
ЛІСОВА БІОГЕОЦЕНОЛОГІЯ

УДК 581.524.3

Т. В. Парпан

МЕХАНІЗМИ І ТЕОРІЇ ЛІСОВИХ СУКЦЕСІЙ ТА ЇХ ВИКОРИСТАННЯ ДЛЯ ПОБУДОВИ МАТЕМАТИЧНО-ЕКОЛОГІЧНИХ МОДЕЛЕЙ

Український науково-дослідний інститут гірського лісівництва ім. П. С. Пастернака

Розглядаються основні механізми сукцесій з позицій лісової екології. Проаналізовано основні теорії сукцесій як основа для розробки кількісних сукцесійних математично-екологічних моделей.

Ключові слова: механізми сукцесій, теорії сукцесій, динамічні екологічні комп'ютерні моделі.

Т. В. Парпан

Украинский научно-исследовательский институт горного лесоводства им. П. С. Пастернака

МЕХАНИЗМЫ И ТЕОРИИ ЛЕСНЫХ СУКЦЕССИЙ, ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ МАТЕМАТИЧЕСКИ-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Рассматриваются основные механизмы сукцессий с позиций лесной экологии. Проанализированы основные теории сукцессий как основание для разработки количественных сукцессионных математически-экологических моделей.

Ключевые слова: механизмы сукцессий, теории сукцессий, динамические экологические компьютерные модели.

T. V. Parpan

Ukrainian Research Institute for Mountain Forestry after P. S. Pasternak

MECHANISMS AND THEORY OF FOREST SUCCESSION, THEIR USE FOR THE CONSTRUCTION OF MATHEMATICAL-ECOLOGICAL MODELS

The main mechanisms of succession from the viewpoint of forest ecology are considered. The basic theory of succession as a basis for development of quantitative mathematical and ecological succession models are analyzed.

Keywords: mechanisms of succession, succession theory, dynamic environmental computer models.

Теорію сукцесій спочатку розробляли лісові геоботаніки, а потім почали широко використовувати й екологи. Одним з перших був Ф. Клементс (Clements, 1916), а в подальшому типи, механізми та теорії сукцесій лісових екосистем висвітлені в багатьох наукових працях (Clements, 1916, 1936; Cleason, 1927; Tansley, 1939; Watt, 1947; Whittaker, 1953; Сукачев, 1964; Finegan, 1984; Remmert, 1991; Horn, 1975; Connel, 1977; Shugart, 1984, 1998; Kimmings, 1987, 1997; Заугольнова, 1988; Бигон, 1989; Разумовський, 1999; Kozak, 1999; Климишин, 2008; Парпан, 2009; Седых, 2009 та ін).

© Парпан Т. В., 2012

Одними з центральних сукцесійних теорій є моноклімаксна і поліклімаксна, теорія «трьох напрямків» та «індивідуалістична» Gleason-a. Кожна з них розглядається у даній роботі окремо.

Сукцесійні процеси відбуваються повсюдно та з різною швидкістю і є надзвичайно мінливими, оскільки залежать від багатьох факторів, таких як кліматичні чинники, тривалість життя організмів та ін.

У наземних екосистемах розрізняють первинні (за відсутності на початковій стадії ґрунтового профілю) і вторинні (за наявності ґрунтового профілю) сукцесії. Опис первинної сукцесії та її циклічний клімакс схематично описаний Маттером (рис. 1). Він показує, що усі сукцесії, які починаються не з нульової точки (регресії, ретрогресії), можуть характеризуватись як вторинні (Matter, 2002).

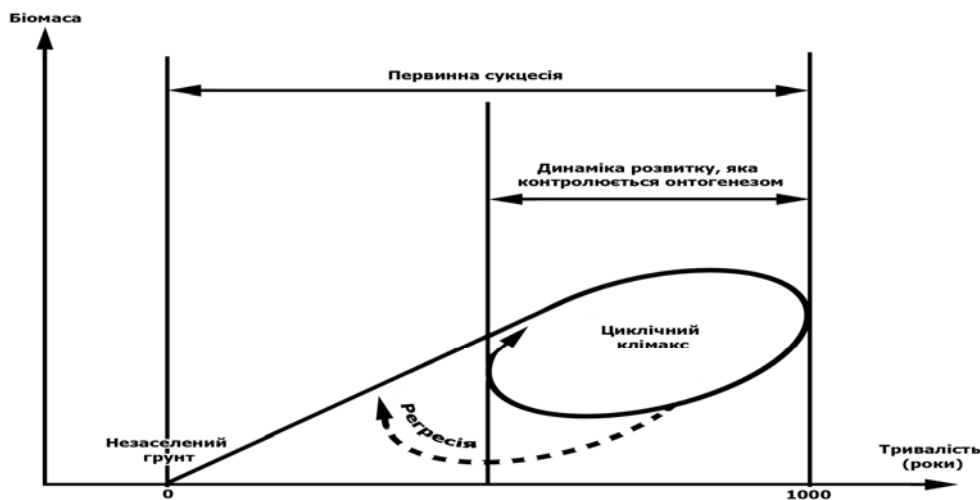


Рис. 1. Схематичний опис первинної сукцесії та її циклічного клімаксу

Поняття сукцесії з позицій екосистеми лісу трактується, як «спрямована у часі зміна видового складу рослинності та його вигляду за умови фактично константного клімату» (Finegan, 1984). За класифікацією В.М. Сукачова (1964) локальні (зворотні і незворотні) катастрофічні сукцесії біогеоценозів включають антропогенні, зоогенні, пірогенні та вітровальні, а також сукцесії, що викликані селевими потоками, зсувами, раптовими розмивами і т.п. Серед локально-катастрофічних сукцесій найбільш масштабними в Українських Карпатах є ті, що викликані вітровалами.

В роботі Бугмана «Екологія гірських лісів Швейцарії» (2006) наведено 4 основні механізми сукцесій (рис. 2):

- **заселення**, за якого самосів та сіянці колонізують певне середовище, «влаштовуються» та виживають у ньому, у протилежному випадку, вони не були б часткою динаміки сукцесії. До цього комплексу належать формування елементів поширення та їх фіксації до конкретних біотопів;
- **зміна екологічних характеристик біотопу**, які призводять до того, що абіотичні умови стають не сприятливими для існуючих видів та можуть толеруватись іншими видами, що сприяє їх успішному заселенню;

• **алелопатія та самотоксикація** пояснюється синтезуванням та виділенням багатьма організмами органічних речовин, функціонування та вплив яких є не завжди зрозумілим. Явище алелопатії важко перевірити експериментально, тому його значення є дискусійним. При самотоксикації організми виділяють речовини, що приводять до самоотруєння; цей процес відбувається здебільшого при старінні організмів, у яких автоматично настає біологічна смертність;

• **конкуренція**, а точніше конкурентна здатність, за якої вирішальну роль відіграють аутоекологічні вимоги видів (тіневитривалість і т.д.); а також реакція на кліматичні чинники (сухість), наявність поживних речовин і т.д. При цьому враховується г-/К-стратегія або стратегія життєвих циклів за Grim-ом (Grime, 1979). Зовсім мало деревних видів можна однозначно віднести до однієї чи іншої категорії через їх континуальні властивості.



Рис. 2. Схема основних механізмів сукцесії (за Kimmins, 2004)

Як уже вказувалось термін «сукцесія» введено Ф. Клементсом для позначення змінюючих один одного в часі угруповань, що утворюють сукцесійний ряд (серії), за яких кожна попередня стадія (серійне угруповання) формує умови для розвитку наступного. За умови відсутності «порушень», що спричиняють нову сукцесію, сукцесійний ряд завершується відносно стійким угрупованням, що є доволі збалансованим за даних факторів середовища. Таку кінцеву стадію Ф. Клементс назвав клімаксовою і на його думку вона визначається кліматичним клімаксом. Основною ознакою клімаксу в моноклімаксовій теорії сукцесій, що формалізована Клементсом є відсутність у ньому внутрішніх причин для будь-яких змін. Основними її постулатами є направлений, лінійний розвиток екосистем через серію стадій (Clements, 1916, 1936). Кінцева стадія при цьому самостійно підтримує своє існування (наприклад, високогірний карпатський ялиновий ліс, після його відмирання формує аналогічне ялинове угруповання). Особливою попередньою умовою виникнення клімаксу повинен бути константний клімат впродовж тривалого періоду, за якого природні умови поширення угруповань цілковито зайняті кліматичним клімаксом. Моноклімаксова теорія є базою для класичної фітоценології і її пов'язують з припущенням, що екосистема поводить себе як суперорганізм (Braun-Blanquet, 1964). На думку Браун-Бланке кожен вид по-різному реагує на зміни еколо-

гічних факторів, а клімаксовий біогеоценоз не поводить себе як окремий організм і не є необхідною складовою моноклімаксової теорії.

Ще один цікавий аспект. Існує дві принципово різні парадигми стосовно запроваджених Клементсом термінів: континуалізм і структуралізм. Прибічники структуралізму розвивають теорію Клементса, а прихильники континуалізму відкидають реальність угруповань і сукцесій, вважаючи їх стохастичними явищами й процесами (поліклімакс, клімакс-континуум). В останньому випадку екосистемні процеси спрощують до взаємодії видів, що зустрілися випадковим чином, та абіотичного середовища. Необхідно відмітити, що парадигма континуалізму була вперше сформульована радянським геоботаніком Л. Г. Раменським і, незалежно від нього, американським геоботаніком Г. Глізоном (Раменський, 1924; Gleason, 1927).

Стосовно основного положення поліклімаксової теорії, розробленої англійським біологом А. Тенслі є те, що у нього є відмова від ідеї конвергенції, тобто визнання, що формування клімаксових угруповань обумовлені не лише кліматом, а й такими чинниками як: едафічні чи біотичні, або пірогенний клімакс (Tansley, 1935).

Теорія «трьох напрямків» висунута австралійськими екологами (Connell, 1977). Основною тезою цієї теорії є те, що сукцесійні серії з'являються не тільки через фактор сприяння для їх почергового виникнення (фасилітацію), а через зміни, що викликані одним з трьох феноменів: фасилітацією (як у полі- та моноклімаксовій теорії), сповільнення перебігу процесів (інгібіцією) та толерування видами біотичних та абіотичних факторів.

Погоджуючись з професором Бугманом (2006), на нашу думку, попередні три теорії заслуговують на низку критичних зауважень. По-перше, у моно- та поліклімаксовій теорії надмірна увага приділяється сприянню зміни сукцесійних рядів (фасилітації), при чому інгібіція та толерування є не менш важливими чинниками. По-друге, Connell та Slatyer (1977) занадто категоричні щодо інтерпретації 1:1 (один сукцесійний ряд та одна причина його зміни: фасилітація/ толерування/ інгібіція). По-третє, усі три теорії недостатньо враховують очевидні механізми та причинні зв'язки і мають швидше описовий, ніж пояснювальний характер. По-четверте, відсутніми є дані щодо просторового масштабу сукцесії: де саме вона відбувається? Крім того, основна увага звертається на угруповання, що викликає сумніви, оскільки лісові біогеоценози з палеоекологічної точки зору є відносно недовговічними. Адже ж змінюються не окремі угруповання, а в першу чергу окремі види: т.з. «індивідуальна поведінка рослинності». Автори вищезгаданих теорій вважають, що «рання» стадія сукцесій може наступити тільки після екзогенних порушень, а за умови їх відсутності клімаксове угруповання відновлюватиметься нескінченно, що схематично показано на рисунку 3.

На верхньому рисунку показана лінійно-направлена сукцесія, де починаючи з першої стадії А проходять В та С аж до останньої стадії D, яка здатна себе замінювати. Повернення до попередньої стадії А можливе лише за умови екзогенного порушення (стрілки угорі). На нижньому ри-

сунку наводиться зразок циклічної сукцесії. Як і в попередньому випадку можливим є аналогічне проходження сукцесійного ряду, однак повернення до будь-якої попередньої стадії є можливим внаслідок будь-якого роду порушень. Такі відхилення можуть спричинятись ендогенними явищами (наприклад, морталітет великого дерева, що сприяє появі піонерної рослинності) або екзогенними (вітровал і т.п.), в залежності від типу порушень яких можлива поява будь-якої іншої сукцесійної стадії.

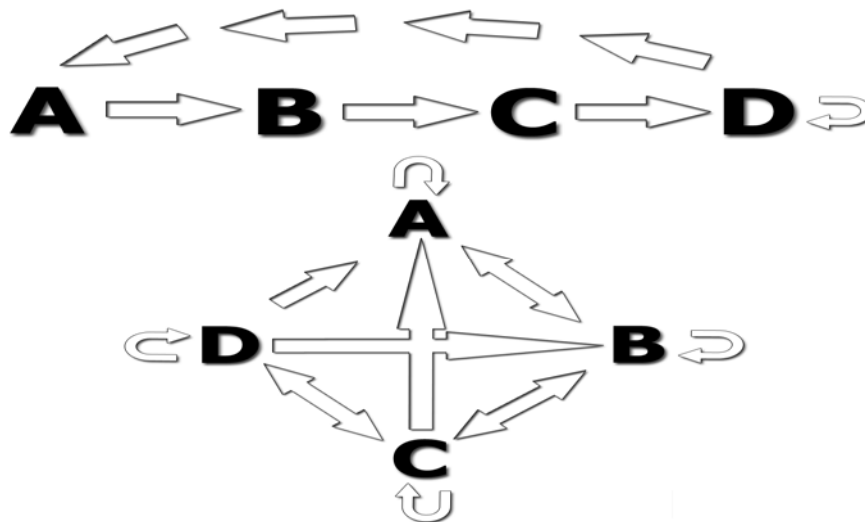


Рис. 3. Схема лінійної (наверху) та циклічної (внизу) сукцесії

У багатьох випадках за відсутності впливу на екосистему великомасштабних та синхронізованих подій, стає зрозумілим та очевидним факт, що жоден біогеоценоз не буде домінувати на великій площі (як передбачалось вищерозглянутими теоріями), а будуть наявними тільки невеликі за площею лісові парцели на різних сукцесійних стадіях, які чергуватимуться більш-менш регулярними циклами. З точки зору циклічної сукцесії використання поняття «клімаксове угруповання» має зміст тоді, коли його застосовування взагалі є бажаним, коли воно залежить від просторово-часових величин та об'єктів, які досліджуються (наприклад, чистий чи змішаний високогірний ялиновий біогеоценоз), а «механістичні» сукцесійні теорії повинні бути більш зрозумілими стосовно просторових критеріїв та більш адаптованими до окремих видів та їх біоекологічних особливостей, що викладено в праці «стратегії життєвих циклів та процесів у рослин» (Grime, 1979).

За «індивідуалістичною» теорією Gleason-а та Watta-а концепція циклічної сукцесії пояснюється як процес почергової зміни видів (Gleason, 1927, 1939; Watt, 1947). Ця теорія сприяла розробці кількісних математично-екологічних моделей, які мають важливе значення у дослідженнях лісових екосистем (Shugart, 1984, 1988). Важливими елементами цієї теорії є акцент на ролі індивідумів і видів та їх екологічних особливостей; значимість популяційної динаміки, конкуренції та толерантності (не виклю-

чаючи фасилітацію та інгібіцію); допустима випадкова динаміка замість лінійно-направленого процесу розвитку та можлива циклічність на різних просторових рівнях та часових етапах.

Тому двома найважливішими аспектами концепції Gleason-a є допустимість множинних сукцесійних варіантів та інтеграція «порушень» як внутрішньої складової сукцесії, з чого випливає сумнівність поняття «порушення». Виникає запитання, як розуміти поняття клімакс?

Гіпотеза мінливості сталої мозаїки, висунута Borgmann-ом та Likens-ом твердить, що рівновага, як атрибут клімаксу, можлива тільки на великих площах; і такі площі повинні бути набагато більшими за площі системних порушень (Borgmann, 1979). Тому лісовий біогеоценоз представляє собою часово-просторову мозаїку з невеликих ділянок, що регулярно з'являються та зникають (відновлення, природний відпад, розкладання і т.д.).

У зарубіжній науковій літературі використовуються вирази, що є практично синонімами невеликих лісових ділянок – «patch dynamics», або просвітів – «gap dynamics» (Picket, 1985). У Західній Європі були розроблені варіанти теорії Gleason-a під назвою «гіпотеза мозаїчних циклів» (Remmert, 1991). Уяву про загальний огляд вищеописаних сукцесійних теорій дають наведені дані у таблиці.

В даній роботі узагальнено емпірико-теоретичні напрацювання з досліджень лісових сукцесій та проведено інтерпретацію критичних зауважень до них, а також, на основі знань про тенденції динаміки природних букових лісів Українських Карпат («пралісів») запропоновано більш широке застосування математично-екологічних моделей для досліджень сукцесійних процесів у лісових біогеоценозах.

Загальний огляд сукцесійних теорій

	Рівень спостереження	Порушення	Механізми	Кінцева стадія
Моноклімакс (Clements)	Рослинні угруповання	Екзогенні	Сприяння	Кліматичний клімакс
Поліклімакс (Tansley)	- « -	- « -	- « -	Кліматичний або едафічний або біотичний або пірогенний клімакс
Теорія «трьох напрямків» (Connell і Slatyer)	- « -	- « -	Сприяння або гальмування або толерування	- « -
Теорія мозаїк (gap dynamics = patch dynamics) (Gleason)	Індивідууми (види)	Ендогенні	Різноманітні	«Мінливість сталої мозаїки», тобто мозаїки в динамічній рівновазі (розглядається для великих лісових площ)

Виходячи з ідеї циклічності геліо- та геофізичних процесів, можна постулювати закономірну циклічність клімату і локальних екологічних

катастроф (Санников, 1991). Їх наслідком є «імпульсний», «хвильовий» характер процесів розпаду, відновлення, росту та динаміки природних біосистем. Ця концепція відповідає прийнятій нами в якості робочої гіпотези «геп-парадигми» (Bormann, 1979), згідно з якою відновлення і формування лісових фітоценозів пов'язані з «вікнами» розпаду деревостану («canopy gaps»).

Мозаїчний розпад деревостану, який циклічно повторюється, призводить до утворення «вікон» в букових і хвойних гірських лісах. Цей процес є не випадковим, а стохастично детермінованим і обумовлений «накладанням» ритму стихійних катастроф на стадії онтогенезу дерев (Парпан, 2009). Екологічні особливості «вікон» розпаду у деревостані полягають у тому, що у прогалинах намету крон та кореневих систем, що виникають внаслідок вивалу дерев утворюється оптимальне середовище для природного відновлення. У «вікнах» модального розміру (діаметром 25–30 і площею 500–700 м²) різко зростає рівень ФАР (з 3–4 % до 10–15 %), забезпеченість теплом та дощовими опадами (Slavik, 1957; Парпан, 2009) і зменшується коренева конкуренція довколишнього деревостану пропорційно продуктивності загинувших дерев (Санникова, 1992). «Мінералізована» поверхня ґрунту вітровальних «вивалів» представляє собою сприятливий субстрат для проростання насіння, особливо бука (Korpel, 1982; Скворцова, 1983; Парпан, 1994).

На достатньо великій і репрезентативній площі виявлення структури ценопопуляції бука (не менше 3–5 га) ще раніше в природньому абсолютно різновіковому клімаксовому деревостані була описана її локусно-хорологічна структура (Чистякова, 1991). На її основі нами була розроблена гіпотетична модель багатовікової динаміки її поколінь, яка може бути представлена наступним чином. Екзогенні катастрофи, що циклічно повторюються (вітровали, буреломи і т.д.) проходять локально і у різний період у тих чи інших локусах ценопопуляції букового лісу. Місце, час та площа відпаду дерев визначаються, головним чином, періодом досягнення ними синильної (патологічно розвинутої) стадії онтогенезу. В результаті інтеграції відновлювальних процесів відтворюється і безперервно зберігається імпульсно динамічна мозаїчна в плані та асинхронна у часі структура різновікових хороценолементів (Парпан, 2009). Саме на основі знань таких процесів та механізмів розвитку природних лісів вже більше 20 років тому розроблені імітаційні сукцесійні геп-моделі з екологічними складовими. На сьогодні сукцесійні моделі реально враховують конкурентні відносини між видами і зосереджені на основних механізмах сукцесії – «толерантності» та «сприяння»; даних щодо алелопатії/автотоксикації є зовсім небагато (Bugmann, 2006). Ці моделі охоплюють безпосередньо головні процеси, які відбуваються під час розвитку деревостанів, а також вплив різних факторів середовища (температури, опадів) і господарських заходів на ці процеси. Цей клас моделей відноситься до класу «динамічних лісоекологічних моделей». Їх основною концепцією є імітація росту окремого дерева за діаметром та висотою, яка базується на рівнянні максимально можливого росту, що лімітується численними біотичним та абіотичними факторами (температурою, вологістю ґрунту, конкурен-

цією). Основним пунктом у роботі цих моделей є те, що лише при отриманні імітаційних результатів з невеликих ділянок («гепів») формуватиметься таке відображення реальності, що пропонує розвиток клімаксового угруповання.

Прикладом таких моделей є модель FORKOME (Козак, 2006), яка була нами неодноразово верифікована на основі даних з різних фізіографічних умов Карпат та на різних за розмірами лісових прогалинах (Козак, 2003; Парпан, 2006, 2007). Особливо актуальне застосування моделі полягає в прогнозі зміни біомаси і чисельності дерев на прикладі букових, ялицевих і ялинових лісів у контрольних умовах та в умовах можливих кліматичних змін; сценаріях з вирубуванням та характеристиці способів відновлення на місці вирубаних насаджень, а також змін таксаційних виділів і лісових масивів. Отримані прогностичні результати рекомендовані в розробку відповідних лісоекологічних нормативів для лісівничої практики – в першу чергу різних способів і видів рубок головного користування (групово-вибіркових і групово-поступових, що втілені в Правилах рубок головного користування Українських Карпат (Правила рубок..., 2008).

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Бигон М.** Экология / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таузенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
- Заугольнова Л. Б.** Динамика ценопопуляций / Л. Б. Заугольнова. – М. : Наука, 1988. – С. 102-130.
- Климишин О. С.** Сукцесійна трансформація високогірних біогеоценозів Українських Карпат / О. С. Климишин : Автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук : спец. 03.00.16 «Екологія». – Д., 2008. – 44 с.
- Козак І. І.** Екологічна лісова комп'ютерна модель FORKOME / І. І. Козак, В. І. Парпан. – Івано-Франківськ : ВДВ ЦІТ, 2006. – 206 с.
- Козак І. І.** Комп'ютерна імітація динаміки природного букового лісу в басейні р. Боберка в Українських Бескидах / І. Козак, В. Меншуткін, В. Парпан та ін. // Міжнародна конференція в Мукачеві, Закарпаття. – Бірменсдорф-Рахів, 2003. – С. 85.
- Парпан В. І.** Структура, динаміка, екологічні основи раціонального використання букових лісів Карпатського регіону України / В. І. Парпан : Дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук : спец. 03.00.16 «Екологія». – Д., 1994. – 411 с.
- Парпан В. І.** Гипотеза импульсной динамики девственных буковых лесов Украинских Карпат / В. И. Парпан, С. Н. Санников, Т. В. Парпан // Материалы Всероссийской научной конференции. – Екатеринбург : УрО РАН, 2009. – С. 120-125.
- Парпан Т. В.** Екологічне моделювання динаміки у різновікових ялицево-букових деревостанах Українських Карпат / Т. В. Парпан // Екологія та ноосферологія. – 2006. – Т. 17, № 3-4. – С. 47-52.
- Парпан Т. В.** Оцінка змін та напрямки сукцесій у вторинних ялиниках буково-ялицево-ялинових лісів Закарпаття / Т. В. Парпан // Екологія та ноосферологія. – 2007. – Т. 18, № 3-4. – С. 26-35.
- Правила рубок головного користування в гірських лісах України** (електронний ресурс) / Режим доступу до док.: <http://zakon.nau.ua/doc/?uid=1149.923.1>
- Разумовский С. М.** Избранные труды / С. М. Разумовский // Сборник научных статей. – М. : КМК Scientific Press, 1999.
- Раменский Л. Г.** Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения / Л. Г. Раменский // Вестник опытного дела Средне-Чернозёмной области. – Воронеж : Областная редакция издательского комитета Народного комиссариата земледелия, 1924. – С. 37-73.
- Санников С. Н.** Импульсная стабильность и микроэволюция популяций / С. Н. Санников // Экология популяций. – М. : Наука, 1991. – С. 128-142.
- Санникова Н. С.** Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений / Н. С. Санникова // Екатеринбург : УрО РАН, 1992. – 65 с.
- Седых В. Н.** Учение Б. П. Колесникова о лесообразовательном процессе / В. Н. Седых // Материалы Всероссийской научной конференции. – Екатеринбург : УрО РАН, 2009. – С. 20-23.

- Скворцова Е. Б.** Экологическая роль ветровалов / Е. Б. Скворцова, Н. Г. Уланова, В. Ф. Балевиц // М. : Лесн. пром-сть, 1983. – 187 с.
- Сукачев В. Н.** Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» / В. Н. Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. – М. : Наука, 1964. – С. 5-49.
- Сукачев В. Н.** Основы лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев. – М. : Наука, 1964. – 574 с.
- Чистякова А. А.** Популяционная структура буковых лесов Карпат и возможности ее оптимизации / А. А. Чистякова, В. И. Парпан // Экология популяций. – М. : Наука, 1991. – С. 198-231.
- Borman F. H., Likens G. E.** Pattern and Process in a Forested Ecosystem. New York, Springer-Verlag, 1979, 253 S.
- Braun-Blanquet, J.** Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. 3., neubearb. Und wesentlich vermehrte Auflage. Wien, Springer-Verlag, 1964. – 865 S.
- Bugmann H.** «Gebirgswaldökologie». Departament Umweltwissenschaften, ETH Zürich. Kurs Nr. 801-0908-00, 2006, 2G.
- Clements F. E.** Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Washington, DC: Carnegie Institute. Washington Publ. No 242, 1916. – 512 S.
- Clements F. E.** Nature and structure of the climax. J. Ecol. 24: 252-284, 1936.
- Gleason H.** The individualistic Concept of the Plant Association // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1926. 53: 7-26.
- Cleason H.** Further views on the succession-concept. Ecology, Vol. 8, No. 3, July 1927, pp. 299-326.
- Connell J. H., Slatyer, R.O.** Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization, American Naturalist, 111, 1977. – P. 1119-1144.
- Finegan B.** Forest succession. Nature 312 (5990), 1984. – P. 109-114.
- Grime J. P.** Plant strategies and vegetational processes. New York, John Wiley, 1979. – 222 S.
- Horn H. S.** Markovian processes of forest succession. In: Ecology and Evolution of Communities, M.L. Cody and J.M. Diamond eds., Belknap, Cambridge, Massachusetts, 1975. – Pp. 196-213.
- Kimmins J. P.** Forerst Ecology: A Foundation for Sustainable. Publisher: prentice Hall, 1997. – 596 pp.
- Kimmins J. P.** Forerst Ecology. Mc. Millan Publ. Company, New York. Collier Mc. Millan Publ., London, 1987. – 531 pp.
- Kimmins J. P.** Forest Ecology: a foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry, 3rd Edition Prentice Hall, NJ, USA, 2004.
- Korpel S.** Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgrat: Fischer Verl., P. Haupt., 1993. 310 S.
- Kozak I., Menshutkin V.** Computer simulation of forests Ecosystem Dynamics // Biology Bulletin, 26, 6, 1999. – P. 586-592.
- Matter J.-F., Schütz J.-P.** Ecologie forestière, 3 ème semestre – Documents de cours. Chaire de sylviculture, EPF Zurich, 2002.
- Picket S.T., White P.S.** The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. New York, Academic Press., 1985. – 472 S.
- Remmert H.** The mosaic-cycle concept of ecosystems. Berlin a.o., Ecological Studies, Springer Verlag. 1991. – 168 S.
- Shugart H.** A Theory of forest dynamics: the ecological implications of forest successions models. New York, Springer, 1984. – 278 S.
- Shugart H.** Terrestrial ecosystems in changing environments. Cambridge University Press. 1998. – 537 S.
- Slavik B., Slavikova J., Enik J.** Ecologie kotlikove obnovi smiseneho lesa // Rozpr. CSAV, Pr.1957. Roc. 67. S. 2-257.
- Tansley A.** The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16: 1935. – 284-307 pp.
- Watt A.** Pattern and Process in the Plant Community. The Journal of Ecology, Vol. 35, No. 1/2., 1947. – 1-22 pp.
- Whittaker R.H.** A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern, Ecological Monographs, 23, 1953. – 41-78 pp.

Рекомендує до друку
Й. В. Царик

Надійшла до редколегії 20.02.12