

УДК 911.2:581.9

UDC 911.2:581.9

**АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИСТОРИИ
ИЗУЧЕНИЯ ЭКОТОНОВ****ANALYTICAL REVIEW OF THE
HISTORY OF STUDYING ECOTONES****В. Л. Андреева,***кандидат сельскохозяйственных наук,
доцент кафедры географии и методики
преподавания географии БГПУ;***V. Andreyeva,***Candidate of Agriculture, Associate
Professor of the Department of Geography
and Methods of Teaching Geography, BSPU***О. М. Ковалевская,***старший преподаватель кафедры
почвоведения и ЗИС БГУ***O. Kovalevskaya,***Senior Teacher of the Department
of Soil Studies and SIS, BSU*

Поступила в редакцию 20.01.17.

Received on 20.01.17.

В современной науке одним из перспективных и интересных направлений стало изучение экотон. Само понятие «экотона» как переходного пространства между фитоценозами было описано еще в прошлом веке, однако разнообразие переходных территорий постоянно увеличивается. Это позволяет предположить, что природная среда в будущем – это сфера господства экотон. В статье дается история развития понятия «экотон» и современное представление об экотоне, его отличительных характеристиках, структуре, свойствах, разновидностях, выполняемых функциях в биосфере. В Беларуси выделяются экотоны разных уровней, однако изучение данной проблемы – относительно новое направление.

Ключевые слова: экотон, краевой эффект, уровни геоэкотон.

In modern science, one of the most promising and interesting directions was the study of ecotones. The concept of "ecotone" as a transitional space between phytocenoses has been described in the last century; however, a variety of transitional areas is constantly increasing. This suggests that the natural environment in the future is the realm of the rule of ecotones. The article presents the history of the concept of "ecotone" and the modern idea of the ecotone, its distinguishing characteristics, structure, properties, species, functions performed in the biosphere. Belarus has ecotones of different levels; however, the study of this problem is a relatively new trend.

Keywords: ecotone, edge effect, level of geoeotones.

Введение. Необратимые нарушения природных ландшафтов, все чаще возникающие в современном мире, способствовали изучению наиболее уязвимых с экологической точки зрения систем и определению их роли в биосфере. Являясь изначально фитоценологическим понятием, термин «экотон» эволюционирует с развитием экологии. Тот факт, что Республика Беларусь представляет собой зональный геоэкотон (относится к категории суббореальных (подтаежных) ландшафтов [1]), предопределяет всестороннее изучение ведущего объекта экотональной экологии.

Основная часть. В науке понятие экотон («oikos» – дом, «tonus» – напряжение) связано с именем Б. Ливингстона, который указал на концентрацию, напряжение видового богатства фитоценозов [2]. Позже, Ф. Клементс охарактеризовал экотоны как контактные «микрзоны» между фитоценозами или соседними экосистемами [3]. Долгое время термин использовался исключи-

тельно в фитоценологии для указания зоны между двумя разными соседствующими фитоценозами [4].

Понятие «экотон» в науке эволюционировало от узкого геоботанического и биогеографического значения к использованию его в широком смысле в общей экологии. И в настоящее время большая часть научных работ посвящена изучению фитоэкотон, что объясняется относительной простотой статистического описания объектов исследования при изучении проблем фитоэкологии. Основанием для выделения фитоэкотон является не столько высокий уровень биоразнообразия экотона, сколько формирование особого самостоятельного сообщества как результата воздействия на среду обитания растительности экотон природной и антропогенных факторов [4; 5]. Например, семенной материал, собранный в границах экотон, имеет ряд преимуществ – он более ценен для селекционной работы, поскольку симпатрическое (экологическое) видообразование ведет к возникновению

новых видов, морфологически близких к исходному родительскому виду [6].

В географическую науку термин «экотон» был введен В. Б. Сочавой и описывался как переходная полоса между двумя геосистемами (геомерами) [7]. В дальнейшем Э. Г. Коломыц предложил концептуальную модель географического экотона, которая отображает соподчиненно-вложенный многоуровневый характер ландшафтной организации [8].

Экотон в настоящее время является универсальным экологическим понятием. Он представляет собой самостоятельное сообщество, пространственно закрепленное в виде переходной зоны между смежными полярными природными комплексами (экосистемами, ландшафтами), сформированными в результате активного взаимодействия и взаимодействия переменными веществами энергетическими и информационными потоками друг с другом, обеспечивающими целостность, устойчивость, саморегуляцию и восстановление системы [9]. В этой контактной зоне заложена «специфическая, новая качественная и количественная определенность – целостность» [10].

Важным признаком структуры географических систем следует считать направление связей: вертикальное (потоки вещества, энергии и информации движутся по градиенту силы тяжести, к центру земли, или против градиента: потоки дождя, инфильтрация влаги в почву, подъем нагретых воздушных масс, капиллярный подъем растворов в почве, движение соков по сосудам растений) или горизонтальное (могут быть изображены на карте, плане и изучаться географическими методами). Структура переходной зоны зависит от степени контрастности граничащих систем. В фитоценозе различают вертикальные связи, которые формируются в результате конкуренции за солнечный свет и влагу, а горизонтальные определяются абиотическими и биотическими условиями среды [11].

Экотоны могут выделяться на территории различного ранга – от глобального до фацеального [5]. Анализируя параметры переходных сообществ, Ю. Одум отметил, что площадь переходных зон всегда меньше площади пограничных однородных систем [4]: трансконтинентальный экотон – достаточно широкая пограничная полоса между бореальными (таежно-лесными) и суббореальными (лесостепными и степными) поясами растительных формаций. Использование по-

нятия «экотон» с позиции концепции непрерывности географического пространства возможно при условии, когда «постепенные переходы связывают более или менее однородные контуры сообществ» [12]. Сторонники концепции континуума, согласно [13], называют зону границ фитоценозов экотонном, хотя такое утверждение справедливо и в применении к участкам сукцессионных комплексов с мелкими элементами [14].

До настоящего времени не разработана единая классификация экотонов. Синонимами понятия «экотон» являются переходная система, контактная зона, буферная геосистема, каемчатый тип границ, полосной тип границ, зона ускоренного оборота видов [15]. Э. Г. Коломыц предлагает дифференцировать экотоны согласно их размерности на мега-, макро-, мезо- и микроэкотоны [16]. Однако, по мнению В. В. Неронова, микроэкотон в пространстве представляет собой переходную полосу, для которой не свойствен особый набор сообществ по сравнению с экотонами более высокого уровня [17].

По масштабу системообразующих экологических факторов различают биомные и оробиомные, ландшафтные (геоэкотоны), внутриландшафтные, межпопуляционные экотоны. Например, выделяются субэкваториальный, субтропический и субарктический климатические пояса; географические зоны лесотундры, лесостепи, смешанных лесов, зона сахели; мангровые ландшафты, сочетающие в себе материковые (сухопутные) и океанические черты природы; тугайные леса, пойменно-террасовые ландшафты; предгорные ландшафты и т. п. [17; 18].

Биомные (зональные), как и поясные, экотоны отличаются характеристиками гидротермических показателей и соответствующей напряженностью водно-тепловых потоков. Так, в суббореальных ландшафтах картировали геоэкотоны через связь радиационного потока тепла и радиационного индекса сухости, а ширину переходной зоны определяли соотношения радиационного потока тепла на суше с нормированной географической широтой пояса [19].

На локальном уровне выделяют как ландшафтные, так и компонентные фито-, зоо- и микробоэкотоны [10]. В роли ландшафтных экотонов локальной размерности рассматриваются экотонные фации, серии фаций, подурочища [20]. Ландшафтные экотоны, в свою очередь, дифференцируют на склоновые, опушечные и водно-береговые.

В категорию «экотон» часто включают как склоновый тип местности, так и смежные части плакорного и/или пойменного ландшафта [21]. В основе выделения склонового ландшафтного экотона лежат контрастные природные процессы (контрастность условий среды, микроразнообразие и мозаичность). Мозаичность геосистем в пограничной полосе может создаваться под влиянием микроклимата, литологии горных пород, формы рельефа, гидрологического режима почвогрунтов [22; 10]. Опушечный экотон отличается от склонового меньшей скоростью протекания природных процессов. Он выполняет функцию не только барьера, но и ландшафтной мембраны, способствующей формированию и сохранению особого микроклимата [20].

В пределах экотонов максимальное разнообразие характерно морфоструктурным узлам, определяющимся мелкоконтурностью, контрастностью и мозаичностью рельефа и литологии пород, почвенного и растительного покрова [23]. В узлах активизируются поверхностные и глубинные процессы. На границах сред, где происходит резкая смена абиотических факторов, формируются новые морфологические единицы пограничного ландшафта. Этим объясняют высокий уровень разнообразия и повышенную концентрацию организмов на контактах контрастных биогеоценозов и разнообразие влияния их сообществ на состояние среды соседних биоценозов. Такую тенденцию принято называть краевым эффектом (опушечным, пограничным) из-за особых гетерогенных условий среды, рисунка и характера границ между пограничными сообществами и их ролью в экотоне [24]. Этот «эффект» наиболее отчетливо проявляется в зонах, отделяющих различные растительные сообщества: лесные и луговые, лесные и болотные, лесные и степные и т. п. [25; 26]. Краевой эффект наиболее ярко обнаруживается в равнинных лесных экосистемах, где проявляется в особой плотности заселения территории организмами [27]. Он выражен в том, что крайние деревья в границах экотона обладают большей степенью выживаемости, они растут интенсивнее тех, которые сосредоточены в центральной его части. Это выражается в изменении высоты, биомассы, числа и размера генеративных органов растений [28]. По мнению исследователей [29], степень выраженности краевого эффекта будет зависеть от типа экотона: более ярко проявлять-

ся в травянистых экотонах, по сравнению с лесными.

При изучении экотонов в лесоаграрных ландшафтах лесостепи был также отмечен низкий уровень урожайности сельскохозяйственных культур вблизи лесных полос. Данное явление объясняют влиянием лесополосы на комплекс свойств почвы [30].

Третья разновидность ландшафтного экотона – водно-береговой, отличающийся контрастностью между различными средами (суша – вода) [31]. В речных долинах роль экотона выполняют геосистемы прирусловой поймы умеренного типа [20].

Ширина контакта ландшафтных экотонов (на примере опушек) в большинстве охотничьих хозяйств соответствует 50 м, причем максимальная концентрация животных отмечается в 30-метровых полосах вдоль зоны контакта разных типов угодий [32]. В зависимости от ширины зоны контакта экотоны могут подразделяться на «узкие» и «широкие». Так, например, экотонные сообщества лесостепи Ставропольской возвышенности делятся на узкие (5–20 м) и широкие (30–1200 м) [33]. Для первых влияние экзогенных факторов эпизодическое, оно ограничено в пространстве и во времени. Тем не менее такая переходная полоса хорошо различима, в ней отчетливо прослеживается диффузное распределение контактирующих сообществ. Второй тип имеет периодическое влияние внешнего фактора, который ограничен во времени, но широко распространяется на всю площадь экотонов [34].

Переходные зоны различаются не только шириной, но и характером перехода. Он может быть резким или диффузным, каемчатым или мозаично-островным [35]. Контактные и барьерные функции служат регулятором взаимоотношений между смежными системами. Контактная функция экотона дополняется барьерной: перемещение ряда видов животных останавливается на границе фаций, потоки тормозятся и отражаются или направляются вдоль границы. Мембранные, буферные, контактные свойства экотонных систем по-разному реализуются при разных типах их структурной организации, что, соответственно, требует дифференцированных способов управления [36].

Информацию о характере границ часто используют для определения уровня экотона. Выделяют иерархические уровни геоэкотонов: геоэкотон 1, 2 и 3 порядка [37]. В основу подобной дифференциации могут быть

заложены различные принципы. По степени проявления и роли глобальных и локальных геотопологических и эдафических факторов В. А. Николаев выделил зональные, межзональные (между природными зонами), межрегиональные, межландшафтные (между крупными ландшафтно-территориальными единицами одной зоны), межфациальные (между биогеоценозами, экотопами, сообществами) экотоны [20].

Дальнейшие исследования экотонов осуществлялись на основе структурно-динамического подхода, заложенного А. А. Ниценко [38]. При выделении таксонов учитывались особенности рельефа, климата (микро- и мезоклимата), почвенного и растительного покрова, межвидовые отношения организмов и их популяционно-генетические особенности. Прежде всего, определялись градиентные условия формирования переходных зон: 1) при резких изменениях факторов среды [39; 40] и 2) при плавных постепенных градиентах абиотических факторов [41].

Заполнение переходных зон может осуществляться путем или собственных микробиотопов, в которых сформировались особые, отличные от смежных сообщества [6; 9; 12], или за счет биоценозов, которые не имеют определенного видового состава и стабильного разнообразия и на этом основании не могут быть выделены в самостоятельную систему [42]. Как правило, к последнему типу относятся молодые переходные зоны. Их устойчивость поддерживается либо за счет высокой индивидуальной лабильности слагающих сообществ организмов или за счет формирования дополнительных рефугиумов для отдельных видов [6; 12]. Молодые экотоны отличаются высокими показателями разнообразия видов; эти виды слабо специализированы к условиям среды или находятся в границах второго оптимума. Они находятся в состоянии смены стадий развития, которое идет в направлении от коренного зонального типа и приводит к образованию новой системы на основе преобразований соотношения аборигенных и новых видов в сообществах, внутрисистемной пестроты микроучастков, различающихся по обилию организмов, преобладанию однолетников и пластичных сорных видов растений [9]. Для структуры молодых экотонных систем характерно отсутствие жесткой пространственной схемы организации, мозаичность – сочетание слабо заселенных участков и «сгущений жизни». Последние

образуются в местах, где возникают условия оптимума второго порядка, могут быть кратковременными и длительными. Здесь имеет место спонтанная гибридизация.

В связи с интенсивным развитием мирового хозяйства доля молодых экотонов заметно увеличивается. Это происходит по причине роста площади переходных зон как между природными и преобразованными геосистемами, так и между разными (по структуре и функциям) антропогенными ландшафтами. Экотоны отражают континуальность и дискретность биогеоценологического покрова и выполняют функцию соединения различных природных или природных и антропогенных систем и выступают в качестве экологических буферов или экологического каркаса [6; 43].

Ю. Одум одним из первых высказал мысль о том, что экотоны выполняют функцию рефугиумов для отдельных видов и целых популяций при неблагоприятных изменениях внешних условий [4]. Именно на этих территориях могут встречаться реликтовые виды растений и животных, обладающие относительно редкими или достаточно хорошо адаптированными к условиям среды обитания генотипами [44].

В лесном и сельском хозяйстве давно используется данный эффект при мелиорации (защитные полосы по границам севооборотов, обводнительные каналы и т. п.). В зону контакта городского и естественного ландшафта проникают как синантропные виды из города, так и виды естественной фауны, при этом увеличивается степень биоразнообразия, формируется особая среда – урбанозекотон. С усилением на этой территории процессов урбанизации конкуренция аборигенных видов снижается, их доля сокращается, а в качестве доминирующих видов выступают синантропные [45].

Функции экотонов противоречивы. С одной стороны, это стабилизатор, гарантирующий запас прочности, поскольку экотонам свойственна высокая степень заполнения ниш видами, имеющими различные адаптивные реакции, которые обеспечивают сложную динамику при деградации или восстановлении фитоценоза в антропогенном ландшафте [46]. С другой – достаточно неустойчивый природный комплекс, поскольку здесь наблюдается наибольшая пространственно-временная вариабельность всех свойств по сравнению со смежными [47]. Большинство подобных молодых систем

подвержено дигрессиям, потерям биоразнообразия. Отличительной особенностью таких новообразованных систем является отсутствие сформированного адаптивного механизма устойчивости.

В. С. Залетаев описывает два типа структуры экотонов, которые обеспечивают устойчивость – субституционный и флуктуационный. Первый тип структуры формируется за счет мобилизации индивидуальных адаптационных механизмов и «выдвижения» наиболее адаптированных особей. Эта структура выполняет функцию «тонкой настройки» всей экосистемы к изменяющимся условиям окружающей среды. Второй тип структуры существует благодаря внутривидовым изменениям, например, внутренней миграции границ парцелл, когда одна из них расширяется или сжимается за счет другой [6].

Следует отметить, что концепция экотонов требует дальнейшей проработки их как функциональных моделей: 1) модель геоэкотона как иерархической системы управления; 2) селективно проницаемую пограничную мембрану; 3) триггерная модель. В основе модели геоэкотона Э. Г. Коломыца лежит ПТК со сложной многоуровневой системой организации [48]. Она объясняет повышенную концентрацию жизни в границах экотона на основе более высокого структурно-функционального развития территории, при этом компенсирующая функция является приоритетной. Модель пограничной мембранной системы объясняет формирование экотона преобразованием резких градиентов среды в особую пограничную мембранную систему, отличающуюся строением и функциями от пограничных систем. В триггерной модели экотон представляет собой совокупность конкурирующих смежных систем, находящихся в состоянии неустойчивого равновесия [49]. В данной модели важнейшей выступает конкурирующая функция.

Таким образом, проанализировав опубликованную литературу, можно сделать выводы о том, что среди свойств и признаков экотонов наиболее характерными являются следующие:

1) относительно высокие градиенты свойств условий среды (геологическое строение, рельеф, экспозиция, уклон, особенно-

сти температурного режима, увлажнения, почвенно-растительный покров и т. п.);

2) своеобразные очертания систем, в том числе линейность;

3) граничные системы обладают внутренней неоднородностью (часто ассиметричностью); их гетерогенная структура выражается за счет компонентов смежных систем, а также специфических, встречающихся только в данной системе;

4) экотон определяют иерархическую структуру связей и взаимодействий между ландшафтными комплексами в силу того, что влияют на направление и свойства латеральных вещественно-энергетических и информационных потоков, осуществляющих взаимодействия, то есть обеспечивают структурно-функциональный каркас территории;

5) являются более динамичными при воздействии внешних факторов по сравнению с ядерными комплексами;

6) растительный покров экотонов отличается пестротой, видовой насыщенностью, благодаря влиянию «краевого эффекта», отсутствием заметных границ между группировками.

Выводы. Экотон является наиболее динамичными в пространстве и времени элементами ландшафтно-территориальной структуры. Именно они первыми реагируют на изменение внешних условий и поэтому являются индикаторами изменения экологического состояния ландшафтных систем. Экотон обладает определенной структурной организацией слагающих его компонентов, часто обладающих полярными характеристиками. Экотонные ландшафты могут быть выделены графически, а также оценены статистически с помощью коэффициентов разнообразия (с использованием показателей неоднородности почвенного покрова, индексов биоразнообразия и т. п.).

Таким образом, экотон обеспечивает структурно-функциональный, экологический каркас территории, являются относительно мобильными пространственно-временными гетерогенными образованиями, обусловленными высокими градиентами абиотических и биотических факторов среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Исаченко, А. Г. География и природные ресурсы / А. Г. Исаченко // География и природные ресурсы. – 1992. – № 3. – С. 5–13.
2. Livingston, B. E. The distribution of the upland societies of Kent Country, Michigan / B. E. Livingston // Bot. Gas. – 1903. – V. 35. – P. 36–55.
3. Clements, F. E. Research methods in ecology / F. E. Clements. – Lincoln, Nebraska : Univ. Publ.Co., 1905. – 334 p.
4. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
5. Соловьева, В. В. Что такое «Экотон»? / В. В. Соловьева // Самарский научный вестник. – 2014. – № 2 (7). – С. 116–119.
6. Залетаев, В. М. Структурная организация экотон в контексте управления / В. М. Залетаев // Экотоны в биосфере / под общ. ред. В. М. Залетаева / – М. : РАСХН, 1997. – С. 11–30.
7. Сочава, В. Б. Введение в учение о геосистемах / В. Б. Сочава. – Новосибирск : Наука, 1978. – 319 с.
8. Коломыц, Э. Г. Организация и устойчивость хвойно-лесных экотон на бореальном экотоне Русской равнины / Э. Г. Коломыц // Изв. РАН. – Сер. геогр. – 1995. – № 3. – С. 40–52.
9. Экотоны в биосфере / под общ. ред. д. г. н., проф. В. С. Залетаева. – М. : РАСХН, 1997. – 329 с.
10. Коломыц, Э. Г. Бореальный экотон и географическая зональность: атлас-монография / Э. Г. Коломыц. – М. : «Наука», 2005. – 390 с.
11. Сухомлинова, В. В. Влияние регулярного пирогенного воздействия на структуру лесных фитоценозов в экотоне темнохвойно-широколиственных лесов Среднего Приамурья / В. В. Сухомлинова // Вестн. Том. гос. ун-та. – 2011. – № 348. – С. 148–154
12. Неронов, В. В. Развитие концепции экотон и их роль в сохранении биологического разнообразия / В. В. Неронов // Успехи современной биологии. – 2001. – Т. 121. – № 4. – С. 323–336.
13. Миркин, Б. И. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. И. Миркин, Л. Г. Наумова. – М. : Наука, 1989. – 223 с.
14. Качков, Ю. П. Почвенный покров как показатель изменения природной среды / Ю. П. Качков, О. Ф. Башкинцева // Теоретические и прикладные проблемы геоэкологии: тез. докл. междунар. науч. конф., Минск, 26–29 сент. 2001 г. / Белорус. гос. ун-т, Белорус. геогр. об-во. – Минск, 2001. – С. 242–244.
15. Федорук, А. Т. Экология: учеб. пособие для студентов высш. учеб. завед. для биолог. спец. / А. Т. Федорук. – Минск : Вышэйш. шк., 2010. – 462 с.
16. Коломыц, Э. Г. Экотон как объект физико-географических исследований / Э. Г. Коломыц // Изв. АН СССР. – Сер. геогр. – 1988. – № 5. – С. 24–36.
17. Неронов, В. В. Лесостепной геоэкотон и его положение в системе зональных геосистем северной Евразии / В. В. Неронов // Рус. орнитол. журн. – 2015. – № 1166. – С. 2501–2513.
18. Бобра, Т. В. К вопросу о понятиях «граница» – «экотон» – «геоэкотон в географии» / Т. В. Бобра // Культура народов Причерноморья (проблемы материальной культуры – географические науки). – 2006. – № 79. – С. 7–12.

REFERENCES

1. Isachenko, A. G. Geografiya i prirodnyye resursy / A. G. Isachenko // Geografiya i prirodnyye resursy. – 1992. – № 3. – S. 5–13.
2. Livingston, B. E. The distribution of the upland societies of Kent Country, Michigan / B. E. Livingston // Bot. Gas. 1903. – V. 35. – P. 36–55.
3. Clements, F. E. Research methods in ecology / F. E. Clements. – Lincoln, Nebraska : Univ. Publ.Co., 1905. – 334 p.
4. Odum, Yu. Osnovy ekologii / Yu. Odum. – M. : Mir, 1975. – 740 s.
5. Solovyova, V. V. Chto takoye “Ekoton”? / V. V. Solovyova // Samarskiy nauchnyy Vestnik. – 2014. – № 2 (7). – S. 116–119.
6. Zaletayev, V. M. Strukturnaya organizatsiya ekotonov v kontekste upravleniya / V. M. Zaletayev // Ekotony v biosphere / pod obshch. red. V. M. Zaletayeva / M. : RASKhN, 1997. – S. 11–30.
7. Sochava, V. B. Vvedeniye v ucheniye o geosistemakh / V. B. Sochava. – Novosibirsk : Nauka, 1978. – 319 s.
8. Kolomyts, E. G. Organizatsiya i ustoychivost khvoynolesnykh ekotonov na borealnom ekotone Russkoy ravniny / E. G. Kolomyts // Izv. RAN. – Ser. geogr. – 1995. – № 3. – S. 40–52.
9. Ekotony v biosphere / pod obshch. red. d. g. n., V. S. Zaletayeva. – M. : RASKhN, 1997. – 329 s.
10. Kolomyts, E. G. Borealnyy ekoton i geograficheskaya zonalnost: atlas-monografiya / E. G. Kolomyts. – M. : “Nauka”, 2005. – 390 s.
11. Sukhomlinova, V. V. Vliyaniye regulyarnogo pirogennogo vozdeystviya na strukturu lesnykh fitotsenozov v ekotone temnokhvoyno-shirokolistvennykh lesov Srednego Priamurya / V. V. Sukhomlinova // Vestn. Tom. gos. un-ta. – 2011. – № 348. – S. 148–154.
12. Neronov, V. V. Razvitiye kontseptsii ekotonov i ikh rol v sokhraneni biologicheskogo raznoobraziya / V. V. Neronov // Uspekhi sovremennoy biologii. – 2001. – t. 121. – № 4. – S. 323–336.
13. Mirkin, B. I. Slovar ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii / B. I. Mirkin, L. G. Naumova. – M. : Nauka, 1989. – 223 s.
14. Kachkov, Yu. P. Pochvennyy pokrov kak pokazatel izmeneniya prirodnoy sredy / Yu. P. Kachkov, O. F. Bashkintseva // Teoreticheskiye i prikladnyye problemy geoekologii: tez. dokl. mezhdunar. nauch. konf., Minsk, 26–29 sent. 2001 / Belorus. gos. un-t, Belorus. geogr. ob-vo. – Minsk, 2001. – S. 242–244.
15. Fedoruk, A. T. Ekologiya: ucheb. posobiye dlya studentov vyssh. ucheb. zaved. dlya biolog spets. / A. T. Fedoruk. – Minsk : Vysheysh. shk., 2010. – 462 s.
16. Kolomyts, E. G. Ekoton kak obyekt fiziko-geograficheskikh issledovaniy / E. G. Kolomyts // Izv. AN SSSR. – Ser. geogr. – 1988. – № 5. – S. 24–36.
17. Neronov, V. V. Lesostepnoy geoekoton i yego polozheniye v sisteme zonalnykh geosistem severnoy Yevrazii / V. V. Neronov // Rus. ornitol. zhurn. – 2015. № 1166. – S. 2501–2513.
18. Bobra, T. V. K voprosu o ponyatiyakh “granitsa” – “ekoton” – “geoekoton v geografii” / T. V. Bobra // Kultura narodov Prichernomorya (problemy materialnoy kultury – geograficheskkiye nauki). – 2006. – № 79. – S. 7–12.

19. Рулев, А. С. Аналитическое определение границ переходных природных зон (экотонов) / А. С. Рулев, В. Г. Юферев // Вестник ВолГУ. – Серия 11. Естественные науки. – 2015. – № 1. – С. 72–77.
20. Николаев, В. А. Ландшафтные экотоны / В. А. Николаев // Вестник МГУ. – Сер. 5. География. – 2003. – № 6. – С. 3–9.
21. Бережной, А. В. Ландшафтные экотоны и их разнообразие в Среднерусской лесостепи / А. В. Бережной, А. Я. Григорьевская, А. В. Двуреченский // Вестник Воронежского гос. ун-та. – Сер. География. Геоэкология. – 2000. – № 4. – С. 30–34.
22. Бевз, В. Н. Склоновый ландшафт и его абстрактные признаки / В. Н. Бевз // Теоретические и прикладные проблемы геоэкологии: тез. докл. междунар. науч. конф., Минск, 26–29 сент. 2001 г. / Белорус. гос. ун-т., Белорус. геогр. об-во. – Минск, 2001. – С. 40–43.
23. Кауричев, И. С. Структура почвенного покрова и типизация земель / И. С. Кауричев, Т. А. Романова, Н. П. Сорокина. – М. : Изд-во МСХА, 1992. – 151 с.
24. Krishna, B. The Forest Ecotone Effect on Species Richness in an Arid Trans-Himalayan Landscape of Nepal / B. Krishna // Folia Geobotanica. – 2009. – Vol. 44. – № 3. – P. 247–262.
25. Маврищев, В. В. Континуум, экотоны, краевой эффект / В. В. Маврищев // Основы экологии: учебник для вузов. – 3-е изд., испр. и доп. – Минск : Выssh. shk., 2007. – 447 с.
26. Белянина, Е. В. Изменение основных физических параметров среды в условиях экотонов Южного Приуралья (температура и влажность воздуха) / Е. В. Белянина // Известия ОГАУ. – 2013. – №1 (39). – С. 180–184.
27. Маленко, А. А. Исследование краевого эффекта в гнездовых культурах сосны разной начальной густоты в Алтайском крае // А. А. Маленко, В. А. Усолтцев // Вестник АГАУ. – 2010. – № 4. – С. 51–56.
28. Тарханов, В. М. Опушечный эффект в равнинах лесных экосистем юга российского Дальнего Востока : автореф. дис. ... д-ра биол. наук; Тихоокеан. ин-т географ. – ДВО РАН, Владивосток, 1998. – 24 с.
29. Zurita, G. Edge effects and their influence on habitat suitability calculations: a continuous approach applied to birds of the Atlantic forest / G. Zurita, G. Pe'er, M. I. Bellocq, M. M. Hansbauer // Journal of Applied Ecology. – 2012. – Vol. 49, Iss. 2. – April. – P. 503–512.
30. Рыбалкин, Н. В. Экотоны в лесоаграрном ландшафте / Н. В. Рыбалкин // Системы воспроизводства плодородия почв в ландшафтном земледелии: материалы Всерос. науч.-практ. конф. – Белгород : Крестьянское дело, 2001. – С. 185–188.
31. Дубняк, С. С. Эколого-гидроморфологический анализ биотопической структуры крупных равнинных водохранилищ / С. С. Дубняк // Географический вестник. – 2013. – № 3 (261). – С. 107–120.
32. Мамонтов, В. Н. О ширине экотонной зоны опушек / В. Н. Мамонтов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – № 1. – С. 11–15.
33. Диденко, И. Н. К познанию особенностей экотона Ставропольской лесостепи / И. Н. Диденко // Бюллетень Ботанич. сада им. И. С. Косенко, Краснодар. – 1998. – С. 44–47.
19. Rulev, A. S. Analiticheskoye opredeleniye granits perekhodnykh prirodnykh zon (ekotonov) / A. S. Rulev, V. G. Yuferev // Vestnik VolGU. – Seriya 11. Yestestvennyye nauki. – 2015. – № 1. – S. 72–77.
20. Nikolayev, V. A. Landshaftnyye ekotony / V. A. Nikolayev // Vestnik MGU. – Ser. 5. Geografiya. – 2003. – № 6. – S. 3–9.
21. Berezhnoy, A. V. Landshaftnyye ekotony i ikh raznoobraziye v Srednerusskoy lesostepi / A. V. Berezhnoy, A. Ya. Grigoryevskaya, A. V. Dvurechenskiy // Vestnik Voronezhskogo gos. un-ta. – Ser. Geografiya. Geoekologiya. – 2000. № 4. – S. 30–34.
22. Bevz, V. N. Sklonovyy landshaft i yego abstraktnyye priznaki / V. N. Bevz // Teoreticheskiye i prikladnyye problemy geoekologii: tez. dokl. vzhhdunar. nauch. konf., Minsk, 26-29 sent. 2001 g. / Belorus. gos. un-t., Belorus. geogr. ob-vo. – Minsk, 2001. – S. 40–43.
23. Kaurichev, I. S. Struktura pochvennogo pokrova i tipizatsiya zemel / I. S. Kaurichev, T. A. Romanova, N. P. Sorokina. – M. : Izd-vo MSKha, 1992. – 151 s.
24. Krishna, B. The Forest Ecotone Effect on Species Richness in an Arid Trans-Himalayan Landscape of Nepal / B. Krishna // Folia Geobotanica. – 2009. – Vol. 44. – № 3. – P. 247–262.
25. Mavrishchev, V. V. Kontinuum, ekotony, krayevoy effekt // Osnovy ekologii: uchebnyk dlya vuzov. – 3-ye izd., ispr. i dop. – Minsk : Vyssh. shk., 2007. – 447 s.
26. Belyanina, Ye. V. Izmeneniye osnovnykh fizicheskikh parametrov sredy v usloviyakh ekotonov Yuzhnogo Priuralya (temperature i vlazhnost vozdukha) / Ye. V. Belyanina // Izvestiya OGAU. – 2013. – №1 (39). – S. 180–184.
27. Malenko, A. A. Issledovaniye krayevogo effekta v gnezdovykh kulturakh sosny raznoy nachalnoy gustoty v Altayskom kraye // A. A. Malenko, V. A. Usoltsev // Vestnik AGAU. – 2010. – № 4. – S. 51–56.
28. Tarkhanov, V. M. Opushechnyy effekt v ravninakh lesnykh ekosistem yuga rossiyskogo Dalnego Vostoka : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk; Tikhookean. in-t geograf. – DVO RAN, Vladivostok, 1998. – 24 s.
29. Zurita, G. Edge effects and their influence on habitat suitability calculations: a continuous approach applied to birds of the Atlantic forest / G. Zurita, G. Pe'er, M. I. Bellocq, M. M. Hansbauer // Journal of Applied Ecology. – 2012. – Vol. 49, Iss. 2. – April. – P. 503–512.
30. Rybalkin, N. B. Ekotony v lesoagrarnom landshafte / N. V. Rybalkin // Sistemy vosproizvodstva plodorodiya pochv v landshaftnom zemledelii: materialy Vseros. nauch.-prakt. konf. – Belgorod : Krestyanskoeye delo, 2001. – S. 185–188.
31. Dubnyak, S. S. Ekologo-gidromorfologicheskyy analiz biotopicheskoy struktury krupnykh ravninnykh vodokhranilishch / S. S. Dubnyak // Geograficheskyy vestnik. – 2013. – № 3 (261). – S. 107–120.
32. Mamontov, V. N. O shirine ekotonnoy zony opushek / V. N. Mamontov // Sovremennyye problemy prirodopolzovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva. – 2007. – № 1. – S. 11–15.
33. Didenko, I. N. K poznaniyu osobennostey ekotona Stavropolskoy lesostepi / I. N. Didenko // Byulleten Botanich. sad aim. I. S. Kosenko, Krasnodar. – 1998. – S. 44–47.

34. Рюмин, В. В. Опыт оценки природного потенциала ландшафтов / В. В. Рюмин // География и природные ресурсы. – 1984. – № 4. – Иркутск. – С. 125–132.
35. Сочава, В. Б. Районирование и картографирование растительности / В. Б. Сочава // Геоботаническое районирование. – М.–Л., 1966. – С. 3–9.
36. Дубняк, С. С. Эколого-гидроморфологическое обоснование берегозащитных экосистем на крупных равнинных водохранилищах // С. С. Дубняк // Географический вестник. – 2014. – Сер. Гидрология. – № 4 (31). – С. 42–54.
37. Бобра, Т. В. Проблема изучения геоэкотонов и экотонизация геопространства в современной географии / Т. В. Бобра // Ученые записки Таврич. национал. универ. – Сер. География. – 2004. – Т. 17 (56). – № 3. – С. 35–43.
38. Ниценко, А. А. // К вопросу о границах растительных ассоциациях в природе / А. А. Ниценко // Бот. журнал. – 1948. – Т. 33. – № 5. – С. 487–495.
39. Социально-экологическая значимость природно-заповедных территорий Украины / Т. А. Андриенко [и др.]; отв. ред. К. М. Сытник. – Киев : Навук. думка, 1991. – 160 с.
40. Белянина, Е. В. Изменение основных физических параметров среды в условиях экотонов Южного Приуралья (температура и влажность воздуха) / Е. В. Белянина // Известия ОГАУ. – 2013. – № 1 (39). – С. 180–184.
41. Gosz, J. R. Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and landscape flows / J. R. Gosz // Ecological studies 92. N.Y.: Springer Verlag, 1992. – 55 p.
42. Шпаков, А. С. Агроландшафтно-экологические основы конструирования агроэкосистем и принципы управления ими / А. С. Шпаков, И. А. Трофимов // Вестн. Рос. Акад. с.-х. наук. – 2002. – № 4. – С. 31–33.
43. Jordana, R. Biodiversity across ecotones in desertifiable mediterranean areas / R. Jordana, P. Arpin, M. T. Vinciguerra, S. González, P. Balabanis, D. Peter, A. Ghazi, M. Tsogas, (Eds.) // Mediterranean Desertification Research Results and Policy Implications. – 2000. – Vol. 2. European Commission. – 2000. – P. 497–505.
44. Харченко, Т. А. Концепция экотонов / Т. А. Харченко // Гидробиол. журн. – 1997. – Т. 27. – № 4. – С. 3.
45. Тимошенко, П. В. Биологическое разнообразие грызунов и их гельминтов в заказнике «Рафайловский» и г. Тюмени / П. В. Тимошенко, О. Н. Жигилева // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2007. – № 7. – С. 78–84.
46. Herben, T. Actual topics in the ecotone research: data and concepts / T. Herben, K. Piach, J. Rusek // Ecology (CSFR) – 1992. – V.11. – № 3. – P. 325–327.
47. Майоров, И. С. Концепция природоохранного комплекса Приморского края / И. С. Майоров, В. П. Селедец, М. В. Сырица // Вестн. Томск. гос. ун-та. – 2008. – № 1. – С. 64–78.
48. Коломыц, Э. Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах / Э. Г. Коломыц. – М. : Наука, 1987. – 118 с.
49. Арманд, А. Д. «Сильные» и «слабые» системы в географии и экологии / А. Л. Арманд // Устойчивость геосистем. – М. : Наука, 1983. – С. 50–61.
34. Ryumin, V. V. Opyt otsenki prirodnogo potentsiala landshaftov / V. V. Ryumin // Geografiya i prirodnyye resursy. – 1984. – № 4. – Irkutsk. – S. 125–132.
35. Sochava, V. B. Rayonirovaniye i kartografirovaniye rastitelnosti / V. B. Sochava // Geobotanicheskoye rayonirovaniye. – M.–L., 1966. – S. 3–9.
36. Dubnyak, S. S. Ekologo-gidromorfologicheskoye obosnovaniye beregozashchitnykh ekosistem na krupnykh ravninnykh vodokhranilishchakh // S. S. Dubnyak // Geograficheskiy vestnik. – 2014 – Ser. Hidrologiya. – № 4 (31). – S. 42–54.
37. Bobra, T. V. Problema izucheniya geoekotonov i ekotonizatsiya geoprostranstva v sovremennoy geografii / T. V. Bobra // Uchyonyye zapiski Tavrich. national. univer. – Ser. Geografiya. – 2004. – T. 17 (56). – №3. – S. 35–43.
38. Nitsenko, A. A. K voprosu o granitsakh rastitelnykh assotsiatsiyakh v prirode / A. A. Nitsenko // Bot. Zhurnal. – 1948. – T. 33. – № 5. – S. 487–495.
39. Sotsialno-ekologicheskaya znachimost prirodno-zapovednykh territoriy Ukrainy / T. A. Andriyenko [i dr.]; otv. red. K. M. Sytnik. – Kiyev : Navuk. dumka, 1991. – 160 s.
40. Belyanina, Ye. V. Izmeneniye osnovnykh fizicheskikh parametrov sredy v usloviyakh ekotonov Yuzhnogo Priuralya (temperature i vlazhnost vozdukha) / Ye. V. Belyanina // Izvestiya OGAU. – 2013. – № 1 (39). – S. 180–184.
41. Gosz, J. R. Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and landscape flows / J. R. Gosz // Ecological studies 92. N.Y.: Springer Verlag, 1992. – 55 p.
42. Shpakov, A. S. Agrolandshaftno-ekologicheskkiye osnovy konstruirovaniya agroekosistem i printsipy upravleniya imi / A. S. Shpakov, I. A. Trofimov // Vestn. Ros. Akad. s.-kh. nauk. – 2002. – № 4. – S. 31–33.
43. Jordana, R. Biodiversity across ecotones in desertifiable mediterranean areas / R. Jordana, P. Arpin, M. T. Vinciguerra, S. González, P. Balabanis, D. Peter, A. Ghazi, M. Tsogas, (Eds.) // Mediterranean Desertification Research Results and Policy Implications. – 2000. – Vol. 2. European Commission. – 2000. – P. 497–505.
44. Kharchenko, T. A. Kontseptsiya ekotonov / T. A. Kharchenko // Gidrobiol. zhurn. 1997. – T. 27. – № 4. – S. 3.
45. Timoshenko, P. V. Biologicheskoya raznobraziye gryzunov i ikh gelmintov v zakaznike “Rafaylovskiy” i g. Tyumeni / P. V. Timoshenko, O. N. Zhigilyova // Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. – 2007. – № 7. – S. 78–84.
46. Herben, T. Actual topics in the ecotone research: data and concepts / T. Herben, K. Piach, J. Rusek // Ecology (CSFR) – 1992. – V.11. – № 3. – P. 325–327.
47. Mayorov, I. S. Kontseptsiya prirodookhrannogo kompleksa Primorskogo kraya / I. S. Mayorov, V. P. Seledets, M. V. Syritsa // Vestn. Tomsk. gos. un-ta. – 2008. – № 1. – S. 64–78.
48. Kolomyts, E. G. Landshaftnyye issledovaniya v perekhodnykh zonakh / E. G. Kolomyts. – M. : Nauka, 1987. – 118 s.
49. Armand, A. D. “Silnyye” i “slabye” sistemy v geografii i ekologii / A. L. Armand // Ustoychivost geosistem. – M. : Nauka, 1983. – S. 50–61.