

УДК 581.524.44

© 1990

В. С. Ипатов

**ОТРАЖЕНИЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
В СИНТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЕДИНИЦАХ**

V. S. I P A T O V. THE EXPRESSION OF VEGETATIONAL COVER DYNAMICS IN SYNTAXONOMIC UNITS

Рассмотрены автогенные сукцессии, построена система динамических рядов, объединенных экотопическим климаксом. На этой основе организована система иерархических классификационных единиц.

Идея выделения «динамических» классификационных единиц, построения динамических классификаций не нова. Изменение во времени растительного покрова отмечали и описывали геоботаники с самого начала становления этой науки. По мере осознания закономерностей в этих процессах или в силу требований практики исследований эта идея реализовывалась в той или иной форме. В качестве примера сошлюсь лишь на некоторых авторов. По-видимому, одним из первых попытался принять во внимание динамику растительного покрова при классификации G. Cowles (1901, по Александровой, 1969). Обоснованное им понятие климакса реализовал в своей системе классификации F. Clements (1916). С. Я. Соколов (1929) предложил объединять типы леса, сменяющие друг друга в результате смены пород, в динамические ряды, которые можно рассматривать как классификационные единицы. Б. П. Колесников (1956), развивая идеи С. Я. Соколова и Б. А. Ивашкевича (1933) о динамике лесов, обосновал понятие типа леса как динамической единицы, включающей в себя разные стадии развития леса, объединенные коренным сообществом. А. Х. Каяндер, понимая тип леса в меньшем объеме, обращал внимание, что «одно и то же насаждение во время своего индивидуального развития может представлять совершенно различные сообщества» (1933 : 26), т. е. тип леса включает в себя динамику. Позднее В. Н. Сукачев (1957) предложил включать в один тип леса разные ассоциации, представляющие собой разные возрастные стадии развития сообщества. Такой подход к типу леса был обсужден В. С. Ипатовым (1962). На необходимость объединять сообщества в ряды трансформации указывал В. Б. Сочава (1962, 1968). Такая необходимость возникает и в известной мере реализуется при картографировании растительности (Грибова, Исаченко, 1972). Таким образом, вполне осознана необходимость и целесообразность выделения классификационных единиц, отражающих динамику растительных сообществ. Практически же в классификационных единицах, как правило, этот принцип не используется (за исключением типа леса в школе Колесникова).

Непременным этапом любого геоботанического исследования является упорядочение описаний участков растительного покрова, выражающееся в объединении описаний в первичные синтаксоны. Такими единицами обычно является ассоциация или, при изучении лесов, тип насаждения, тип леса. Объем ассоциации у разных авторов часто неодинаков, и нередко различие объемов очень велико. При сходном материале число ассоциаций иногда может

различаться на порядок. Например, В. И. Василевич (1983б) описания ельников Псковской и Ленинградской областей объединил в 4 ассоциации, а А. А. Ниценко (1960) в Ленинградской обл. выделил 34 ассоциации ельников.

При всем разнообразии подходов в основу объединения описаний в ассоциацию кладется общий принцип: сходство описаний по составу доминант, экологических групп видов, групп сопряженных видов, сходство строения. Набор признаков у разных авторов варьирует. Объем ассоциации определяется набором признаков, по которым устанавливается сходство, и принятыми их пороговыми значениями. Несомненно, играет роль и размер описываемых пробных площадей — чем они меньше, тем более разнообразным оказывается классифицируемый массив описаний, что может привести к большому числу ассоциаций.

Очевидно, что ассоциации и малого, и большого объемов могут быть использованы для объективной характеристики растительного покрова. Насколько же удовлетворительно они исполняют свою роль, зависит от требуемого уровня обобщения и цели, с которой проводится анализ материала. Конечно, коллективное пользование одной и той же единицей при формировании ее в разных объемах вызывает неудобство при сопоставлении материалов разных авторов, но это неудобство иногда преодолимо. При большом числе ассоциаций малого объема часто в качестве основной единицы принимают группу ассоциаций — эквивалент ассоциации большого объема. В сущности так поступал и Ниценко в своих классификационных построениях, в том числе и в упомянутой выше работе.

Мне представляется, что главный недостаток ассоциации как основной единицы — ее статичность. Геоботаник классифицирует описания участков растительного покрова, представляющие их «моментальные снимки». Описания же делаются в разное время вегетационного периода, в разные годы. Общеизвестно, что растительность одного и того же участка может существенно различаться в зависимости от сезонного ее развития, от погодных условий разных лет. Разногодичные флуктуации носят циклический характер, так что описания, сделанные в одном и том же месте, могут быть и разными, и сходными. При нарушениях растительного покрова и последующей демутации в разных стадиях ее растительность также существенно различается. Различия, о которых я здесь говорю, как правило, столь велики, что описания разных временных состояний часто должны быть отнесены к разным ассоциациям. Разумеется, при большом объеме ассоциации, особенно если она выделена по флористическим критериям (видовой состав более стабилен, чем обилие видов), в одной ассоциации могут оказаться разные временные состояния одинаковых сообществ. Это же может наблюдаться и в единицах более высокого ранга. Например, в одну формацию включаются все сосняки. Тем не менее динамика растительного покрова и в этих случаях не отражается в классификационных единицах, так как сюда оказываются включенными растительные сообщества, развивающиеся в разных местообитаниях и имеющие иную динамику.

Таким образом, ни основная единица — ассоциация, ни единицы более высокого ранга не включают в себя указаний на прошлое и будущее характеризующих участков растительного покрова, не отражают динамики, не имеют в этом отношении прогностической ценности. Конечно, ассоциации малого объема, не охватывающие разные фазы развития сообществ, могут быть использованы как элементарные единицы в динамических построениях. Тип леса, по Колесникову, объединяющий все временные состояния лесного сообщества в сходных местообитаниях, — несомненно единица динамическая. Он включает в себя типы насаждений (эквиваленты ассоциаций), объединяющие сходные сообщества с одним и тем же эдификатором. Динамика же типа насаждения не раскрывается. В частности, ряды восстановления при нарушениях и разногодичные флуктуации в нем не находят своего отражения.

Далее я попытаюсь подойти к классификационным единицам, отражающим автогенез растительного покрова как результат эндоэкогенетических процессов. При этом мной принято во внимание, что автогенез в «чистом» виде даже при стабильном экотопе не происходит. Он реализуется через флуктуации как экзогенные (по причине варьирования погоды в разные годы), так и биотические, связанные с ритмом развития растений, жизненными циклами растений.

В геоботанике накоплен обширный материал, свидетельствующий о том, что при относительно неизменном экотопе¹ в сходных условиях в конечном счете формируется сходная растительность. Этот факт нашел свое отражение в понятиях коренного типа леса, коренной ассоциации как наиболее полно соответствующих условиям местообитания и «завершающих» развитие после нарушений, а в общем виде — в понятии климакса, обоснованном Cowles и развитым Clements. Многое в учении последнего оказалось отвергнутым, но, главное, представление о климаксе как результате последовательных изменений растительности под влиянием самой растительности признается, видимо, большинством геоботаников. Вместе с тем следует отметить, что, зная о механизмах направленных изменений в некоторых частных случаях (в основном в динамике лесов), убедительного и исчерпывающего обоснования этих процессов мы не имеем. По-видимому, в отношении отдельных особей сукцессии представляют собой случайный процесс, в котором на поведение растений, составляющих растительный покров, накладываются ограничения. Система ограничений и определяет направленность и сходимость сукцессий к климаксу. Этими ограничениями является небольшое число фундаментальных свойств растений. Прежде всего экологическая специфичность видов: каждый вид занимает в пространстве экологических факторов свое особое, отличное от других положение и оптимальные для развития разных видов условия среды неодинаковы. По этой причине в определенном экотопе в результате экотопического отбора может произрастать ограниченный набор видов. Виды относительно специфичны и в трансформации своей среды обитания. Наряду со сходным интегральным воздействием на среду — продуцирование органического вещества как источника гумуса и материала для подстилки, создание в толще растительного покрова гидротермического режима, отличного от открытого места, — виды различаются качеством (состав и строение органического материала и т. п.) и количеством (силой) воздействия. Последнее зависит от размеров растений, плотности популяций и т. п. По эдификаторной мощи виды любой территории могут быть ранжированы, а по числу видов, относимых к каждому рангу, они, видимо, образуют пирамиду, на вершине которой находится ограниченное число наиболее сильных эдификаторов. Эдификаторы трансформируют среду не только специфично, но и благоприятно для себя, создавая комфортные условия (Ипатов, Кирикова, 1989), что создает для них относительную независимость и обеспечивает устойчивость. В пределах сообщества может существовать иерархия эдификаторов. Разумеется, могут существовать виды, близкие по экологическим оптимумам, — «экологические дубли» (Василевич, 1983а) и сходные по трансформации среды, что приводит к существованию соэдификаторов, так сказать, коллективных эдификаторов. С другой стороны, разнообразие соэдифи-

¹ Под экотопом я понимаю совокупность элементов абиотической среды, не измененной данным сообществом: климат в его конкретных проявлениях (количество осадков, солнечной радиации и т. д.), рельеф, грунтовые воды, механический состав почв, почвообразующая порода и т. п. Под биотопом — совокупность экологических факторов и элементов абиотической среды, трансформированных данным сообществом. Говоря об относительности постоянства экотопа, я имею в виду тот факт, что некоторые составляющие экотопа (количество осадков, солнечная радиация и т. п.) колеблются год от года, но эти колебания имеют флуктуационный характер, и в этом смысле экотоп в течение длительного времени может считаться постоянным.

каторов ограничивает конкуренция,² приводящая к дифференциации особей на господствующие и угнетенные и элиминации последних. Естественно, что особи видов с меньшей конкурентной силой должны элиминироваться в первую очередь, а у видов с пересекающимися амплитудами конкурентной силы устанавливается определенное соотношение числа особей. Конкурентная сила может зависеть и от размеров особи, в связи с этим я и говорю об амплитуде конкурентной силы.

Преобразованная среда — биотоп — отбирает из ограниченного (в результате экологического отбора) числа видов наиболее приспособленные. Таким образом, в пределах определенного экотопа формируется последовательность детерминированного набора видов в определенном соотношении, а в сходных экотопах в силу одинаковой детерминированности — сходная климаксовая растительность.

Высказанные соображения объясняют формирование климакса при условии, что после деструкции растительного покрова среди зачатков, попавших на освободившуюся территорию, имеется совокупность видов, образующих климакс. В этом случае сукцессия определяется развитием сэдификаторов. Существенную роль в механизмах сукцессий может играть ингибирование (Райс, 1978). В действительности же в одинаковых экотопах могут образовываться разные сообщества. Например, в одинаковых условиях на залеже первого — второго года может быть обильной полевица или нивяник, или пырей и т. п. Еловая вырубка может при одном и том же экотопе зарастать березой, осиной или сосной. Подобные различия вызываются разной интенсивностью плодоношения видов, конкретным окружением — близостью источников обсеменения, банком зачатков в почве, погодными условиями, дающими преимуществу тому или иному виду в прорастании и укоренении. При таких обстоятельствах экотопом детерминировано существование не одинаковых сообществ, а определенного набора сообществ. Концепция же климакса предполагает сходимость сукцессионных рядов к климаксу, несмотря на исходное различие сообществ. На первый взгляд, возникает противоречие: если в сходных экотопах появились в большом обилии разные доминирующие виды и они специфично, по-разному трансформируют среду, т. е. формируют неодинаковые биотопы, то, казалось бы, последующий отбор видов должен препятствовать конвергенции рядов. Дело, видимо, в соотношении общего и специфичного в воздействии разных видов на среду предшествующих стадий развития и экологической специфичности (отношении к среде) видов последующих стадий. Виды последующих стадий требуют для своего произрастания на первых этапах развития подготовленной предшествующими видами среды. Но при этом требования относятся прежде всего к тем свойствам среды, которые изменяются разными видами одинаково (влажность воздуха, верхнего слоя почвы, наличие органики и т. п.). Различия в трансформации среды вполне укладываются в экологическую амплитуду сменяющихся видов. Естественно, что иерархия в эдификаторной и конкурентной силе приводит к последовательной смене видов. Конечно, не существует абсолютно детерминированной последовательности состояний в сходящихся сукцессионных рядах. Ряды могут быть разной длины и последовательности в зависимости от времени и очередности поступления зачатков. Например, при восстановлении еловых лесов очень редко имеется стадия сероольшаников. Но все же серая ольха может опередить, скажем, березу, и развитие ели под пологом серой ольхи затягивается по непонятной пока причине на длительный срок (Дегтева, Ипатов, 1987). С другой стороны, отдельные этапы развития могут выпадать из-за опережения поступления зачатков эдификатора, занимающего верхний этаж иерархической пирамиды.

² Конкуренцию я понимаю нетривиально, в узком смысле, как распределение вещества и энергии из общего источника одновременно и непропорционально потребностям (Ипатов, 1970).

Итак, для всех и каждого экотопа в принципе можно сконструировать единую абстрактную систему динамических рядов, объединенных климаксом. Для этого используем ряд терминов и понятий. [2, 4, 5]

Состояние — то, что представляет собой участок растительного покрова в момент описания. Состояние характеризуется описанием по избранным признакам.

Стадия — совокупность сходных в основных существенных чертах состояний в ряду изменений. К одной стадии относятся состояния, сходные по составу и соотношению основных видов, по возрастной стадии развития эдификаторов, их жизненности, по сложению в пространстве. Априорно перечень признаков и их выраженность установить нельзя. Это можно сделать только после изучения конкретных объектов. Стадии могут быть сезонными, флуктуационными, «возрастными» (в связи с развитием эдификатора) и т. п. К сожалению, не разработана проблема квантованности и непрерывности сукцессионных процессов. Если бы имели место одновременно квантованность и непрерывность растительного покрова во времени, т. е. ряд последовательных состояний состоял из устойчивых фаз, объединенных быстро сменяющимися состояниями (отражающими непрерывность) то, такого рода устойчивые состояния и образовывали бы стадии.

Деструкция — разрушение растительного покрова, его полное или частичное уничтожение. В результате деструкции нарушается равновесие между растительностью и средой, пространство оказывается частично или целиком не заполненным растениями.

Релаксация — стадия заполнения пространства после деструкции. Заполнение может происходить за счет увеличения в размерах оставшихся сохранными растений (например, восстановление сомкнутости древостоя после частичного удаления деревьев) либо за счет появления и разрастания новых популяций (например, после уничтожения огнем напочвенного покрова в лесу).

Экотопический климакс может рассматриваться как совокупность состояний, в которых реализованы все возможности флоры данного региона в данном экотопе при условии относительной стабильности последнего. С другой стороны, это состояния максимального соответствия растительности со средой. Наконец, он является заключительной стадией развития в данном экотопе. Экотопический климакс нестатичен в силу сезонных, флуктуационных изменений и изменений в связи со сменой поколений созидаторов, с их возрастным развитием. По этой причине его можно рассматривать как совокупность соответствующих стадий, как климаксовый цикл. Далеко не на каждом участке может сформироваться климакс из-за периодических деструкций. Однако необходимо иметь в виду, что некоторые факторы деструкции, возможно, следует рассматривать как компонент экотопа. Видимо, таковыми являются периодические пожары, например в сосновых лесах, в чапарали и т. п., доминирующие виды которых приспособлены к пожарам. В подобных случаях изменения растительного покрова логично относить к климаксовым циклам. Деструкции могут иметь постоянный характер, например сенокосение на лугах, постоянное стравливание травостоев животными. В этом случае развитие задерживается на срок действия постоянных деструкций, и такое относительно стабильное состояние можно назвать деструкционным субклимаксом. С. М. Разумовский (1981) такие состояния назвал рецидивным субклимаксом.

Демутационные ряды используются в обычном для геоботаники смысле. Они объединяют последовательные стадии восстановления растительного покрова после деструкции от стадии релаксации до климакса. Среди демутационных рядов можно различать нормальные демутационные ряды и абберационно-демутационные ряды. В нормальном демутационном ряду на всех стадиях плотность ярусов предельно возможная для данного экотопа, т. е. полностью реализуются возможности экотопа. Отмечу, что при

«перезагущении» механизм конкуренции приводит к элиминации угнетенных особей, благодаря чему поддерживается ценотически оптимальная густота. В лесоводстве для таких состояний древостоя используется понятие «нормальное насаждение». В аберрационном ряду восстановление идет при изреженном против нормы растительном покрове, прежде всего эдификаторном ярусе. Абберрации могут возникать в результате недостаточного поступления зачатков или как результат деструкции на любой стадии демутационного ряда, или в климаксовых циклах. Четкие примеры абберрационных рядов нам поставляют лесные сообщества, когда развитие идет при изреженном древостое, чем определяется отличный от нормального и напочвенный покров. Абберрационный ряд может переходить в нормальный демутационный, благодаря, в частности, тому, что при изначально изреженном против нормы древостое конкуренция менее напряжена, элиминируется меньшее число особей, чем в плотных древостоях, и при увеличении размеров деревьев плотность в конце концов оказывается соответствующей норме. Известно также, что при умеренно-выборочных рубках сомкнутость древостоев восстанавливается. Для демутационных рядов характерна преэминентность флористических и ценоэлементов от предшествующих деструкции состояний. По этому признаку сукцессии на залежах, по крайней мере первые их стадии, к демутационным рядам относить не следует. Они принадлежат к инициальным рядам. Эти ряды не имеют «наследства» от предыдущих состояний, собственно, и предыдущих состояний они не имеют. Формирование идет на оголенных территориях. Они же имеют место при создании лесных культур. Аналогично демутационным рядам они могут быть нормальными и абберрационно-инициальными. Инициальный ряд на определенных этапах переходит в демутационный. Видимо, этот переход наблюдается при утрате видов, свойственных открытому грунту.

В тех случаях, когда развитие идет при регулярных, постоянных деструкциях (например, при сенокосении, выпасе скота, при каких-либо видах ухода за ценозами и т. п.), формируются деструкционные ряды. Они могут быть как демутационными, так и инициальными и конвергируют к деструкционному субклимаксу. При снятии деструкционного пресса сукцессии дойдут до экотопического климакса.

Все указанные динамические ряды подвержены разногодичным изменениям (флуктуациям) и сезонной изменчивости. Соответственно могут выделяться флуктуационные и сезонные стадии. Последовательность изменения растительного покрова в динамических рядах включает в себя смену эдификаторов (создификаторов). В связи с этим возникает необходимость ввести еще одно понятие — биотопический климакс. Биотопический климакс представляет собой состояния растительного покрова с полным развитием эдификатора (создификаторов), когда полностью реализованы его возможности в трансформации среды и развития подчиненной ему совокупности видов-ассектаторов. Естественно, что экотопический климакс является и биотопическим климаксом.

На рис. 1 представлена общая схема динамических рядов. Она упрощена, так как на ней не отражены сезонные и флуктуационные циклы. Разумеется, динамические ряды реализуются через сезонную изменчивость и флуктуации, представляющие собой непрерывную цепь изменений. На схеме не отражен тот факт, что экотопический климакс представляет собой цикл изменений. Наконец, в правой и нижней частях показаны не все возможные динамические ряды. В результате деструкции на любом этапе развития, наличия или отсутствия источников обсеменения теми или иными видами и т. п. возможна дивергенция рядов с последующей в конечном счете конвергенцией. Система динамических рядов по существу является сетью.

Намеченная выше система динамических рядов может служить базой для динамической классификации фитоценозов. Иерархия предлагаемых классифи-

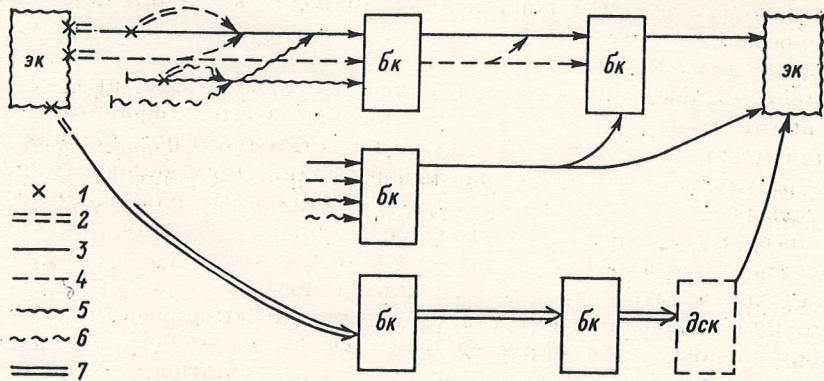


Рис. 1. Схема автогенных сукцессий.

1 — деструкция, 2 — релаксация, 3 — нормальный демутационный ряд, 4 — абберационно-демутационный ряд, 5 — инициальный ряд, 6 — абберационно-инициальный ряд, 7 — деструкционный ряд; эк — экотопический климакс, бк — биотопический климакс, дск — деструкционный субклимакс.

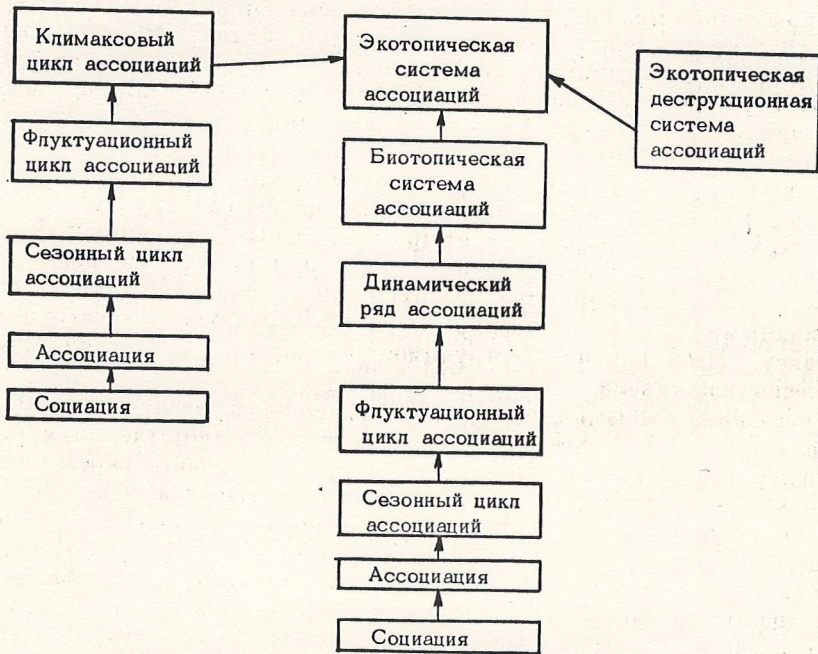


Рис. 2. Динамическая система классификационных единиц.

кационных единиц представлена на рис. 2. Среди них я выделяю оперативную, элементарную, основную и высшую.

Социация — низшая оперативная единица. Она объединяет состояния, максимально сходные по составу и строению. Необходимость в такой единице возникает при первичной обработке материалов, при сортировке описаний. Социация может оказаться полезной при упорядочении большого массива описаний для предварительного «свертывания» информации и служит в основном для внутреннего, авторского использования либо для выявления тонких различий между описанными фитоценозами. Объем ее может быть даже меньшим предложенного В. В. Алехиным (1935), поскольку может допускать сходство не только по количеству ярусов, по эдификаторам, доминантам, субдоминантам, но и по деталям — некоторым ассектаторам, рисунку горизонтального сложения. Эта

единица является оперативной, поэтому при построении конкретной классификационной схемы и характеристике единиц более высокого ранга она не является обязательной.

Элементарная классификационная единица — традиционная ассоциация в узком объеме. Она объединяет состояния, «примыкающие» друг к другу во времени и сходные по составу эдификаторов (соэдификаторов), субэдификаторов, по жизненности эдификаторов. Могут быть приняты во внимание виды-индикаторы, отражающие состояние биотопа, а также характер горизонтального сложения. Таким образом, к одной ассоциации относятся одинаковые стадии в динамических рядах. Понятно, что реально признаки ассоциации, ее объем можно определить только после изучения динамических рядов.

Ассоциации объединяются в сезонные циклы ассоциаций, а последние — в флуктуационные циклы ассоциаций, организованные в динамические ряды ассоциаций. Принцип объединения ассоциаций в эти единицы явствует из их названия.

Совокупность ассоциаций, а точнее, система динамических рядов ассоциаций, приводящая к биотопическому климаксу и включающая его, представляет собой основную единицу — биотопическую систему ассоциаций. Общим для ассоциаций одной биотопической системы является основной эдификатор (соэдификаторы) в любом возрастном состоянии, степени выраженности. Необходимо обратить внимание на то, что рамки биотопической системы ограничиваются сходными экотопами, поэтому в разных экотопах одни и те же эдификаторы могут образовывать разные биотопические системы, но различия в этом случае будут наблюдаться не только в состоянии эдификаторов, но и в составе, и строении фитоценозов в целом.

Высшей классификационной единицей, отражающей автогенез растительного покрова, является экотопическая система ассоциаций, представляющая собой совокупность биотопических систем ассоциаций, объединенных одним и тем же экотопическим климаксом. Каждая ассоциация в этой системе занимает определенное место в последовательных рядах, сходящихся к экотопическому климаксу. В экотопическую систему входят также экотопические деструкционные системы ассоциаций. Разумеется, к экотопической системе ассоциаций принадлежит и соответствующий ей климаксовый цикл ассоциаций.

Помимо указанных единиц, видимо, в некоторых случаях целесообразно выделять релаксационные группы ассоциаций.

Экотопическая система ассоциаций является абстрактной идеализированной системой. На одном и том же участке растительный покров не может пройти через все состояния и стадии, в частности потому, что экотопическая система представляет собой не один последовательный ряд предопределенных состояний и стадий, а сложную сеть рядов и циклов, которые формируются при определенных условиях, а последние могут иметь случайный характер. Естественно, схема не может быть жесткой и единой для всех типов растительности. Она окажется разной по числу элементов в зависимости от особенностей экотопа. Экотопическая система ассоциаций может быть редуцирована до одной биотопической системы ассоциаций, если в динамических рядах не происходит смены эдификаторов. Место и выраженность отдельных классификационных единиц могут быть неодинаковыми в разных экотопических системах. Например, сезонные ассоциации практически не выражены в сосняках и ельниках, а в некоторых дубняках с обилием эфемероидов без них не обойтись, не говоря уже о лугах. Флуктуационные циклы ассоциаций на лугах — главный наполнитель системы в отличие от лесов, для которых основное место занимают собственно демутиационные ряды и климаксовый цикл ассоциаций.

Здесь изложен теоретический подход. В практическом плане его удалось применить в сосняках на сухих бедных песчаных почвах. Предложенная

концепция классификации сложна и трудоемка для реализации прежде всего потому, что невозможно заранее выбрать признаки, по которым можно было бы определить положение каждого описания фитоценоза в сети динамических рядов. Для этого необходимо изучение динамики, смены состояний фитоценозов как прямое (наблюдением над одним и тем же участком), так и косвенное (сопоставлением описаний разных участков в тождественных экотопах), а в некоторых случаях необходимы и исследования взаимодействий между растениями разных видов. Фактически речь идет о монографическом изучении каждой экотопической системы ассоциаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 274 с. — *Аехин В. В.* Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 30—38. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983а. 246 с. — *Василевич В. И.* О растительных ассоциациях ельников северо-запада // Бот. журн. 1983б. Т. 68, № 12. С. 1604—1613. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. IV. Л.: Наука, 1972. С. 137—334. — *Дегтева С. В., Ипатьев В. С.* Сероольшаники северо-запада РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 250 с. — *Ивашкевич Б. А.* Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.; Хабаровск : ДВОГИЗ, 1933. 163 с. — *Ипатьев В. С.* Некоторые соображения о понятии тип леса // Вестн. ЛГУ. 1962. № 9. С. 131—134. — *Ипатьев В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 2. С. 184—195. — *Ипатьев В. С., Кирикова Л. А.* Самоблагоприятствование в растительном сообществе // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 14—21. — *Каляндер А. Х.* Сущность и значение типов леса. М.: Гослестехиздат, 1933. 137 с. — *Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДАФ АН СССР. Сер. ботаника. Т. 2. (IV). М.; Л., 1956. 263 с. — *Ниценко А. А.* Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. 1960. № 9. С. 21—29. — *Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с. — *Райс Э.* Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с. — *Соколов С. Я.* К вопросу о классификации типов еловых лесов // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 205—255. — *Сочава В. Б.* Вопросы картографии в геоботанике // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 5—27. — *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20. С. 12—21. — *Сукачев В. Н.* Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 114 с. — *Clements F. E.* Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Inst., 1916. Vol. 242. P. 512.

Ленинградский государственный университет.

Получено 16 V 1989.

SUMMARY

Autogenic successions are considered. The system of dynamical series united by ecotopical climax is constructed. The system of hierarchical classification units is organized on this basis.