

## Глава 1

# ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

### 1.1. Современные представления о структуре и динамике растительного покрова как основа для разработки методов сохранения биоразнообразия

Вторая половина уходящего столетия в фитоценологии характеризуется постепенной сменой научной парадигмы; основные различия сменяющих друг друга представлений достаточно подробно отражены в ряде обобщающих статей [Миркин, 1986, 1990а, б, 1995] и недавно вышедшей в свет монографии [Миркин, Наумова, 1998]. Согласно современным представлениям, растительный покров рассматривается как континуальное, неоднородное (мозаичное) образование, организованное разными факторами, обладающее иерархической структурой и стохастическими связями. Поскольку признаки континуальности и иерархичности являются ведущими в современных взглядах на растительный покров, наиболее удачным названием для современной концепции может служить термин “иерархический континуум”, предложенный в работе Коллинза с соавторами [Collins et al., 1993] для более узкого круга понятий.

Концепция “иерархического континуума” формировалась постепенно в недрах классических представлений фитоценологии и по этой причине включает положения, предложенные разными авторами в разное время.

Основные составляющие этой концепции можно представить в следующем виде (табл. 1.1).

Содержание этой концепции выражено в следующих положениях.

1. Растительный покров континуален, а дискретность единиц, выделяемых при его изучении, является частным случаем континуальности. Выделение любых единиц производится по договорному условию. Представление о континуальности расти-

тельного покрова не отрицает повторяемости определенных видовых сочетаний в его структуре.

2. Растительный покров неоднороден и состоит из мозаик разного размера и природы (абиотических, биотических, антропогенных). Разноразмерные фрагменты включены друг в друга, т.е. растительный покров имеет иерархическую структуру. Иерархия структур связана с различными размерами видовых популяционных единиц и разным пространственным масштабом экологических градиентов.

3. Преобразования растительного покрова (сукцессии) представляют собой сложные матрицы вероятностных переходов из одного состояния в другое. Разные видовые популяции изменяются с различными скоростями и в разных направлениях. Все сукцессии включают популяционные циклы разной длительности. Потенциальный растительный покров рассматривается как экотопическая и сукцессионная климакс-мозаика, создающая высокую степень гетерогенности среды. Таким образом, устойчивое состояние (климакс) непременно включает сукцессионные варианты покрова, пространственный и временной масштаб которых определяется природными факторами (популяционная жизнь ключевых видов, природные нарушения под воздействием абиотических факторов).

В развитии концепции “иерархического континуума” можно выделить следующие этапы.

**Первый этап: растительный покров рассматривается как множество дискретных единиц – фитоценозов.**

Формирование представлений о структуре и динамике фитоценозов и их комплексов напрямую связано с развитием фитоценологии и лесоведения [Морозов, 1950; Сукачев, 1975; Дылис, 1978]. На начальном этапе развития фитоценологии господствовала парадигма организмизма [Миркин, 1985]. Под влиянием этой парадигмы возникли пред-

Таблица 1.1

## Источники и составные части современных представлений о растительном покрове

№ п/п	Содержание представлений	Авторы, год
1	Континуум растительного покрова	Раменский, 1924, цит. по: Раменский, 1971 Gleason, 1926, цит. по: Уиттекер, 1980
2	Экологическая индивидуальность видов	Раменский, 1924, цит. по: Раменский, 1971 Gleason, 1926, цит. по: Уиттекер, 1980
3	Асимметрия кривых толерантности, представления об оптимумах	Прозоровский, 1940; Шенников, 1942; Ellenberg, 1953; Работнов, 1978; Austin, Smith, 1989; Austin, Gaywood, 1994
4	Ценобиотические типы растений, фитоценоотипы Типы стратегий	Гордягин, 1921; Braun-Blanquet, Pavillard, 1925; Сукачев, 1928; Раменский, 1935; Grime, 1974, 1979
5	Закономерности структуры и динамики популяций, сообщество как множество взаимодействующих популяций	Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1977; Harper, 1967, 1977
6	Популяционная концепция организации биоценоотического покрова	Смирнова и др., 1993; Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, 1998
7	Лесная гэл-парадигма, мозаично-циклическая концепция организации экосистем	Watt, 1925; Сукачев, Поплавская, 1927; Richards, 1952; The mosaic-cycle..., 1991; Picket, White, 1985
8	Иерархическая структура растительности	Allen, Starr, 1982, O'Neil et al., 1986
9	Полимоделная концепция фитоценоза	Раменский, 1935; Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 1998
10	Ключевые виды, удификаторы	Сукачев, 1928; Clements, 1936
11	Механизмы и модели сукцессий	Сукачев, 1955; Connell, Slatyer, 1977; Разумовский, 1981; Forest succession..., 1981
12	Понятие климакса и потенциальной растительности	Schmithüsen, 1950; Whittaker, 1953; Tüxen, 1956; Daubenmire, 1968

ставления о дискретности фитоценозов, о наличии хорошо выраженных границ между ними, о совпадении биотических и абиотических границ и о достаточно жестко детерминированных связях в сообществах, обусловленных взаимодействием растений. Наиболее четко концепция организации растительного покрова как системы дискретных единиц была разработана на примерах растительности лесных территорий умеренного пояса Евразии (см. [Александрова, 1969; Нищенко, 1971; Сукачев, 1975] и др.). Теоретические представления концепции организмизма получили в этих работах хорошее подтверждение, поскольку исследователи работали в антропогенно преобразованных лесах с упрощенным составом и структурой и четкими границами, возникшими в результате хозяйственной деятельности.

**Второй этап: растительный покров рассматривается как топографический континуум распределения общих видов по градиентам экологических факторов.**

На этом этапе основные исследования были посвящены выяснению закономерностей органи-

зации растительного покрова, хотя некоторые авторы подчеркивали значимость полученных выводов для животного населения и для биогеоценотического покрова в целом (см. [Уиттекер, 1980; Бигон и др., 1989]).

Представления о континуальности растительного покрова [Раменский, 1971] возникли почти одновременно с представлениями об его дискретности, но они долго оставались нереализованными [Миркин, 1985, 1990а]. Однако крупные успехи экологии растений и развитие методов градиентного анализа привели к представлению о том, что коренным свойством растительности является ее континуальность.

Представления о непрерывности растительного покрова основывались на экологической индивидуальности видов (концепция Раменского-Глисона, см. [Миркин, Розенберг, 1978]). В многочисленных работах 60–70-х годов было показано, что видовые популяции распределяются в пространстве соответственно градиенту факторов среды и что кривые толерантности довольно часто носят одновершинный характер [Раменский, 1935; Уиттекер,

1980]. На этой основе были разработаны региональные экологические шкалы [Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983] и методы ординации условно выделяемых скоплений видов (растительных сообществ) по градиентам факторов среды [Whittaker, 1967; Austin, Gaywood, 1994]. Эти представления в настоящее время дополнены концепцией "ядро-саггелиты" [Collins et al., 1993], которая связывает характер распределения видов с их экологической валентностью и спецификой создаваемых микроусловий ("safe-sites" по [Harper, 1977]).

Одним из путей членения континуального растительного покрова стал эколого-флористический анализ растительности – выявление экологически сопряженных групп видов. В пределах этих групп выделяются диагностические виды как экологические маркеры пригодности местообитаний для успешного существования того или иного набора видов. На этой основе были разработаны принципы иерархического эколого-флористического членения растительного покрова и созданы региональные классификации растительности [Braun-Blanquet, 1964; Ellenberg, 1974; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, 1989; Korotkov et al., 1991].

**Третий этап: растительный (и биогеоценотический) покров представляет собой хорологический и хронологический континуум популяционных мозаик.**

Концепция популяционных узоров вобрала в себя наиболее общие представления популяционной биологии и ключевые моменты фитоценологии [Whittaker, 1953; Whittaker, Levin, 1977; Forest Succession, 1981]. С фитоценологической точки зрения наиболее значимыми следует считать представления о наличии в растительном покрове разноразмерных элементов, повторяющихся в пространстве и включенных друг в друга. Это отражается в разном масштабе пространственного членения растительности [Allen, Starr, 1982; O'Neill et al., 1986; Acker, 1990; Collins et al., 1993] и ведет к поиску элементарных единиц, поддерживающих такую иерархию [Василевич, 1983; van der Maarel, 1993; Смирнова и др., 1993].

Развитие демографических подходов в популяционной биологии растений и животных перенесло акцент с экологической специфичности видов на их биологические особенности, обуславливающие пространственно-временную организацию их популяций [Шварц, 1967; Наумов, 1970; Ценопопуляция..., 1976, 1977, 1988; The population..., 1985; Шилов, 1988]. При этом подчеркивалось, что положение каждого вида в сообществе опреде-

ляется не только его экологической толерантностью, но и типом популяционного поведения. Это нашло отражение в концепциях биологической индивидуальности видов [Раменский, 1935] и типов популяционных стратегий [Работнов, 1975; Grime, 1979; Ппанка, 1981; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Ценопопуляция..., 1988; Заугольнова, 1994].

Разносторонние исследования в популяционной биологии видов разных трофических групп и поиск минимальных (элементарных) популяционных единиц, в которых возможен устойчивый поток поколений в конкретных экотопических условиях [Смирнова и др., 1988, 1989, 1990, 1993; Жизнеспособность..., 1989; Заугольнова и др., 1992], обеспечили необходимый для решения биогеоценотических задач уровень интеграции основных представлений популяционной биологии в целом. Ведущим в популяционной биологии постепенно становится представление о том, что каждая элементарная популяционная единица – это отражение (моментальный снимок) потока поколений в конкретном пространстве.

С этой точки зрения биогеоценотический покров предлагается рассматривать как множество сосуществующих элементарных популяционных единиц. Каждая такая единица, в свою очередь, состоит из множества особей одного вида, необходимого и достаточного для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве. Эти элементарные популяционные единицы могут быть охарактеризованы следующими признаками: 1 – время жизни одного поколения (T); 2 – минимальное пространство, необходимое для устойчивого потока поколений (S); 3 – специфический уровень плотности (N). В демографии растений [Заугольнова и др., 1992; Смирнова и др., 1993] эти единицы получили название *элементарных демографических единиц (ЭДЕ)*, в популяционной экологии животных [Жизнеспособность..., 1989] подобные единицы были названы *минимальными жизнеспособными популяциями (МЖП)*.

Пространственная реализация потоков поколений приводит к формированию видоспецифичных популяционных узоров или популяционных мозаик. Хорологическая и хронологическая континуальность биогеоценотического покрова связана с совмещением популяционных мозаик разных видов, имеющих разные времена оборота поколений и разные минимальные площади устойчивого самоподдержания популяций. Из-за различий этих параметров на конкретном участке территории формируется разномасштабная популяционная мозаика (или несколько наложенных

друг на друга разноразмерных мозаик) фито-, зоо- и микогенного происхождения, часто определяющая саму возможность поддержания видового разнообразия и гетерогенность биогенной среды.

Представление об организующей роли потоков поколений в биогеоценологическом покрове ведет к сближению понятий “биогеоценоз” и “экосистема” [Реймерс, 1990], поскольку анализируемые при экосистемном подходе циклы веществ и потоки энергии реализуются именно в потоках поколений популяций взаимодействующих видов. При таком подходе и биогеоценоз, и экосистема могут рассматриваться как множество элементарных популяций разных видов, взаимодействующих между собой и со средой обитания.

Существенным достижением популяционной биологии (помимо представлений об ЭДЕ и МЖП) является представление о разной ценоценологической роли видов. В какой-то степени оно дает возможность разрешить дилемму дискретности и континуальности биогеоценологического покрова.

Вначале представление о разной ценоценологической роли видов возникло в фитоценологии (и развивается в этой науке до сих пор), а затем и в экологии экосистем. Это представление о ведущих видах: эдификаторах [Braun-Blanquet, Pavillard, 1925; Сукачев, 1975], виолентах [Раменский, 1935], средообразователях [Мирошниченко, 1986], ключевых видах (key species) [The mosaic-cycle..., 1991]. Затем эти же представления возникли в популяционной биологии в виде учения о стратегии жизни видов, или о популяционной стратегии [Работнов, 1975; Grime, 1979; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989]. В настоящее время для обозначения ведущих видов в иностранной литературе часто употребляется термин “ключевые виды”, а в отечественной – “эдификаторы”. Поскольку представление о ведущих (или ключевых) видах еще не в полной степени сформировано, ниже дается их краткая характеристика.

1. К ключевым видам относятся виды разных трофических групп и систематического положения, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики и включают в циклы поколений большую (по сравнению с другими видами) порцию энергии и вещества. В ходе жизнедеятельности эти виды производят значительные преобразования биотической и абиотической среды, которые ведут к изменению гидрологического, температурного, светового режимов; микро-, мезо-, макрорельефа; строения почвенного покрова и пр.

2. Результат популяционной жизни ключевых видов – создание гетерогенной среды на микро-, мезо- и макроуровнях. На локальном (микро- и мезо-) уровне этим определяется возможность совместного обитания популяций экологически различных подчиненных видов. На региональном уровне и выше (макроуровень) преобразования среды, производимые наиболее крупными ключевыми видами, по масштабам и характеру изменений сопоставимы с изменениями среды, обусловленными влиянием климата.

3. Ключевые виды, как правило, имеют обширные ареалы и характеризуются большими диапазонами экологической толерантности.

4. Средообразующий эффект ключевых видов в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик и в зависимости от этого проявляется на разных уровнях: от локального до континентального. По размерам и длительности существования популяционных мозаик ключевые виды различаются на несколько порядков. При этом в пределах одной территории популяционные мозаики ключевых видов образуют иерархический континуум.

5. По особенностям воздействия на среду ключевые виды условно можно объединить в небольшое число функциональных типов. В настоящее время описаны ключевые виды детритных и пастбищных биогеоценозов (экосистем) водораздельных ландшафтов и ключевые виды биогеоценозов в пойменных ландшафтах.

**Четвертый этап: биогеоценологический покров – это множество сочетаний популяционных мозаик видов, объединенных популяционными потоками ведущих (ключевых) видов.**

Современный этап характеризуется прежде всего тем, что становится очевидным искусственное выделение растительного покрова из биогеоценологического покрова в целом, поскольку реально на любой территории с экотопом взаимодействуют одновременно популяции растений, животных, представителей других царств. По этой причине в качестве объекта анализа выступает биогеоценологический покров, который рассматривается как сочетание множества популяционных мозаик видов [Смирнова и др., 1993; Смирнова, 1998], объединенных популяционными потоками средообразователей (ключевых видов – key species).

Континуальность биогеоценологического покрова обусловлена разными размерами популяционных мозаик всех существующих на данной территории видов, а относительная дискретность условно выделяемых единиц (биогеоценозов)

связана с тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики ключевых видов. Размеры элементарных популяционных единиц ключевых видов разных трофических групп могут отличаться на порядок величины (и более) [Смирнова, 1998]. В связи с этим, в биогеоэкологическом покрове целесообразно выделять ряды эценологических систем (экосистем, биогеоценозов), отражающих иерархию мозаик ключевых видов. Однако построение таких систем задерживается из-за недостатка количественных данных о параметрах популяционных мозаик ключевых видов разных природных зон.

Следует ожидать, что развитие представлений о роли популяционных мозаик ключевых видов в организации (структуре и динамике) живого покрова существенным образом дополнит успешно распространяющуюся в экологии концепцию мозаично-циклической организации экосистем [The mosaic-cycle..., 1991]. Суть ее заключается в том, что устойчивое существование многих видов в пределах одной экосистемы (т.е. поддержание видового разнообразия) достигается за счет постоянно происходящих в ней естественных нарушений местообитаний в результате жизни и смерти особей и их групп (смерть и падение старых деревьев, уничтожение подроста деревьев, перерывание почвы животными и др.).

Последовательное применение представлений о популяционных мозаиках к концепции мозаично-циклической организации экосистем позволит:

1 – рассматривать разноразмерность как имманентное свойство экосистем (биогеоценозов), обусловленное разными размерами популяционных мозаик ключевых видов;

2 – рассчитывать минимальные площади выявления экосистем (биогеоценозов) на основании определения параметров популяционных мозаик ключевых видов;

3 – развивать представление о климаксе как о состоянии экосистемы, которое характеризуется устойчивыми потоками поколений в популяциях всех потенциальных обитателей данной территории как ключевых, так и подчиненных видов;

4 – формировать представления о сукцессиях как процессах разрушения или восстановления популяционных мозаик ключевых видов.

Отсутствие представлений о структуре и размерах популяционных мозаик ключевых видов было причиной широко распространенных ранее заключений о сокращении видового разнообразия на заключительных этапах сукцессий (т.е. в

климаксовых сообществах). Так, на примере лесных территорий многие экологи (см. [Уиттекер, 1980]) отмечали, что высокое видовое разнообразие растений (или растений и животных), характерное для начальных этапов сукцессий, постепенно падает. Анализ фактических материалов показывает, что падение видового разнообразия, регистрируемое авторами, обычно совпадает с максимальным развитием взрослых растений первого поколения поздесукцессионных или климаксовых древесных видов (обычно теневыносливых и образующих сомкнутый затеняющий полог). Однако этот промежуточный этап восстановительных сукцессий еще не приводит к формированию устойчивых популяционных мозаик ключевых видов, определяющих возможность существования многих подчиненных видов. В связи с этим становится понятным так долго обсуждавшийся в лесной экологии парадокс падения видового разнообразия при достижении "климакса" [Andel, 1994].

Совместное присутствие в биогеоценозах популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов приводит к формированию биотических мозаик. Каждая биотическая мозаика включает: 1) часть популяционной мозаики ключевого вида (или нескольких видов), 2) множество популяционных мозаик подчиненных видов. При наличии в данной биотической мозаике не одного, а нескольких ключевых видов, они обычно относятся к одной функциональной группе (например, или деревья, или стадные копытные животные), в то время как подчиненные виды могут относиться к разным функциональным группам (примеры см. ниже).

Биотические мозаики или контактируют друг с другом, или включены одна в другую и имеют маркеры из групп подчиненных видов. Эти мозаики постоянно возникают и поддерживаются вследствие преобразования среды, которое осуществляется в потоке поколений, в первую очередь, ключевых видов. Иногда размеры биотических мозаик могут совпадать с размерами популяционных мозаик ключевого вида, но обычно они меньше нее. Это связано с тем, что в разных частях популяционных мозаик среда преобразуется по-разному и, следовательно, создаются различные условия для существования подчиненных видов (например, локусы взрослых деревьев и окна распада в лесу; бобровые "пруды" и бобровые "лесосеки", более подробно см. ниже).

К сожалению, в современной экологии биотические мозаики часто изучаются вне связи с популяционными мозаиками ключевых видов, и им

даже присваивается статус экосистем. Такой подход не позволяет определить полный видовой состав и все разнообразие структуры экосистемы в целом, отличить ее устойчивое состояние от неустойчивого и сделать прогнозы о возможности поддержания того или иного уровня биоразнообразия.

Несомненно, что это положение вызвано современным состоянием биогеоценотического покрова. В связи с очень сильными антропогенными преобразованиями большей части суши трудно найти территории, где популяции ключевых видов существуют в спонтанном режиме. Обычно мы находим фрагменты популяционных мозаик ключевых видов, состав и структура которых в значительной степени определяется антропогенной деятельностью. Это очень осложняет выявление параметров популяционных мозаик ключевых видов и выявление взаимосвязей популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов.

В условиях антропогенного пресса биотические мозаики (представляющие собой совокупность популяционных мозаик подчиненных видов) могут формироваться и при отсутствии природных ключевых видов. Это достигается в том случае, если антропогенные воздействия имитируют отдельные аспекты средообразующей деятельности ключевых видов.

### Заключение

Концепцию иерархического континуума в применении к растительному покрову можно рассматривать как теоретическую основу решения проблем сохранения таксономического и структурного биоразнообразия. Основные положения этой концепции в кратком виде сформулированы ниже.

Растительный покров континуален, а дискретность выделяемых при его изучении единиц является частным случаем. Выделение любых единиц производится по договоренному условию.

Растительный покров неоднороден и состоит из разноразмерных мозаик разной природы (абиотических, биотических, антропогенных).

Растительный покров имеет иерархическую структуру, т.е. разноразмерные его фрагменты включены друг в друга.

Преобразования растительного покрова (сукцессии) представляют собой сложные матрицы разновеероятностных переходов из одного состояния в другое. Разные видовые популяции изменяются с разными скоростями и в разных направлениях. Все сукцессии включают популяционные циклы разной длительности.

Потенциальная растительность рассматривается как совокупность микросукцессионных мозаик, определяющих высокую степень гетерогенности среды.

Постараемся показать, каким образом решаются проблемы оценки биоразнообразия растительного покрова с учетом основных положений этой концепции.

Следствием континуальности растительного покрова является условность выделения как территориальных, так и синтаксономических единиц. По этой причине любое членение покрова должно быть достаточно четко определено, что позволит получать сопоставимые данные по биоразнообразию для разных территорий. Переходные ситуации зачастую требуют наиболее внимательного исследования, поскольку они, как правило, могут раскрывать механизмы процессов трансформации растительного покрова соседствующих единиц.

Представления об иерархической соподчиненности территориальных единиц при решении проблем биоразнообразия помогают находить такую их последовательность, которая позволяет выявить ведущие факторы изменения биоразнообразия как в результате сукцессий, так и вследствие неоднородности самой территории.

При анализе биоразнообразия растительного покрова важной характеристикой оказывается степень его неоднородности. Учет мозаично-циклической структуры покрова дает в руки исследователю инструмент для выявления механизмов поддержания видového и структурного разнообразия территории.

Представления о потенциальной растительности как микросукцессионной климакс-мозаике позволяет найти принципиальное решение для определения ее структуры и состава. Устойчивое поддержание максимального биоразнообразия той или иной территории возможно, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания (safe-sites) разного ранга, соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств, способных обитать на данной территории.

## 1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий

Современное разнообразие лесных биогеоценозов, их пространственная мозаика и направления смен в значительной степени определяются дли-

тельной историей использования, существенно изменившей облик природных ландшафтов [Восточноевропейские..., 1994; Lepart, Debuche, 1992]. Одни ключевые виды были полностью уничтожены, а подчиненные виды, существовавшие ранее благодаря наличию их популяционных мозаик, встроились в антропогенно регулируемые сообщества. Другие ключевые виды существуют в настоящее время или благодаря антропогенному поддержанию их популяционных потоков, или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций. Такое состояние современных лесов диктует необходимость реконструкции их исходного облика. Основой такой реконструкции является сведения о популяционных и биотических мозаиках ныне существующих и вымерших ключевых видов.

### Ключевые виды Северной Евразии

**А – ключевые виды водораздельных пастбищных экосистем:** животные-фитофаги разных размеров – от очень крупных стадных копытных (зубры, туры, тарпаны и др.) до сравнительно небольших (суслики, сурки и пр.). Их функциональные воздействия проявляются: 1 – в формировании полукрытых или открытых ландшафтов вследствие образования разрывов мезомасштаба в древесной растительности и развития в них травянистых сообществ; 2 – в обеспечении устойчивого существования светолюбивой флоры и фауны; 3 – в формировании высокопродуктивных пастбищ вследствие пастбы и удобрения почв; 4 – в сглаживании растительности при пастбе, формировании обнаженных субстратов и возникновении эрозионных процессов микро- и мезомасштаба; 5 – в роящей деятельности, регулирующей гидрологический и почвенный режим [Смирнова, 1998].

**Б – ключевые виды водораздельных детритных экосистем:** деревья, листогрызущие насекомые и грибы. Функциональные воздействия деревьев проявляются: 1 – в создании взрослыми деревьями затененных местообитаний с выровненным режимом влажности и температуры, обеспечивающим устойчивое существование теневой флоры и фауны; 2 – в появлении прорывов в пологе леса вследствие смерти старых деревьев, сопровождающихся почвенными пертурбациями. Эти воздействия обеспечивают развитие молодого поколения деревьев, постоянное присутствие видов полукрытых местообитаний и приводят к созданию гетерогенной среды микро- и мезомасштаба. Функ-

циональные воздействия листо- и хвоегрызущих насекомых проявляются в создании прорывов в пологе леса вследствие повреждения листовых деревьев. Эти повреждения могут иметь кратковременный характер и обратимые последствия. Они обычно не сопровождаются почвенными пертурбациями и не приводят к смерти деревьев, но меняют экологическую обстановку в созданных прорывах полого леса не только вследствие изменения режима освещенности и влажности, но и поступления большого количества экскрементов. Воздействия древоразрушающих грибов имеют необратимые последствия, так как приводят к смерти групп деревьев. Они также меняют экологическую обстановку в сформированных прорывах в пологе леса, способствуя развитию светолюбивых видов [Стороженко, 1992].

**В – ключевые виды пойменных ландшафтов малых и средних рек – бобр.** Функциональные воздействия этого вида проявляются: 1 – в регулировании гидрологического режима на мезо- и макроуровне вследствие постройки плотин, каналов и прудов; 2 – в затоплении лесов, образовании низинных болот и лугов; 3 – в уничтожении древесной растительности по берегам малых водотоков и формировании травянистых экосистем [Скалон, 1951; Смирнова, 1998].

### Реконструкция состава и структуры популяционных и биотических мозаик ключевых видов лесных ландшафтов

**Мозаики автотрофов (популяционные и биотические мозаики ключевых видов деревьев).** Анализируя лесные территории, исследователи относят леса к экосистемам детритного типа [Одум, 1975; Borger, Likens, 1979; The mosaic-cycle..., 1991], в которых основными средообразователями (ключевыми видами) являются виды деревьев обычно С и S стратегии [Grime, 1979]. Представления о средообразующей роли популяционных мозаик деревьев оказываются результативными в тех случаях, когда изучаются только лесные сообщества [Forest succession..., 1981].

При разработке концепции мозаично-циклической организации экосистем в качестве основы использовалась "gap mosaic concept" (концепция мозаики "окон возобновления"). Она возникла при исследовании лесов, которые не испытали экзогенных воздействий (рубки, распадки, выжигания, ураганы, извержения вулканов и пр.), нарушающих естественную смену поколений деревьев, т.е. развивались в спонтанном режиме [Watt, 1925;

Дыренков, 1984; Турков, 1985 и др.]. Подробный обзор "gap mosaic concept" проведен в ряде работ [Tropical trees..., 1978; The ecology..., 1985; Коротков, 1991].

**Основные положения концепции мозаики "окон возобновления"**. Вне зависимости от географического положения и флористического состава, леса, существующие в спонтанном режиме, состоят из множества асинхронно развивающихся элементов мозаично-ярусной структуры. Каждый элемент представляет собой "окно возобновления", находящееся на той или иной стадии развития. Маркерами этих элементов являются скопления особей деревьев одного или нескольких видов, имеющих одинаковый онтогенетический или календарный возраст. Скопления молодых деревьев формируются в естественных лесах после эндогенных нарушений (естественная смерть старых деревьев, локальные повреждения деревьев и кустарников животными, грибами и др.), приводящих к образованию прорывов в пологом леса (gaps, "окна возобновления"). Прорывы в пологом леса имеют разные размеры и конфигурацию, что и создает в них специфическую микроклиматическую ситуацию. Начальные размеры окон и особенности их развития определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов, их количественные соотношения, а также популяционную мозаику подчиненных видов: автотрофов и отчасти гетеротрофов [Brokaw, 1985; The ecology..., 1985; Brokaw, Scheiner, 1989; Schowalter, 1989].

Анализ существующей литературы по структуре и динамике лесов с хорошо выраженной gap mosaic позволяет констатировать, что популяционные мозаики деревьев гетерогенны и состоят из четко различимых возрастных локусов. Каждый элемент популяционной мозаики ключевого вида дерева — возрастной локус (например, скопление молодых, взрослых или старых деревьев) — создает условия для существования специфического набора подчиненных видов (кустарников, трав, мелких позвоночных и беспозвоночных животных) и таким образом реализуется как биотическая мозаика. Популяционная мозаика каждого ключевого вида дерева существует в биогеоценозе не сама по себе, а в составе множества биотических мозаик.

Популяционные и биотические мозаики ключевых видов деревьев (табл. 1.2) к настоящему времени наиболее полно исследованы в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах [Восточноевропейские..., 1994; Самохина, 1997]. Необходимую основу для определения параметров популяционных мозаик деревьев составила идея онтогенетических (возрастных) групп [Уранов,

1975; Gatzuk et al., 1980]. Исследования популяционной биологии деревьев позволили оценить площади, на которых успешно развиваются молодые (имматурные, виргинильные) или взрослые (генеративные) популяционные локусы деревьев [Smirnova et al., 1999].

Анализ размеров окон в восточноевропейских широколиственных лесах [Восточноевропейские..., 1994] показал, что ни у одного вида деревьев не возможен переход молодых особей к плодоношению в малых окнах площадью до 200 кв. м, соизмеримых с проекциями крон 1–2 взрослых деревьев. Даже наиболее теневыносливые из них (*Fagus sylvatica* L., *Acer campestre* L.), поселяясь в таких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онтогенез теневыносливых деревьев (*Fagus sylvatica* L., виды рода *Acer* L., *Tilia cordata* Mill.) возможен в окнах среднего размера (200–600 кв. м), а светолюбивых (*Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L.) — только в больших окнах (1500–2500 кв. м). Вместе со светолюбивыми видами здесь все онтогенетические этапы могут пройти и менее требовательные к свету виды, поэтому формирующиеся в них микрогруппировки деревьев, как правило, полидоминантные. Разнообразие экологических условий в больших окнах способствует одновременному существованию и развитию видов разной экологии и разных типов стратегий. В окнах площадью более 2500 кв. м условия лесной среды заметно различаются в разных частях. Такие окна обычно возникают в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий. Продолжительность периодически повторяющихся циклов развития окон в рассматриваемых лесах соизмерима с длительностью онтогенеза наиболее крупного и самого долговечного вида — дуба черешчатого. Во многовидовых сообществах при каждом прохождении цикла развития окна виды обычно сменяют друг друга, перемещаясь по площади. В результате асинхронного развития популяционных мозаик на ограниченной территории одновременно существует большое число видов. Биологической основой асинхронности является разнообразие популяционных стратегий видов и поливариантность онтогенеза каждого вида, которая выражается в разнообразии размерных характеристик, темпов развития, способов размножения [Восточноевропейские..., 1994].

Мозаика окон возобновления и их спонтанное развитие описаны и для хвойно-широколиственных, и для тасжных лесов [Скворцова и др., 1983; Дыренков, 1984; Smirnova et al., 1995; Самохина,



Таблица 1.2

Примеры фито- и зоогенных мозаик в восточноевропейских широколиственных лесах  
(по литературным и собственным данным)

Типы местообитаний, создаваемых растениями и животными	Размеры мозаик	Время существования мозаик	Изменения экотопа	Диагностирующие группы растений
организменный уровень				
кстовины	кв. дц	годы	почвенные пертурбации, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-малолетники
"лежки" кабанов	кв. м	годы	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
элементы ВПК: бугры	кв. м	десятки-сотни лет	вынос иллювиального горизонта, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элементы ВПК: ямы	кв. м	десятки-сотни лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развитие оглеения	мезоигрофитные травы
элементы ВПК: валеж	десятки кв. м	сотни лет	появление нового, хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	всходы деревьев и кустарников и трав рудеральной стратегии
стойла зубров	сотни кв. м	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
"кататки" зубров	тысячи кв. м	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	семенные и вегетативные одно-малолетники
популяционный уровень				
окна распада древостоя	сотни-тысячи кв. м	десятки-сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые нитрофильные травы, подрост деревьев и кустарников
стоянки стад зубров	тысячи кв. м	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поляны	сотни кв. м	десятки лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водоемы	тысячи-десятки тысяч кв. м	десятки-сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	гигро- и гидрофитные травы
очаги листогрызущих насекомых	сотни-тысячи кв. м	десятки-сотни лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые нитрофильные травы

1997]. В хвойно-широколиственных лесах, на первом этапе развития окна, который длится в

течение нескольких лет после гибели и падения небольшой группы старых деревьев, господствуют

крупные травы, среди которых доминирует нитрофильный светолюбивый вид – *Urtica dioica* L., а возобновление как хвойных, так и лиственных видов деревьев подавлено. На следующем этапе, который длится одно-два десятилетия, доминирование крупнотравья сохраняется, но видовой состав становится более разнообразным. Господство делают такие виды трав и полкустарников, как *Rubus idaeus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Aconitum septentrionale* Koelle и др. Одновременно на разрушающихся стволах начинается возобновление ели (*Picea obovata* Ledeb.), а по периферии окна – возобновление пихты (*Abies sibirica* Ledeb.). На следующем этапе, который длится многие десятилетия, по мере затенения окна окружающими его деревьями крупнотравье сильно сокращает свои позиции. При этом в местах, где до образования окна произрастала липа (*Tilia cordata* Mill.) и сохранился ее вегетативный подрост или осина (*Populus tremula* L.), наибольшее развитие получают неморальные виды трав (*Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L. и др.). В местах, где успешно развивается пихта и ель, растут бореальные виды (*Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea* L. и др.). Еще одним результатом спонтанного оборота поколений деревьев являются биотические мозаики ветровально-почвенных комплексов – ВПК (tree fall) [Falinski, 1978; Скворцова и др., 1983; Brokaw, 1985]. Они возникают в результате падения деревьев, которое сопровождается выворотом корневой системы и образованием новых микроместобитаний (microsites): вывальной ямы, бугра, ствола (валежины), упавшей кроны. В каждом из этих микроместобитаний развивается собственная биотическая мозаика, а комплекс биотических мозаик ВПК входит в биотическую мозаику окон возобновления.

Биотические мозаики, связанные с ВПК, описаны довольно подробно. Так, в широколиственных и хвойно-широколиственных восточноевропейских лесах западины часто характеризуются застойным увлажнением и локальным оглеением. В связи с этим в них преобладают виды трав, обычные для пойменных черноольшаников – *Ranunculus repens* L., *Lysimachia nummularia* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Cardamine pratensis* L., а среди подроста деревьев такие виды, как *Fraxinus excelsior* L., *Padus avium* Mill., *Ulmus glabra* Huds., также выдерживающие застойное увлажнение. Разложившиеся валежины во всех лесах представляют собой оптимальный субстрат для мхов, многих видов трав, кустарников и деревьев разных стратегий (*Impatiens noli-tangere* L., *Urtica dioica* L., *Sambucus*

*racemosa* L., *Salix caprea* L., *Populus tremula* L. и др.). А в хвойно-широколиственных лесах валежины – наиболее благоприятный субстрат для возобновления основных средообразователей: ели европейской и сибирской (*Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb.) [Скворцова и др., 1983; Smirnova et al., 1995].

Исследования разных типов биотических мозаик, возникающих вследствие средообразующей деятельности деревьев, показали, что развитие их происходит по типу циклических микро- и наносукцессий [The mosaic cycle..., 1991; Восточноевропейские..., 1994; Parviainen et al., 1994]. В результате многовидовой лесной фитоценоз функционирует как система мозаичных сукцессий разного ранга.

Рассмотренные мозаики оказывают существенное влияние на жизнь гетеротрофов [Forest succession..., 1981; Showalter, 1985, Schaetzl, 1989]. Изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон [Denslow, 1987; Mladenoff, 1987] сказывается на распределении животных по мозаикам разного ранга [Фридман, 1995; Хлебосолов, 1995].

Природные катастрофы и деятельность человека существенно изменяют размеры и характер эндогенно обусловленных популяционных и биотических мозаик. Элементы антропогенных мозаик в лесных ландшафтах значительно крупнее, чем элементы природных мозаик, поскольку вырубка, выпас, распашка занимают пространства, превосходящие по площади окна распада древесного полога. Вследствие увеличения размеров мозаик падает природное биоразнообразие, поскольку в антропогенных мозаиках создаются неблагоприятные микроклиматические и почвенные условия для приживания подроста многих видов. Кроме того, для видов с малым радиусом распространения семян или вегетативных зачатков крупные антропогенные мозаики – непреодолимые препятствия для расселения.

Обзор исследований о фитогенных мозаиках позволяет сделать заключение, что одним из путей разрешения существующего противоречия между необходимостью использования лесов и стремлением поддержать максимально возможное биоразнообразие (как потенциальный ресурс) может быть имитация природных мозаик [Debussche, Lepart, 1992; Чумаченко, 1998].

**Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные популяционные мозаики).** Несмотря на крупные достижения “gap mosaic concept”, представления о фитогенных мозаиках недостаточны для реконструкции биоценотического покрова лесных территорий в целом. В рамках этой концепции гете-

ротрофы – это пассивная часть биогеоценоза, использующая существующие мозаики, но активно их не создающая. В то же время рассмотрение биогеоценозического покрова как множества взаимодействующих популяционных мозаик видов разных трофических групп заставляет заново пересмотреть представления о лесах как экосистемах, где эдификаторная функция принадлежит исключительно деревьям. Необходимость такого подхода становится очевидной, если встает задача оценки возможностей сохранения видового разнообразия не только собственно лесных сообществ, но и лесных ландшафтов в целом (включая нелесные сообщества). Так, анализ изменения флористического разнообразия в лесных заповедниках европейской России показал, что введение заповедного режима приводит к повсеместной инвазии лесных видов. Светлолюбивая автохтонная флора открытых местообитаний (луговая, опушечная, рудеральная), в настоящее время поддерживаемая только выпасом или сенокосением, исчезает при заповедании [Смирнова и др., 1997]. Как установлено при исследовании судьбы светлолюбивой флоры, в доагркультурных ландшафтах ее устойчивое существование определялось в первую очередь крупными фитофагами [Пучков, 1991, 1992, 1993; Смирнова, 1998]. Особенности питания и территориального поведения этих животных предполагают наличие в непосредственной близости как сомкнутых лесных, так и открытых травяных пространств и экотонов. В связи с этим актуальной задачей является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светлолюбивой флоры и фауны подчиненных видов в доагркультурный период. Анализ литературы свидетельствует о том, что в течение большей части голоцена в европейских лесах наиболее крупные мозаики создавались (и отчасти могут быть найдены сейчас) крупными стадными копытными (зубрами, турами, тарпанами), а также бобрами.

**Мозаики, создаваемые зубрами и некоторыми другими копытными.** В качестве примера рассмотрим вид, по которому существует наиболее полная информация: зубр (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758). В позднем голоцене его ареал охватывал Западную, Центральную, Восточную Европу и Кавказ. На севере его ареал доходил до Балтийского моря, на юге – до Черного и Азовского морей [Гептнер и др., 1961]. До XVI–XVIII веков зубры были обычными обитателями европейских лесов от Прибалтики до Кавказа [Рудский, 1899; Кулагин, 1918].

Данные о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования элементарных популяционных единиц (МЖП) зубра, сильно различаются. Так, в равнинных условиях стадо зубров, включающее от 5 до 15 особей, имеет стационарный участок площадью от 500 до 1 000 га, в то же время отдельные особи кочуют на большие расстояния – несколько десятков километров. В связи с тем, что зубры существуют сейчас в антропогенно преобразованных ландшафтах, количественные характеристики МЖП этого вида надо рассматривать как сугубо приблизительные. Можно только отметить, что и на Русской равнине, и на Кавказе они значительно превышают площадь выявления ЭДЕ самых крупных деревьев (табл. 1.3) и составляют десятки–сотни квадратных километров [Корочкина, 1958, 1973; Вейнберг, 1986].

Как показывают опыты по реинтродукции зубров в разных (Приокско-Террасный, Центральнокавказский, Хоперский, Беловежская пуца) заповедниках в местах стоянок этих стадных животных, на водопоях и тропах, вследствие уничтожения древесной растительности возникают сообщества лугово-опушечных и лугово-степных видов. Размеры таких зоогеных полей с луговой флорой составляют от 0,1 до 3–5 га. [Корочкина, 1969, 1972; Буневич, 1991; Казьмин, Смирнов, 1992]. Анализ списков кормовых растений зубров

Таблица 1.3

Соотношение размеров ландшафтных единиц и мозаик средообразователей восточноевропейских широколиственных лесов (по литературным данным)

	Размеры		
	десятки–сотни тысяч кв. м	десятки тысяч кв. м – кв. км	десятки–сотни кв. км
Популяционные мозаики	Ландшафтные единицы		
	элементарная геохора (фашия, элементарный ландшафт)	микрогеохора (урочище, геохимический ландшафт)	мезогеохора (группа урочищ, элементарный бассейн)
	Популяционные единицы разных рангов		
деревьев	элементарная популяция	локальная популяция	ландшафтная популяция
бобров	популяционный локус (семья)	элементарная популяция	элементарная популяция
зубров	–	популяционный локус (стадо)	элементарная популяция
листогрызущих насекомых	–	микрорепуляция (популяционный локус)	локальная популяция

из Беловежской пуши и Приокско-Террасного заповедника [Заблоцкая, 1957; Корочкина, 1969] и сравнение их с современной флорой сенокосов и пастбищ выявил их значительное экологическое сходство [Смирнова и др., 1997]. После того как зубры покидают созданные ими поляны из-за переуплотнения почвы и практически полного уничтожения растительности, начинается инвазия пионерных видов деревьев. Зоогенные поляны на разных стадиях развития были основными местобитаниями подроста светолюбивых древесных видов в доагрикультурных европейских лесах [Olf et al., 1999].

Постоянное присутствие видов зубрового комплекса в лесных ландшафтах определяло в доагрикультурный период принципиально иную структуру биоценотического покрова: собственно лесные участки со свойственной им мозаикой окон возобновления чередовались с зоогенными полянами, в результате очень широко были представлены экотонные сообщества. Полное истребление в Восточной Европе к XVI–XIX векам зубров и других мощных фитофагов привело к серьезным последствиям: крупные зоогенные мозаики исчезли, начали преобладать теневыносливые лесные виды. Некогда единый биогеоценотический покров лесных ландшафтов распался на фрагменты (лесные, луговые и пр.), которые в настоящее время многими исследователями рассматриваются как самостоятельные сообщества. Сохранившиеся в лесах копытные (лоси, олени и пр.) в связи со значительно меньшими размерами и не выраженной стадностью не образуют зоогенных полей. Отсутствие природных механизмов поддержания светолюбивой флоры и фауны приводит к тому, что лесные заповедники теряют ее быстрее, чем территории с традиционным природопользованием [Смирнова и др., 1997].

**Мозаики, созданные бобрами.** Виды рода *Castor* были самыми мощными средообразователями в доисторических лесах большей части Евразии [Скалон, 1951; Гептнер и др., 1961]. Ареал евразийского бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в позднем голоцене на севере Восточной Европы доходил до Белого и Балтийского морей, на юге – до Черного и Азовского морей.

Средообразующая деятельность этих животных так велика, что места их современного обитания получили название “бобровые ландшафты”. Среди всех средообразующих воздействий бобра наибольшее значение имеет мелиорация [Дьяков, 1975; Балодис, 1990]. Плотины бобров на ручьях и малых реках существенно преобразуют гидрологический режим лесных ландшафтов. Ручьи и речки превращаются в каскады прудов;

площадь затопления в восточноевропейских лесах колеблется от 0,2–0,5 до 20–30, иногда – 50 га [Феклистов, 1984; Ставровский, 1986]. Деятельность бобров обуславливает возникновение и длительное существование в пределах лесных массивов низинных болот [Балодис, 1990; Каньшиев, 1986, 1987]. Особый режим береговой полосы формируется вдоль рек и ручьев, где бобры велят деревья в первую очередь. Здесь формируются прирусловые поляны размером примерно 25×300 м, на которых начинают преобладать лугово-опушечные травы [Дворникова, Коробейникова, 1983]. Вследствие избирательной поедаемости кормов изменяется соотношение древесных видов на освоенной территории [Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Каньшиев, 1986, 1987]. Созданный деятельностью бобров особый “бобровый ландшафт” [Фадеев, 1981] осваивают ранее здесь не жившие птицы. Мелководье и пруды обеспечивают условия для нереста рыб и земноводных [Верещагин, Русанов, 1979; Балодис, 1990]. Хатки, ходы и норы бобров используются многими животными как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий.

Оценивая средообразующую деятельность бобров, следует обратить внимание на их роль в динамике растительности. Так, исследования в заповеднике Брянский лес показали [Евстигнеев, 1995; Евстигнеев, Беляков, 1997], что движущей силой сукцессий в долинах малых рек выступает популяционная жизнь бобра. Наиболее значимы здесь: 1 – строительство запруд, при котором изменяется почвенно-гидрологический режим территории и создается наиболее крупная мозаика растительного покрова; 2 – использование территории по “переложной” системе, определяющее циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки.

**Мозаики, формируемые листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами.** Зоогенная дефолиация, вызываемая хвое- и листогрызущими насекомыми, и последующее изменение режима и интенсивности биоценотических процессов приводят к изменению состава, ритма развития, продуктивности травяного покрова. Увеличивается интенсивность солнечной радиации на поверхности почвы, повышается температура воздуха и почвы на несколько градусов [Злотин, 1970а, б; Злотин, Ходашева, 1974; Домников, 1979а, б]. В годы массового размножения насекомых усиленно развиваются светолюбивые лесные и опушечные травы.

В современных лесах очень трудно найти участки для оценки естественных размеров мозаик листо- и хвоегрызущих насекомых. Вероятно, в

доисторических лесах они были сравнимы с размерами окон, возникающих вследствие естественной смерти старых деревьев. В нарушенных лесах с однородной структурой верхнего полога размеры мозаик этих насекомых в первую очередь определяются размерами подобных участков.

Сходную мозаику образуют древоразрушающие грибы. Так, исследования Е.А. Прудникова (неопубликованные данные), проведенные на Среднем Урале (заказник Сабарский), позволили получить данные о размерах и роли грибных мозаик в спонтанном развитии разновозрастных хвойно-широколиственных лесов. Причина появления локальных окон площадью от 100–300 кв. м до 1–3 га – возбудители корневых гнилей: опенок осенний (*Armillariella mellea* (Fr.) Karst.) и корневая губка (*Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst.), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми-ксилофагами [Стороженко, 1992]. Эти грибы вызывают массовое усыхание пихты и ели, что приводит к усиленному развитию лиственных видов деревьев: в основном липы, а также вяза, клена остролистного и березы. После формирования лиственного полога активность корневых гнилей сильно снижается. Под лиственными деревьями идет активное возобновление и развитие пихты и ели, которые затем выходят в первый ярус. В результате средообразующей деятельности грибов в массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов возникает достаточно сложная мозаика популяционных доменов лиственных и хвойных деревьев, отражающая различные стадии развития и угасания очагов возбудителей корневых гнилей. Грибные мозаики, как и мозаики листо- и хвоегрызущих насекомых, в ненарушенных лесах, вероятно, сопоставимы по размерам с окнами, возникающими в результате смерти крупных деревьев от старости; в производных лесах они на порядок больше окон возобновления.

**Сравнение мозаик автотрофов и гетеротрофов.** Представленные примеры показывают, что зоо- и микогенная мозаичность – столь же характерное свойство лесов, как и фитогенная мозаичность. Размеры пространств, преобразованных гетеротрофами, весьма различны и образуют практически непрерывные ряды от сантиметров до сотен–тысяч метров, а площади их популяционных мозаик сравнимы с крупными ландшафтными подразделениями (см. табл. 1.3). Для исследований структурно-функциональной организации лесных биогеоценозов наибольшее значение имеют мозаики, сопоставимые по размерам с популяционными мозаиками деревьев. Наиболее близки по

размерам и отчасти по средообразующему эффекту: 1 – элементы ВПК, с одной стороны, и кротовины, пороги кабанов, выбросы барсуков и пр., с другой; 2 – окна развала, окна, образованные листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами, разные элементы бобрового ландшафта, зубровые поляны и пр. (см. табл. 1.2).

Несомненно, фитогенные и зоогенные воздействия не тождественны. Специфические воздействия животных на почву: вытаптывание, унавоживание, уплотнение или разрыхление – вызывают иные изменения субстрата, чем при образовании ВПК и окон возобновления. Это приводит к более существенному изменению видового состава растений, набора экологических групп и т.п. Так, деятельность зубров сопровождается появлением лугово-степных растений в местах их обитания, а деятельность бобров – лугово-болотных видов. Кроме того, мозаики ключевых видов-гетеротрофов значительно больше, чем мозаики ключевых видов-фитотрофов (см. табл. 1.2). Именно существование крупных популяционных мозаик гетеротрофов определяло в прошлом интеграцию отдельных элементов лесного биоценологического покрова в климакс-мозаику.

## Заключение

Концепция популяционной организации биоценологического покрова позволяет по-новому решить наиболее существенные теоретические и практические задачи сохранения видового разнообразия. Исходя из этой концепции можно заключить, что устойчивое поддержание максимального биологического разнообразия той или иной территории возможно, если в результате средообразующей деятельности ключевых видов, в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания (*safe-sites*) разного ранга, соответствующие экологическим потребностям разных видов растений, животных и представителей других царств.

Количественная и качественная характеристика средообразующих воздействий ключевых видов и определение сопряженных наборов подчиненных видов позволяет реконструировать потенциальный состав и структуру биогеоценологического покрова модельных территорий. Сравнивая видовой состав и структуру конкретных сообществ и реконструированного биогеоценоза, принятого за эталон, можно количественно оценить степень успешной нарушенности конкретных сообществ и установить уровень их видовых потерь.

Выявление основного набора ключевых видов конкретной территории и определение (моделирование) параметров их популяционных мозаик – необходимая основа для разработки унифицированной методики оценки климаксового, субклимаксового и сукцессионного состояния биогеоценозов.

Исследование биогеоценологического покрова как разномасштабной, иерархически структурированной мозаики популяционных единиц приводит к некоторому изменению представлений о климаксе и сукцессиях. Климаксовое сообщество рассматривается как множество мозаик средопреобразователей, циклически развивающихся в спонтанном режиме, и связанных с ними мозаик подчиненных видов. Сильные экзогенные воздействия (антропогенные или природные катастрофы), уничтожая отдельные элементы мозаик (или мозаику в целом), разрывают циклы оборотов поколений ключевых видов и до восстановления естественной мозаики развитие становится однонаправленным – сукцессионным. Понимание климакса как иерархии устойчиво существующих популяционных мозаик позволяет обнаружить взаимосвязь между структурным и таксономическим разнообразием: максимальное таксономическое разнообразие проявляется в климаксе за счет структурного разнообразия популяционных мозаик всех членов биоценоза и их пространственно-временной гетерогенности. Устойчивое поддержание всего потенциального видового разнообразия ландшафта в целом возможно только в том случае, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания, соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств на данной территории.

Представления о популяционных мозаиках ключевых видов могут быть использованы для разработки систем природопользования, ориентированных на получение продукции при сохранении максимального биоразнообразия.

### 1.3. Воздействие производящего хозяйства на состав и структуру лесного покрова

Как было упомянуто в разделе 1.2, современное состояние лесного покрова является результатом длительного воздействия производящего хозяйства на состав и структуру природных биогеоценозов.

Производящее хозяйство как мощный фактор воздействия на биогеоценологический покров, по своей

силе соизмеримый с воздействиями ключевых видов – оформляется в среднем голоцене [Краснов, 1971; Мерперт, 1974]. Стремительное увеличение уровня производящего хозяйства в Восточной Европе происходит на протяжении бронзового века (2500–5000 лет назад).

Начало оформления наиболее древних – трипольской и древнеямной культур на юге Восточной Европы датируется временем около 6000 л.н. По оценке Д.Л.Арманд [1955], плотность населения трипольской культуры достигала 30–35 (!) человек на кв. км. Основным занятием было скотоводство и отчасти земледелие, а также выплавка медных орудий [Городцов, 1927].

У племен катакомбной (3600–4000 л.н.), а затем и срубной (3100–3600 л.н.) культур, сменивших племена древнеямной культуры, уровень производящего хозяйства был уже достаточно высок. Основой экономической жизни было достигшее высокого уровня скотоводство [Мерперт, 1974]. В остеологическом материале большую долю находок составляет домашний скот [Цалкин, 1956]; в споропыльцевых спектрах появляется пыльца культурных злаков.

Около 4000 л.н. земледелие и скотоводство прослеживаются уже на большей части современных лесостепи и широколиственных лесов. Для 2-го тысячелетия до н.э. отмечено распространение скотоводческих племен до Приильменя [Кривошеев, 1998]. В течение бронзового века земледелие получило распространение на территории современных хвойно-широколиственных лесов и южной тайги у племен фатьяновской, среднеднепровской и других культур. Основной формой земледелия была подсека, о чем свидетельствует огромное число рабочих топоров на каждой стоянке [Краснов, 1971]. При этом археологические памятники располагаются в самых различных топографических условиях, часто вдали от речных долин, на самых разнообразных по механическому составу почвах – от легких до тяжелых. Это свидетельствует о возможности охвата подсечно-огневым земледелием в течение бронзы значительной части территории.

Технология подсечно-огневого земледелия многократно описана в литературе. Урожай при подсеке обеспечен приносом элементов минерального питания с золой, получаемой за счет сжигания деревьев. Большие затраты труда на расчистку участков окупались высокими урожаями: в хорошие годы урожай составляли сам-10–сам-20, а иногда до сам-70 (!) [Милов, 1998]. Другие существенные достоинства подсечной системы – независимость от скотоводства и специальных средств производ-

ства. 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 замещивался с нижележащими горизонтами неглубокими вывалами и землероями – восстанавливался единый гумусовый горизонт. Обычно считается, что “отдыха” в течение 40–60 лет хватало для практически полного восстановления структуры и плодородия почвы. Однако это можно допустить лишь для начального периода освоения территории подсекой и только для центра и юга лесной зоны, где сравнительно высока скорость биологического круговорота. В принципе же этот срок явно недостаточен для старения деревьев и образования вывалов, возвращающих илстые фракции на поверхность и ведущих к глубокой реградации почвы.

Подсечно-огневое земледелие было системой природопользования, включавшей собственно земледелие, рубки, палы, а во многих районах также выпас и сенокосение. Эта система природопользования приводила к обнажению поверхности почвы, инициации поверхностного перемыва, выравниванию микрорельефа, обеднению почвенной фауны, увеличению поверхностного стока и эрозии почв, изменениям видового состава и структуры растительных сообществ, увеличению пожароопасности лесов и другим отрицательным последствиям [Михайлов, 1977; Осипов, Гаврилова, 1983 и др.].

Хотя площадь обрабатываемых участков 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 эпохи бронзы, мы можем привести пример современной Финляндии, где за XVIII–XIX века через подсеку прошло 85% территории [Куусела, 1991]. 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.

Кроме следов подсечно-огневого земледелия на всех стоянках современной лесной зоны присутствуют костные остатки крупного рогатого скота.

Вероятно, в лесной зоне скот пасли в лесу, на заброшенных полях, на полянах, созданных и поддерживаемых ранее дикими копытными. *Лесной выпас*, получивший развитие в бронзе, был чрезвычайно распространенным явлением на протяжении тысячелетий (!), вплоть до 60-х годов XX века. Лес являлся основным местом содержания скота с ранней весны до поздней осени. Влияние интенсивного выпаса на почву весьма разнообразно: обнажение поверхности почвы, разрушение почвенных агрегатов, уплотнение и связанное с этим поверхностное оглеение почв и др. Кроме того, скотом практически полностью уничтожались подрост деревьев, следствием чего было формирование лесов паркового типа либо пустошей. С другой стороны, длительный умеренный выпас увеличивает долю световой флоры в травяном покрове, способствует возобновлению светолюбивых деревьев (дуба, сосны), приводит к ротации лесных и луговых угодий без обнажения поверхности почвы и оподзоливания.

В целом производящее хозяйство бронзового века 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.

На юге Восточной Европы наступление железного века (2500 л.н.) совпало с практически полным переходом скотоводческо-земледельческих племен к кочевому и полукочевому скотоводству. Из южных районов Восточной Европы скотоводство и земледелие все шире распространяются в центральные и северные (преимущественно северо-западные) районы [Комаров, 1951]. 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 проявились в последующую эпоху – средневековье (V–XV века н.э.).

Начало средневековья (V–VI века н.э.) в лесной зоне отмечено двумя крупными событиями: распространением подсечного земледелия на севере и развитием пахотного земледелия на юге лесной зоны. На севере развитие подсечно-огневого земледелия, сопряженного с массовым выжиганием лесов [Едина и др., 1996], привело к отступлению

на юг северных границ ареалов широколиственных видов (ильма, липы, дуба и др.) и в результате – к формированию собственно таежной зоны.

*Пахотное земледелие* связано с использованием сравнительно обширных безлесных пространств (в том числе расчищенных из-под леса). Основой урожайности в нем является мобилизация имеющегося в почве запаса питательных элементов за счет разрушения почвенных агрегатов почвообрабатывающими орудиями [Офман и др., 1998]. Соответственно, для обработки почвы используются сравнительно мощные орудия: прежде всего соха. Главной проблемой пахотного земледелия является необходимость постоянного поддержания плодородия почвы. Основной системой пахотного земледелия в Восточной Европе являлось трехполье. Оно сравнительно быстро распространилось из южных районов в центральные и северные – 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 [История крестьянства..., 1987; Краснов, 1987]. В XI–XII веках практически полностью освоены водораздельные территории центральных и северо-западных районов. В это время увеличивается плотность населения: на территории Московской области – на одно сельское поселение приходилось около 10 кв. км [Колчин, Куза, 1985; Абатуров и др., 1997]. Максимальной численности население центральных и северо-восточных районов достигает в XIV–XV веках, увеличившись за сто лет более чем в два раза. В это время во владениях Новгорода деревни размещались через 1–2 км, “словно в шахматном порядке” [Буров, 1994, с. 125]. Достигнута предельная плотность поселений, и начинает увеличиваться их размер: в первой половине XVI века средний размер поселения в большинстве уездов центральной Руси увеличился до 5–10 дворов [Рожков, 1899].

Площадь земель, освоенных под пашню, значительно превысила возможности их унаваживания. При отсутствии унаваживания неизбежно наступает полное истощение пашни. Компромиссным средством поддержания почвенного плодородия при невозможности нормального унаваживания в XV–XVI веках стала *переложная система земледелия* (перелог), получившая в это время широкое распространение в хозяйстве лесной зоны [Данилова, 1998 и др.]. При перелог земледельец берет на себя только одну из функций поддержания плодородия – обеспечение рыхлого сложения почвы [Офман и др., 1998]. Участок

используется в распашке, пока не произойдет обезливание пахотного слоя, после чего участок оставляют для зарастания лесом и восстановления плодородия почвы. Время выпашивания для суглинистых почв центральной России составляет в среднем 20 лет [Милов, 1998; Офман и др., 1998]. Время отдыха почв при перелог составляло 10–30 лет и определялось не столько реальными сроками восстановления почвы, сколько минимальным временем, на которое можно было исключить участок из распашки. Отметим, что в основе как подсеčno-огневой, так и переложной систем земледелия лежала способность лесной растительности восстанавливать почвенное плодородие после антропогенной деградации. В связи с быстрым истощением песчаных почв и необходимостью длительного отчуждения участка для их восстановления применение перелога на них не получило распространения.

Практически одновременно с перелогом получает распространение практика разделения лесов на дровяные и строевые. В дровяных лесах оборот рубки составляет 10–40 лет; в результате столь интенсивного использования деревьев можно получать больше древесины (конечно, низкого качества, дровяной) за единицу времени. Платой за такую интенсивность является прежде всего все то же истощение почв. Однако в условиях быстро растущего дефицита топлива дровяные леса были единственным средством избежать полного уничтожения лесов вообще [Арнольд, 1880, 1891].

“Великая русская распашка” (см. [Кульпин, Пантин, 1993]) 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 Н.А. Рожкова [1899], в XVI веке лесистость в некоторых уездах центральной России уменьшилась до 6%. Во многих районах, прежде всего северных, означенные воздействия привели к развитию заболачивания на водоразделах, с одной стороны, и развитию пирогенных ландшафтов (формированию значительных массивов светлохвойных лесов), с другой.

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 как ведущий фактор подзолообразования, приведший к



широкому распространению в лесной зоне Восточной Европы деградированных "зональных" почв подзолистого ряда (см. [Михайлов, 1977; Осипов, Гаврилова, 1983]).

В течение *современности* (0 - 500 л.н.) в последние столетия на севере Восточной Европы происходило уменьшение интенсивности земледелия и к 30-м годам XX века во многих районах земледелие было практически полностью прекращено. Одновременно (особо интенсивно с XVIII века) здесь возросли объемы промышленной заготовки древесины. Длительное время основным способом заготовок были выборочные рубки, а с 1930-х годов получили широкое распространение сплошные, в том числе концентрированные рубки. Эти воздействия выразились, в первую очередь, в изменении гидрологического режима территорий, в том числе в усилении процессов 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. Среди основных воздействий на живой покров следует назвать земледелие, рубки и посадки леса.

*Рубка* леса иногда рассматривается в качестве положительного фактора, ведущего к развитию "дернового процесса" и в итоге – улучшению свойств почвы. Меж тем при рубке отчуждается и исключается из круговорота огромная биомасса, наработанная деревьями, развивается поверхностное осветление почвы вследствие ее обнажения, исключается возможность оборота почвы вывалами и др. Рубки были наиболее масштабными в XVIII–XIX веках и привели к более чем двукратному уменьшению лесистости центральных районов. Во многом лесистость была восстановлена в нынешнем веке в результате зарастания сельскохозяйственных угодий, брошенных вследствие социальных катаклизмов.

*Посадки леса* для нужд государства начаты во времена Петра I. Более или менее регулярное искусственное возобновление лесов в центральной России начинается с середины XIX века. Наибольший всплеск лесокультурного дела можно отнести к 1890–1914 годам, когда, по словам Г.Ф.Морозова [1950], 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 лесные культуры, прежде всего "коренных пород" (ели, сосны, дуба). Эти культуры сейчас составляют большинство спелых насаждений центральной части Восточной Европы, долгое время описываемых лесоведами и геоботаниками как "коренные типы леса" [Речан и др., 1993].

Увеличение площади угодий, стабилизация их границ и связанное с этим уменьшение протяженности и площади экотонов к настоящему времени привели к почти полной потере смешанного характера флоры и фауны. Размеры угодий в тысячи и миллионы раз превысили размеры естественных биогеоценологических мозаик. Некогда единый биогеоценологический покров расчленен на две принципиально отличные группы экосистем: экосистемы, способные поддерживать себя при спонтанном развитии (теневые леса), и экосистемы, требующие для своего поддержания постоянных антропогенных воздействий (пойменные и суходольные луга, луговые степи, леса с господством пионерных видов деревьев).

### Заключение

Таким образом, современный живой покров Восточной Европы можно представить как огромную сукцессионную систему, подавляющее большинство процессов в которой инспирировано хозяйственной деятельностью человека. Отдельные элементы этой системы в большинстве соответствуют настоящим или прошлым хозяйственным угодьям. Перечень основных вариантов лесных сообществ с указанием их сукцессионного статуса и происхождения в различных природных зонах приведен в таблице 1.4. Ведущим фактором, определяющим направление сукцессий, является состояние популяций ключевых видов, а также характер антропогенного преобразования почвенного покрова и экотопа. Скорость сукцессий определяется в первую очередь темпами расселения и скоростью оборота поколений ключевых видов. Для деревьев скорость оборота поколений в значительной степени определяется климатом.

Спонтанное восстановление теневых мозаичных многовидовых разновозрастных лесов со всем комплексом видов 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 и залежные сообщества при заповедании приводит

Таблица 1.4

Схема основных вариантов лесных сообществ с указанием их сукцессионного статуса и происхождения в различных природных зонах

Сукцессионный статус	Зоны		
	широколиственных лесов	хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов	средне- и северо-таежных лесов
<i>зональный субклимакс</i> – отсутствие хозяйственных воздействий в течение времени, превышающем длительность 2–3 поколений деревьев-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, превышающем длительность 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:			
многократные рубки без нарушения напочвенного покрова	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес	Моно-олигодоминантный теневой широколиственный лес и моно-олигодоминантный темнохвойный лес	Моно-олигодоминантный темнохвойный лес
распашки, многократные рубки с нарушением напочвенного покрова	Мелколиственный лес	Мелколиственный лес	Мелколиственный лес
антропогенно инициированные пожары	Сосновый лес	Сосновый лес	Сосновый лес
создание лесных культур	Сосновые, дубовые, еловые леса	Сосновые, дубовые, еловые леса	Сосновые, еловые леса

к сокращению позиций светолюбивых видов, к исчезновению луговых и экотонных экосистем.

Отсутствие ключевых видов-фитофагов приводит к необходимости целенаправленного решения задачи сохранения светолюбивых видов путем организации экосистемного природопользования. Наиболее простой способ поддержания луговых и лугово-степных сообществ – сенокосение, более сложный – регулируемый выпас скота. Наиболее трудный, но близкий к природе способ – реинтродукция зубров. Однако в этом случае необходимо учитывать, что наименьшая площадь устойчивого существования элементарной популяции зубров составляет десятки–сотни кв. км и должна охватывать хотя бы один бассейн небольшой реки с притоками. При реинтродукции бобров необ-

ходимо предварительно определять запасы кормов и оценивать возможности их восстановления. Также необходимо оценивать 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. В связи с этим необходима организация экосистемного лесопользования, способствующего более быстрому восстановлению биоразнообразия.