

УДК 551.55:551.891:56.017

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ ЛЕСНОГО ПОЯСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И ПРОБЛЕМА ПОДДЕРЖАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

© 2001 г. О. В. Смирнова, С. А. Турубанова, М. В. Бобровский,
В. Н. Коротков, Л. Г. Ханина

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва

На основании анализа биологической, археологической, исторической литературы и собственных исследований по динамике палеоареалов ключевых видов (эдификаторов, средообразователей) растений и животных предложен сценарий реконструкции истории развития лесного пояса Восточной Европы с конца плейстоцена до современности. Выявлены биотически значимые этапы антропогенных воздействий на лесной пояс Восточной Европы на разных временных срезах и показано, что формирование современной зональности можно рассматривать как процесс преобразования ареалов ключевых видов и их полного или частичного уничтожения вследствие развития сначала присваивающего (финальный палеолит – мезолит), а затем производящего хозяйства (от неолита до современности). Установлено, что по мере антропогенно обусловленного сокращения влияния ключевых видов растений и животных на природные экосистемы лесного пояса усиливается воздействие на них человека как ключевого вида. В результате в современном лесном покрове устойчивое существование многих подчиненных видов растений и животных и, следовательно, поддержание высокого уровня биологического разнообразия возможно лишь путем организации экосистемного природопользования.

ВВЕДЕНИЕ

Для сохранения и восстановления биологического разнообразия любой территории необходимо понимание как закономерностей организации и функционирования естественного живого (биоценотического) покрова, так и путей формирования его современного облика. Перспективной базой для осознания механизмов спонтанного функционирования живого покрова Земли может стать теория иерархического континуума, развивающаяся в последнее десятилетие на основе парадигмы “окон возобновления” (gap-paradigm) и мозаично-циклической концепции организации экосистем (mosaic-cycle concept of ecosystems) [13, 21, 44, 64, 82].

В последние годы все яснее осознается, что деятельность человека – основной фактор, определяющий сложение большинства существующих ныне биоценозов [2, 11, 13, 56]. Это хорошо согласуется с современными взглядами на историю человеческого общества [10, 31, 34, 37, 66, 73], принципиальная черта которых – отказ от линейной модели развития, включающей представления об однонаправленном увеличении численности населения, степени хозяйственной освоенности территории и т.п. на протяжении всего голоцена. В связи с этим проблема исторической реконструкции динамики живого покрова становится не только теоретической, но и практической, социально-экономической проблемой.

Цели данной статьи: (1) предложить вариант исторической реконструкции биоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы; (2) выявить биотически значимые этапы антропогенных воздействий на разных временных срезах, начиная с конца плейстоцена; (3) сформулировать принципы поддержания оптимального биоразнообразия лесного пояса Восточной Европы.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ, МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ ИСТОРИЧЕСКОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ЗЕМЛИ

Теоретической основой реконструкции биоценотического покрова мы рассматриваем концепцию иерархического континуума [21, 74–77]. В рамках этой концепции биоценотический покров представляет собой иерархию популяционных единиц видов разных трофических групп. Механизм, интегрирующий такую разномасштабную мозаику и приводящий к формированию биоценозов как популяционных множеств, – популяционная жизнь наиболее мощных (для данной территории) средообразователей – эдификаторов, ключевых видов (key species). В качестве последних могут выступать древесные виды [78, 82] и (или) крупные млекопитающие-фитофаги [64, 81, 83].

При таком подходе биоценотический покров можно рассматривать как множество условно выделяемых (по функциональной и видовой специфичности ключевых видов) единиц – биоценозов, составляющих совокупность популяционных мозаик разных размеров, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средообразователей. Континуальность биоценотического покрова связана с хорологической континуальностью популяционных мозаик разных видов, а относительная дискретность выделяемых единиц – биоценозов обусловлена тем, что мозаики подчиненно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики ключевых видов – средообразователей. Устойчивость биоценозов достигается за счет сопряженного развития популяционных мозаик, образованных видами разных трофических уровней и имеющих разное пространственное и временное выражение [21, 44, 64].

По литературным данным и собственным наблюдениям нами выделены ключевые виды животных и растений (общие как для Восточной Европы, так и для Северной Евразии в целом), существовавшие в конце плейстоцена и/или существующие ныне. проанализированы их средообразующие воздействия [44, 64] и составлены карты палеоареалов.

Общие черты ключевых видов (средообразователей, эдификаторов)

1. Ключевые виды – это виды, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики, включают в цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества. Они относятся к разным трофическим группам и имеют различное систематическое положение. Эти виды значительно преобразуют среду (биотическую и абиотическую), в том числе изменяют гидрологический, температурный, световой режимы, микро- и мезорельеф, основные характеристики почв и строения почвенного покрова в целом.

2. Следствие популяционной жизни ключевых видов – создание гетерогенной среды на микро-, мезо- и макроуровнях. На локальном (микро- и мезо-) уровне популяционная жизнь ключевых видов определяет возможность совместного обитания популяций подчиненных видов, отличающихся по экологическим требованиям к среде обитания. Преобразования среды, производимые наиболее крупными ключевыми видами на региональном уровне (макроуровень), по масштабам и характеру изменений приближаются к изменениям среды, обусловленным климатом.

В качестве пояснения последнего положения отметим, что доагрикультурные лесостепные

ландшафты Восточной Европы были сформированы дикими стадными копытными [13, 29], высокая численность которых регистрируется до XVIII в. включительно [25, 26, 28, 30]. При уничтожении этих животных открытые пространства в лесостепи покрываются лесом [19, 29]. Можно заключить, что подзона Восточноевропейской лесостепи в современных границах имеет зоогенное (а затем и антропогенное) происхождение и не представляет собой климатически обусловленного биома.

3. Средообразующий эффект деятельности ключевых видов в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик [13] и проявляется на разных уровнях: от локального до регионального. По размерам и длительности существования популяционных мозаик ключевые виды различаются на несколько порядков [64].

4. По особенностям воздействия на среду ключевые виды можно условно объединить в небольшое число функциональных групп. Во внетропической Евразии и Северной Америке можно выделить три группы видов, существующих с конца плейстоцена.

Ключевые виды пастбищных экосистем – крупные животные-фитофаги. Проявления их функциональных воздействий следующие: 1) формирование (в гумидных областях) и поддержание (в аридных областях) полуоткрытых или открытых ландшафтов мезо- и макромасштаба с травянистыми экосистемами; 2) обеспечение устойчивого существования светолюбивой флоры и фауны; 3) формирование высокопродуктивных пастбищ вследствие пастыби и удобрения почв; 4) стравливание растительности при пастыбе, формирование обнаженных субстратов и возникновение эрозионных процессов микро- и мезомасштаба; 5) роющая деятельность, регулирующая гидрологический и почвенный режим [1, 47, 50–54, 64].

Ключевые виды детритных экосистем – деревья. Проявления их функциональных воздействий: 1) создание взрослыми деревьями затененных местообитаний с выравненным режимом влажности и температуры, обеспечивающим существование теневой флоры и фауны; 2) появление прорывов в пологе леса вследствие смерти старых деревьев, сопровождающихся образованием ветровально-почвенных комплексов. Вывалы деревьев приводят к гетерогенности среды микро- и мезомасштаба, способствуют развитию молодого поколения деревьев и обеспечивают постоянное присутствие в лесных экосистемах видов полуоткрытых местообитаний.

Ключевой вид долинных ландшафтов малых и средних рек (в Евразии и Северной Америке – виды рода бобр). Функциональные воздействия этих видов: 1) изменение режима влажности на

мезо- и макроуровне и увеличение лесистости полуаридных и аридных территорий; 2) изменение уровня грунтовых вод вследствие постройки плотин, формирование открытых водных пространств и регулирование гидрологического режима на мезо- и макроуровне; 3) затопление лесов, образование низинных болот и лугов; 4) уничтожение древесной растительности по берегам малых водотоков и формирование травянистых экосистем [13, 62, 65].

Материалы и методика

Для построения точечных палеоареалов ключевых видов создана база данных (БД), включающая сведения об остеологических находках и о спорово-пыльцевых диаграммах и макроостатках растений [67, 68]. Использовано 426 палеобиологических и археологических литературных источников, список их полностью не приводится. БД реализована в СУБД DateEase и содержит информацию о 2999 находках животных и 2921 находке растений. БД имеет поля: местонахождение; род; вид; форма захоронения; возраст находки – по геохронологической и археологической периодизации и по радиоуглеродным датировкам; источник информации и др. На основе оцифрованной карты СССР и БД создана геоинформационная система (ГИС), реализованная в системе ArcView. Она содержит тематическую информацию о находках для 370 точек местонахождений пыльцы и макроостатков растений и 986 точек местонахождений остатков животных.

В работе анализируются палеоареалы ключевых видов или родов (в том случае, когда остатки определены только до рода), по которым удалось собрать сравнительно большой материал. Растения: дуб (*Quercus* sp.), бук (*Fagus* sp.), ясень (*Fraxinus* sp.), клен (*Acer* sp.), липа (*Tilia* sp.), вяз (*Ulmus* sp.), лещина (*Corylus* sp.), ель (*Picea* sp.), пихта (*Abies* sp.). Животные: мамонт (*Mammuthus primigenius*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), гигантский олень (*Megaloceros giganteus*), бизон (*Bison priscus*), зубр (*Bison bonasus*), лось (*Alces alces*), благородный олень (*Cervus elaphus*), косуля (*Capreolus capreolus*), северный олень (*Rangifer tarandus*), кабан (*Sus scrofa*), сайга (*Saiga tatarica*), суслик (*Citellus* sp.), сурок (*Marmota* sp.), бобр (*Castor fiber*).

В связи с недостаточностью собранного в БД палинологического и остеологического материала, с неадекватным отражением в нем доли видов, а также с невысокой точностью территориальных привязок предложен вариант исторической реконструкции биоценотического покрова Восточной Европы только в масштабе природных зон и подзон. При анализе динамики палеоареалов в голоцене, помимо построения ареалов конкретных ключевых видов (родов), рассмотрены

совокупные ареалы групп видов, в настоящее время маркирующих разные природные зоны. Виды деревьев и кустарников объединены в две группы: широколиственные и темнохвойные; виды животных – в три группы: обитателей современных тундровой, лесной и степной зон.

Для сопоставления полученных точечных ареалов комплексов широколиственных и темнохвойных видов на разных этапах голоцена с их современным распространением [4] были оцифрованы ареалы соответствующих групп видов и совмещены в ГИС с картами точечных ареалов.

В связи с тем, что детальность периодизации голоцена сильно отличается в разных источниках, использована наименее дробная периодизация [41] и материалы других авторов приведены в соответствие с ней. Для каждого временного среза, кроме геохронологической, приведена археологическая шкала [6–8]. Материал проанализирован на четырех временных срезах: конец плейстоцена и древний голоцен (поздний и финальный палеолит), ранний голоцен (мезолит), средний голоцен (неолит и бронза) и поздний голоцен (эпоха железа).

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

*Конец плейстоцена и древний голоцен –
поздний и финальный палеолит
(40000–10000 лет назад)*

Согласно БД в рассматриваемый период все названные ключевые виды животных и растений присутствуют в Восточной Европе и на большей части Северной Евразии. Наиболее многочисленны находки мамонта – предпочтительного объекта охоты человека. Его костные остатки доминируют на большей части стоянок [12, 48, 49, 52, 80]. Широкое распространение и высокая численность видов мамонтового комплекса (рис. 1) – одна из черт, отличающих этот период от последующих. Другая отличительная черта позднеплейстоценовых сообществ, отмечаемая многими исследователями, – смешанный характер фауны и флоры [3, 12, 45, 47, 48, 50–54, 79]. Так, в одних и тех же местах и на одних и тех же временных срезах зафиксированы костные остатки ныне вымерших гигантов мамонтового комплекса и ныне существующих животных современных тундр (северный олень), степей (сайга, сурки, суслики), лесов (лось, кабан, бобр и др.). Сравнение карт местонахождений костных остатков животных и пыльцы и макроостатков как широколиственных, так и темнохвойных видов деревьев показывает, что они встречаются в одних и тех же или близко расположенных географических пунктах.



Рис. 1. Точечный ареал вымерших видов (черные кружки) мамонтового комплекса (мамонт, шерстистый носорог, бизон, гигантский олень) в позднем плейстоцене.

Анализ построенных палеоареалов ключевых видов растений и животных подтверждает предлагаемые разными авторами [47, 50–54, 81] реконструкции облика биоценотического покрова Восточной Европы в то время. Согласно этим представлениям в конце плейстоцена средообразующая деятельность мощнейших ключевых видов – гигантов и полугигантов мамонтового комплекса (мамонта, шерстистого носорога, бизона и др.) – определяла макромасштабную биотическую гетерогенность и нивелировала климатическую гетерогенность рассматриваемой территории (весь растительный покров представлял собой единственную “гиперзону”, по Величко [45]). Эта гетерогенность обуславливала возможность совместного существования видов разной экологии, формируя и поддерживая смешанный характер флоры и фауны.

Материалы по радиоуглеродным датировкам в БД и анализ литературы по динамике климата позднего плейстоцена [23, 39, 45] позволяют уточнить представления о гиперзональности растительности. Как в периоды потеплений, так и в периоды похолоданий, число которых за рассматриваемый период составляло 5–7 [23], существовала мозаика мезокомплексов из травянистых и древесных видов. В периоды похолоданий неблагоприятные воздействия климата и давление мощных фи-

тофагов на растительный покров приводили к тому, что широколиственные и темнохвойные виды деревьев сокращали свое обилие и сохранялись в рефугиумах с наиболее благоприятным мезоклиматом. На большей части территории господствовали криогенные травянистые экосистемы и фрагменты лесов из мелколиственных видов деревьев и кустарников (роды *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix* и пр.). В периоды потеплений широколиственные и темнохвойные виды деревьев и сопутствующие виды растений и животных распространялись из рефугиумов на соседние территории. Таким образом, структуру биоценотического покрова позднего плейстоцена можно назвать мозаично-пульсирующей.

Анализ литературы [3, 6–8, 13, 25, 26, 80, 81, 83] позволяет заключить, что с конца плейстоцена (поздний или финальный палеолит) и до современности включительно преобразования биоценотического покрова в первую очередь определялись именно антропогенными воздействиями. Для обоснования этого положения рассмотрим историю природопользования в голоцене.

Ранний голоцен – мезолит (10000–7000 л.н.)

Ранний голоцен – мезолит характеризуется общим потеплением климата на фоне периодичес-

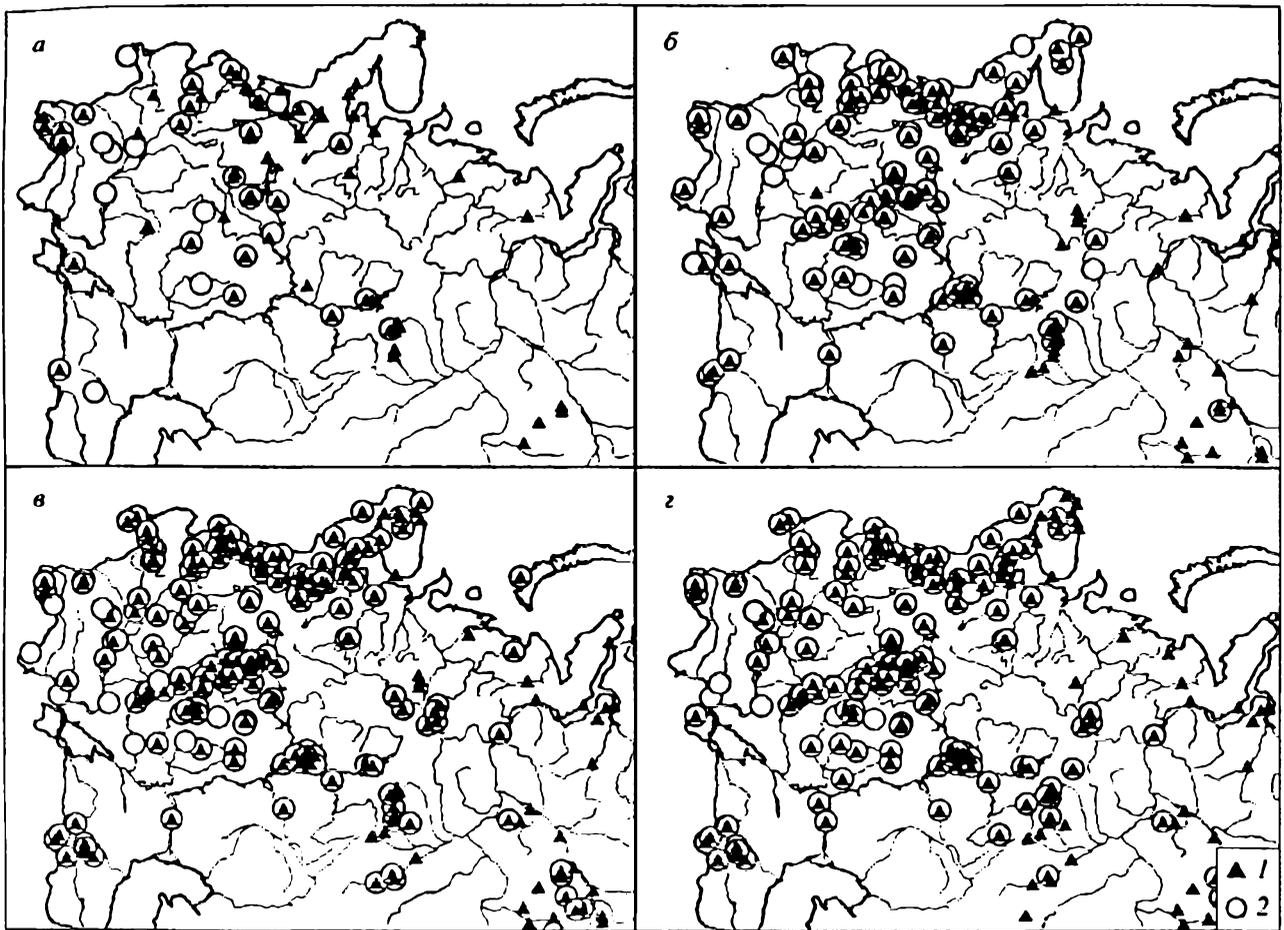


Рис. 2. Точечный ареал темнохвойных (1) и широколиственных (2) видов: а – в древнем, б – в раннем, в – в среднем, г – в позднем голоцене.

ких похолоданий и потеплений [23, 45]. Такое изменение климатической обстановки совпало с почти полным истреблением в результате охоты ключевых видов – гигантов мамонтового комплекса. Как уже отмечалось, совокупное средообразующее действие этих животных на растительный покров Восточной Европы в условиях сурового климата вело к тому, что в конце плейстоцена – древнем голоцене на рассматриваемой территории практически не был выражен пояс сплошных лесов. По мере деградации мамонтового комплекса, начавшейся еще в позднем палеолите, постепенно усиливалась роль древесной растительности. Трансформировались преимущественно пастбищные (травянистые) экосистемы плакоров в детритные (древесные). Пионерами залесения покинутых пастбищ были деревья с легколетучими семенами и быстрым оборотом поколений: береза, ива, осина, сосна обыкновенная. За ними шли темнохвойные (ель, пихта) и широколиственные (дуб, липа, клен, ясень, бук, граб и др.) виды. Очень небольшие скорости распространения деревьев [53], особенно широколи-

ственных, свидетельствуют против представлений о широкомасштабных инвазиях этих видов. Вероятно, они постоянно присутствовали в непосредственной близости к пастбищным экосистемам в небольших по площади рефугиумах. Такое предположение подтверждается данными о наличии их пыльцы в спектрах древнего и раннего голоцена (рис. 2а, б), а также тем, что увеличение числа местонахождений в раннем голоцене по сравнению с древним не сопровождается сколько-нибудь заметным изменением границ ареалов упомянутых видов.

Результатом почти полного исчезновения в течение раннего голоцена гигантов мамонтового комплекса было уменьшение доли открытых и полуоткрытых ландшафтов, усиление позиций ключевых видов деревьев (С, ST-стратегии) по сравнению с пионерными (R-стратегии) видами. Эти изменения имели глобальный характер и положили начало формированию лесного пояса Восточной Европы.

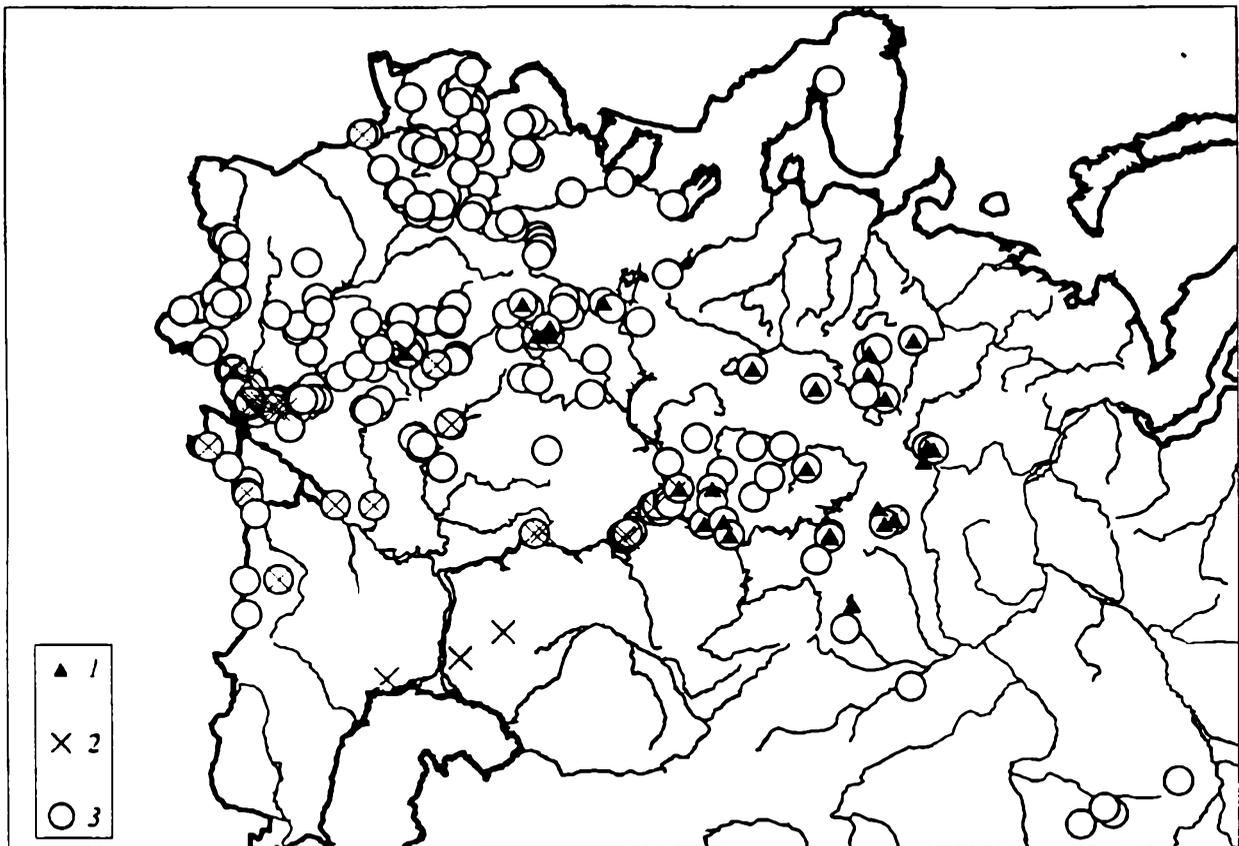


Рис. 3. Точечный ареал тундровых (1), степных (2) и лесных (3) видов животных в позднем голоцене.

Средний голоцен (7000–2500 л.н.)

Средний голоцен целиком или его часть – атлантический период – с точки зрения большинства исследователей характеризуется оптимальными климатическими условиями [9, 23, 24, 27, 45]. Следует отметить, что более высокие среднегодовые температуры среднего голоцена сочетаются с минимальными колебаниями температур [23, 45].

В этот период почти на всей территории Северной Евразии уже не встречаются гиганты и наиболее крупные виды мамонтового комплекса, заметно сократился ареал некоторых крупных фитофагов: лошади, зубра, кулана [14]. В то же время в эпоху энеолита (5000–7000 л.н.) в растительном покрове максимально развиваются темнохвойные и широколиственные древесные виды [41, 58, 60, 61, 71]. Они найдены в наибольшем числе местонахождений, их ареалы имеют максимальные (по сравнению с предшествующими и последующим периодами голоцена) размеры. Отметим почти полное совпадение ареалов широколиственных и темнохвойных деревьев в отличие от их современного распространения (рис. 2в).

В целом, в течение первой половины среднего голоцена практически полностью сформировал-

ся лесной пояс, который занял большую часть Восточной Европы.

Анализ остеологических материалов (рис. 3) показывает, что одновременно на одной и той же территории присутствовали ключевые виды животных, ныне характерных для разных ландшафтов: открытых, полукрытых и закрытых [67, 72]. Это позволяет заключить, что лесной покров был не монолитен, а насыщен открытыми пространствами разного размера, достаточными для сосуществования таких животных, как сайга, зубр, тур, тарпан и северный олень. Полуоткрытый облик природных ландшафтов, постепенно теряющих ключевые виды животных, сохранился вплоть до позднего голоцена.

Одновременно в среднем голоцене оформляется новый мощный фактор воздействия на биоценотический покров – производящее хозяйство, по своей силе соизмеримый с воздействиями ключевых видов [31, 36]. Производящее хозяйство стало распространяться на Балканском полуострове и в северо-западном Причерноморье 7000–8000, в Центральной и Западной Европе – 6000–7000, в Северной и Восточной Европе – 5500–6000 лет назад. В Восточной Европе особенно стремительно его уровень рос на протяжении

бронзового века (2500–5000 л.н.). Наиболее существенные преобразования происходят на юге Восточной Европы, где в течение бронзового века сменилось 18 культур. Начало оформления наиболее древних – трипольской и древнеямной – культур датируется временем около 6000 л.н. По оценке Арманда [5], плотность населения трипольской культуры была очень велика и достигала 30–35 (!) человек на 1 км². Основным занятием было скотоводство и отчасти земледелие, а также выплавка медных орудий. Племена древнеямной культуры занимались звероловством, рыболовством и, возможно, примитивным скотоводством [13, 17].

У племен катакомбной (3600–4000 л.н.), а затем и срубной (3100–3600 л.н.) культур, сменивших племена древнеямной культуры, уровень воспроизводящего хозяйства был уже достаточно высок. Основой экономической жизни было достигшее высокого уровня скотоводство [36, 72]. В остеологическом материале сокращается число находок костей диких копытных (зубра, тура, тарпана и др.), все большую долю в них составляет домашний скот [72]; в спорово-пыльцевых спектрах появляется пыльца культурных злаков [33, 59]. Около 4000 л.н. земледелие и скотоводство прослеживаются уже на большей части зоны современной лесостепи и широколиственных лесов. Для 2-го тысячелетия до н.э. отмечено распространение скотоводческих племен до Приильменья [32]. В течение бронзового века земледелие получило распространение на территории современных хвойно-широколиственных лесов и южной тайги у племен фатьяновской, среднеднепровской и других культур. Основной (возможно, что единственной) формой земледелия было земледелие подсечное (подсека), о чем свидетельствует огромное число рабочих топоров на каждой стоянке [31]. При этом археологические памятники располагаются в самых различных топографических условиях, часто вдали от речных долин, на самых разных по механическому составу почвах. Данный факт говорит о возможности охвата подсекой в течение бронзового века значительной части территории. Кроме следов подсечно-огневого земледелия, на всех стоянках современной лесной зоны присутствуют костные остатки крупного рогатого скота. Вероятно, в лесной зоне скот пасли повсеместно: в лесу, на заброшенных полях, на полянках, созданных и поддерживаемых ранее дикими копытными.

Крайне трудно оценить роль производящего хозяйства бронзового века в изменении состава и структуры живого покрова на территории современной лесной зоны, отделив его от последующих преобразований. Вероятно, оно постепенно уменьшало буферность экосистем: в результате расчисток и выпаса сглаживался микрорельеф, преобразовывался почвенный покров (прежде

всего на песчаных и щебнистых породах). Прямая (рубки, расчистки) и опосредованная (выпас, пожары) антропогенная деятельность становилась ведущим фактором регуляции потока поколений древесных видов. Нарушалась естественная мозаика лесов, в том числе упрощалась эколого-ценотическая структура травяного покрова.

Оценка преобразования живого покрова юга Восточной Европы, напротив, не вызывает затруднений. В процессе развития скотоводства и земледелия племена трипольской, древнеямной, срубной и др. культур отодвигали границу лесостепных, а затем степных комплексов от бережий Черного и Азовского морей на север и северо-запад. Сравнение карт современной растительности и распространения культур эпохи бронзы показывает практически полное совпадение северных границ распространения срубной культуры и современной зоны степей. Опираясь на свидетельство Геродота, можно говорить об обезлесенности этих пространств во времена скифов – 2500–2700 л.н. [13].

К этому времени на месте лесостепных и луговых ландшафтов распространились типчакво-полынные и разнотравно-ковыльные степи [41]. Таким образом, от начала активного заселения Причерноморья (5000–6000 л.н.) до скифосарматского времени, т.е. за 3000–3500 лет, была сформирована зона степей шириной 400–600 км.

Не только крупные подвижки растительности, но и завершение или наступление очередного этапа педогенеза, как правило, совпадали с хронологическими рубежами археологических культур. Так, появление ямной культуры в Нижнем Поволжье практически синхронно формированию и широкому распространению на дренированных равнинах каштановых солончаковых почв, иногда уже в комплексе с солонцами. Время существования полтавкинской культуры (3600–4000 л.н.) совпало с экспансией солонцовых признаков на значительные пространства и окончательным сложением сухостепной зоны. К срубной культуре приурочено остепнение луговых засоленных почв недренированных равнин и формирование в целом пустынно-степной зоны [18].

Итак, наиболее значимым для живого покрова событием среднего голоцена можно считать антропогенное формирование степной и полупустынно-степной зон, аридизацию климата и уменьшение смешанности флоры и фауны юга Восточной Европы. Эти события были крупным шагом к формированию современной зональности и, видимо, оказали существенное влияние и на изменения макроклимата Евразии в целом. Возможно, они явились одной из причин нестабильности климата [23] второй половины голоцена.

Поздний голоцен (2500–0 л.н.)

Поздний голоцен в целом характеризуется понижением среднегодовых температур, некоторым увеличением среднегодового количества осадков. Однако наиболее яркой чертой климата позднего голоцена все же является возрастание нестабильности климата, которая регистрируется уже во второй половине среднего голоцена [23, 39, 45].

Ранний железный век и средневековье (2500–500 л.н.). Проведенный нами анализ палеоботанических данных показывает, что в начале позднего голоцена – в *раннежелезном веке* (1600–2500 л.н.) ареалы древесных видов не претерпели существенных изменений. Как и в среднем голоцене, широколиственные и темнохвойные виды практически всюду встречаются вместе (рис. 2г). Эти результаты противоречат широко распространенному мнению об окончательном формировании зоны тайги и широколиственных лесов к началу позднего голоцена (см. [41, 71]) и отодвигают время существенных подвижек ареалов деревьев на эпоху средневековья. Однако оценка количественного участия деревьев в спорово-пыльцевых спектрах демонстрирует сокращение доли темнохвойных видов на юге и увеличение на севере по сравнению со средним голоценом [41, 71]. Эти изменения косвенно свидетельствуют о начале трансформации ареалов темнохвойных и широколиственных видов, которая завершилась оформлением зон тайги и широколиственных лесов [13]. Значительные перемещения на север южной границы ареалов ели и пихты и расширение степной зоны в условиях более холодного и влажного климата позднего голоцена (по сравнению со средним голоценом), видимо, можно объяснить только антропогенной аридизацией юга Восточной Европы.

В то же время палеонтологические и археологические данные свидетельствуют о сохранении в позднем голоцене смешанного характера фауны на большей части Восточной Европы (рис. 3). Местами такой характер фауны сохранялся до недавнего времени. Так, в конце XVIII в. на пространстве от нынешней Воронежской обл. до севера Казахстана и юга Западной Сибири еще встречались тарпаны и куланы [15]; северные олени при зимних кочевках регулярно доходили до севера калмыцких степей [46]. В начале XIX в. сурки были распространены на территории нынешней Калужской обл. [22].

На юге Восточной Европы наступление железного века совпало с практически полным переходом скотоводческо-земледельческих племен к кочевому и полукочевому скотоводству. Эволюция производящего хозяйства привела к оформлению зон пустынь и полупустынь. Очередная аридизация ландшафтов достигла апогея в раннесар-

матское время (2200–2400 л.н.). К этому времени на юге Восточной Европы практически окончательно сложилась современная зональность.

Из южных районов Восточной Европы скотоводство и земледелие все шире распространяются в центральные и северные (преимущественно северо-западные) районы. Если для юга Восточной Европы раннежелезный век был временем по существу окончательного оформления современных зон, то для центра и севера это время значительных антропогенных преобразований, последствия которых в виде формирования зон проявятся в последующую эпоху – *средневековье* (V–XV вв. н.э.).

Начало средневековья (V–VI вв. н.э.) в лесной зоне отмечено двумя крупными событиями: распространением подсечного земледелия на севере (на территориях современных Ленинградской, Псковской, Новгородской, Вологодской, Архангельской обл., Карелии и Коми) и развитием пахотного земледелия на юге лесной зоны.

Технология подсечно-огневого земледелия многократно описана в литературе. Урожай при подсеке обеспечен привносом элементов минерального питания с золой, получаемой при сжигании древесной растительности на месте. Большие затраты труда на расчистку окупались высокими урожаями: в хорошие годы урожай составляли сам-10 – сам-20, а иногда до сам-70 (!) [37]. Другие существенные достоинства подсечной системы – независимость от скотоводства и специальных средств производства.

Расчищенный участок использовался 1–3 года на песчаных почвах и до 5–8 лет на суглинистых. После чего его оставляли зарастать лесом либо некоторое время использовали как сенокос или пастбище. Общая длительность хозяйственного цикла составляла 40–80 лет. При отсутствии внешних воздействий (рубок, выпаса скота) за время “отдыха” снова нарабатывался органогенный горизонт, который замешивался с нижележащими горизонтами неглубокими вывалами и землероями – восстанавливался единый гумусовый горизонт. Считается, что “отдыха” в течение 40–60 лет хватало для практически полного восстановления структуры и плодородия почвы. Это можно допустить для центра и юга лесной зоны, где сравнительно высока скорость биологического круговорота. Однако для восстановления почв на севере Восточной Европы должен потребоваться, как минимум, в два-три раза более продолжительный срок.

Недостаточность периода отдыха для восстановления плодородия и структуры почвы – одна из проблем подсечной системы земледелия. Перечислить все особенности трансформации живого покрова, связанные с подсечно-огневой системой, сложно, ибо подсечное земледелие не было только сельскохозяйственной практикой. Оно яв-

лялось системой природопользования, включавшей собственно земледелие, рубки, палы, а во многих районах также выпас и сенокосение. Перечислим некоторые из последствий воздействия подсечно-огневой системы на живой покров: обнажение почвы, увеличение поверхностного стока и эрозия почв, выравнивание микрорельефа, обеднение почвенной фауны (прежде всего мезофауны), исключение возможности вывалов деревьев и образования ветровально-почвенных комплексов, переход от внутрпочвенного накопления органики к напочвенному, увеличение пожароопасности лесов и др. [38, 42].

Хотя площадь обрабатываемых участков была сравнительно невелика, а длительность цикла кажется большой, за сотни (тысячи) лет огромные территории были глубоко преобразованы подсекой. Не имея количественных оценок по охвату территорий подсечным земледелием для средневековья, мы можем привести пример современной Финляндии, где за XVIII–XIX вв. через подсеку прошло 85% территории [35].

На юге и в центре лесной зоны последствия подсечной системы особенно быстро отразились на территориях с легкими почвообразующими породами (в частности, на территориях полесий). На массивах песчаных почв были сформированы специфические пирогенные экосистемы, где в древесной растительности доминировала сосна.

На севере развитие подсечно-огневого земледелия, сопряженного с массовым выжиганием лесов [20], привело к отступлению на юг северных границ ареалов широколиственных видов (ильма, липы, дуба и др.) и в результате к формированию собственно таежной зоны. В это же время развитие домашнего оленеводства, сопровождаемое усиленным выжиганием лесов на их северной границе, привело к развитию зоны тундры из лесотундры или северной тайги, достигавших, судя по находкам крупных деревьев или их пней в XVIII–XIX вв., в европейской России берегов Ледовитого океана [16].

Таким образом, на севере лесного пояса антропогенные воздействия и изменения климата приводили к разрушению лесного пояса и продвижению на юг зоны северной тайги. Этот процесс, альтернативный процессу аридизации, можно условно назвать “бореализацией” лесного пояса.

Пахотное земледелие связано с использованием сравнительно обширных безлесных пространств (в том числе расчищенных из-под леса). Основой урожайности является мобилизация имеющегося в почве запаса питательных элементов за счет разрушения почвенных агрегатов почвообрабатывающими орудиями [43]. Главная проблема пахотного земледелия – необходимость постоянно поддерживать плодородие почвы. Это возможно при периодическом предоставлении

почве продолжительного отдыха (при подсеке или при ее достаточном унавоживании). Говоря об окультуривании почвы при внесении навоза, авторы имеют в виду уже значительно выпаханную почву. Мы ни разу не встретили данных о внесении навоза в лесные (только что расчищенные) почвы. Во-первых, этого не требуется, а, во-вторых, лесные “росчисты” рассматривались как более выгодная альтернатива навозной пашне. Получение достаточного количества навоза во все времена оставалось нереальной задачей, а при расчистке “крестьяне получают отличные урожаи хлебов без навозного удобрения” [37].

Одной из основных систем пахотного земледелия в Восточной Европе было трехполье. Оно сравнительно быстро распространилось из южных в центральные и северные районы, вероятно, вместе со славянской колонизацией. Во второй половине 1-го тысячелетия н.э. пахотное земледелие охватило уже весь центр Восточной Европы – современную зону смешанных лесов. В XI–XII вв. практически полностью освоены водораздельные территории центральных и северо-западных районов. В это время увеличивается плотность населения: на территории Московской обл. на одно сельское поселение приходилось около 10 км² [1, 28]. Максимальной численности население центральных и северо-восточных районов достигает в XIV–XV вв., увеличившись за 100 лет более чем в 2 раза (тогда как южные – лесостепные – районы испытывают депопуляцию). В это время во владениях Новгорода деревни размещались через 1–2 км (!), “словно в шашечном порядке” [10, с. 125]. Достигнута предельная плотность поселений, и начинает увеличиваться их размер: в первой половине XVI в. средний размер поселения в большинстве уездов Центральной Руси увеличился до 5–10 дворов [57].

Однако площадь освоенных под пашню земель значительно превысила возможности их унавоживания. При отсутствии его неизбежно наступает полное истощение пашни. Напомним, что долгое время навоз просто рассыпался по поверхности земли и “силы навоза” хватало на один посев. Соха с перекладной полицей, позволившая более эффективно (на несколько посевов) удобрять землю, получила распространение лишь в XVI в.

“Великая русская распашка” (см. [34]) привела к массивной деградации почвенного покрова – широкому распространению подзолистых почв в центре и на севере Восточной Европы, а также к деградации экотопов, изменению гидрологического режима территорий. Повсеместно уменьшилась лесистость, что привело к появлению разрывов в ареалах деревьев, прежде всего широколиственных. Так, по оценке Рожкова [57], в XVI в. лесистость в некоторых уездах центральной час-

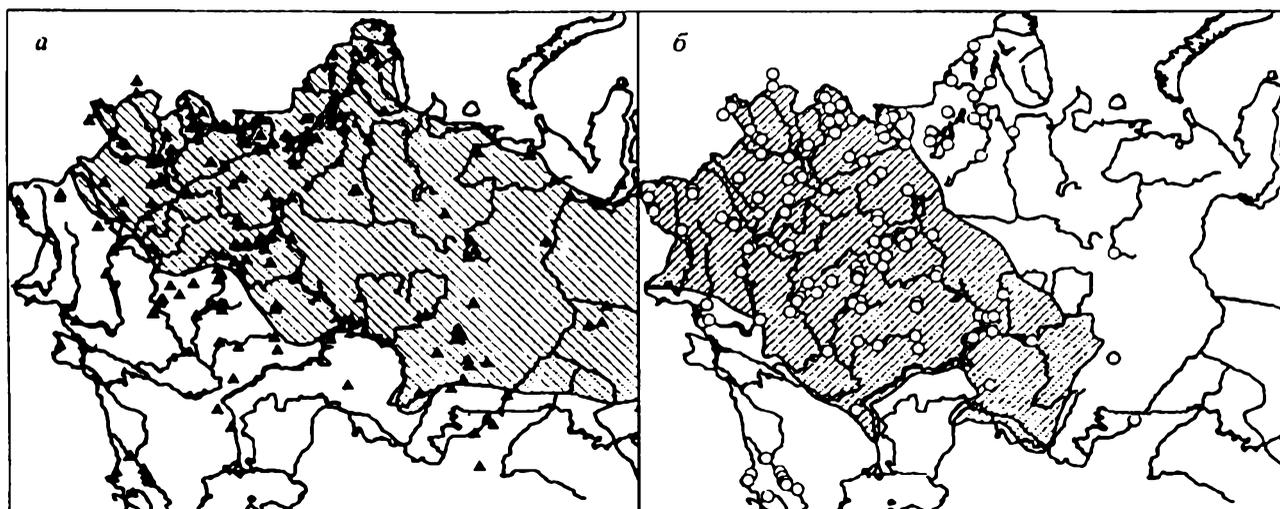


Рис. 4. Точечные ареалы ели (а) и дуба (б) в позднем голоцене и их современные ареалы (показаны штриховкой).

ти России уменьшилась до 6%. Во многих районах, прежде всего северных, означенные воздействия привели к развитию заболочивания на водоразделах, с одной стороны, и развитию пирогенных ландшафтов (формированию значительных массивов сосновых лесов), с другой. Существенные изменения живого покрова привели и к изменению климатических условий: начало XVII в. считается “термической кульминацией малого ледникового периода в Европе”.

В результате уменьшения скорости биологического круговорота и изменения климата продвинулась на юг (примерно до 59° с. ш.) зона неустойчивых урожаев, сместилась к югу граница вызревания ржи [43]. Для общества последствием великой русской распушки стал социально-экономический кризис конца XVI – начала XVII вв. [25], по сути завершивший эпоху средневековья в Центральной Руси.

Отметим, что в Западной Европе наблюдалась та же последовательность событий, лишь с опережением по времени: колонизация лесной зоны, последующая “великая распушка” XII–XIII вв., по времени совпавшие с “малым климатическим оптимумом”, а затем – забрасывание выпаханых земель во время “малого ледникового периода”.

Наше обращение к истории земледелия вызвано тем, что именно в лесной зоне оно привело к наиболее глубокой и масштабной трансформации живого покрова, ландшафтов, климата. В частности, земледелие рассматривается нами, вслед за другими авторами, как ведущий фактор подзолообразования, приведший к широкому распространению в лесной зоне Восточной Европы деградированных почв подзолистого ряда [38, 42, 49].

Наряду с земледелием, факторами преобразования биоты и экотопа были рубки и пожары.

Важную роль в изменении состава и структуры лесов, а также в сокращении лесных пространств – может быть, не меньшую, чем выжигание под пашни – сыграли вольный выпас в лесу и интенсивные заготовки веточного корма на зиму [29].

В течение развитого средневековья существование открытых и полукрытых пространств в лесной зоне, поддерживаемых ранее средообразующей деятельностью диких фитофагов, стало целиком зависеть от деятельности человека. К концу средневековья были практически полностью уничтожены тур и тарпан; значительно уменьшилась численность зубра и сайгака; массовая охота постепенно сокращала численность бобра [72].

Итак, в средневековье был сделан наиболее крупный и, по сути, последний шаг к формированию современной зональности – антропогенно обусловленное расширение лесного пояса Восточной Европы на зоны тайги, смешанных и широколиственных лесов; формирование зоны тундр; потеря природных ключевых видов пастбищных экосистем.

Однако современные ареалы темнохвойных и широколиственных видов деревьев (рис. 4), значительно превышающие в южном и северном направлениях ареалы соответствующих зон, демонстрируют отсутствие климатических запретов на распространение их из внезональных рефугиумов при ослаблении антропогенного пресса.

Современность (0–500 л.н.). В последние столетия увеличилась дифференциация природопользования в разных природных зонах, которая вела к усилению дифференциации природных зон.

На севере Восточной Европы уменьшалась интенсивность земледелия, и к 1930-м гг. во многих районах земледелие было практически пол-

ностью прекращено. Одновременно (особо интенсивно с XVIII в.) здесь возрастали объемы промышленной заготовки древесины. Долгое время основным способом заготовок были выборочные рубки, а с 1930-х гг. широко распространились сплошные, в том числе концентрированные, рубки. Это отразилось в первую очередь на гидрологическом режиме территорий (в частности, усилились процессы заболачивания).

На юге, напротив, шло интенсивное земледельческое освоение лесостепных и степных районов. Основные его последствия – значительное уменьшение лесистости; деградация почвенного покрова; эвтрофикация водоемов; изменения гидрологического режима, ведущие чаще всего к развитию процессов аридизации.

В центральных районах отмечена наибольшая скорость ротации угодий при высокой плотности населения и большом разнообразии антропогенных воздействий. Основными воздействиями на живой покров следует считать земледелие, рубки и посадки леса.

Проблемы земледелия, приведшие к кризису конца XVI – начала XVII вв., частично удалось решить путем аграрной колонизации новых территорий (Поволжья, южных степей, Сибири, Дальнего Востока) и некоторой эволюции технологий земледелия. Так, в XV–XVI вв. в центре и на юге лесной зоны повсеместно распространилась переложная система земледелия как компромиссное средство поддержания почвенного плодородия при невозможности нормального унавоживания [66]. Однако выпашанность почв на протяжении XVI–XX вв. оставалась буквальным бичом для крестьян центральных и северных районов, в XIX–XX вв. распространившись и на многие южные районы. Земледелие, претерпевавшее подъемы и спады, в конечном итоге привело к формированию значительных по площади открытых пространств.

Рубки были наиболее масштабными в XVIII–XIX вв. и привели к более чем двукратному уменьшению лесистости центральных районов. В нынешнем веке лесистость была частично восстановлена в результате зарастания сельскохозяйственных угодий, брошенных из-за социальных катаклизмов.

Посадки леса для нужд государства были начаты еще во времена Петра I. Более или менее регулярное искусственное возобновление лесов в центральной части России датируется серединой XIX в. Всплеск лесокультурного дела относится к 1890–1914 гг., когда, по словам Морозова [40], эта практика “распространилась ... на все пространство государственных лесов европейской равнины России, где ведется, по крайней мере, лесосечное хозяйство”. В результате на огромных площадях были созданы культуры прежде всего “коренных пород” (ели, сосны, дуба). Эти культу-

ры сейчас составляют большинство спелых насаждений центральной части Восточной Европы, долгое время описываемых лесоводами и геоботаниками как “коренные типы леса” [56].

Таким образом, увеличение площади угодий, стабилизация их границ и связанное с этим уменьшение протяженности и площади экотонов привели к потере смешанного характера флоры и фауны. Размеры угодий в тысячи и миллионы раз превысили размеры естественных мозаик. Невсегда единый биоценотический покров был расчленен на две принципиально отличных группы экосистем [64]: экосистемы, способные поддерживать себя при спонтанном развитии (теневые леса), и экосистемы, требующие для своего поддержания постоянных антропогенных воздействий (пойменные и сухолюбивые луга, луговые степи, леса с господством пионерных видов деревьев). Перечисленные преобразования биогеоценотического покрова привели к усилению климатической дифференциации в широтном и меридиональном направлениях.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЖИВОГО ПОКРОВА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Описанные антропогенные преобразования биоценотического покрова привели к практическому отсутствию в настоящее время на территории Восточной Европы климаксовых экосистем. Последняя понимается нами как экосистема, включающая популяции видов разных трофических групп, объединенные устойчивыми потоками поколений всех видов-эдификаторов данного региона. Для Восточной Европы видами-эдификаторами являются темнохвойные и широколиственные деревья, крупные стадные копытные (зубры, тарпаны, туры и др.), бобры. Только полный набор видов-эдификаторов обеспечивает устойчивое существование как теневыносливой, так и светолюбивой флоры и фауны в спонтанно развивающемся живом покрове. Особо следует отметить, что при отсутствии ключевых видов-фитофагов невозможно поддержание даже такого значимого эдификатора лесного пояса Восточной Европы, как дуб черешчатый [64].

Из-за практического отсутствия природных ключевых видов-фитофагов экосистемы, достаточно долго находящиеся в спонтанном развитии, не приходят в климаксовое состояние. В связи с этим восстановительные сукцессии приводят только к формированию зональных субклимаксов.

Таким образом, современный живой покров Восточной Европы можно представить как огромную сукцессионную систему, подавляющее большинство процессов в которой инициировано хозяйственной деятельностью человека. Эlemen-

Основные варианты восточноевропейских лесов с указанием их сукцессионного статуса и происхождения

Сукцессионный статус	Зона широколиственных лесов	Зона хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов	Зона средне- и северотаежных лесов
<i>Зональный субклимакс</i> – отсутствие хозяйственных воздействий в течение времени, превышающего длительность жизни 2–3 поколений эдификаторов, при условии свободного заноса семян потенциальных эдификаторов и доминантов	Полидоминантный теневой широколиственный (без дуба) лес	Полидоминантный темнохвойно-широколиственный (без дуба) лес	Олигодоминантный темнохвойно-мелколиственный лес
<i>Диаспорический субклимакс</i> – отсутствие хозяйственных воздействий в течение времени, превышающего длительность жизни 2–3 поколений деревьев-эдификаторов, при ограниченном доступе семян потенциальных эдификаторов и доминантов	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес и моно-олигодоминантный темнохвойный лес	Моно-олигодоминантный темнохвойный лес
<i>Сукцессионные варианты</i> ; первое поколение после следующих хозяйственных воздействий:	То же	То же	То же
многократные рубки без нарушения напочвенного покрова	Мелколиственный лес	Мелколиственный лес	Мелколиственный лес
многократные рубки с нарушением напочвенного покрова или распахки	Сосновый лес	Сосновый лес	Сосновый лес
выжигание или антропогенно инициированные пожары	Сосновые, дубовые, еловые леса	Сосновые, дубовые, еловые леса	Сосновые, еловые леса
создание лесных культур			

ты этой системы, как правило, соответствуют настоящим или прошлым хозяйственным угождам. Перечень основных вариантов лесных сообществ с указанием их сукцессионного статуса и происхождения в различных природных зонах приведен в таблице. Ведущим фактором, определяющим направление сукцессий, является состояние популяций ключевых видов [10], а также характер преобразования экотопа, зависящий от множества прошлых воздействий. Скорость сукцессий обуславливается в первую очередь темпами расселения и скоростью оборота поколений ключевых видов [53]. Скорость же оборота поколений деревьев в значительной степени зависит от климата.

Спонтанное восстановление теневых многовидовых разновозрастных лесов с комплексом видов – представителей различных царств, для жизни которых необходимы специфические лесные местообитания, принципиально возможно в заповедниках и национальных парках. Вместе с тем инвазия деревьев и кустарников в луговые, лугово-степные и залежные сообщества, постоянно регистрируемая после заповедания, приводит к сокращению позиций светлюбивых видов, к исчезновению травяных и экотонных экосистем.

Отсутствие ключевых видов-фитофагов вызывает необходимость целенаправленного решения

задачи сохранения светлюбивых видов путем организации экосистемного природопользования. Самый простой способ поддержания луговых и лугово-степных сообществ – сенокошение, более сложный – регулируемый выпас скота. Наиболее трудный, но близкий к природе – реинтродукция зубров. Но в этом случае необходимо учитывать, что наименьшая площадь устойчивого существования элементарной популяции зубров составляет десятки – сотни квадратных километров и должна охватывать хотя бы один бассейн небольшой реки с притоками.

При реинтродукции бобров надо предварительно определять запасы кормов и оценивать возможности их восстановления. Также следует рассчитывать возможные пути перемещения семей бобров в пределах площади элементарной популяции и обеспечивать охрану долин ручьев и рек даже вне особо охраняемой территории.

Процесс спонтанного восстановления лесных сообществ происходит довольно медленно, поскольку большинство деревьев распространяется со скоростью нескольких сотен метров за одно поколение, а большинство трав – со скоростью от нескольких сантиметров до нескольких метров [13, 44, 69]. В связи с этим необходима организация экосистемного лесопользования, способству-

ющего более быстрому восстановлению биоразнообразия.

ПРИНЦИПЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ОПТИМАЛЬНОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ЛЕСНОГО ПОЯСА

Теоретические основы ведения экологически грамотного хозяйства должны основываться на природных закономерностях организации биогеоценотического покрова. Это касается разработки системы режимов, охватывающих всю систему ведения хозяйства, начиная с лесоводства, зернового хозяйства и животноводства (в том числе восстановление продуктивности и биоразнообразия на выпасаемых территориях). В разных отраслях хозяйства есть отдельные методические разработки, касающиеся увеличения биологического разнообразия и устойчивости природно-антропогенных экосистем, однако объединение их в региональные системы – насущная задача всего общества. В настоящее время существуют возможности перехода лесного хозяйства на экологически устойчивое использование ресурсов. Основа для этого – глубокое знание традиционных режимов лесопользования и их последствий для структуры живого покрова и поддержания его биоразнообразия [14, 30, 42, 44, 55, 66, 70].

Традиционное лесное хозяйство чаще всего приводит к снижению структурного, таксономического и генетического (в популяциях деревьев) разнообразия. В наибольшей степени это относится к основным видам рубок, практикуемых в лесном хозяйстве.

В качестве примера рассмотрим санитарные рубки, основным объектом которых выступают мертвые и усыхающие деревья, которые представляют собой уникальные экологические ниши для различных групп биоты (птиц, насекомых, грибов, трав и др.) [30]. Санитарные рубки предотвращают образование естественных вывалов, определяющих внутривидовую гетерогенность почвы и растительности [13, 63, 64]. Они препятствуют образованию ветровально-почвенных комплексов, к которым приурочены регенерационные ниши различных групп растений (мохообразных, папоротников, трав, кустарников, деревьев). В частности, лишь достаточно разложившийся валеж является местом возобновления некоторых хвойных пород (ель, пихта) [44, 63]. Валеж служит субстратом для ксилофагов, ксилосапротрофных грибов и их консортов. Таким образом, регулярно повторяющиеся санитарные рубки приводят к существенному уменьшению биоразнообразия лесных экосистем.

Накопившийся к настоящему времени опыт [13, 44, 70] дает возможность предложить наибо-

лее важные направления работ по восстановлению лесов.

1. Восстановление структурного разнообразия – системы разновозрастных мозаик окон возобновления – путем проведения группово-выборочных рубок или имитации естественных вывалов. Размеры окон и их размещение по территории массива должны рассчитываться, исходя из экологических потребностей древесных видов, радиуса эффективной репродуктивной активности древесных видов, а также с учетом максимального сохранения лесной среды. Имеющиеся расчеты и данные показывают, что оптимальные размеры окон составляют по диаметру 1.5–2 высоты окружающего полога леса (0.1–0.3 га).

2. Восстановление видового разнообразия должно базироваться на естественном возобновлении в сочетании с лесными культурами недостающих видов. Рубки ухода должны обеспечить оптимальное соотношение древесных видов и их успешное развитие. Для целого ряда редких видов трав, отличающихся малым радиусом репродуктивной активности, восстановление их популяций целесообразно проводить путем реинтродукции.

3. Восстановление генетического разнообразия популяций древесных видов. При закладке питомников необходимо использовать гетерогенный семенной материал, собранный из местных популяций древесных видов.

Восстановление полидоминантных разновозрастных лесов поможет обеспечить длительное неистощительное лесопользование, а также будет способствовать поддержанию высокого биоразнообразия лесных экосистем, сохранению и восстановлению почвенного плодородия, увеличению устойчивости лесных экосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование представлений о ключевых видах позволяет предложить еще один сценарий реконструкции биоценотического покрова Восточной Европы конца плейстоцена – голоцена. В начале анализируемого периода средообразующая деятельность наиболее мощных ключевых видов определяла макромасштабную гетерогенность среды. Эта биологически обусловленная гетерогенность территории Восточной Европы и определяла возможность одновременного и устойчивого сосуществования практически на всем ее протяжении видов разной экологии, формируя и поддерживая тем самым смешанный характер флоры и фауны.

После уничтожения наиболее крупных фитофагов оставшимися ключевыми видами поддерживалась мезо- и макрогетерогенность среды. В результате смешанность фауны и флоры, описан-

ная для плейстоцена и древнего голоцена, сохранялась в той или иной мере на большей части Восточной Европы до позднего голоцена включительно.

Предложенный сценарий реконструкции включает большую мобильность природных зон в голоцене, что хорошо согласуется с биологически обусловленными медленными темпами расселения растений и многих животных.

Формирование современной зональности рассматривается нами как постепенный процесс ослабления роли природных ключевых видов и замены ее антропогенными воздействиями, сначала в макро-, затем в мезомасштабе.

В ходе формирования современной зональности ареалы ключевых видов растений с конца плейстоцена до позднего голоцена оставались практически неизменными. Существенные изменения ареалов этих видов датируются уже историческим временем. Вместе с тем гибель наиболее крупных ключевых видов животных и существенные преобразования ареалов других видов животных отмечены на протяжении всего голоцена. Эти различия в судьбе ключевых видов растений и животных в значительной степени определили потенциально лесной характер большей части территории Восточной Европы и в настоящее время.

Окончательное оформление современной зональности можно датировать одним-двумя последними тысячелетиями.

Авторы выражают глубочайшую признательность рецензенту за конструктивные замечания.

Работа выполнена при частичной поддержке фондов: РФФИ № 98-04-48846, РФФИ № 98-04-48329, ГПНТП "Биоразнообразие", INTAS97-30255.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абатуров Б.Д.* // Растительноядные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. С. 7.
2. *Абатуров А.В., Кочевая О.В., Янгутов А.И.* 150 лет Лосиноостровской лесной даче: Из истории национального парка "Лосиный остров". М., 1997. 228 с.
3. *Антипина Е.Е., Маслов С.П.* // Эволюционная и историческая антропоэкология. М.: Наука, 1994. С. 111.
4. *Ареалы деревьев и кустарников СССР.* Т. 1. Л.: Наука, 1977. 164 с.
5. *Арманд Д.Л.* // Значение идей В.В. Докучаева для борьбы с засухой. М., 1955. С. 7.
6. *Бадер О.Н.* // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда в плейстоцене и голоцене. М., 1974. С. 225.
7. *Береговая Н.А.* Палеолитические местонахождения СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 210 с.
8. *Береговая Н.А.* Палеолитические местонахождения СССР. Л.: Наука, 1984. 172 с.
9. *Борзенкова И.И., Зубаков В.А.* // Метеорология и гидрология. 1984. № 8. С. 69.
10. *Буров В.А.* "А погост Жабна пуст...". М.: Ин-т археологии РАН, 1994. 140 с.
11. *Вальтер Г.* Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
12. *Верецагин Н.К., Барышников Г.Ф.* // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 8. С. 1245.
13. Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. Смирновой О.В. М.: Наука, 1994. 364 с.
14. *Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т.1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. шк., 1961. 776 с.
15. *Гмелин С.Г.* Путешествие по России для исследования трех царств природы естества. Часть первая. Путешествие из Санкт-Петербурга до Черкаска, Главного города Донских казаков в 1768 и 1769 годах. СПб., 1771. 272 с.
16. *Городков Б.Н.* // Ботан. журн. 1954. Т. 39. № 1. С. 16.
17. *Городцов В.А.* // Сов. энциклопедия. 1-е изд. Т. 7. 1927. С. 610.
18. *Демкин В.А.* Палеопочвоведение и археология. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1997. 213 с.
19. *Дохман Г.И.* Лесостепь европейской части СССР. М.: Наука, 1968. 268 с.
20. *Елина Г.А., Арсланов Х.А., Климанов В.А.* // Ботан. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 1.
21. *Заугольнова Л.Б.* // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 115.
22. *Зельницкий Г. В.* // Уралия. Периодическое издание в Калуге. 1804, первая четверть. С. 15.
23. *Зубаков В.А.* Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеоздат, 1986. 287 с.
24. *Кинд Н.В.* // История биоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 5.
25. *Кириков С.В.* Изменения животного мира в природных зонах СССР (13-19 вв.). Степная зона и лесостепь. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 175 с.
26. *Кириков С.В.* Изменения животного мира в природных зонах СССР (13-19 вв.). Лесная зона и лесотундра. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 157 с.
27. *Климанов В.А.* // Докл. АН СССР. 1978. Т. 242. № 4. С. 902.
28. *Колчин Б.А., Куза А.В.* // Древняя Русь: город, замок, село. М.: Наука, 1985. С. 29.
29. *Комаров Н.Ф.* Этапы и факты эволюции растительного покрова черноземных степей: Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. Т. 13. 1951. 326 с.
30. *Корнеева Т.М.* // Проблемы охраны генофонда и управление экосистемами в заповедниках лесной зоны. М., 1986. С. 32.
31. *Краснов Ю.А.* Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. М.: Наука, 1971. 168 с.
32. *Кривошеев Ю.В.* // Традиционный опыт природопользования в России. М.: Наука, 1998. С. 110.

33. *Крупенина Л.А.* // Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С. 91.
34. *Кульпин Э.С., Пантин В.И.* // Генезис кризисов природы и общества в России. Вып. 1. М.: Моск. лицей, 1993. 102 с.
35. *Куусела К.* Динамика бореальных хвойных лесов. Хельсинки, 1991.
36. *Мерперт Н.Я.* Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья. М.: Наука, 1974. 152 с.
37. *Милов Л.В.* Великорусский пахарь и особенности российского исторического процесса. М.: Рос-СПЭН, 1998. 573 с.
38. *Михайлов И.С.* // Проблемы лесоустройства Нечерноземной зоны: Тр. ГИЗР. Вып. 16. М., 1977. С. 62.
39. *Монин А.С., Шишков Ю.А.* История климата. Л.: Гидрометеиздат, 1979.
40. *Морозов Г.Ф.* Очерки по лесокультурному делу. М.: Гослестехиздат, 1950. С. 213.
41. *Нейштадт М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.
42. *Осипов В.В., Гаврилова Н.К.* Аграрное освоение и динамика лесостепи Нечерноземной зоны РСФСР. М.: Наука, 1983. 104 с.
43. *Офман Г.Ю., Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В.* // Традиционный опыт природопользования в России. М.: Наука, 1998. С. 18.
44. Оценка и сохранение биоразнообразия в заповедниках европейской России / Под ред. Заугольной Л.Б.. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
45. Палеогеографическая основа современных ландшафтов / Под ред. Величко А.А. М.: Наука, 1994. 205 с.
46. *Паллас П.С.* Путешествие по разным местам Российского государства. Ч. 1. СПб., 1773.
47. *Пидопличко И.Г.* О ледниковом периоде. Вып. 2. Киев: Изд-во АН УССР, 1951. 262 с.
48. *Пидопличко И.Г.* О ледниковом периоде. Вып.3. История четвертичной фауны европейской части СССР. Киев.: Изд-во АН УССР, 1952. 220 с.
49. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пуццино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1990. С. 66.
50. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1991. № 5. С. 45.
51. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1992. № 1. С. 58.
52. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1992. № 4. С. 73.
53. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1993. № 1. С. 63.
54. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1993. № 4. С. 59.
55. Конференция "Проблемы сохранения естественных лесов и лесного биологического разнообразия России". Резолюция и обращения участников. М.: Диалог-МГУ, 1999. С. 2.
56. *Речан С.П., Мальшева Т.В., Абатуров А.В., Меланхолин Н.П.* Леса Северного Подмоскья. М.: Наука, 1993. 316 с.
57. *Рожков Н.А.* Сельское хозяйство Московской Руси XVI в. М., 1899.
58. *Серебрянная Т.А.* // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 159.
59. *Серебрянная Т.А.* // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 52.
60. *Серебрянный Л.Р.* // Палинология голоцена. М., 1971. С. 17.
61. *Серебрянный Л.Р.* // Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С. 14.
62. *Скалон В.Н.* Бобры Северной Азии. М.: МОИП, 1951. 208 с.
63. *Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
64. *Смирнова О.В.* // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 2. С. 25.
65. *Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В.* // Тр. ПИН. 2001. В печати.
66. Традиционный опыт природопользования в России / Под ред. Даниловой Л.В., Соколова А.К. М.: Наука, 1998. 527 с.
67. *Турубанова С.А.* // VI съезд Териологического общества РАН в Москве 13–16 апреля 1999 г. М., 1999. С. 132.
68. *Турубанова С. А.* // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар, 1999. С. 254.
69. *Удра И.Ф.* Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка, 1988. 197 с.
70. Устойчивое управление лесным хозяйством: научные основы и концепции / Под ред. Селиховкина А.В. СПб.: ГЛТА, 1999. 222 с.
71. *Хотинский Н.А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.
72. *Цалкин В.И.* // Материалы и исследования по археологии СССР. № 51. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 185 с.
73. *Юшко А.А.* Московская земля IX–XIV веков. М.: Наука, 1991. 197 с.
74. *Acker S.A.* // J. Veg. Sci. 1990. V. 1. № 5. P. 683.
75. *Allen T.F.H., Starr T.B.* Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Chicago Press; Univ. of Chicago, 1982. 216 p.
76. *Andel van J.* // Proc. of VI Int. Ecol. Cong. Manchester, 1994. P. 30.
77. *Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W.* // J. Veg. Sci. 1993. V. 4. № 2. P. 149.
78. *Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester, New York: Willey, 1979. 222 p.
79. *Markova A.K., Smirnov N.G., Kozharinov A.V., Kazantseva N.E., Simakova A.N., Kitaev L.M.* // Paleontologia i Evolucio. 1995. V. 28–29 P. 5.
80. *Martin P.S.* // Quarternary Extinctions. Tucson, 1984. P. 354.
81. *Oloff H., Vera F.W.M., Bokdam J., Bakker E.S., Gleichmann J.M., de Maeyer K., Smit R.* // Plant Biol. 1999. V. 1. P. 1.
82. The mosaic-cycle concept of ecosystems / Ed. by Remmert H. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1991. 168 p.
83. *Vera F.* Metaforen voor de wildernis. Eik, Hazelaar, Rund, Paard. Thesis. Wageningen: Wageningen Agric. Univ., 1997.

Reconstruction of Eastern European Forest History and the Problem of Biodiversity

O. V. Smirnova, S. A. Turubanova, M. V. Bobrovsky, V. N. Korotkov, L. G. Khanina

Center for Problems of Ecology and Productivity of Forests, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

A version for reconstructing the forest history in Eastern Europe (from the Pleistocene to the present time) is suggested on the basis of the data of biological, archeological and historical literature and the authors' results on the dynamics of paleoareas of key plant and animal species. The important stages of anthropogenic effects in forest zone of Eastern Europe have been revealed. The formation of the current natural zones may be considered as a process of transforming the key species areas and their partial or complete disappearance due to human activities. A decrease of the key species effects on natural ecosystems of the forest zone leads to increasing the influence of a man which become a key species. As a result, the sustainable existence of many subordinated plant and animal species in the current forest cover and the maintenance of a high level of biodiversity is possible only by ecosystem management.