

**УКРАЇНСЬКИЙ
БОТАНІЧНИЙ
ЖУРНАЛ**

1987. Т. 44, № 5

ОКРЕМІЯ ВІДБИТОК

с. 43-47

КИЇВ — 1987

Cerastietum holostoides) are singled out in the composition of segetal vegetation. These ecological and cenotic groups coincide on the whole with the groups of species established during ordination.

Воробьев Н. Е. Состояние и перспективы исследований сорных растений агрофитоценозов // Материалы III Всесоюз. совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиологии. — Ижевск, 1983. — С. 14—19.

Гамор Ф. Д. та ін. Залежність розподілу бур'янів Закарпаття від висоти над рівнем моря / Ф. Д. Гамор, В. І. Комендар, Л. М. Абрамова, Б. М. Міркін // Укр. ботан. журн. — 1983. — 39, № 4. — С. 54—57.

Гродзинский А. М. К вопросу о задачах и предмете агробиогенологии // Всесоюз. совещание кураторов проблем второго пятилетнего плана развития агрофитоценологии в СССР (М., 1979): Тез. докл. — М., 1979. — С. 13—19.

Гродзинський А. М. Геоботанічні та агробіоценологічні проблеми спеціалізації сільськогосподарського виробництва // Укр. ботан. журн. — 1980. — 37, № 6. — С. 1—7.

Гродзинский А. М. От геоботаники — к агроботанике, от биологии — к агрофитоценологии // Всесоюз. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиологии. (Ижевск, 1981): Тез. докл. — Ижевск, 1981.

Гродзинский А. М. Методологические проблемы агробиологии // Материалы III Всесоюз. совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиологии, Ижевск, 1983. — С. 4—12.

Комендар В. І., Гамор Ф. Д. Геоботанічна характеристика бур'янів Закарпаття // Укр. ботан. журн. — 1980. — 37, № 1. — С. 70—76.

Міркін Б. М. Про деякі аспекти сучасної агрофітоценології // Там же, № 5. — С. 1—8.

Миркин Б. М., Туганаев В. В. Парадигма современной геоботаники и теория агрофитоценологии // Материалы III Всесоюз. совещания по вопросам агрофитоценологии и агробиологии, Ижевск, 1983. — С. 38—41.

Миркин Б. М. и др. Сеgetальные сообщества Башкирии / Б. М. Миркин, Л. М. Абрамова, А. Р. Ишбирдин и др. // Уфа. 1985. — 156 с.

Сипайлова Л. М. и др. Опыт построения видовой классификации пойменных лугов Украинского Полесья с использованием результатов композиционной ординации / Л. М. Сипайлова, В. А. Соломаха, Т. Г. Горская, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — Уфа, 1982. — С. 74—83. — Из содерж.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценологических систем.

Туганаев В. В., Миркин Б. М. О некоторых спорных вопросах агрофитоценологии // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1982. — 86, № 6. — С. 85—97.

Туганаев В. В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. — М.: Наука, 1984. — 87 с.

Yurko A. Multilaterale Differenziation als gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia. — 1973. — N 45.

Ужгород. держ. ун-т

Надійшла
15.11.85

ОРГАНІЗАЦІЯ В ПРОСТОРІ ТА ЧАСІ РІЗНОВІКОВИХ ШИРОКОЛИСТЯНИХ ЛІСОВИХ ЦЕНОЗІВ

В умовах інтенсивного використання рослинних ресурсів особливої актуальності набуває збереження природних угруповань. Для ефективного охорони фітоценозів необхідно знати механізми самопідтримання їх структури та особливості динаміки.

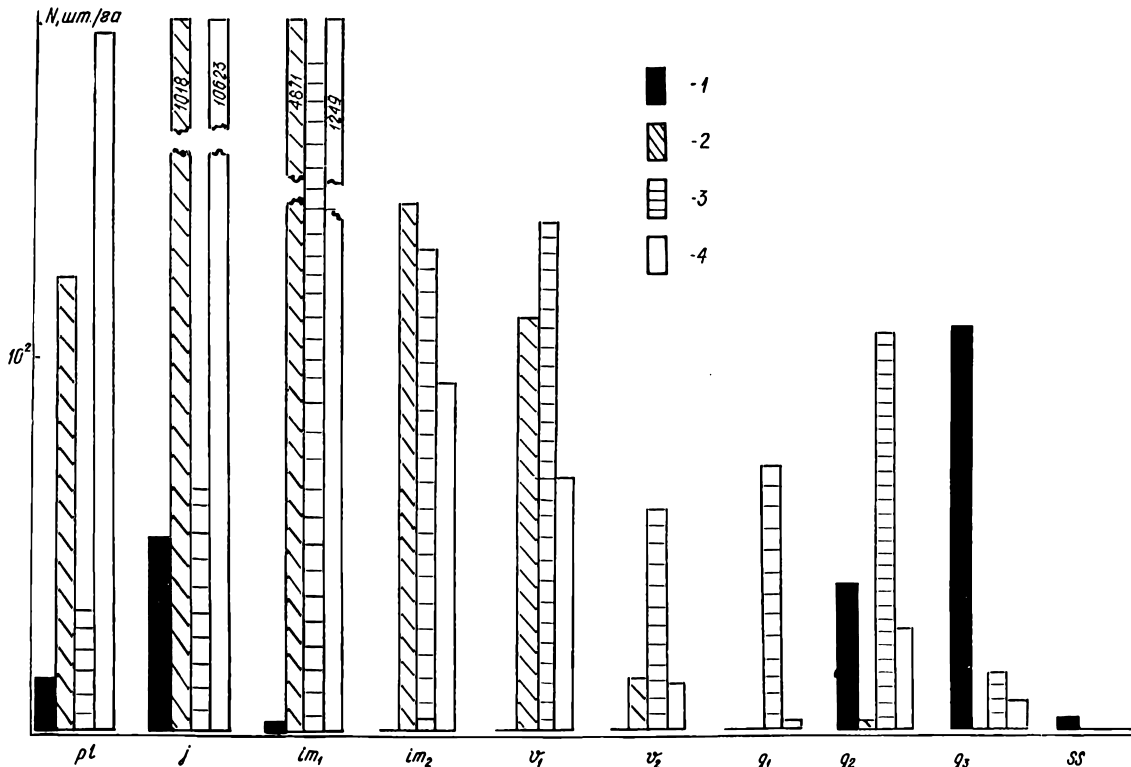
Результати вивчення структури і динаміки лісових ценозів узагальнено в ряді праць (Полевая геоботаніка, 1959—1976; Вальтер, 1968; Работнов, 1978; Vormann, Likens, 1979; Уиттекер, 1980; Разумовский, 1981; Forest succession..., 1981; Миркин, 1985). Застосування методів популяційної біології рослин значно розширило можливість фітоценології та поглибило розуміння динаміки фітоценозів (Работнов, 1950а, б; Уранов, 1975; Динамика ценопопуляцій, 1985).

Мета даного дослідження — показати різновіковий фітоценоз як потенціально рівноважну динамічну систему, в якій реалізація рівноважного стану можлива при збереженні певної вікової просторової структури ценопопуляцій широколистяних дерев.

Методика досліджень

Польові роботи проводили в 1980—1985 рр. у лісах першої групи та насаджень, які мають статус заказника, на території Тернопільської (Шевченківське лісництво) і Львівської (Липниківське, Ходорівське, Романівське лісництва) областей. Пробні ділянки були закладені в угрупованнях: 1 — *Querceto-Carpinetum aegopodioso-galeobdolosum*, 2 — *Querceto-Carpinetum aegopodioso-galeobdolosum*, 3 — *Fraxineto-Querceto-Carpinetum galeobdolosum-aegopodiosum*, 4 — *Querceto-Carpinetum galeobdolo-caricosum*, 5 — *Querceto-Carpinetum aegopodioso-galeobdolosum*. Склад їх по ярусах наведений у табл. 1. У першому угрупованні *Quercus robur* L. порослевого походження, в інших — наслідного. Вік особин у першому ярусі — 100—150 років. Всі досліджені фітоценози, за класифікацією Алексеева-Погребняка (Погребняк, 1954), є свіжими дібровами. В такому типі лісу створюються оптимальні умови для зростання *Q. robur*, *Fraxinus excelsior* L., *Fagus sylvatica* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *Carpinus betulus* L., *Ulmus glabra* Huds. (Генсрук, 1975). Грунти на ділянках Ходорівського лісництва — світло-сірі суглинисті, на інших — сірі лісові середньосуглинисті.

Для п'яти пробних ділянок (площа кожної — 1 га) були складені карти розміщення стовбурів і проєкцій крон усіх дерев першого, другого, третього ярусів та біогруп під-



Характерні вікові спектри деяких видів широколистяних дерев у різновікових фітоценозах: 1 — *Quercus robur* L., 2 — *Fraxinus excelsior* L., 3 — *Carpinus betulus* L., 4 — *Acer pseudoplatanus* L., *pl* — проростки, *j* — ювенільні, *im*₁ — іматурні, *im*₂ — іматурні, *v*₁ — віргінільні першої підгрупи, *v*₂ — віргінільні другої підгрупи; *g*₁ — молоді генеративні, *g*₂ — середньовікові генеративні, *g*₃ — старі генеративні, *ss* — субсенільні особи. На осі ординат відкладена чисельність особин кожного вікового стану в логарифмічному масштабі

росту четвертого ярусу. Частково картографічний матеріал був опрацьований за допомогою ЕОМ «NOVA».

Ценопопуляції широколистяних порід вивчали, користуючись загальною методикою (Ценопопуляції растений, 1976; Gatzuk et al., 1980) і спеціальними розробками для деревних рослин (Заугольнова, 1969; Чистякова, 1979). Додатково на закартованих ділянках у насадженнях обліковували чисельність ценопопуляцій (для особин заввишки до 50 см — на квадратних ділянках площею 1 м² у 400—800-кратній повторності, заввишки понад 50 см — на ділянках площею 1000 м² у десятикратній повторності). Для облікованих особин усіх ярусів визначали: віковий стан за шкалою Т. О. Работнова (1950а), походження, життєвість за шкалою А. А. Уранова (1960), висоту, діаметр. Календарний вік визначали на модельних особинах: для проростків, ювенільних та іматурних — на 100 екземплярах, віргінільних — на 25, генеративних — на 10 екземплярах.

Для детальної характеристики біогруп іматурних та віргінільних особин, що зростають за межами закартованих ділянок, вимірювали площу біогруп і проводили суцільний облік особин, визначаючи їх віковий стан, походження, життєвість, висоту та діаметр.

На всіх пробних ділянках згідно з методикою В. А. Алексєєва (Алексєєв, 1963) вимірювали за допомогою люксметра Ю-116 освітленість на рівні ґрунту, над кронами особин третього та четвертого ярусів у 500 точках.

Досліджені фітоценози знаходяться в лісах, які протягом останніх 40 років зазнавали незначного антропогенного впливу. Трав'яний покрив у них практично не порушений спалюванням та дикими копитними тваринами. Всихання окремих особин *Q. robur* не пов'язане зі спалахами масового розмноження шкідників і хвороб.

Результати досліджень

Вивчення популяцій широколистяних фітоценозів західної частини лісової та лісостепової зон УРСР у загальних рисах підтверджує результати більш ранніх досліджень, проведених у східній частині ареалу *Q. robur*. Популяції основного едифікатора фітоценозів — *Q. robur* — мають правосторонній віковий спектр (рисунок), а періодично, протягом двох-трьох років після року масового плодоношення, — двовіршинні вікові спектри з другим максимумом на ювенільних особинах. Вікові спектри ценопопуляцій *F. excelsior*, що є співдомінантом і субедифікатором у першому ярусі полідомінантних широколистяних фітоценозів, подібні до вікового спектра *Q. robur*. Однак у найкраще збережених масивах ценопопуляції *F. excelsior* характеризуються значно більшою кількістю молодого підросту, який може частково компенсувати природне відмирання старих особин. У всіх досліджених угрупованнях ценопопуляції *C. betulus* повночленні, в їх віковому спектрі спостерігається антропогенно обумовлений максимум на середньовікових генеративних особинах. Цей вид здатний утворювати велику кількість порослі на пнях (Смир-

Таблиця 1

Частка різних видів широколистяних порід у складі ярусів різновікових фітоценозів

Номер фітоценозу	I ярус	II ярус	III ярус	IV ярус	V ярус
1	5Д2КЛ2Яв1Лп	9Г1 (Д+Яв+Кл+В)	8Г1Кл1 (Яв+В)	8Яв1Г1В, од. Кл	5Яв2Кл2Г1В, од. Д
2	9Д1Яв, од.Бк, Кл, Я	10Г, од. В, Я, Яв, Кл, Бк	4Г2В2Я1Кл1Яв, од. Бк	3В3Г2Я1Кл1Яв, од. Бк	5Яв3Я1В1 (Кл+Г), од. Д
3	4Я3Д3 (Яв+Бк), од.Кл	8Г2Бк, од. Кл, Я, Яв	6Г3 (В+Кл) 1Я, од. Яв, Бк	5Г3 (Я+Яв) 1Кл1В, од. Бк	3Я3Яв3 (Г+В), од. Д, Бк
4	6Д4Бк	8Г2Бк	5Бк5Г, од. Лп, Кл	5Бк3Яв1Г1 (Кл+Д)	8Г1Бк1Яв, од. Д, Кл
5	4Я3Д2Яв1Бк	8Г2Бк, од. Яв	6Г2В2Кл, од. Я	3Я3Г2Яв1В1 (Кл+Бк)	6Яв2Я1Кл1 (Бк, В, Д, Г)

Примітка. Назви фітоценозів наведені в тексті під відповідними номерами. Д — *Quercus robur* L., Я — *Fraxinus excelsior* L., Кл — *Acer platanoides* L., Яв — *Acer pseudoplatanus* L., Бк — *Fagus sylvatica* L., Лп — *Tilia cordata* Mill., Г — *Carpinus betulus* L., В — *Ulmus glabra* Huds.

Таблиця 2

Кількісна характеристика горизонтальної будови різновікових фітоценозів на прикладі *Querceto-Carpinetum aegopodioso-galeobdolosum* і *Fraxineto-Querceto-Carpinetum galeobdolosum-aegopodiosum*

Показник	<i>Querceto-Carpinetum</i>				<i>Fraxineto-Querceto-Carpinetum</i>			
	I ярус	II ярус	III ярус	IV ярус	I ярус	II ярус	III ярус	IV ярус
Площа, м ² :								
ярусу	5000	3000	1490	900	5000	2000	1180	500
біогрупи	—	—	114,8	34,9	—	503,0	117,7	55,0
проекції крон 1 особини,	122,3	76,8	17,0	5,2	179,2	50,0	15,3	5,1
Щільність, шт./га	183	360	2550	17 915	194	195	3042	46 430
Загальна чисельність, шт.	91	108	381	1616	97	39	359	2303

нова, Чистякова, 1980); його підріст характеризується значною тіневитривалістю (Полякова, Евстигнеев, 1982). Ценопопуляції *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus*, а також *Fagus sylvatica* в малопорушених фітоценозах мають нормальний лівосторонній одновіковий віковий спектр, типовий для деревних видів у пралісах (Whittaker, 1974).

Оскільки частина видів (найбільш тіневитривалих) має вікову структуру, подібну до вікової структури деревних видів у пралісах, і лише найбільш вимогливі до світла *Q. robur* і *Fraxinus excelsior* мають неповночленні популяції, спробуємо виявити причини такої неповночленності.

Аналіз ценопопуляцій широколистяних дерев свідчить, що досліджені фітоценози не перебувають у стані діаспоричного субклімаксу і потенціально здатні до безперервної зміни покоління основних видів. Щоб виявити причини відхилення досліджених фітоценозів від стану динамічної рівноваги (характерної для клімаксових пралісів), детально проаналізуємо вертикальну та горизонтальну будову ценозів. По вертикалі дерева незалежно від виду утворюють п'ять добре виражених ярусів. Найнижчий, п'ятий ярус утворюють ювенільні особини практично всіх широколистяних видів, що зростають у

ценозах, у тому числі з *Q. robur*. Деревні рослини цього ярусу не перевищують по висоті трав'яні рослини. Зі складу четвертого ярусу випадає *Q. robur*, решта видів відносно повільно ростуть у висоту (середній приріст — від 7 до 14 см за рік), але розвиваються нормально і досягають іматурного вікового стану. Вік особин одного виду в цьому ярусі може становити від 6 до 17 років. За середнім віком відміни між особинами різних видів незначні. Видовий склад третього ярусу переважно бідніший, ніж четвертого. У третьому ярусі починається диференціація особин як різних видів, так і одного виду за швидкістю росту і розвитку (є іматурні та віргінільні особини). Наприклад, висота особин *F. excelsior* коливається в межах 5—13 м, що можна пояснити різною швидкістю росту особин та їх різним віком. Порівняно з четвертим ярусом значно розширюється діапазон абсолютного віку особин одного виду. В особин *C. betulus* у третьому ярусі він становить 17—49 років. Другий ярус в основному утворюють особини *C. betulus* насінного і вегетативного походження. Абсолютний вік їх становить 40—100 років, переважну більшість складають особини 60-річного віку середнього генеративного вікового стану. Більш старі особини, як правило, насінного походження, досягли старого генеративного віку-

вого стану. В першому ярусі переважає *Q. robur* при значній участі *F. excelsior*, *Fagus sylvatica*, *A. pseudoplatanus*. Особини всіх видів перебувають у генеративному і постгенеративному вікових станах. Їх вік коливається від 80 до 150 років.

При вивченні горизонтальної будови фітоценозів виявилось, що, як правило, в одному місці ценозу перекриваються крони особин, які належать не більш як до трьох ярусів, і в жодному місці ценозу не перекриваються крони особин усіх п'яти ярусів. Розміщення деревних рослин п'ятого ярусу найбільшою мірою відповідає випадковому; якщо біогрупи виявляються, то їх розміщення не має закономірної локалізації. На відміну від особин п'ятого ярусу, особини четвертого і третього ярусів утворюють одно-, дво- і тривидові біогрупи. Такі біогрупи розташовані на освітлених ділянках, які виникають у результаті загибелі особин першого або другого ярусів. Встановлено, що четвертий ярус (іматурні особини) розташований у місцях, де освітленість становить 3% від повної, а третій (віргінільні особини) — близько 6%. У місцях з добре розвинутим першим і другим ярусами освітленість під кронами не перевищує 1%. Біогрупи четвертого і третього ярусів істотно різняться не тільки за висотою, віком, ступенем розвитку окремих особин, а й за площею та щільністю біогруп. У більшості випадків розміри біогруп четвертого ярусу менші, ніж біогруп третього ярусу, а щільність, навпаки, завжди більша (табл. 2). У другому ярусі горизонтальна неоднорідність майже не проявляється. В окремих випадках, коли доросла частина ценопопуляції *C. betulus* складається переважно із старих генеративних особин насінного походження, спостерігається групове розміщення особин другого ярусу. Наявність або відсутність біогруп у другому ярусі, очевидно, мало залежить від сучасного стану першого ярусу, оскільки різний тип розміщення особин другого ярусу існує при однаковій щільності першого ярусу і біогрупи *C. betulus* зустрічаються під кронами всіх видів, що зростають у ньому. В усіх досліджених фітоценозах на картах першого ярусу не виявлено горизонтальної неоднорідності, яка б відповідала характеру мозаїки третього і четвертого ярусів, де ділянки з високою щільністю (біогрупи) відокремлені одна від одної ділянками без іматурного та віргінільного підросту. В угрупованнях зі значною участю *Fraxinus excelsior* і *Fagus sylvatica* в першому ярусі інколи виділяються одновидові біогрупи, але розміри закартованих ділянок не дають можливості виявити закономірності їх розміщення.

З урахуванням того, що третій і четвертий яруси утворилися в період, коли досліджені фітоценози зазнавали найменшого антропогенного впливу, можна вважати, що їх стан відображає направленість природних змін у майбутньому складі полідомінантних широколистяних фітоце-

нозів. Освітленість, очевидно, відіграє в цих процесах провідну роль. Про це свідчить той факт, що особини навіть тіневитривалих видів, які плодоносять під пологом першого ярусу з *Q. robur* і *Fraxinus excelsior*, не доживають до віргінільного вікового стану в біогрупах, невеликих за площею. Звичайно такі рослини в 20—30-річному віці відмирають. Біогрупи більшого розміру зустрічаються лише в краще освітлених місцях. Слід звернути увагу, що різниця між віком особин у біогрупах, що займають велику площу, досягає 30 і більше років, тобто біогрупи віргінільних особин утворюються протягом 30—40 років у результаті поступового відмирання старих особин першого і другого ярусів.

Умови мінерального живлення і зволоженість ґрунту значно менше впливають на ріст і розвиток молодого покоління популяцій широколистяних порід, ніж освітленість. Так, при однаковому рівні освітленості і зниженні щільності біогруп більш як у два рази розміри особин і ступінь їх розвитку істотно не збільшуються, тимчасом як з підвищенням освітленості в два рази (від 3 до 6%) щільність біогруп зменшується на порядок величин унаслідок активізації росту й розвитку рослин.

Таким чином, найбільш ймовірною причиною розриву ланцюга поколінь (неповночленності популяцій) *Q. robur*, *F. excelsior* є порушення режиму освітленості, який залежить від будови ценозу. Остання, у свою чергу, залежить від ритму чергування, відновлення та відмирання в популяціях едифікаторних видів. Штучне затримання старіння (вегетативне омолодження) в ценопопуляціях *C. betulus* обумовлює аномальний розвиток другого ярусу. В результаті відмирання старих особин першого ярусу, не посилене відмиранням особин другого ярусу, не забезпечує збільшення освітленості до рівня, необхідного для нормального розвитку молодого покоління *Q. robur* і *F. excelsior*. Крім того, часткове збільшення освітленості обумовлює кількісну перебудову молодого частини ценопопуляції. Більш тіневитривалі види переважають у складі третього та четвертого ярусів.

Періодична поява проростків і ювенільних особин *Q. robur* та характер горизонтальної будови третього і четвертого ярусів свідчать, що фітоценози, подібні за ценопопуляційною структурою і будовою до вищеописаних, потенціально можуть досягти рівноважного стану. Реалізація такої потенціальної можливості залежатиме від успішності синхронізації відмирання особин першого та другого ярусів.

Аналіз кількісних характеристик біогруп третього і четвертого ярусів дозволяє зробити висновок, що для успішного відновлення ценопопуляції *Q. robur* і *F. excelsior* площа освітлених ділянок повинна бути не менше 500 м². З урахуванням темпу відмирання особин першого ярусу і площі проекцій їх крон такий масштаб горизон-

тальної неоднорідності відповідає одночасному (30—40 років) відмиранню майже десяти особин. Як за площею, так і за чисельністю ці величини на порядок менші, ніж загальноприйнятій у лісівництві масштаб виявлення стиглих насаджень.

Підсумовуючи вищевикладене, можна вважати, що для західної частини Лісостепу УРСР кліматичний (рівноважний) широколистяний фітоценоз — це мозаїка одно-, багатовидових біогруп різного вікового стану, яку об'єднує закономірне чергування відновлення і відмирання в ценопопуляціях едифікаторних видів. Оскільки подібну організацію мають праліси інших регіонів лісостепової і лісової зон (Турков, 1976; Whittaker, Lewin, 1977; Faliński, 1979; Runkle, 1981; Hibbs, 1982), вона відбиває загальні закономірності існування різновікових лісових угруповань. Сучасний стан досліджених нами фітоценозів показує, яку важливу роль у підтриманні стабільності ценозу відіграє його вертикальна та горизонтальна будова. Навіть незначні зміни просторової структури ценозу можуть викликати значні зрушення в його динаміці, а тому для лісових угруповань підтримання природної структури ценозів у багатьох випадках може бути більш ефективним заходом, ніж пасивне запобігання антропогенно порушених територій.

Summary

The population structure as well as vertical and horizontal structure of polydominant broad-leaved phytocenoses of the western part of the Forest-Steppe zone of the Ukrainian SSR are considered. The present-day forest canopy structure is discussed for its significance in cycles of changes in cenosis edificators generations. The age structure of cenopopulations and space structure of the cenosis is found to be interdependent. A qualitative model of climax (equilibrium) broad-leaved phytocenosis is constructed.

Алексеев В. А. К методике измерения освещенности под пологом леса // Физиол. раст.— 1969.— 10, вып. 2.— С. 244—247.

Вальтер Г. Растительность земного шара.— М.: Прогресс, 1968.— Ч. 1.— 551 с.

Генцирук С. А. Леса Украины.— М.: Лес. пром-сть, 1975.— 280 с.

Динамика ценопопуляций.— М.: Наука, 1985.— 206 с.

Заугольнова Л. Б. Онтогенез и возрастные спектры популяций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1969.— 21 с.

Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии.— М.: Наука, 1985.— 136 с.

Погребняк П. С. Основы лесной типологии.— 2-е изд.— К.: Ин-т лесоводства АН УССР, 1954.— 260 с.

Полевая геоботаника.— Л.: Наука, 1976.— Т. 5.— 320 с.

Полякова Т. И., Евстигнеев О. И. Особенности развития и судьба подроста в дубово-грабовых лесах УССР // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений.— М., 1982.— С. 163—166.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3.— 1950а.— Вып. 6.— С. 7—204.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники.— 1950б.— Вып. 1.— С. 465—483.

Работнов Т. А. Фитоценология.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978.— 383 с.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов.— М.: Наука, 1981.— 230 с.

Смирнова О. В., Чистякова А. А. Анализ фитоценологических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР // Журн. общ. биол.— 1980.— 41, № 3.— С. 350—362.

Турков В. Г. Пространственно-временная структура ценопопуляций эдификатора климаксовых пихтово-слесов Среднего Урала // Структура и динамика растительного покрова.— М.: Наука, 1976.— 161 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы.— М.: Прогресс, 1980.— 327 с.

Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.— 1960.— 64, вып. 3.— С. 77—92.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки.— 1975.— № 2.— С. 7—34.

Ценопопуляции растений.— М.: Наука, 1976.— 215 с.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.— 1979.— 84, вып. 1.— С. 85—98.

Bormann F. H., Likens G. E. Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on Hubbard Brook ecosystem study.— New York: Springer, 1979.— 253 p.

Forest succession: concepts and application.— New York: Springer, 1981.— 517 p.

Gatzuk L. E. et al. Age states of plant various growth forms: a review / Gatzuk L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. I., Zhukova L. A. // J. Ecol.— 1980.— 68, N 3.— P. 675—696.

Faliński J. B. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope // Vegetatio.— 1979.— 38, N 3.— P. 175—183.

Hibbs D. E. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest // Can. J. Forest Res.— 1982.— 12, N 3.— P. 75—89.

Runkle J. R. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern US // Ecology.— 1981.— 62.— P. 1041—1051.

Whittaker R. H. Climax concepts and recognition // Handbook of vegetation science. P. 8. Vegetation dynamic.— 1974.— Hague.— P. 139—154.

Whittaker R. H., Lewin A. S. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol.— 1977.— 12, N 2.— P. 117—139.

Моск. держ. пед. ин-т
им. В. И. Ленина

Надійшла
09.06.86