярно повторяющийся цикл восстановительных сукцессий каждого контура геоботанической карты с разным временем старта. Коренная растительная формация с возрастом истощает ресурсы экотопа, перемещая биофильные элементы из почвы в фитомассу, плоды, семена, ослабляет иммунитет и подвергается нападению вредителей, болезней, пожаров. После гибели коренной растительной формации начинается цикл восстановительной сукцессии, который обновляет ресурсы экотопа и позволяет коренной растительной формации регулярно перемещаться в пространстве ареала, несмотря на прикрепленный образ жизни древесных растений, и существовать в пределах ареала бесконечно долгое время.

*Ключевые слова:* дендроценоз, пирогенная сукцессия, мозаичный полог, мерцание мозаики, смена местообитания, устойчивость.

Растительный покров конкретного экологического региона представляет собой мозаичную картину. Пятна мозаики в разной степени соответствуют стадиям восстановительной сукцессии коренного типа растительности. Это означает, что каждый выдел геоботанической карты проходил в момент съемки определенную стадию типичного для региона сукцессионного цикла. Соседство разных стадий в пространстве региона является следствием разного времени старта локальных очагов сукцессии. “Мерцание мозаики” растительного покрова в границах региона можно было бы обнаружить с помощью долговременного мониторинга региональной экосистемы. Однако этому мешает большая разница во времени между продолжительностью сукцессии (200–250 лет) и периодом активной деятельности специалиста (40–50 лет). Современные методы дистанционного зондирования Земли и моделирование экосистем позволяют провести ретроспективный анализ динамики лесного полога в некоторых регионах за период 40–50 лет. Хорошие результаты можно получить путем совмещения натуральных и дистанционных измерений с математическим моделированием.

### ДИНАМИКА ДЕНДРОЦЕНОЗОВ

В каждом фитоценозе регулярно происходят возрастные изменения, связанные с онтогенезом эдификаторов (Сукачев, 1972). Лесоводы выделяют пять стадий формирования лесного насаждения в

ходе сукцессий на месте вырубок, пожаров, инвазий энтомовредителей: чаща, жердняк, приспевающие, спелые и перестойные насаждения. В фазе спелого насаждения общий запас органического вещества достигает максимальных значений. В фазе перестоя насаждения изреживается за счет отмирания старых деревьев, поражения грибными паразитами и насекомыми, подверженности ветровалам, пожарам, низкой устойчивости к засухе и вымерзанию. Эта стадия обычно завершается массовой гибелью древостоя, после которой начинается очередная восстановительная сукцессия. Продолжительность сукцессии колеблется в широких пределах—от 100–200 до 700–1000 лет в зависимости от типа фитоценоза, степени его повреждения и климатических особенностей региона.

Традиционное повторное геоботаническое картографирование с периодичностью 20–30 лет фиксирует мозаичность растительного покрова, но не позволяет заметить перемещение пятен мозаики в пространстве. Несовпадение контуров обычно относят к ошибкам предшествующего картографирования или смене землепользования. Поэтому обшая картина остается прежней, за исключением новых очагов антропогенного воздействия: рубки, распашка, застройка, затопление, загрязнение, искусственное и естественное залесение.

Наши многолетние полевые наблюдения в разных природных зонах (Керженцев, 1992, 2006; Криогенные..., 1977; Региональный..., 1983) и изучение большого картографического материала (За-

падная Сибирь, Забайкалье) показали, что восстановительные сукцессии носят не случайный, а вполне закономерный характер регулярно повторяющихся явлений, непрерывных составляющих филоценогенеза. Сукцессия позволяет коренному типу растительности кочевать в пространстве природной зоны, уходя от дефицита элементов минерального питания (ЭМП), возникающего в результате длительного господства климаксного сообщества на конкретном участке территории.

Мозаичность растительного покрова известна в геоботанике давно под названием GAP-парадигмы, которая объясняет принцип мозаичного возобновления лесных сообществ от тропических до умеренных широт. Ее основы заложены А. Уаттом (Watt, 1925, 1947). В.Н. Коротков (1991, с.7) выделяет следующие шесть положений GAP-парадигмы:

1) вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные леса имеют сходные принципы мозаично-ярусной организации;

2) естественные леса представляют собой сукцессионную мозаику разновозрастных элементов мозаично-ярусной структуры;

3) элементы мозаично-ярусной структуры выделяются по скоплениям синхронно развивающихся популяционных локусов древесных видов, скопления в свою очередь формируются в естественных лесах после нарушений, приводящих к образованию прорывов в сплошном пологе леса;

4) онтогенез древесных видов в лесных ценозах, включающих стадии молодости, зрелости, старения и смерти, определяет популяционную жизнь видов подчиненных синузий автотрофов и, в некоторой степени, популяционную жизнь гетеротрофов;

5) размеры прорывов (gaps—окон) в пологе леса определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания;

6) устойчивое существование лесного массива возможно лишь при условии закономерного сочетания элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Положения 1–4 сформулированы на основе прямых эмпирических наблюдений и в комментариях не нуждаются, в то время как положения 5 и 6 вызывают вопросы и нуждаются в дополнительных пояснениях.

Положение 5 о том, что от размеров прорывов в пологе леса зависит видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания, известно всем исследователям лесных сообществ, но не вполне ясно, от чего зависят размеры прорывов-окон в пологе леса.

Положение 6 о том, что устойчивое существование лесного массива возможно лишь при условии закономерного сочетания элементов мозаично-

ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития, выглядит слишком категоричным и нуждается в доказательствах, так как не ясно, по каким признакам и критериям можно оценить не простое, а именно закономерное сочетание элементов мозаично-ярусной структуры конкретного лесного массива.

За этими вопросами следуют более важные: а) зачем мудрая природа придумала сукцессии; б) для чего ей понадобилась мозаичность лесного полога; в) почему мозаичность более естественна для лесного полога, чем гомогенность. Для поиска ответов на эти вопросы нам пришлось изучить циклы развития мозаичного лесного полога в естественных границах разных биоклиматических регионов. Наиболее ярко они выражены в южной тайге Западной Сибири, где крупные лесные массивы регулярно уничтожаются инвазиями сибирского шелкопряда. В 50-е годы прошлого века в Обь-Енисейском междуречье сибирский шелкопряд уничтожил более 5 млн га хвойных лесов (Коломиец, 1957). В результате инвазии крупные лесные массивы превратились в гигантские склады сухих дров и подверглись опустошительным пожарам. Экологическая катастрофа образовала естественный полигон для изучения пирогенных сукцессий (Фуряев, 1966, 1996). Крупная инвазия с последующими пожарами произошла здесь в начале XX в. (1910–1915 гг.).

Повторяемость лесных пожаров в южной тайге Обь-Енисейского междуречья составляет 60–80 лет (Фуряев, 1996), примерно такая же повторяемость инвазий сибирского шелкопряда (Коломиец, 1957). Это значит, что каждые 60–80 лет в лесном пологе появляются “окна” разных размеров в зависимости от масштаба инвазии шелкопряда с последующей дефолиацией хвойных лесов и интенсивности пожаров в разновозрастных древостоях и шелкопрядниках. Максимальные размеры “окон” образуются при опустошительных пожарах в шелкопрядниках, где обесхвоенные древостои выгорают практически дотла. В таких окнах происходит длительно производная сукцессия с полной сменой пород.

По данным В.В.Фуряева (1996), в современных ландшафтах южной тайги Западной Сибири наиболее часто встречаются стадии растительности, которые начали формироваться после пожаров в периоды 1811–1820 гг. (13%), 1871–1880 гг. (29%), 1911–1920 гг. (12%), 1931–1940 гг. (11%), 1951–1960 гг. (19%). Максимальная вероятность крупных пожаров возникала при совпадении максимальной продолжительности периодов без дождей (15–48 дней) и комплексного показателя засухи (10–18 тыс. мбар. град). Значительно повышалась вероятность пожаров при наличии источников огня (близость жилья, хозяйственных объектов, пашни, сенокосов и т.п.). Особой интенсивностью отличались пожары в лесах, поврежденных сибирским шелкопрядом. Восстановление коренных темнохвойных сообществ в

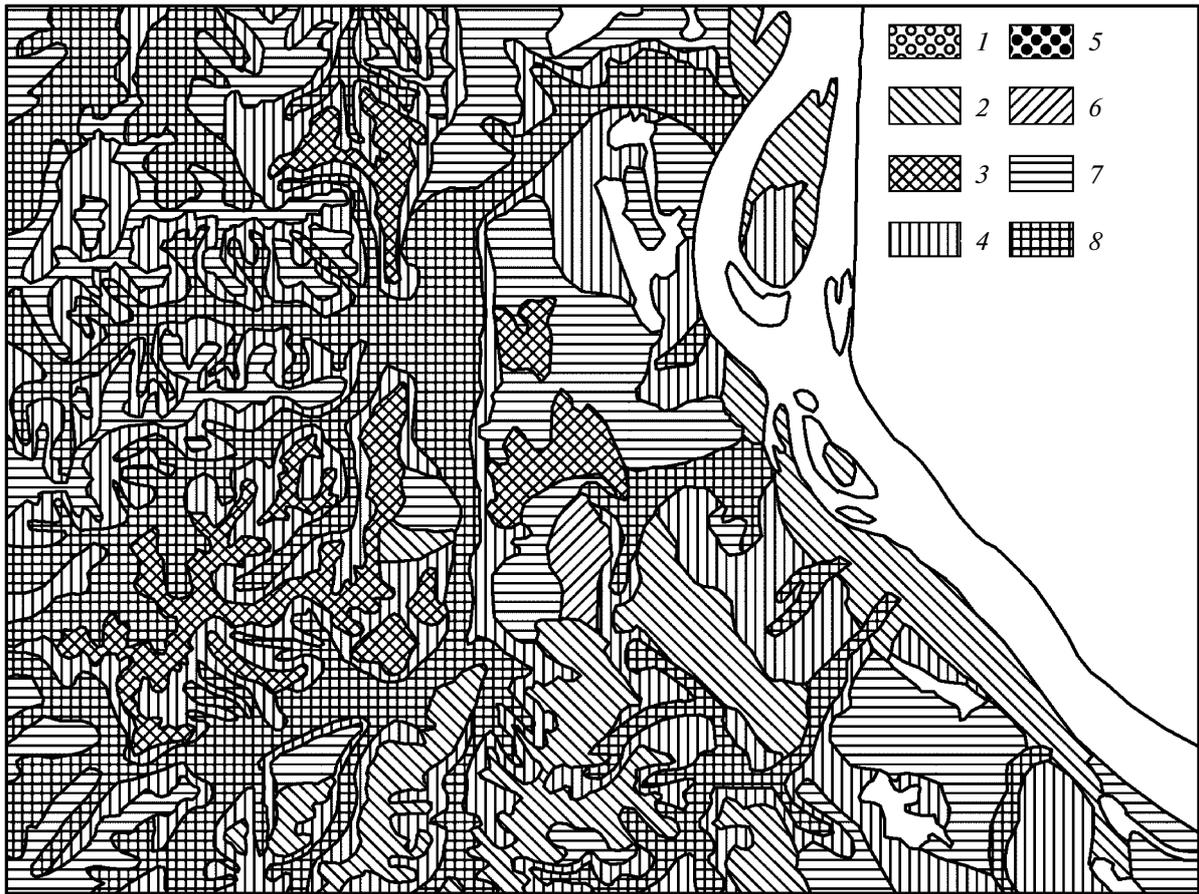


Рис. 1. Исходное расположение стадий пирогенной сукцессии лесов Касской равнины. Обозначения стадий см. в табл. 1.

таких случаях происходит через длительно-производную смену пород.

Антропогенные воздействия могут задержать сукцессию на любой стадии в течение длительного времени. Примером длительной задержки восстановительной сукцессии на первых стадиях могут служить Долгоунские гари в Обь-Енисейском междуречье на границе Томской области и Красноярского края (Керженцев, 1972). Гари образовались на площади около 150 тыс. га в результате инвазии сибирского шелкопряда в 1910 г. Они до сих пор представляют собой травяно-кустарниковые ассоциации с одиноко торчащими “остолопами” (обгоревшими стволами хвойных деревьев) и куртинами лиственных молодняков.

Процессу естественного возобновления мешают ежегодные палы, посредством которых местные пчеловоды поддерживают возобновление популяции кипрея – отличного медоноса. Этому способствует довольно курьезное обстоятельство. Дело в том, что территория Долгоунских гарей расположена на юго-восточной окраине Томской области, куда из Томска можно добраться только вертолетом, а

из Красноярского края и Кемеровской области свободно курсирует автотранспорт. Поэтому жители прилегающих районов почти 100 лет успешно и бесконтрольно используют этот трудно доступный и малопродуктивный участок Томской области.

За время безлесного состояния здесь произошло изменение почвенного покрова. Зональные подзолы и дерново-подзолистые почвы, часто со вторым гумусовым горизонтом, сохранились только под лесными массивами. На территории гарей сформировались серые и даже темно-серые лесные почвы с высоким содержанием гумуса. Есть основание полагать, что черноземы районов, прилегающих к гарям с юга и востока, возникли в результате более длительного периода безлесного существования местных ландшафтов.

### ПИРОГЕННАЯ СУКЦЕССИЯ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Для иллюстрации механизма пирогенной сукцессии мы использовали фрагмент карты лесов Касской равнины Обь-Енисейского междуречья,

**Таблица 1.** Стадии пирогенной сукцессии коренных лесов Касской равнины

№ стадии	Стадия сукцессии	Площадь, %	Продолжительность, лет	Возраст древостоя, лет
1	Свежие пожарища (горельники)	—	5	—
2	Травяно-кустарниковые ассоциации с распадом материнского древостоя и формированием лиственных молодняков	—	15	5
3	Сомкнутые лиственные молодняки с формированием подроста темнохвойных	3	20	30
4	Лиственные насаждения с формированием второго яруса темнохвойных	4	40	60
5	Лиственные насаждения с выходом темнохвойных в первый ярус	17	40	90
6	Смешанные темнохвойно-лиственные насаждения. На протяжении всей стадии лиственные породы в составе первого яруса преобладают по количеству и запасу	21	40	140
7	Смешанные лиственно-темнохвойные насаждения. В составе пород преобладают темнохвойные	30	20	170
8	Коренные и условно-коренные темнохвойные насаждения. Лиственные встречаются единично	25	40	200

составленной Д.М. Киреевым в 1977 г. (Фуряев, 1996, рис. 14). По мнению В.В. Фуряева, все контуры карты (рис. 1) представляют собой конкретные стадии сукцессий, возникшие в результате пожаров в разные годы. В табл. 1 приведены площади различных стадий восстановительной сукцессии, реальный возраст насаждений и продолжительность каждой стадии.

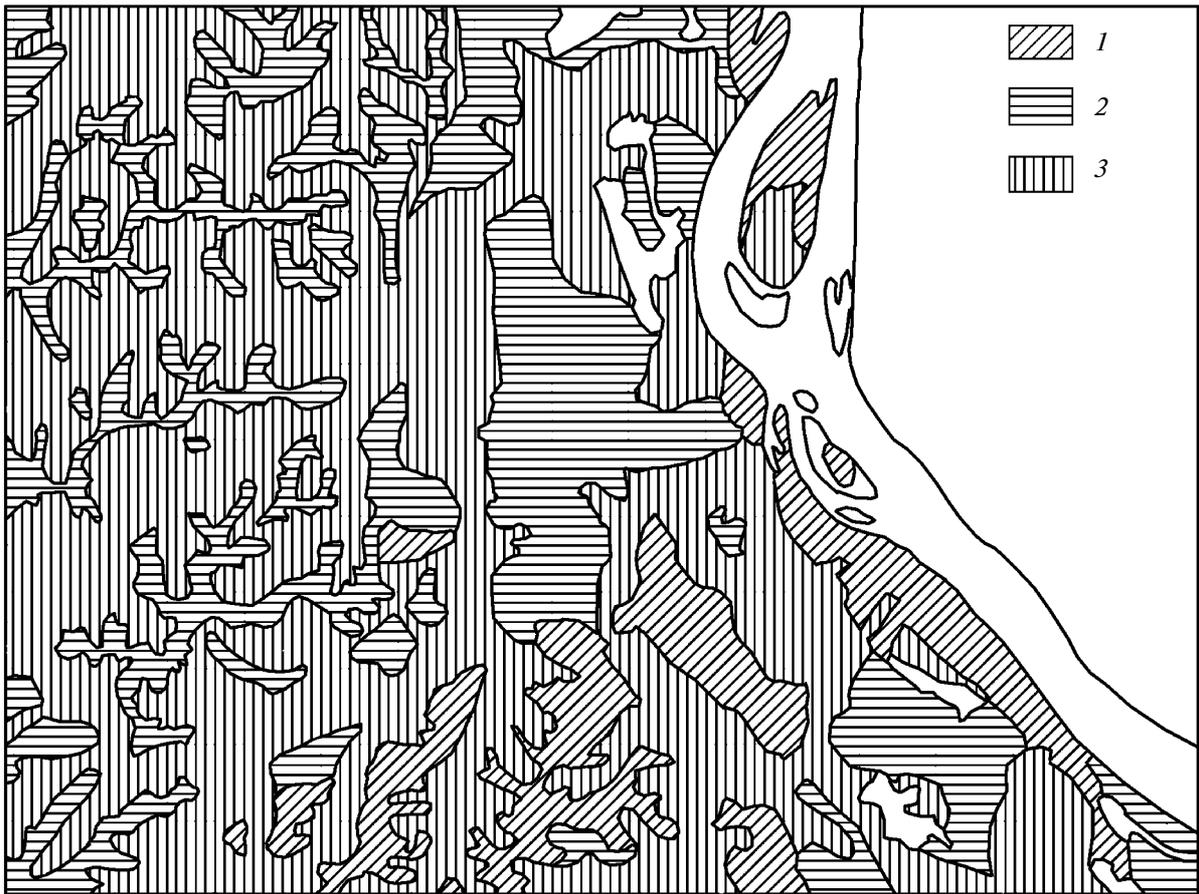
Сравнение реального возраста древостоя и длительности стадий сукцессии (табл. 1) показало, что у реального древостоя для завершения настоящей стадии сукцессии и перехода в следующую осталось разное время: стадии 1 и 2 отсутствуют, стадия 3 продлится еще 10 лет, стадия 4—20, стадия 5—30, стадия 6—20, стадия 7—10, стадия 8—20 лет. Это значит, что через 10 лет стадии 3 и 7 перейдут в стадии 4 и 8, через 20 лет стадии 4, 6 перейдут в стадии 5, 7, а заключительная стадия 8 перейдет в стадию 1, т.е. погибнет под влиянием пожаров, болезней или инвазии сибирского шелкопряда с последующим выгоранием. Стадия 1 появится на карте через 20 лет, а еще через 5 лет она перейдет в стадию 2. Стадия 5 перейдет в стадию 6 только через 30 лет.

В каждом контуре происходит циклическая смена 8 стадий сукцессии с периодичностью 240 лет (карусель 1). Если проследить динамику сукцессии одновременно всех контуров карты с годовым шагом, то можно обнаружить изменение соотношения площадей разных стадий сукцессии и их перемещение в пространстве региона (карусель 2). Эта “двойная карусель” будет повторяться бесконечное число

раз, если не изменится местный климат или тип хозяйственного использования территории. Внешние воздействия могут очень сильно изменить продолжительность отдельных стадий и всего цикла, чаще всего в сторону увеличения.

На основе табл. 1 и рис. 1 мы составили модель в ГИС. Циклическое повторение стадий сукцессии в каждом контуре позволяет рассчитать, как будет выглядеть карта через произвольный промежуток времени. Для этого к начальному возрасту каждого контура карты добавляется заданное число лет. Из полученной величины вычитается цикл сукцессии (240 лет) и по остатку определяется, в какой стадии оказался каждый контур в искомое время. Затем вычисляются площади контуров, занятых каждой стадией. Для визуализации динамики сукцессии эта процедура повторяется с годовым шагом.

С помощью этой модели мы провели ряд численных экспериментов по динамике сукцессий всей гаммы контуров карты с годовым шагом на протяжении нескольких циклов сукцессии. В режиме мультипликации на цветных слайдах хорошо видно изменение во времени соотношения площадей разных стадий сукцессии и перемещение в пространстве коренной растительной формации. К сожалению, на штриховой карте изменения видны не так ярко. Поэтому для большей наглядности (рис. 2) мы объединили 8 стадий в три этапа сукцессии: молодняки (стадии 1, 2, 3), листвяки (стадии 4, 5, 6) и хвойники (стадии 7, 8). После этого динамика стала более контрастной.



**Рис. 2.** Исходное расположение площадей этапов пирогенной сукцессии лесов Касской равнины: 1 – молодняки (стадии 1, 2, 3); 2 – листвяки (стадии 4, 5, 6); 3 – хвойники (стадии 7, 8).

Исходя из того, что на карте зафиксировано состояние лесного массива в 1977 г., мы с помощью модели проследили динамику этапов сукцессии в перспективе (1998–2318 гг., рис. 3а), затем в ретроспективе (1976–1657 гг., рис. 3б). Конечно, поручиться за точность таких расчетов пока нельзя, поскольку длительность каждой стадии может изменяться в зависимости от множества естественных и антропогенных факторов. Но в данном случае важ-

но увидеть общий тренд цикличности перемещения стадий сукцессии в пространстве региона. Продолжительность стадий можно уточнить в зависимости от условий: повторные пожары, рубки главного пользования, рубки ухода, санитарные рубки, раскорчевка лесов и распашка территории, искусственные посадки лесных культур и др. С помощью численных экспериментов можно определить влияние разных условий на продолжительность стадий

**Таблица 2.** Соотношение площадей этапов пирогенной сукцессии лесов Касской равнины, % от общей площади массива

Этапы сукцессии	Площадь этапов, %		Периоды максимума (гг.)
	исходная	максимальная	
Молодняки	3	55, 7, 38	2048–2058
Листвяки	42	0, 76, 24	2118–2168
Хвойники	55	0, 24, 76	1998–2018

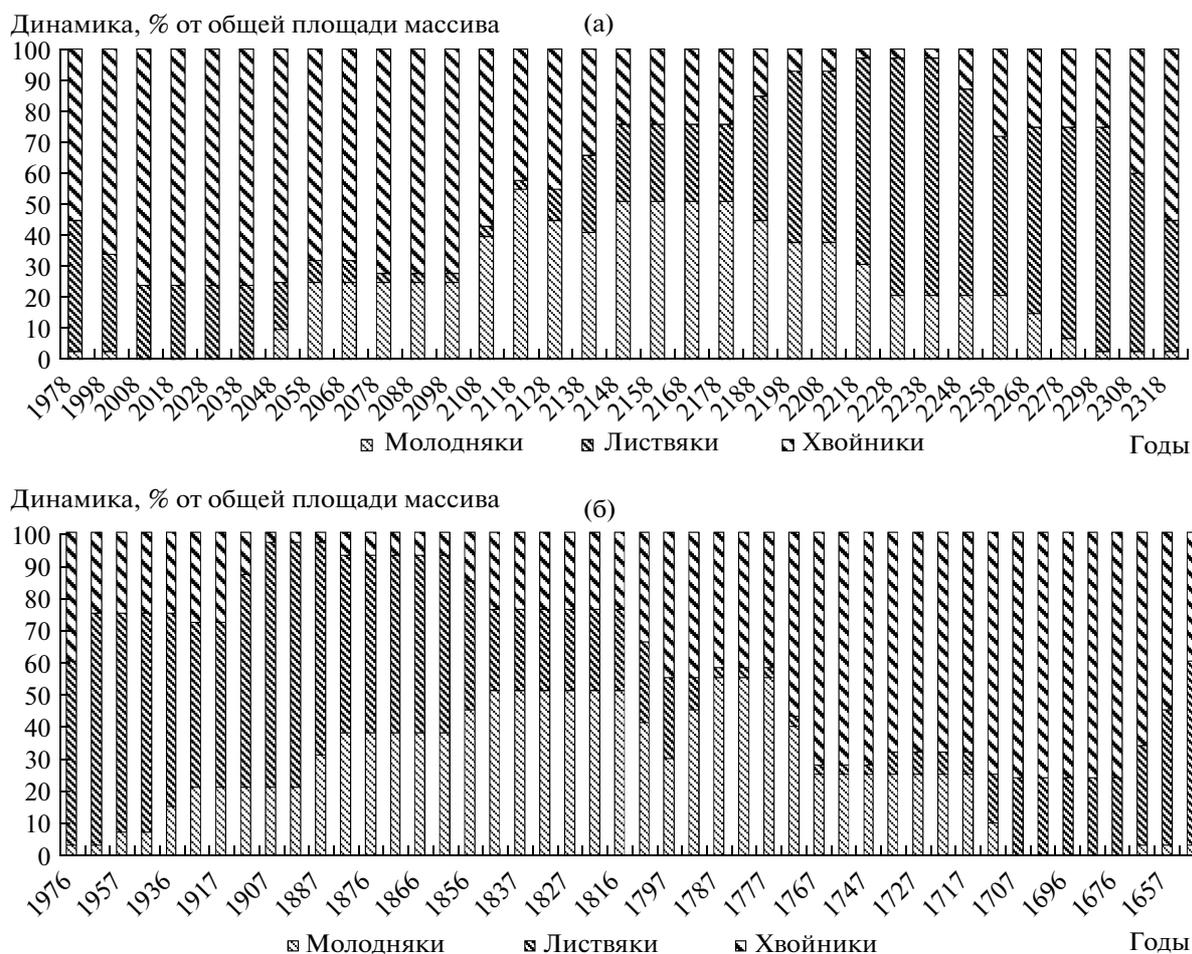


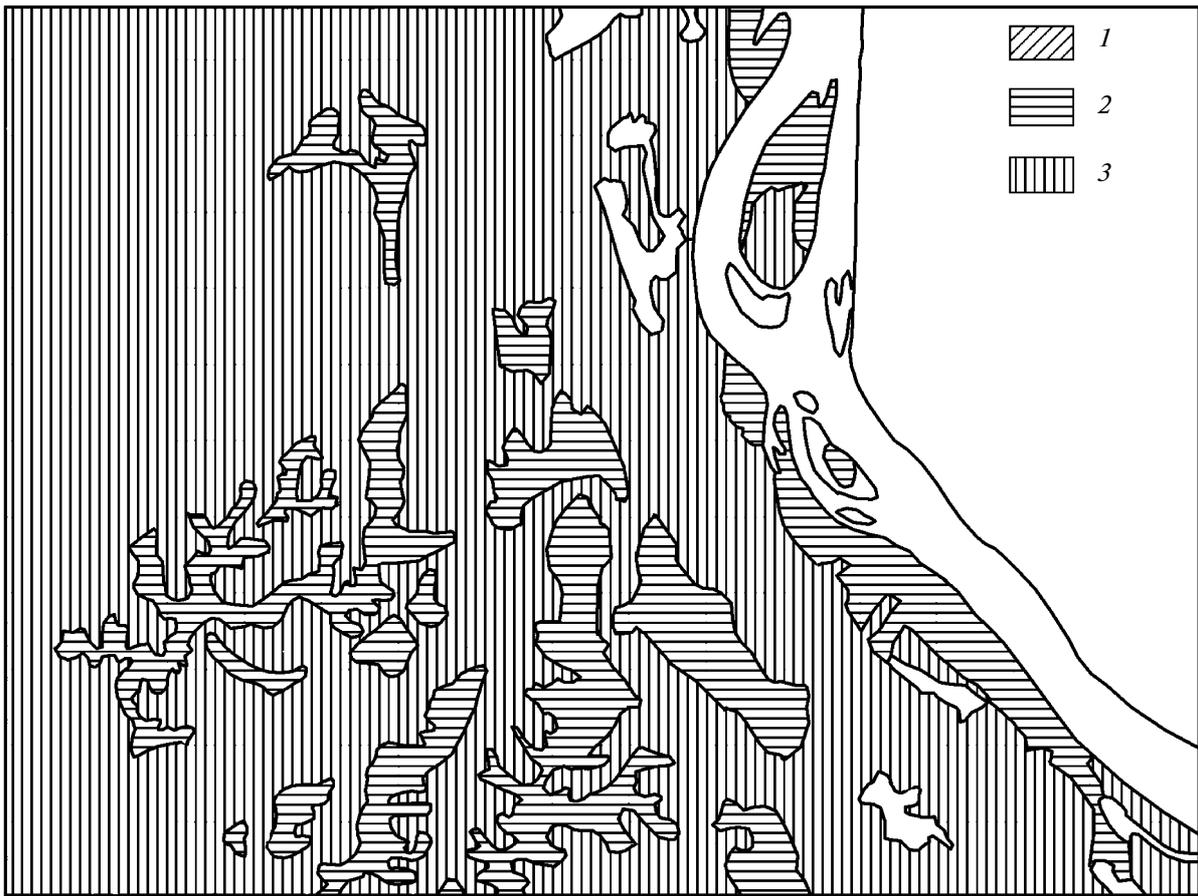
Рис. 3. Динамика этапов пирогенной сукцессии лесов Каской равнины в перспективе 1978–2318 гг. (а) и ретроспективе 1976–657 гг. (б).

сукцессии для внесения соответствующих поправок в расчеты общей динамики сукцессионных циклов.

Модель позволяет анализировать ситуацию как в будущем, так и в прошлом, которое поддается документальной проверке. В табл. 2 показаны периоды максимального распространения площадей разных этапов пирогенной сукцессии. Молодняки будут занимать максимальную площадь региона (55%) в период 2048–2058 гг., лиственники – 76% в период 2118–2168 гг., хвойники – 76% в период 1998–2018 гг., т.е. в настоящее время хвойные должны занимать максимально возможную для них площадь (рис. 4). Для проверки этого положения необходима повторная геоботаническая или аэрокосмическая съемка данной территории. Остальные ситуации можно проверить с помощью ретроспективного анализа, на основе исторических данных о крупных пожарах в данной местности. При этом надо учитывать, что идеальный ход сукцессий довольно часто

нарушается изменением климатических условий или антропогенными воздействиями. Для введения поправок необходимо провести ряд численных экспериментов по изменению хода сукцессии при воздействии рубок главного пользования, санитарных рубок, повторных пожаров и т.п. Эти воздействия могут в значительной степени изменить ход естественной сукцессии и продолжительность отдельных стадий и этапов.

Ретроспективный численный эксперимент с помощью модели сукцессионного цикла (см. рис. 3б) показал следующую динамику изменения площади хвойников на данном участке: до 1676 г. хвойники занимали около 75% территории, в 1677–1717 гг. площадь хвойников была максимальной – выше 75%; в 1718–1777 гг. она стала ниже 75%, в 1778–1816 гг. сократилась до 50%, а в 1817–1917 гг. достигла минимальных размеров менее 25%; в 1918–1977 гг. площадь хвойников увеличилась до 50%. Следующий максимум площади хвойников должен был



**Рис 4.** Расположение площадей этапов пирогенной сукцессии при максимальной площади хвойников (76% в период 1998–2018 гг.), 1–3 – см. на рис. 2.

наступить в 1998–2018 гг. Этот прогноз можно проверить путем повторного картографирования или анализа материалов аэрокосмической фотосъемки.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многочисленные наблюдения в разных регионах страны позволяют говорить о том, что сукцессия – не случайный, а закономерный процесс в общем цикле филогенеза экосистем. Его можно сравнить со стадиями развития некоторых насекомых и земноводных животных, у которых стадии онтогенеза имеют разное морфологическое строение, а главное, разный тип питания. Вполне возможно, что для растительных сообществ также важна смена типа питания или, вернее, смена состава (ассортимента) элементов минерального питания. На самом деле, каждая стадия сукцессии потребляет из почвы и возвращает обратно разное количество минеральных элементов в разных соотношениях и разной временной последовательности.

При смене стадий и этапов сукцессии в экосистеме происходит перегруппировка доступных ЭМП между фитоценозом и педоценозом. Очередная стадия сукцессии наступает после того, как в педоценозе установится состав ЭМП, необходимый для успешного роста и развития эдификатора следующей стадии. Этот запас ЭМП формируется из опада предшествующих стадий сукцессии, атмосферных выпадений и выветривания горных пород.

Окончательного равновесия с условиями среды экосистема достигает на стадии климакса, когда видовой состав фитоценоза полностью соответствует местным условиям среды. Но это состояние не является вечным и бесконечным. Однотипный характер потребления ЭМП на заключительной стадии сукцессии приводит к тому, что растения-эдификаторы, как самые мощные потребители, постепенно истощают в почве запасы активно потребляемых ими ЭМП. В результате конкуренции за элементы питания из фитоценоза сначала вытесняются наиболее чувствительные виды растений напочвенного покрова и образуются леса-мертвопокровники. За-

тем нарастающий дефицит ЭМП ослабляет вторичные породы и подрост эдификаторов. Наконец дефицит ЭМП начинают ощущать и сами эдификаторы, которые с возрастом теряют иммунитет и подвергаются нападению энтомофитовредителей, болезней, пожаров. Дефицит ЭМП значительно ускоряет процесс старения и гибели коренных пород.

Дисбаланс ЭМП между фитоценозом и педоценозом и предельный возраст древостоев складываются в единый фактор завершения жизненного цикла коренного фитоценоза в форме экологической катастрофы — пожара, инвазии с последующим пожаром, т.е. одновременной гибели крупного лесного массива. На освобожденной территории почвы сильно обогащаются притоком ЭМП в результате быстрой минерализации огромной сгоревшей и погибшей биомассы. В таком экотопе обычно господствует рудеральная растительность, способная существовать при высоких концентрациях ЭМП в почве.

Сорные и рудеральные виды растений быстро перекачивают с поверхности почвы свободные ЭМП в собственную фитомассу и тем самым сохраняют их от неминуемого выноса из экосистемы поверхностным и внутрипочвенным стоком. Последующая минерализация опада рудеральной растительности высвобождает массу ЭМП, из которой следующая смена растений выбирает нужные ей элементы. Невостребованная фитоценозом часть элементов взаимодействует с органическими радикалами разлагающейся отмершей биомассы, образуя почвенный гумус — специфическое органо-минеральное образование, играющее в экосистеме одновременно три роли: накопителя, хранителя и донатора ЭМП.

Благодаря сукцессии экосистема регулирует состав ЭМП, сохраняет и пополняет их пул в экотопе, формирует и наращивает ресурсы собственного жизнеобеспечения. В результате длительного прикрепленного существования фитоценоза на одной почве ЭМП постепенно перекачиваются из почвы в биомассу. К моменту завершения жизненного цикла и стадии климакса дерева истощают запас элементов минерального питания в почве не только за счет перекачивания в фитомассу, но и в массу ежегодных репродуктивных органов (плоды, семена), содержащих концентрат питательных веществ, необходимых для прорастания зародыша будущего растения. Эти циклы периодически повторяются и обеспечивают коренному типу растительности бесконечно долгое существование на конкретной территории.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мозаичность почвенно-растительного покрова, описанную геоботаниками как “GAP-парадигма”, можно объяснить необходимостью регулярного об-

новления экотопа для непрерывного возобновления коренного фитоценоза в пределах его ареала. Стадия климакса коренной растительной формации завершается гибелью спелых и перестойных древостоев в результате пожаров, инвазий энтомофитовредителей и болезней. В результате смены растительных сообществ в ходе восстановительной сукцессии происходят подготовка экотопа для произрастания коренной растительной формации, восстановление нарушенного динамического равновесия между экосистемой и средой ее обитания.

Принцип регулярного обновления экотопа можно использовать для организации региональной системы рационального природопользования. Региональная ротация угодий, подобно локальным севооборотам и лесооборотам, позволит сохранять и поддерживать динамическое равновесие компонентов региональной экосистемы, уменьшить потери ЭМП и регулярно восстанавливать их запасы в экосистеме.

Два типа лесных экосистем представляют собой исключения из данного правила, которые надо изучить и объяснить с этих позиций. Во-первых, это гомогенные исключительно пестрые по видовому составу массивы дождевых тропических лесов, где смена стадий сукцессии происходит на уровне каждого индивида (рассеянные популяции). В пространстве ареала кочуют отдельные деревья, а не фитоценозы. Во-вторых, это гомогенные однопородные леса из лиственницы сибирской (популяция-ареал), господствующие на Северо-Востоке России, где происходит постоянное обновление бессменной коренной породы (лиственницы сибирской). Такое постоянство можно объяснить почти полным возвратом изъятых растительностью ЭМП в почву за счет ежегодного опада хвои и атмосферных выпадений. Поэтому следует изучать геохимический баланс в экосистеме не отдельных элементов, а общего пула ЭМП.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Керженцев А.С.* Автоморфные почвы Причулымья. Канд. Дисс. Новосибирск, 1972.
- Керженцев А.С.* Изменчивость почвы в пространстве и во времени. М.: Наука, 1992, 110 с.
- Керженцев А.С.* Функциональная экология. М.: Наука, 2006. 259 с.
- Криогенные почвы и их рациональное использование. М.: Наука, 1977. 270 с.
- Коломиец Н.Г.* Сибирский шелкопряд — вредитель равнинной тайги // Тр. по лесному хоз-ву Сибири. 1957. Вып. 3. С. 27—39.
- Коротков В.Н.* Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7—20.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд. МГУ, 1983. 296 с.
- Региональный экологический мониторинг (на примере Верхнеокского бассейна). М.: Наука, 1983. 264 с.

*Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара, Самарский научный центр РАН, 1999. 396 с.

*Сукачев В.Н.* Идея развития в фитоценологии // Избр. труды. 1972. Т. 1.

*Фуряев В.В.* Шелкопрядники тайги и их выжигание. М.: Наука, 1966. 142 с.

*Фуряев В.В.* Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.

*Watt A.S.* On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Pt. 2. Section 2.3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs // J. Ecol. 1925. V. 13. P. 27–73.

*Watt A.S.* Pattern and process in the plant community // J. Ecology. 1947. V. 35. P. 1–22.

