

УДК 630*182.1

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПОТЕНЦИАЛЬНОМ И ВОССТАНОВЛЕННОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ЛЕСНОГО ПОЯСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ*

© 2006 г. О. В. Смирнова¹, Е. Ю. Бакун¹, С. А. Турубанова²

¹ Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117810 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

² Лесной отдел ОМННО “Совет Гринпис”
127994 Москва, ГСП-4, Новая Башиловка, 6

Поступила в редакцию 3.03.2005 г.

В статье рассмотрено понятие “потенциальный” растительный покров как альтернативное понятие “современный” растительный покров, структура и состав которого обусловлены антропогенными воздействиями. Обосновано различие понятий “потенциальный” и “восстановленный” растительный покров. Показано, что выбор видов-эдификаторов и компаний подчиненных видов растений и животных и анализ их ареалов – необходимое условие модельной реконструкции потенциального растительного покрова на тот или иной период времени. Приведена краткая характеристика потенциального растительного покрова лесного пояса Восточной Европы на основе сравнения палеоареалов видов-эдификаторов растений и животных и показаны причины его преобразования в течение голоцена. Предложена реконструкция восстановленного растительного покрова на основе сравнения современных ареалов видов деревьев-эдификаторов и подчиненных видов трав и кустарничков.

Потенциальный и восстановленный растительный покров, эдификаторы, индикаторные виды.

Необходимость представлений о потенциальном растительном покрове возникла у исследователей XX в. в связи с осознанием антропогенного преобразования современного растительного покрова. В качестве альтернативы понятию “современный растительный покров” Р. Тюксен [46] предложил понятие “потенциальный растительный покров”, т.е. такой покров, который мог бы сформироваться после прекращения антропогенных воздействий. Эти представления были поддержаны и развиты разными авторами [7, 39, 40, 44, 45]. Вначале исследователи предполагали возможность восстановления потенциального растительного покрова на заповедных территориях независимо от других подсистем биоты (в первую очередь от животного населения). Однако длительный мониторинг в заповедниках показал, что оно невозможно без адекватного восстановления животного населения и представителей других царств, формирующих биоту, а также потенциального почвенного покрова и гидрологического режима [5, 12, 17, 19, 21, 29, 30, 32, 47].

Стало очевидно, что потенциальный растительный покров есть подсистема потенциального

биогеоценотического покрова в целом; структура и функционирование последнего обусловлены взаимодействиями как биотических, так и абиотических подсистем. Следовательно, антропогенные преобразования любой из подсистем биогеоценотического покрова (например, уничтожение диких стадных копытных и/или бобров в лесном поясе Северной Евразии и Северной Америки) обязательно должны повлиять на все остальные подсистемы.

Это вносит существенные уточнения в представление о потенциальном растительном покрове, подчеркивая невозможность его восстановления в современных условиях, если часть биотических компонентов уничтожена человеком или абиотические компоненты необратимо преобразованы [30]. Одновременно возрастает сложность формирования моделей потенциального растительного покрова, поскольку отсутствует достаточно полная информация о специфике преобразований многих подсистем биогеоценотического покрова [5, 25].

В настоящее время наиболее полные сведения о состоянии растительного покрова и животного мира есть только для некоторых регионов Земли. Так, подробное исследование изменений растительного покрова и животного мира Европы показало, что в течение конца плейстоцена – сере-

* Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Научные основы сохранения биоразнообразия России”, РФФИ (04-04-49446) и ИНТАС (01-0633).

дины голоцена человек постепенно уничтожил всех животных-эдификаторов природных лесных ландшафтов [29, 31, 47] и приобрел статус наиболее мощного (по сравнению с остальными членами биоты) средообразователя (эдификатора). Вследствие этого значительная часть доживших до настоящего времени видов растений и животных лесного пояса напрямую зависит от хозяйственной деятельности человека и существует только в сукцессионных системах благодаря антропогенной деятельности: рубкам, распашкам, выжиганию, выпасу скота и пр., и исчезает после введения заповедного режима [30]. Так, например, в пределах лесного пояса Восточной Европы растительный покров, восстанавливающийся после прекращения антропогенной деятельности и при отсутствии природных катастроф, содержит не более 30–40% от полного состава природных обитателей лесных ландшафтов [5, 21, 47].

Таким образом, растительный покров, который в настоящее время может восстановиться после прекращения антропогенных воздействий, не целесообразно рассматривать как потенциальный, поскольку он включает лишь часть из потенциальных обитателей рассматриваемой территории. Для того чтобы подчеркнуть принципиальные отличия потенциального растительного покрова от растительного покрова, который может сформироваться в настоящее время после прекращения антропогенных воздействий, последний было предложено [30] назвать восстановленным.

Сравнение потенциального и восстановленного растительного покрова разных территорий позволяет оценить размер флористических потерь из-за введения заповедного режима и разрабатывать меры экологически ориентированного природопользования, позволяющие устойчиво поддерживать популяции видов (например, дуба черешчатого, сосны обыкновенной и др.), ранее зависящих от эдификаторных воздействий диких животных. Следует отметить, что реконструкция структуры растительного покрова и биогеоэкологического покрова в целом существенно затруднена из-за слабого развития представлений о потенциальном экотопе и потенциальном почвенном покрове. Для этого необходим синтез (на основе современной концепции о климатке и сукцессиях) палеоботанических, палеозоологических и археологических данных, архивных и исторических документов, сведений по распространению, биологии и экологии, сохранившихся до настоящего времени или недавно исчезнувших мощных средообразователей (эдификаторов среди растений и животных). Такая реконструкция была проведена для лесного пояса Восточной Европы на время с конца плейстоцена до современности [5].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ МОДЕЛЬНЫХ РЕКОНСТРУКЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В качестве объектов исследования для реконструкции биоэкологического покрова лесного пояса Восточной Европы были выбраны эдификаторы среди животных и растений, а также характерные виды современного напочвенного покрова.

I. Животные-эдификаторы лесного пояса Восточной Европы на время с конца плейстоцена до современности (костные остатки определены до вида):

А. вымершие (совершенно или только в Евразии): гигантский олень (*Megaloceros giganteus*), первобытный бизон (*Bison priscus*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), мамонт (*Mammuthus primigenius*);

Б. сохранившиеся до наших дней: речной бобр (*Castor fiber*), кабан (*Sus scrofa*), благородный олень (*Cervus elaphus*), косуля (*Capreolus capreolus*), лось (*Alces alces*), северный олень (*Rangifer tarandus*), зубр (*Bison bonasus*), туп (*Bos primigenius*), сайга (*Saiga tatarica*).

II. Деревья-эдификаторы лесного пояса Восточной Европы на время с конца плейстоцена до современности (пыльца и макроостатки, сведения в исторических источниках и топонимах характеризуют деревья-эдификаторы до рода): дуб (*Quercus*), бук (*Fagus*), ясень (*Fraxinus*), клен (*Acer*), липа (*Tilia*), вяз (*Ulmus*), граб (*Carpinus*), лещина (*Corylus*), ель (*Picea*), пихта (*Abies*); гербарные материалы – до вида).

Помимо анализа ареалов отдельных родов деревьев-эдификаторов, выявлено распространение их комплексов: бореального (ель и пихта) и неморального (дуб, бук, липа, клен, ясень, вяз, граб и лещина). При составлении ареалов комплексов учитывались все местонахождения, где присутствовал представитель хотя бы одного рода деревьев из данного комплекса. Зональным комплексам деревьев-эдификаторов соответствуют специфические наборы характерных видов трав и кустарничков, мхов и лишайников [21].

Периодизация голоцена проведена согласно геохронологическим и археологическим шкалам по [2, 20, 34] (табл. 1). В позднем голоцене, сведения о распространении деревьев-эдификаторов, полученные из письменных источников и по топонимам за последние столетия рассматриваются как исторические, а сведения об ареалах, полученные в конце XIX–начале XXI в., как современные.

Методы включали анализ литературных и гербарных данных, создание баз данных (БД) и построение карт ареалов видов-эдификаторов и их комплексов с помощью геоинформационных систем (ГИС). БД остеологического, палинологического

Таблица 1. Сопоставление геохронологических и археологической периодизаций голоцена

Геохронологические шкалы					Археологическая шкала [2]
схема подразделения голоцена [20]		модернизированная схема Блитта-Сернандера [24]			
период	продолжительность	период	обозначения	нижняя граница лет назад	
Поздний голоцен (HL-4)	0–2500	Субатлантический	SA-3	800	Эпоха железа
			SA-2	1800	
			SA-1	2500	
Средний голоцен (HL-3)	2500–7700	Суббореальный	SB-3	3200	Эпоха бронзы
			SB-2	4200	
			SB-1	4600	
		Атлантический	AT-3	6000	Неолит
			AT-2	7000	
			AT-1	8000	
Ранний голоцен (HL-2)	7700–9800	Бореальный	BO-3	8300	Мезолит
			BO-2	8900	
			BO-1	9300	
		Пребореальный	PB-2	10000	
			PB-1	10300	
Древний голоцен (HL-1)	9800–12000	Дриас аллеред	Dr	11000	Поздний палеолит
			Al	12000	
				13000	
Поздний плейстоцен (поздний вюрм)				40000	

ского и гербарного материалов, литературных источников о современном и историческом распространении растений, топонимов реализованы в Системах управления базами данных (СУБД) DateEase и MsAccess. Они имеют следующие поля: местонахождение, род, вид, форма захоронения и возраст находки (для палеоматериалов: а) по геохронологической и археологической периодизации; по радиоуглеродным датировкам), источник информации.

В настоящее время БД содержит материалы примерно о 3000 находках животных и о 7000 находках растений. Всего насчитывается около 600 точек находок пыльцы и макроостатков и около 1200 местонахождений с остатками животных.

Для составления БД использовано около 700 литературных источников. Полный список использованной литературы находится в Интернете (www.paleobase.narod.ru). Данные результатов палинологических и остеологических исследований, собранные в БД, представляют собой совокупность взаимосвязанных хранящихся вместе данных. Они структурированы так, что возможна их дальнейшая обработка. Добавление, исправление, корректировка, а также поиск и сортировка осуществляется с помощью СУБД [16].

Для картографического представления информации (данных) используются ГИС. В работе используются системы ArcView, ArcInfo (программные продукты ESRI Inc.) и ERDAS Imagine (ERDAS Inc.). Географическая коррекция и привязка к единой проекции карт современных ареалов растений и животных осуществлялась с помощью ГИС ERDAS Imagine (версия 8.4), как более удобного программного продукта для работы с растровой информацией. Для сопоставления полученных точечных ареалов комплексов широколиственных и темнохвойных видов на разных этапах голоцена с их современным распространением были оцифрованы ареалы соответствующих групп видов и совмещены в ГИС с картами точечных ареалов.

Для составления карт по материалам Т. Липпмаа [41] авторские карты были переведены в формат геоинформационной системы (были определены координаты точек описаний автора, составлены пространственные БД по каждому виду).

Для сравнения полученных ареалов с современным зональным членением Восточной Европы использована карта "Зоны и типы пояности растительности России" (масштаб 1 : 8000000) [11].

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ РЕКОНСТРУКЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОЛОЦЕНА

*Конец плейстоцена – древний голоцен
(поздний палеолит) – (40–10 тыс. лет назад)*

В это время на территории современного лесного пояса Восточной Европы (и на большей части Северной Евразии и Северной Америки) господствовали травяные (пастбищные) экосистемы с фрагментами лесов, где основными эдификаторами выступали представители мамонтового комплекса и в первую очередь наиболее крупный средообразователь – мамонт. Мощное средообразующее воздействие популяций видов мамонтового комплекса приводило к подавлению древесной растительности и к формированию травяных экосистем с высокой продуктивностью [14, 23, 24]. Радиоуглеродное датирование и анализ распространения видов-эдификаторов животных и растений позднего плейстоцена показывают, что в периоды как потеплений, так и похолоданий устойчиво существовали позднеюрмские пастбищные экосистемы с характерной для них смешанной флорой и фауной, с мозаичной структурой биоценотического покрова. В периоды похолоданий неблагоприятные воздействия климата и усиление давления мощных фитофагов мамонтового комплекса на растительность приводили к тому, что древесные виды сокращали свое обилие и сохранялись в рефугиумах с более благоприятным климатом; в периоды потеплений они расселялись на прилегающие территории [5, 8, 9]. Такую структуру биогеоценотического покрова этого периода можно назвать мозаично-пульсирующей. При этом на протяжении всего плейстоцена на одних и тех же территориях сохранялись широколиственные и темнохвойные виды деревьев-эдификаторов (рис. 1). В качестве примера в табл. 2 приведен родовой состав дендрофлоры в местонахождениях-центра Русской равнины.

Растительный покров Восточной Европы этого периода можно охарактеризовать как *мозаичный лесо-лугово-степной*, причем господство травяных (пастбищных) экосистем в гумидном климате было обусловлено главным образом подавлением древесной растительности средообразователями – гигантами мамонтового комплекса.

В конце этого периода в результате охотничьей деятельности численность эдификаторов мамонтового комплекса и в первую очередь мамонта была снижена ниже критической, необходимой для сохранения видов [1, 4, 22, 24, 42, 43]. Вымирание основных эдификаторов мамонтового комплекса обусловило начало экспансии древесной растительности (формирование детритных экосистем) и сокращения площадей травя-

ных (пастбищных) экосистем, чему благоприятствовало незначительное потепление климата. Пионерами залесения были деревья с легколетучими семенами и быстрым оборотом поколений: ивы, березы, осина, сосна обыкновенная. В спорово-пыльцевых спектрах этого периода отмечается господство сосны и березы [20, 33].

Ранний голоцен–мезолит (10–7 тыс. лет назад) и средний голоцен – неолит и бронза (7–2.5 тыс. лет назад) Начало этого периода характеризуется заметным потеплением климата на фоне периодических похолоданий и потеплений [15]. Пастбищные экосистемы плакоров продолжали трансформироваться в детритные. Вслед за пионерными видами, характеризующимися самыми большими, по сравнению с другими видами деревьев, скоростями расселения, шли темнохвойные и широколиственные виды деревьев-эдификаторов. Изменение соотношения травяных и древесных сообществ в ландшафтах в пользу древесных положило начало формированию лесов на большей части Восточной Европы за исключением самых северных территорий. В свою очередь, этот процесс способствовал повышению численности лесных животных: кабана, лося, косули и других видов, для которых было благоприятно расширение площадей лесов. Следует особо отметить, что, уже в раннем голоцене практически на всей территории распространения лесов регистрируется совместное обитание темнохвойных (ель, пихта) и широколиственных (дуб, липа, ильм и др.) видов деревьев (рис. 1). Позже, в среднем голоцене практически на всей территории Восточной Европы формируется своеобразный *лугово-лесной (хвойно-широколиственный) пояс*.

Своеобразие этого пояса выявляется при анализе остеологического материала. Он показывает, что в сформировавшемся растительном покрове устойчиво обитали крупные стадные копытные, такие как зубр, тур, тарпан, присутствие которых маркирует наличие не сплошных лесов, а мозаики лесных участков, чередующихся с луговыми или лугово-степными полянами зоогенного происхождения. Наличие зоогенных полей и экотонов между ними и лесными сообществами определяло возможность приживания и устойчивого существования в растительном покрове таких светолюбивых видов деревьев-эдификаторов как дуб черешчатый, сосна обыкновенная, лиственница сибирская и сопутствующих светолюбивых видов деревьев (береза, осина, ивы, яблоня, груша, боярышники и пр.), а также многих светолюбивых видов кустарников, кустарничков и трав.

Кроме того, в среднем голоцене на большей части лесного пояса найдены костные остатки бобра [5], что свидетельствовало о широком распространении водных и прибрежно-водных сооб-

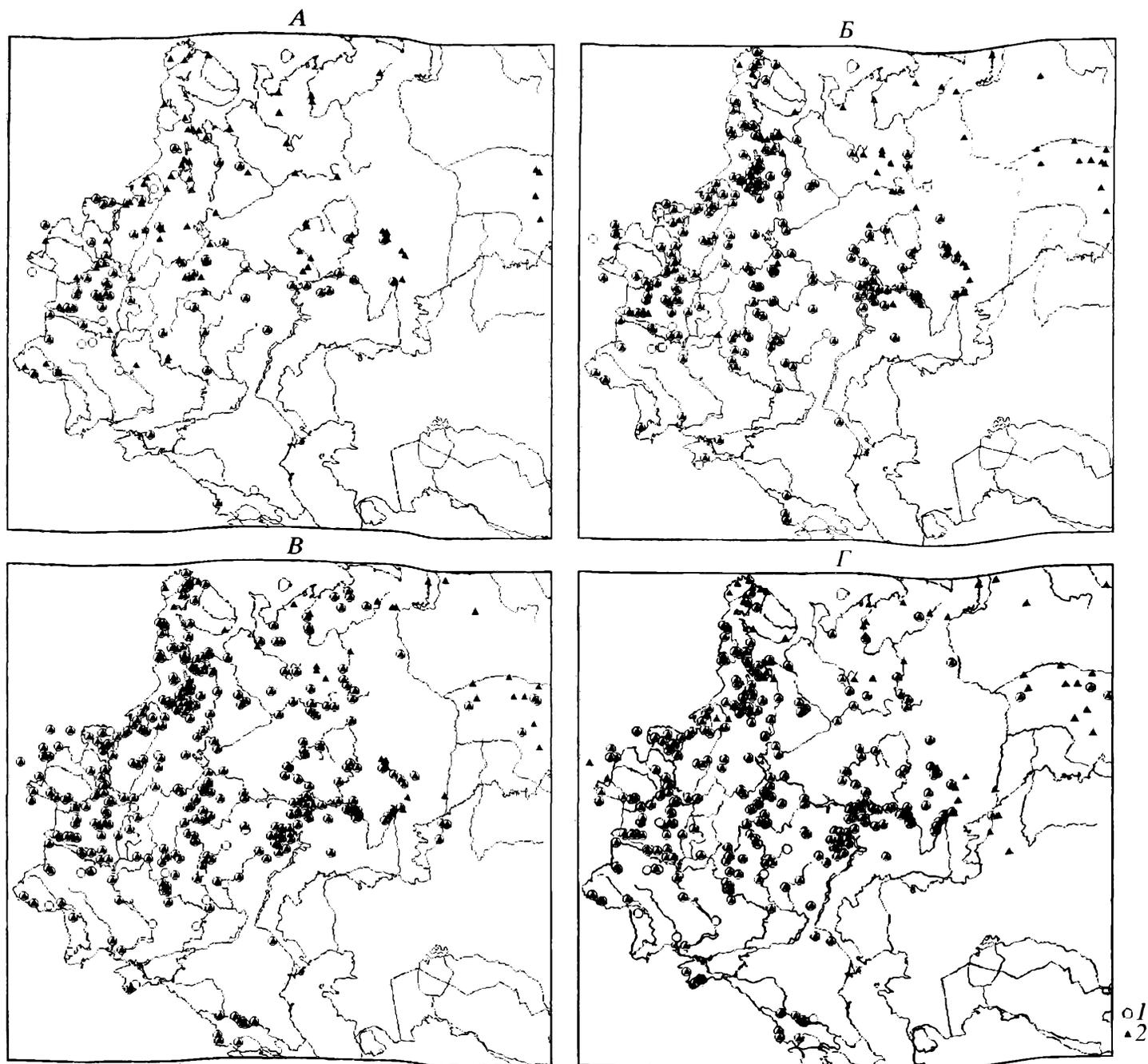


Рис. 1. Сопоставление точечных ареалов комплексов темнохвойных и широколиственных видов деревьев в голоцене: 1 – широколиственные виды деревьев; 2 – темнохвойные виды деревьев; А – древний голоцен; Б – ранний голоцен; В – средний голоцен; Г – поздний голоцен.

ществ, формирующихся как следствие строительной жизни этих животных. Наличие открытых водных пространств (бобровых прудов) практически на каждом ручье и малой реке определяло возможность существования в “бобровых ландшафтах” огромного разнообразия видов животных и растений. Одновременно, следствием строительной деятельности бобров было значительно более широкое распространение гидроморфных ландшафтов и вследствие этого значительно более высокий уровень влажности почв и воздуха в лесном поясе. Видимо, это было одной из существенных причин далекого проникновения на юг Восточной Европы темнохвойных видов (ели и пихты), а на север широколиственных видов [5] и

устойчивого существования *единого лугово-степно-лесного (хвойно-широколиственного) пояса.*

Таким образом, с конца плейстоцена до середины среднего голоцена, главным образом, вследствие уничтожения гигантов-эдификаторов мамонтового комплекса произошло существенное преобразование растительного покрова Восточной Европы: покров, в котором доминировали пастбищные экосистемы, сменился покровом, где на паритетных началах существовали пастбищные и детритные экосистемы.

С середины среднего голоцена оформился новый мощнейший фактор воздействия на биогеоценотический покров: хозяйство производящего типа (земледелие, скотоводство, выплавка метал-

Таблица 2. Родовой состав дендрофлоры в отложениях позднего кайнозоя Вятского-Камского историко-флористического района [по 7]

Группа	Род	Поздний плиоцен	Плейстоцен			Голоцен
			ранний	средний	поздний	
Панголарктическая	<i>Abies</i>	■	■	■	■	■
	<i>Picea</i>	■				
	<i>Pinus</i>	■				
	<i>Betula</i>	■				
	<i>Alnus</i>	■				
	<i>Salix</i>	■				
	<i>Larix</i>	■	■	■	■	■
	<i>Myrica</i>	■	-	-	-	-
Американо-Северо-Азиатская	<i>Corylus</i>	■	■	■	■	■
	<i>Quercus</i>	■				
	<i>Ulmus</i>	■				
	<i>Acer</i>	■				
	<i>Tilia</i>	■				■
	<i>Carpinus</i>	■		■	■	-
	<i>Ilex</i>	■		-	-	-
	<i>Fraxinus</i>	■		■	■	-
	<i>Fagus</i>	■		-	-	-
	<i>Taxus</i>	■	-	-	-	-
Американо-Средиземно-морско-азиатская	<i>Celtis</i>	■	-	-	-	-
	<i>Pterocaria</i>	■	■			
	<i>Juglans</i>	■		■		
	<i>Rhus</i>	■		-	-	-
	<i>Castanea</i>	■		-	-	-
	<i>Ostrya</i>	■	-	-	-	-
	<i>Liriodendron</i>	■	-	-	-	-
Американо-Восточноазиатская и Восточноазиатская	<i>Tsuga</i>	■	-	-	-	-
	<i>Morus</i>	■	-	-	-	-
	<i>Diervilla</i>	■	-	-	-	-
	<i>Carya</i>	■	-	-	-	-
	<i>Chamaecyparis</i>	■	-	-	-	-
	<i>Liriodendron</i>	■	-	-	-	-
Общее число родовых комплексов	30	20	15	14	12	

лов). Оно начало распространяться в Восточной Европе 5.5–6 тыс. л. н. и охватило большую часть территории на протяжении бронзового века (4600–3200 л.н.). В это время в остеологическом материале сильно сократилась доля костей диких копытных (зубра, тура, тарпана и др.) и увеличилась доля костей домашнего скота [36, 37], а в спорово-пыльцевых спектрах появилась пыльца культурных злаков [18, 27, 28]

Активное природопользование на территории Восточной Европы принципиально изменило структуру растительного покрова. В первую оче-

редь были уничтожены крупные стадные копытные и бобры. По мере их уничтожения доля природных пастбищных экосистем в растительном покрове существенно сокращалась, а доля детритных экосистем возрастала. В результате исчезли природные факторы, определяющие возможность существования светлюбивых видов деревьев, а также всех светлюбивых видов растений иных жизненных форм и многих видов животных открытых местообитаний. Их существование прямо (посадки) или косвенно (распашки, выжигания, рубки с нарушением почвенного покрова, выпас в лесу, осушение, мелиорация, со-

оружение искусственных водоемов и пр.) стало зависеть от хозяйственной деятельности.

Выжигание лесов в цикле подсечно-огневого земледелия существенно отодвинуло на север южную границу лесного пояса. Распространение в дальнейшем кочевого скотоводства на юге Восточной Европы привело к формированию в конце среднего голоцена степной и полупустынно-степной зон, аридизации климата и уменьшению 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 второй половины голоцена [11, 15, 34, 35].

Именно в связи с этими событиями со второй половины среднего голоцена становится целесообразным различать следующие варианты растительного покрова:

1) *современный растительный покров* – существующее на текущий момент разнообразие природных (климаксовых) и антропогенно преобразованных (сукцессивных) биогеоценозов в составе лесного покрова;

2) *потенциальный растительный покров* – существовавший до начала активных антропогенных преобразований и сохранившийся в среднем голоцене в отдельных убежищах (рефугиумах) растительный покров, сложенный климаксовыми лесными экосистемами, эдификаторами которых выступали крупные стадные копытные, бобры и широколиственные и темнохвойные виды деревьев.

Поздний голоцен в целом (2.5 тыс. лет назад – современность)

Железный век и раннее средневековье (2.5–0.5 тыс. лет назад) Анализ палеоботанических данных показывает, что в начале позднего голоцена – в раннежелезном веке (2.5–1.6 тыс. лет назад) ареалы видов деревьев-эдификаторов не претерпели существенных изменений. Так же, как и в среднем голоцене, широколиственные и темнохвойные виды на большей части лесного пояса встречались вместе (рис. 1). Однако оценка количественного участия деревьев в спорово-пыльцевых спектрах показывает сокращение доли темнохвойных видов на юге, а широколиственных на севере [20, 33–35]. Этот процесс был обусловлен расширением степной зоны на север и усилением сухости почв и воздуха вследствие антропогенной аридизации юга Восточной Европы.

В это же время главным образом в результате подсечно-огневого земледелия существенно отступили на юг северные границы ареалов широколиственных видов деревьев, что положило на-

чала формированию современной тайги – полосы, где отсутствуют виды широколиственных деревьев. Одновременно на массивах песчаных почв лесного пояса были сформированы специфические пирогенные леса с господством сосны обыкновенной [26]. Подсечно-огневое, а затем переложное и пахотное земледелие, выпас в лесу, сбор подстилки и валежа и прочие традиционные методы лесопользования привели к деградации почвенного покрова на больших площадях [5]. Выжигание лесов на их северной границе привело в позднем голоцене к развитию зоны тундр из лесотундры или северной тайги [6, 13]. На севере лесного пояса антропогенные факторы и изменения климата в позднем голоцене, действовали однонаправленно. Они приводили к разрушению лесного пояса и способствовали продвижению на юг северотаежных видов и их комплексов. Этот процесс можно назвать “бореализацией” лесного пояса.

Таким образом, в позднем голоцене было завершено начатое в среднем голоцене расчленение единого *лугово-степно-лесного (хвойно-широколиственного) пояса* на две принципиально отличные группы сообществ:

способные поддерживать себя при спонтанном развитии (“теневые” леса), сформировавшие собственно *лесной пояс*;

требующие для своего поддержания постоянных антропогенных воздействий (*пойменные и суходольные луга, луговые степи, леса из пионерных видов деревьев: березы, сосны обыкновенной, лиственницы*).

Именно благодаря антропогенной деятельности поддерживалась мозаика биогеоценотического покрова, в которой могли существовать как светолюбивые виды деревьев, так и виды травяных сообществ. Одновременно был сделан завершающий шаг в формировании зональности: антропогенно обусловленного расчленения лесного пояса Восточной Европы на полосы *темнохвойных (бореальных), хвойно-широколиственных (бореально-неморальных) и широколиственных (неморальных) лесов*.

Современность (500 лет назад). В последние столетия, особенно в XIX и XX вв., произошли дальнейшие преобразования растительного покрова Восточной Европы в связи с изменениями способов природопользования и все усиливающейся индустриализацией хозяйства в целом. Зоны широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в связи с интенсивным сельскохозяйственным освоением и с высокой скоростью оборотов рубок практически превратились в полосу мелколиственных лесов на суглинистых субстратах и посадок сосны на песчаных субстратах, чередующихся с сельскохозяйственными землями [3]. В зоне темнохвойных лесов, в связи с многократными (антропогенно инициированными) пожара-

ми, сокращением сельхозпользования из-за его неэффективности и падения численности населения [5], сформировалась мозаика пирогенных сообществ разного времени возникновения: от молодых сосняков до старых ельников с включениями фрагментов мелколиственных лесов.

В результате, современный растительный покров Восточной Европы – это огромная сукцессионная система, подавляющее большинство процессов в которой инициировано хозяйственной деятельностью человека. Границы и размеры элементов этой системы, как правило, соответствуют границам и размерам хозяйственных выделов прошлых или настоящих. Ведущий фактор, определяющий направление сукцессий в таком растительном покрове, – состояние популяций видов-эдификаторов, а также характер преобразования экотопа, зависящий от множества прошлых и современных антропогенных воздействий. Скорость сукцессий определяется в первую очередь темпами расселения и скоростью оборота поколений видов-эдификаторов [5].

Замена средообразующих воздействий природных эдификаторов хозяйственной деятельностью привела к тому, что спонтанное развитие лесов в разных природно-антропогенных зонах может завершиться формированием зональных квазиклиматических лесов (при условии свободного заноса зачатков всех потенциальных ценообразователей теневых лесов) и лесов, имеющих статус диаспорических субквазиклиматических (при условии ограниченного заноса зачатков этих ценообразователей). Восстановление таких лесов с полным набором подчиненных теневых или полутеневых видов, для жизни которых необходимы собственно лесные местообитания, принципиально возможно в условиях заповедного режима. 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 антропогенно обусловленных травяных и экотонных экосистем.

Растительный покров такого типа может быть назван *восстановленным* – это такой покров, который может сформироваться в результате смены нескольких (не менее трех–четырех) поколений эдификаторов при условии полного прекращения антропогенных воздействий и при наличии свободного доступа зачатков всех обитателей теневых лесов [5]. Он будет представлен квазиклиматическими лесными экосистемами.

Таким образом, в позднем голоцене (включая современность) становится целесообразным различать следующие варианты растительного покрова:

1) *потенциальный лесной покров*, существовавший до начала активных антропогенных преобразований и сложенный климатическими лесными экосистемами; восстановить его в настоящее время не представляется возможным поскольку животные-эдификаторы такого покрова практически полностью уничтожены в среднем голоцене, а часть экотопов необратимо преобразована;

2) *восстановленный лесной покров* – это покров, который может сформироваться в настоящее время при условии полного прекращения антропогенных воздействий и будет представлен квазиклиматическими лесными экосистемами;

3) *современный лесной покров* – существующее на настоящий момент разнообразие сукцессионных и квазиклиматических экосистем в составе лесного покрова;

Проведенные модельные палеорекострукции и анализ литературы по природопользованию показывают, что основным фактором в формировании и развитии лесного покрова Восточной Европы, в течение голоцена выступала средообразующая деятельность человека. Она проявлялась и проявляется в настоящее время: в прямом перемещении границ ареалов эдификаторов в связи с уничтожением их на части ареалов; в косвенном их перемещении в связи с изменениями экотопов и климата, в первую очередь с аридизацией на юге лесного пояса и бореализацией на его севере; в разрушении функциональных связей между эдификаторами (растениями и животными), которые обеспечивали устойчивые потоки поколений в популяциях видов, относящихся к разным трофическим группам.

МОДЕЛЬНАЯ РЕКОНСТРУКЦИЯ ВОССТАНОВЛЕННОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ПОВОРА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В НАСТОЯЩЕЕ ВРЕМЯ

Основой для модельной реконструкции восстановленного растительного покрова лесного пояса могут быть: позднеголоценовые ареалы видов-эдификаторов; исторические сведения об ареалах видов-эдификаторов; современные находки этих видов за пределами их сплошных ареалов; сведения о распространении индикаторных бореальных и неморальных видов напочвенного покрова лесного пояса Восточной Европы.

История развития растительного покрова в голоцене показывает, что на большей части лесного пояса до начала серьезных антропогенных преобразований (выжигание, распашки, рубки и пр.), преобладали темнохвойно-широколиственные леса, где росли все сохранившиеся до настоящего времени виды деревьев.

Анализ опубликованных карт показывает, что в настоящее время лесные массивы с господством

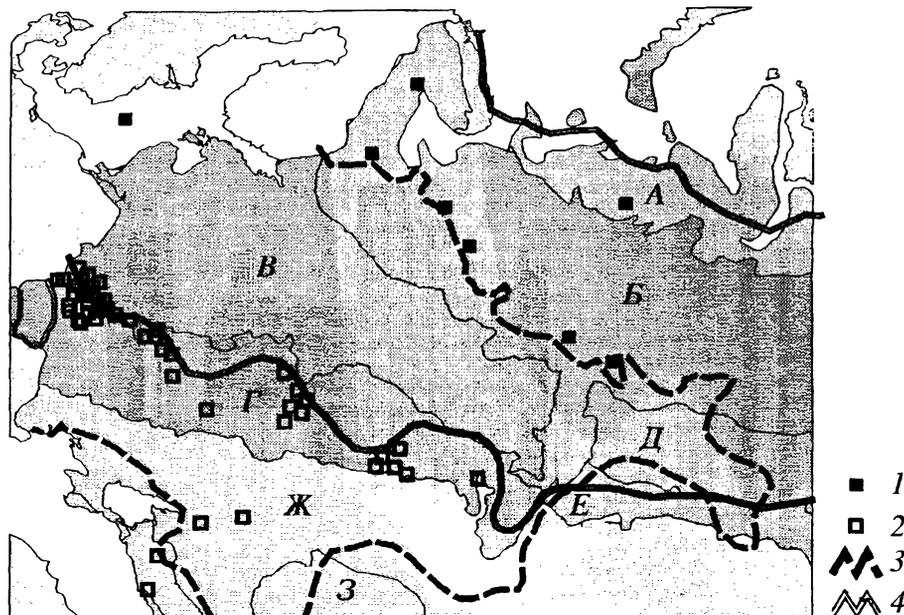


Рис. 2. Сопоставление современных контурных ареалов комплексов широколиственных и темнохвойных видов деревьев, их местонахождений за границами сплошных ареалов и зонального членения Восточной Европы (по [12] с изменениями). Отдельные местонахождения: 1 – широколиственных видов, 2 – темнохвойных видов; контуры ареалов: комплексов 3 – широколиственных, 4 – темнохвойных. Растительные зоны: А – тундра, Б – таежные (бореальные) леса, В – хвойно-широколиственные (бореально-неморальные) леса, Г – широколиственные леса и лесостепь (неморальные леса), Д – таежно-мелколиственные леса, Е – мелколиственные леса, Ж – степи, З – полупустыни.

темнохвойных видов-эдификаторов, главным образом ели, сохранились только на северо-востоке Европейской России, а с господством широколиственных видов-эдификаторов только в предгорьях южного Урала и Кавказа [3, 38]. Оценка возможности восстановления ранее обширной области темнохвойно-широколиственных лесов должна основываться в первую очередь на сравнении их современных и прошлых ареалов.

Сравнение современного и исторического распространения темнохвойных и широколиственных видов деревьев. Область современного распространения комплекса видов темнохвойных на

севере ограничена северной границей ареала ели, на юге – ели и пихты. Современная область перекрывания сплошных ареалов комплексов широколиственных и хвойных видов деревьев включает бореальную (средняя тайга от карельской до преуральской части), бореально-неморальную (южная тайга и хвойно-широколиственные леса) и неморальную полосы. Отдельные местонахождения (по историческим данным) были в лесостепи (рис. 2). Перекрытие ареалов этих комплексов видов в историческое время было шире, чем в настоящее время.



Рис. 3. Сопоставление точечных и контурных ареалов комплексов бореальных и неморальных видов трав и кустарничков (по [41] с дополнениями). Отдельные местонахождения: 1 – бореальных видов, 2 – неморальных видов; контурные ареалы комплекса: 3 – бореальных видов, 4 – неморальных видов.

В образовании северной границы ареала комплексов темнохвойных и широколиственных видов деревьев в историческое время, кроме липы и вяза, принимали участие дуб и лещина. На юге область перекрывания ареалов комплексов хвойных и широколиственных видов в историческое время была расположена южнее, чем в настоящее время за счет более южного распространения ели в то время (рис. 2).

Таким образом, сравнение исторических и современных ареалов видов деревьев-эдификаторов показывает, что еще несколько столетий назад, при условии прекращения антропогенных воздействий, на значительной части лесного пояса (от средней тайги до лесостепи включительно) могла восстановиться полоса *хвойно-широколиственных (бореально-неморальных)* лесов в связи с наличием источников семян большинства видов деревьев-эдификаторов. Наличие этой полосы косвенно подтверждает распространение индикаторных неморальных и бореальных видов трав и кустарничков (рис. 3).

Видовой состав *бореально-неморальной полосы*, которая могла бы восстановиться в исторических границах при условии переориентации лесопользования на формирование хвойно-широколиственных лесов, в первую очередь определяется соотношением размеров ареалов и ареалов видов деревьев в историческое и современное время. Сравнение ареалов вязов, липы сердцевидной и ели с современным и историческим ареалом комплекса широколиственных видов деревьев (рис. 2) позволяет заключить, что в восстановленном покрове темнохвойно-широколиственных лесов эти древесные виды будут играть господствующую роль. Очевидно, что из-за высокого светолюбия дуба черешчатого, его роль в восстанавливаемых темнохвойно-широколиственных лесах будет постоянно сокращаться так же, как и других светолюбивых эдификаторов, в первую очередь сосны обыкновенной [5].

На севере, вне пределов области перекрывания комплексов ареалов широколиственных и хвойных видов деревьев в историческое время, может восстановиться полоса *темнохвойно-мелколиственных (бореальных)* лесов с напочвенным покровом из бореальных и неморальных трав и кустарничков. При этом доля участия неморальных трав будет постепенно уменьшаться по направлению к северной границе лесного пояса.

На юге, вне пределов области перекрывания комплексов ареалов широколиственных и хвойных видов деревьев в историческое время, может восстановиться полоса *широколиственных (неморальных)* лесов с напочвенным покровом из неморальных и бореальных трав и кустарничков. При этом доля бореальных видов будет постепен-

но уменьшаться по направлению к южной границе ареала.

Заключение. Проведенное исследование позволяет предложить последовательность действий, которая позволяет на качественном уровне составить представления о потенциальном и восстановленном растительном покрове той или иной территории: выявление комплексов подчиненных видов растений, существование которых определяются ныне живущими эдификаторами и антропогенными воздействиями, заменившими вымерших эдификаторов; палеореконструкции видового состава и распространения эдификаторов биогеоценотического покрова, определяющих возможность устойчивого существования всего комплекса подчиненных видов, в том числе и тех, существование которых в настоящее время определяется антропогенными причинами; сравнение современных и исторических ареалов видов-эдификаторов и современных ареалов подчиненных видов; выявление основных направлений современных восстановительных смен в растительном покрове модельной территории.

Реализация этих этапов исследований на модельной территории Восточной Европы позволило охарактеризовать потенциальный растительный покров в разные времена голоцена и представить качественную характеристику восстановленного растительного покрова. Дальнейшее развитие этих представлений должно идти по пути уточнения распространения видов-эдификаторов за пределами их сплошных ареалов и построения региональных моделей восстановления растительного покрова с учетом мест расположения рефугиумов потенциальной растительности и скоростей расселения видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антипина Е.Е., Маслов С.П. Некоторые проблемы изучения истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека с природными биоценозами // Эволюционная и историческая антропоэкология. М.: Наука, 1994. С. 111–120.
2. Бадер О.Н. Проблема смещения ландшафтных зон в голоцене и археология // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда в плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1974б. С. 225–230.
3. Барталев С.А., Еришов Д.В., Исаев А.С., Потанов П.В., Турубанова С.А., Ярошенко А.Ю. Карта лесов Российской Федерации, окрашенная по преобладающим группам пород деревьев и сомкнутости древесного полога (масштаб 1 : 14000000) М. 2004. 1 с.
4. Будыко М.И. О причинах вымирания некоторых животных в конце плейстоцена // Изв. АН СССР. Серия геогр. 1967. № 2. С. 28–36.
5. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.; кн. 2. 575 с.

6. *Городков Б.Н.* Материалы для познания четвертичных ландшафтов Арктики // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 1. С. 16–29.
7. *Грибова С.А., Исаченко Т.И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. 1972. Т. IV. С. 137–334.
8. *Гричук В.П.* История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 180 с.
9. *Дорофеев П.И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Вып. 4. С. 5–180.
10. *Злотин Р.И., Ясный Е.В.* Глобальная деградация биологического разнообразия // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1992. № 2. С. 76–88.
11. Зоны и типы поясности растительности России (карта, масштаб 1 : 8000000) / Под ред. Огуревой Г.Н. М.: Центр “Интеграция”, 1999. 2 листа.
12. *Зубаков В.А.* Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 288 с.
13. *Калякин В.Н.* Млекопитающие в экосистемах южного Ямала // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 67–99.
14. *Калякин В.Н.* Природные условия позднего плейстоцена // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. С. 59–93.
15. *Климанов В.А.* Цикличность и квазипериодичность климатических колебаний в голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 29–33.
16. *Коновалова Н.В., Капралов Е.Г.* Введение в ГИС. М.: Научный мир, 1997. 160 с.
17. *Краснитский А.М.* Проблемы заповедного дела. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 191 с.
18. *Крупенина Л.А.* Признаки антропогенного влияния на растительный покров центральной части Среднерусской возвышенности в голоцене // Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С. 91–97.
19. *Мирошниченко Ю.М.* Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л.: Наука, 1986. 157 с.
20. *Нейштадт М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Советская наука, 1957. 404 с.
21. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Заугольновой Л.Б. М.: Научный мир, 2000. 185 с.
22. *Пидопличко И.Г.* О ледниковом периоде. Вып. 2. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны. Киев: АН УССР, 1951. 264 с.
23. *Пучков П.В.* Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. Препринт Киев: Ин-т зоологии АН УССР, 1989. 60 с.
24. *Пучков П.В.* Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестник зоологии. 1992. № 1. С. 58–66.
25. *Реймерс Н.Ф.* Надежды на выживание человечества: Концептуальная экология М.: Россия молодая, 1992. 362 с.
26. *Сейбутис А.А.* Важнейшие черты развития голоценовой истории в Прибалтике // Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 162–168.
27. *Серебрянная Т.А.* К голоценовой истории лесов запада Среднерусской возвышенности // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1980. № 50. С. 178–185.
28. *Серебрянная Т.А.* Влияние человека на растительность Среднерусской возвышенности (по палинологическим данным) // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 52–60.
29. *Смирнова О.В.* Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998. № 2. С. 25–39.
30. *Смирнова О.В.* Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение 2004. № 3. С. 15–26.
31. *Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В.* Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 200–208.
32. *Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д.* Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 575 с.
33. *Хотинский Н.А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.
34. *Хотинский Н.А.* Голоценовые хроносрезы: дискуссионные проблемы палеогеографии голоцена // Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 142–147.
35. *Хотинский Н.А.* Дискуссионные проблемы реконструкции и корреляции палеоклиматов голоцена // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 12–17.
36. *Цалкин В.И.* Материалы для истории скотоводства и охоты в Древней Руси // Материалы и исследования по археологии. 1956. № 51. 185 с.
37. *Цалкин В.И.* Древнее животноводство племен Восточной Европы и Средней Азии. // Материалы и исследования по археологии. 1966. № 135. 159 с.
38. *Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А.* Малонарушенные лесные территории европейского Севера России. М.: Гринпис, 2001. 75 с.
39. *Brzeziecki B., Kienast F., Wildi O.* A simulation map of the potential natural forest vegetation of Switzerland // J. Veget. Sci. 1993. V. 4. № 2. P. 149–156.
40. *Ellenberg H.* Vegetation ecology of Central Europe. Cambridge: Univ. Press. 1988. 731 p.
41. *Lippmaa T.* Areal und Alterbestimmung einer Union (Galeobdolon – Asarum – Asperula Union) sowie das Problem der Charakterarten und Konstanten. Tartu: Tartu Univ. Press. 1938. 152 S.

42. *Owen-Smith N.* Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores // *Paleobiology*. 1987. V. 13. P. 351–162.
43. *Owen-Smith N.* Megafaunal extinctions: the conservation message from 11000 Years B.P. // *Conserv. Biology*. 1989. V. 3. № 4. P. 405–412.
44. *Palmer A.R., Orloci L.* The potential vegetation of Southern Africa and deviation from this expectation // *Proc. VI Int. Ecol. Congr. Manchester*, 1994. P. 234.
45. *Stumpel A.H.P., Kalkhove J.T.R.* A vegetation map of the Netherland, based on the relationship between ecotypes and types of potential natural vegetation // *Vegetatio*. 1978. V. 37. P. 1167–1179.
46. *Tuxen R.* Die heutige potentielle naturliche vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung // *Angew. Pflanzensociologie (Stolzenaw)*. 1956. B. 13. S. 4–42.
47. *Vera F.W.M.* *Grazing ecology and forest history*. Oxon – N.Y.: CABI Publishing, 2000. 506 p.

A Concept of Potential and Restored Plant Cover of the East European Forest Belt

O. V. Smirnova, E. Yu. Bakun, and S. A. Turubanova

A concept of “potential” plant cover is considered as an alternative to the concept of the “modern” plant cover, the structure and composition of which are specified by anthropogenic effects. The differences between the concepts “potential” and “restored” plant covers are substantiated. The selection of species-edifiers and sets of subordinate species among plants and animals and analysis of their ranges are a necessary condition for the reconstruction of the potential and restored plant covers for one or another time period. A brief characterization of a model reconstruction of the potential plant cover on the basis of comparing the paleoranges of plant and animal species-edifiers is given, the causes of transforming the plant cover in the Holocene are shown. A model reconstruction of the restored (for the present time) plant cover based on the comparison of current ranges of tree species-edifiers and subordinate species of grasses and dwarf shrubs is proposed. A sequence of actions for the characterization of potential and restored plant covers in one or another territory was elaborated.