

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Подред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошников - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основанополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразии» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редколлегия

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 c.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I з – 98 from 20.02. 1998 г, Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г, agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of АБ "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshataev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

конкретных сообществ и их комплексов и упорядочить существующие сукцессионные системы.

Понимание климакса как иерархии устойчиво существующих популяционных мозаик дает возможность выявить взаимосвязь между структурным и таксономическим разнообразием: максимальное таксономическое разнообразие проявляется в климаксе за счет структурного разнообразия популяционных мозаик всех членов биогеоценоза и их пространственно-временной гетерогенности. Устойчивое поддержание всего потенциального видового разнообразия той или иной территории возможно только в том случае, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания разного ранга (safe-sites), соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств на данной территории. Популяционная концепция в биогеоценологии может быть использована для разработки систем природопользования, ориентированных на получение продукции при сохранении необходимого уровня биоразнообразия.

1.2. Методические подходы и методы оценки изменения биоразнообразия в ходе сукцессий

Определение возможностей сохранения существующего биоразнообразия в заповедниках основывается на сравнении доагрикультурного разнообразия, которое поддерживалось на данной территории в спонтанном режиме и современного разнообразия, возникшего в результате сложного сочетания природных и антропогенных процессов.

Основные методические подходы к оценке сукцессионного статуса лесов включают в себя следующие позиции:

- Реконструкция биогеоценологического покрова доагрикультурного облика.
- Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время.
- Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотопа и экологическим амплитудам растений.
- Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности.
- Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов.

Перечисленный набор методических подходов характеризует достаточно полный вариант оценки сукцессионных процессов. В статьях настоящего сборника он реализуется с разной полнотой.

1.2.1. Реконструкция биогеоценологического покрова доагрикультурного облика

Восстановление доагрикультурного облика лесного покрова включает как реконструкцию состава биоты того времени, так и выявление структурно-функциональных связей в былых сообществах. Такая реконструкция подразумевает использование палеоботанических и палеозоологических данных о наличии и обилии видов в прошлом (по споропыльцевым диаграммам и макроостаткам организмов). По этим данным восстанавливаются ареалы ныне исчезнувших с данной территории видов. Дополнительные сведения о доагрикультурном распространении растений и животных содержат многочисленные археологические памятники, которые достаточно точно датируют события первых тысячелетий освоения лесных земель Европейской России. Желательно проведение флорогенетического и фауногенетического анализа, с помощью которого устанавливаются группы взаимосвязанных видов (исторические свиты), обитавших в одинаковых эколого-ценотических условиях. Наличие в конкретном месте отдельных представителей таких групп позволяет предположить, что данное местообитание потенциально пригодно для обитания остальных видов данной группы.

Реконструкция собственно структуры биогеоценологического покрова является задачей, которая должна решаться на зональном и региональном уровнях. Она необходима для нахождения “точки отсчета”, представления облика сообщества, климаксового для данной территории, в сравнении с которым возможно оценить произошедшие за длительный срок структурные пертурбации и таксономические потери. До сих пор, к сожалению, практически отсутствуют работы, в которых производилась бы такая реконструкция на достаточно глубокую временную перспективу.

1.2.2. Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время

Данные о разнообразии сообществ и видовом составе лесов в относительно недалеком прошлом можно получить из исторических источников и архивных документов. Достаточно полная информация по характеру использования лесов в центральной России датируется началом XVIII века (Арнольд, 1880; Рудзский, 1899; Фалеев, 1912).

Сведения о прошлом использовании лесов на территориях заповедников можно получить из карт генерального межевания и Экономических примечаний к ним, а также из экономических обзоров и карт губерний, которые хранятся в Российском государственном военно-историческом архиве, Российском государственном архиве древних актов, Российском историческом архиве и многих областных архивах. Здесь же содержатся богатейшие сведения о пространственной структуре и степени антропогенной трансформации растительного покрова по каждому конкретному участку (даче) большинства областей европейской части России. Как своеобразный экологический эксперимент можно рассматривать сопоставление сведений о площади и составе лесов, о пространственном распределении лесных и нелесных угодий в конце XVIII века с аналогичными сведениями для этих же территорий в последующие времена.

1.2.3. Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотопа и экологическим амплитудам растений

Освоение лесных ландшафтов привело к изменению не только состава биоты, но и к преобразованию экотопов (изменению почвенного покрова, режимов увлажнения и др.). В связи с этим важным элементом реконструкции лесного покрова выступает метод оценки экологического потенциала местообитаний. Наиболее легко оценить потенциал местообитания можно в тех случаях, когда в пределах изучаемой территории в различных экотопах сохранились участки с малонарушенной растительностью и почвами. Экологический анализ видовых списков таких эталонных участков с использованием широко распространенных экологических шкал (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983) выявляет диапазоны основных экологических факторов в этих экотопах. Проводя такой анализ мы предполагаем, что отсутствие некоторых видов, исчезнувших с данной территории, слабо искажает общую экологическую оценку местообитания, полученную по наложению диапазонов толерантности большого числа видов. Подробное описание метода расчета экологических свойств экотопов с использованием экологических шкал приведено в методическом пособии “Информационно-аналитическая система...” (см. Заугольнова и др., 1995). Полученные характеристики эталонных участков экстраполируются на соответствующие им по положению в рельефе и почвообразующим породам участки в пределах изученной территории.

Результаты косвенного экологического анализа с использованием шкал, целесообразно дополнять данными прямого инструментального измерения освещенности, влажности, содержания питательных веществ в почвах и т.п. Для этих целей можно использовать стандартные методики измерений (Программа и методика биогеоценологических исследований, 1966; 1974; Алексеев, 1975;).

Более сложно оценить потенциал местообитаний на территориях, сильно нарушенных вследствие деградации почв, изменения гидрологического режима и др. Здесь экологическая оценка регистрирует

современное состояние экотопа, но не отражает его прежних свойств (до нарушений), что не позволяет корректно рассчитать состав потенциальной флоры ненарушенных экотопов. В таких случаях целесообразно использовать метод аналогов, исследуя экотопически сходные, но менее нарушенные участки биогеоценологического покрова в регионе, где находится заповедник.

1.2.4. Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности

Оценка структурного разнообразия лесной растительности предполагает выделение иерархии структур. На каждом уровне иерархии структурное разнообразие оценивается по наличию и степени выраженности элементов мозаики.

В качестве эталона для выделения структурных элементов целесообразно рассматривать наименее нарушенные участки растительного покрова. Минимальными структурными элементами здесь выступают микросайты или микроместообитания. В современных разновозрастных лесах основная часть микросайтов связана с жизнью и отмиранием деревьев. Обычно, это подкроновые пространства, вывальные бугры и западины, крупный валеж. Кроме перечисленных микросайтов, в лесах существует мозаика микросайтов зоогенной природы: порои копытных, выбросы кротов и барсуков, норы и пр. Для некоторых регионов характерна экотопическая неоднородность, связанная с крупными валунами, карстовыми воронками, бессточными понижениями. Размер такого рода микросайтов изменяется от нескольких десятков квадратных дециметров до нескольких квадратных метров.

Структурные единицы следующего уровня (мезосайты) имеют размеры, сопоставимые с размерами групп взрослых деревьев и занимают площадь до сотен квадратных метров. Это могут быть окна распада, группы подроста, куртины кустарников или группы молодых генеративных деревьев и т.д. (все они составляют отдельные стадии в динамике *gap-mosaics*). Натурные данные о размерах и продолжительности существования фитогенных мозаик в широколиственных лесах описаны в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994), в хвойно-широколиственных лесах - в разделах 6 и 7, а также в брошюрах "Current state..." (Popadyuk et al., 1995; Smirnova et al., 1995). Структурные неоднородности сходного масштаба возникают и в результате жизнедеятельности многих позвоночных (солонцовые и приводопойные поляны, осветленные участки леса вокруг бобровых поселений и др.) и беспозвоночных животных (очаги размножения листо- и древогрызущих насекомых). В отличие от фитогенных мозаик, поляны и окна, создаваемые фитофагами, имеют более сложную динамику из-за комплексного взаимодействия между растениями, животными и элементами экотопа.

Еще более крупная мозаика существует на уровне лесных сообществ. В малонарушенных лесных ландшафтах площади сообществ могут достигать многих сотен - тысяч гектаров. Это связано с тем, что разновозрастные древостой, существующие длительное время, формируют свою внутриценотическую среду с очень широкими диапазонами изменчивости по всем экологическим факторам. Здесь четко проявляется световая мозаика, мозаика переувлажненных вывальных ям и осушенных вывальных бугров, мозаика из высоко гумусированных прикомлевых участков и минерализованных отсыпок на вывалах, зоогенная и микогенная мозаика. Различия условий микро- и мезоместообитаний для произрастания растений в пределах одного ценоза оказываются настолько большими, что они перекрывают различия между участками разновозрастных лесов на плакорных и склоновых позициях в рельефе, на почвах суглинистого и супесчаного механического состава и т.п. Площади малонарушенных сообществ являются достаточными для поддержания устойчивой структуры популяций даже самых крупных эдификаторов среди растений и животных.

Пространственная неоднородность и временная динамика структур ценотического уровня в современных лесах сильно изменчива из-за принципиальных различий между антропогенными и ненарушенными сообществами. Площади производных лесов разных типов варьируют в широких пределах и зависят от способов хозяйственного использования территории. В некоторых случаях воздействия на лесной покров приводят к появлению мелкоконтурной мозаики разновозрастных

олигодоминантных древостоев, а в других - к формированию не менее обедненных древостоев, но распространенных на больших площадях. И в тех, и в других случаях большинство микро- и мезомозаик редуцируется или исчезает, и производные леса характеризуются сильной выравненностью внутриценоотических и микроэкоотических условий. При нивелировании микро- и мезоразличий местообитаний ведущим фактором, определяющим разнообразие и обилие видов в производных лесах, выступают ранее несущественные различия экотопов по составу почвообразующих пород, положению в рельефе и т.п.

Следует также отметить, что длительное хозяйственное воздействие на лесные территории привело к появлению набора производных экотопов с характерной для них растительностью, состав и структура которой отражает созданную человеком мозаичность местообитаний.

Оценка типологического разнообразия растительности производится на уровне сообществ - с помощью различных классификаций растительности. Наиболее распространенными классификациями являются доминантная и эколого-флористическая (Александрова, 1969; Миркин, 1989; Коротков и др., 1991). Целесообразность применения той или иной классификации зависит от степени нарушенности растительного покрова и задач исследования. Особо необходимо подчеркнуть значимость различий между ненарушенными и производными сообществами при классифицировании растительности. Так, вследствие микро- и мезомозаичности ненарушенного лесного покрова и плавного "перетекания" его отдельных фрагментов доминирование разных видов не может служить надежным критерием для выделения сообществ. В таких ситуациях удобнее пользоваться критериями эколого-флористической классификации (Миркин, 1989) и ранжировать сообщества синтаксономическими категориями на уровне ассоциации или ее вариантов.

Антропогенно обусловленное доминирование видов в древесном и подчиненных ярусах выступает на первый план в производных сообществах - в связи с редукцией природной микро- и мезомозаичности. Из-за этого доминантная классификация оказывается удобной для сравнения материалов разных исследований в маловидовых разновозрастных лесах. Однако для работы с сукцессионными рядами сообществ она мало пригодна, так как доминанты в них меняются в течение жизни одного поколения деревьев.

При изучении нарушенной растительности целесообразно сначала отдельные физиономически одинаковые участки лесного покрова (часто соответствующие выделам в лесной таксации) именовать по принципам доминантной классификации, а затем, используя полные видовые списки производных сообществ, определять к каким ассоциациям или синтаксонам более высокого ранга в эколого-флористической классификации относятся те или иные сообщества, выделенные по доминантному принципу. Это дает возможность выявить общую сукцессионную направленность изменений сообществ при широком варьировании состава доминантов.

Следующим элементом в иерархии малонарушенного лесного покрова выступает совокупность пространственно сопряженных сообществ в пределах ландшафтных подразделений разного ранга (Анненская и др., 1963; Исаченко, 1976, 1980; Сочава, 1978) Одним из вариантов ландшафтных подразделений локального уровня, охватывающих наибольшее разнообразие экотопических условий на территориях заповедников, является речной бассейн высокого порядка. Площадь такого бассейна может составлять несколько квадратных километров. На этой территории могут быть обнаружены все элементы зональной биоты, достаточно полно представлена региональная флора и фауна и могут устойчиво существовать локальные популяции наиболее крупных фитофагов. В том случае, если территория заповедника очень мала и не включает полного набора ландшафтных подразделений, типичных для региона, целесообразно распространить исследования за пределы заповедника и составить представление о всем разнообразии современных сообществ в пределах речного бассейна высокого порядка.

Однако, бывают ситуации, когда для объединения сообществ в группы невозможно использовать

ландшафтный подход ввиду малой площади заповедника, либо крайне сильной деградации экотопов. В таком случае для выяснения сукцессионных трендов можно группировать сообщества в пространственно целостные контуры с одинаковыми сукцессионными трендами в популяциях зональных эдификаторов.

1.2.5. Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов

В настоящее время существует множество методов оценки сукцессионных процессов. Все они в своей основе используют признаки состояния растительных сообществ, а остальные компоненты экосистем рассматриваются как дополнительные характеристики.

Для решения этой задачи необходимо проведение натурных изысканий, включающих в себя учет флоры и геоботаническое описание растительности заповедника (на постоянных и временных пробных площадях, при маршрутных учетах). Учет флоры и описание растительности следует проводить, ориентируясь на результаты оценки структурного и типологического разнообразия современной растительности - инвентаризация производится в связи с выделенными сообществами (биотопами). Достаточным для характеристики сообщества числом описаний можно считать такое, при котором кривая кумуляты числа видов выходит на плато. Достаточное количество описаний не является константной величиной и его нужно определять для каждого конкретного типа сообществ.

Для оценки изменений биоразнообразия в ходе сукцессий разумно использовать представление о потенциальной флоре. Потенциальную флору целесообразно определять для группы ассоциаций или формации в доминантной классификации при изучении нарушенных лесов; или для ассоциации во флористической классификации при исследовании растительности малонарушенных лесов. В обоих случаях пространственным объектом изучения является биотоп. Более крупной единицей должна быть группа биотопов, достаточно полно характеризующая биоразнообразие всего массива заповедника. Сравнение флоры этих элементов растительности заповедника с региональной флорой позволит оценить потери разнообразия. Хорошо, если набор биотопов будет представлять естественный ландшафтный комплекс - в таком случае гармоничная компоновка материала сделает его сравнимым с информацией по другим регионам.

Для оценки потерь биоразнообразия проводится экологическая диагностика сообществ и их групп с помощью балловых экологических шкал. Такая диагностика является достаточно традиционной в отечественной фитоценологии и широко применялись как в луговодстве (Раменский и др., 1956), так и в лесоводстве (Воробьев, 1953). Более поздние варианты экологических шкал (Цыганов, 1983) содержат информацию по большему числу видов флоры исследованных заповедников и большему числу экологических факторов (увлажнению, трофности, обеспеченности азотом, кислотности почв, освещенности и т.п.). Кроме того, шкалы Д.Н.Цыганова являются диапазоновыми (т.е. оценивают пределы толерантности по каждому фактору) и за счет этого они более удобны для решения означенных задач по сравнению с европейскими аналогами (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977).

После оценки экологических свойств сообществ формируется их расчетная флора, которая рассматривается как потенциальная. В расчетную флору включаются те виды регионального списка, которые по экологическим свойствам соответствуют условиям обитания этих сообществ. Затем список видов расчетной флоры сравнивается с реальной флорой и вычисляется процент потерь флористического разнообразия.

Следует заметить, что расчет потерь потенциальной флоры имеет смысл проводить для территории, включающей достаточно полный набор растительных сообществ, характерных для региона. Площадь такой территории должна составлять, по предварительным оценкам, десятки - сотни тысяч гектар (Юрцев, 1982; Малышев, 1994).

Для выяснения причин и механизмов флористических потерь целесообразно рассмотреть различия сообществ по участию в их составе разных эколого-ценотических групп. В связи с тем, что флора подчиненных ярусов достаточно консервативна, присутствие группы с крайне малым числом видов трав, кустарничков и мхов может свидетельствовать о былом состоянии сообщества - в том случае, если древесные

виды этой группы выпали из сообщества. Поскольку как общий список видов заповедника, так и соотношение эколого-ценотических групп в ненарушенных сообществах имеют региональный характер, вопросы выделения таких групп и их представленность в ненарушенной растительности необходимо решать самостоятельно. В качестве вспомогательных сводок целесообразно использовать работы А.А.Ниценко (1969), Г.М.Зозулина (1970) и др.

Расхождение между реальной и потенциальной флорами в сообществах определяется различиями идущих сукцессий. Наиболее удобна оценка сукцессионных трендов в лесных заповедниках по состоянию древесной синузии, поскольку популяционная жизнь древесных эдификаторов формирует структуру и состав всего сообщества. Если процесс смен поколений в популяциях деревьев протекает непрерывно и в таких количественных соотношениях, которые обеспечивают постоянство видового состава древостоя и подлеска, то это должно выражаться в виде демографически (онтогенетически) сбалансированной структуры популяций.

Полночленность онтогенетического (возрастного) состава всех ценозообразователей - достаточно просто определяемый индикаторный признак ненарушенного (климаксового) ценоза (Whittaker, 1975; Дыренков, 1984; Манько, 1987; Восточноевропейские..., 1994). Основой для оценки состояния популяций древесных видов является определение онтогенетической структуры конкретных популяций и сравнение ее с демографически устойчивой структурой, которая характерна для популяций деревьев в ненарушенных лесах данного региона.

Построение онтогенетических спектров основывается на подразделении онтогенеза в соответствии с этапами развития: молодостью, зрелостью, старостью и смертью (Ценопопуляции растений, 1976; 1988). Перечисленные этапы развития маркируют изменения биологического возраста особи. Использование одной и той же классификации онтогенетических состояний для построения онтогенетических спектров дает возможность получить сравнимые результаты и на этой основе сделать заключение о состоянии вида в сообществе. Сопоставимые данные невозможно получить, если использовать подразделения онтогенеза по абсолютному возрасту. Однако сведения об абсолютном возрасте растений разных онтогенетических групп и уровней жизненности (см. ниже) представляют собой чрезвычайно ценную дополнительную информацию, позволяющую решать вопросы устойчивости и периодичности смены поколений.

В онтогенезе деревьев выделяют 4 возрастных периода и 9 онтогенетических состояний (в предыдущих публикациях использовался термин "возрастные состояния"; который заменен в связи со слабым отличием от термина "возрастные группы"):

I. Латентный период:

1) покоящиеся семена (s).

II. Прегенеративный период:

2) проростки (всходы) (pl);

3) ювенильное состояние (j);

4) имматурное (полузрелое) состояние (im);

5) виргинильное (взрослое вегетативное) состояние (v).

III. Генеративный период:

6) молодое генеративное состояние (g_1);

7) средневозрастное генеративное состояние (g_2);

8) старое генеративное состояние (g_3).

IV. Постгенеративный (сенильный) период:

9) сенильное состояние (s).

Описания онтогенетических состояний у деревьев приведены в справочном пособии "Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники" (1989), книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994) и др.

В связи с разными темпами развития длительность пребывания особей в одном онтогенетическом состоянии колеблется в значительных пределах (Восточноевропейские..., 1994). Подробный анализ онтогенеза деревьев показал, что в каждом онтогенетическом состоянии можно выделить растения разных

уровней жизненности (Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Воронцова и др., 1986; Махатков, 1991). Наиболее часто при исследованиях онтогенеза деревьев выделяют три уровня жизненности: 1) нормальная жизненность; 2) пониженная жизненность; 3) низкая жизненность.

Для построения онтогенетических спектров деревьев в каждом анализируемом сообществе желательно обследовать площадь не менее 0,25 - 2,0 га или несколько более мелких площадок, составляющих в сумме такую же площадь. На этой площади для каждого дерева определяется онтогенетическое состояние, начиная с виргинильного, и уровень жизненности. Определение этих параметров для растений ранних онтогенетических состояний проводится на небольших площадках (1 - 10 м²). Такие площади целесообразно использовать для организации исследований по популяционному и ценогическому мониторингу.

Онтогенетический спектр, который обеспечивает устойчивое существование популяции, ранее был назван базовым (Восточноевропейские..., 1994). Форма такого спектра определяется следующими биологическими свойствами вида: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний, 2) темпами развития особей, 3) способами самоподдержания, 4) интенсивностью и периодичностью инспермации, 5) почвенным запасом диаспор, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним - площади питания).

Базовые спектры деревьев с разным популяционным поведением (с разным типом стратегии) должны быть различными, так как темпы онтогенеза и плотность возрастных локусов видоспецифичны. Количественные базовые спектры для некоторых видов деревьев приведены в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994).

Для определения степени сукцессионного отклонения конкретного сообщества от климаксового состояния по признаку полночленности популяционной структуры древесной синузиды производится сравнение онтогенетического спектра каждой конкретной популяции с базовым спектром. Все множество конкретных спектров может быть объединено в несколько вариантов, соответствующих тому или иному состоянию популяции:

- 1) инвазионное состояние - в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;
- 2) нормальное состояние:
 - а) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения);
 - б) вегетативно полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;
 - б) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;
- 3) регрессивное состояние - представлены лишь постгенеративные растения.
- 4) состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы - фрагментарный онтогенетический спектр.

Диагностика состояния популяций, основанная на указанных признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития популяций деревьев. Инвазионные популяции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий - с другой, имеют более или менее вероятные перспективы превращения в нормальные. Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе. Регрессивные популяции формируются в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение, либо условия в ценозе препятствуют развитию подроста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагменты популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании при крайне низком уровне численности и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно.

Если возможность провести полноценные демографические исследования популяций деревьев отсутствует, то в качестве предварительной оценки их состояния в сообществе можно сопоставить балловые оценки древесных видов по ярусам. Устойчиво существующие виды с нормальными популяциями будут иметь сходные оценки во всех ярусах. В то время как виды, популяции которых являются инвазионными или регрессивными, будут присутствовать, соответственно, только в подросте или только в древостое.

После определения онтогенетической структуры популяций всех древесных видов в сообществе желательно оценить соотношение популяций видов разных типов стратегий (конкурентной - С-виды, стресс-толерантной - ST-виды, рудеральной - R-виды по Grime, 1979). В ненарушенных лесных сообществах доминируют виды конкурентной стратегии, виды стресс-толерантной стратегии являются содоминантами, а виды реактивной стратегии - ассектаторами. Классификация видов деревьев по типам стратегий приведена в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994). В нарушенных лесных сообществах чаще всего доминируют рудеральные или стресс-толерантные виды - в зависимости от характера нарушений.

Еще одним признаком, характеризующим древесную синузию в ненарушенных лесах, является ее полидоминантность. Длительно существующие в спонтанном режиме лесные сообщества имеют в своем составе все древесные виды данной региональной флоры, которые способны произрастать в данных экотопических условиях.

Итак, оценка сукцессий может проводиться по изменению видового состава, степени доминирования тех или иных видов, структуре сообществ. Обычно эти оценки ведутся по одной из перечисленных групп признаков. В связи с этим перспективными являются разработки комплексных балловых оценок, интегрирующих качественно различные характеристики сообществ. Конкретные разработки балловых оценок сукцессионного статуса растительных сообществ приведены в главах 2 и 5.

Для облегчения работ по сортировке и первичному анализу описаний целесообразно использовать компьютерные программы. Для выполнения исследований по некоторым заповедникам, растительность которых описана в данном сборнике, были использованы существующие и созданы специальные программные продукты (Заугольнова и др., 1995):

1. Базы первичных данных: геоботанические описания и демографические таблицы.
2. Справочные базы данных: диапазонные экологические шкалы Д.Н.Цыганова для 2000 видов по 10 шкалам, списки видов исторических свит Г.М.Зозулина - около 1000 видов, списки видов эколого-ценотических свит А.А.Ниценко - около 400 видов; списки видов растений по типам стратегий - 600 видов.
3. Компьютерная программа для сортировки описаний растительности по степени их флористического сходства (Syntaxon).
4. Компьютерная программа для определения экологических характеристик сообществ и их совокупностей по балловым экологическим шкалам (ECOSCALE).
5. Процедура определения расчетной (потенциальной) флоры групп сообществ разного ранга и ее сравнение с реальной (автор Л.Г.Ханина).
6. Система процедур, позволяющая определять доленое участие вида в группе сообществ и его встречаемость (автор Л.Г.Ханина).
7. Процедура формирования реальной флоры групп сообществ с учетом синузального разделения видов (автор Л.Г.Ханина).

Помимо флористических и фаунистических данных, геоботанических описаний, демографических обследований растительности и др., большое значение для оценки сукцессионных трендов в растительном покрове заповедников имеет анализ количественных таксационных (лесостроительных) данных сопряженных с планами насаждений. Эти материалы, в отличие от данных научных исследований, характеризуют всю территорию заповедника без исключения. В связи с этим, все полевые исследования в лесных заповедниках должны быть максимально точно привязаны к конкретному таксационному выделу или его части на планах лесонасаждений. Еще большую ценность приобретают данные государственной инвентаризации лесов, если они привязаны к той же топографической основе, что и карты разного целевого

назначения: подстилающих пород, ландшафтов, типов леса, растительных ассоциаций и т.п. Удобным инструментом для сравнения таких пространственно распределенных данных являются современные компьютерные ГИС-технологии. Примеры их использования приведены при изложении результатов исследований в некоторых заповедниках (см. главы 3 и 5).

Изложенные выше методические приемы были реализованы в разных заповедниках с разной степенью подробности. Специальные методы исследований, использованные в отдельных заповедниках, рассмотрены в соответствующих разделах.

1.3. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове

В предыдущих разделах были изложены основные теоретические представления о структуре и динамике растительности и методические подходы к анализу сукцессионных процессов в растительности. Не менее важным компонентом лесных экосистем являются почвы, которые как и растительность не остаются неизменными во времени. Динамичность почвенного покрова столь же имманентный признак как и динамичность биотических систем (Карпачевский, 1981; Александровский, 1983).

В настоящее время разработан комплекс методов, позволяющих по морфологическим почвенным свойствам реконструировать наличие в прошлом тех или иных воздействий на лесные экосистемы и сделать выводы об устойчивости или об изменении облика экосистем во времени, а также о направленности этих изменений (Офман и др., 1995; Пономаренко и др., 1995).

Как показывает анализ исторических документов, археологических данных, опросов старожилов и т.п., большинство заповедных экосистем перед установлением заповедного режима в те или иные периоды испытывало антропогенные воздействия. Если же такие воздействия не имели места или не были зафиксированы документально, то не исключено, что экосистемы изменялись во времени и по каким-то другим причинам. По-видимому, выявление таких изменений в прошлом и их сопоставление с современным состоянием или направлением изменения является одной из основных задач мониторинга охраняемых природных территорий. При всем разнообразии возможных внешних воздействий на лесные экосистемы, можно выделить несколько наиболее обычных и распространенных, приводящих к особенно ярким изменениям в почвенном покрове. Это распашка, выпас (сгравливание леса), рубки и пожар. В свою очередь, эти воздействия приводят к целому ряду сопряженных изменений растительности, таких, как послерубочные, послепожарные сукцессии, сукцессии, происходящие при зарастании безлесных угодий и т.п.

Попытки выделить вклад разных воздействий на почвенный покров предпринимались некоторыми исследователями в археологии и археозоологии (Wood, Jonson, 1978; Динесман, 1982 и т.д.). При анализе сукцессионных процессов в лесных экосистемах ранее основное внимание уделялось изменениям, происходящим в почвах под воздействием вывалов (Карпачевский, 1981; Schaetzel, 1989; Васенев, Таргульян, 1995) и кротов (Абатуров, 1982). В данном разделе сделана попытка расширить эти представления и установить соответствие между особенностями почвенной морфологии и основными типами воздействий на лесные экосистемы как на уровне отдельных актов воздействий, так и на уровне основных типов природопользования.

Сначала рассмотрим основные особенности морфологии почв, определяемые спонтанным развитием природных лесных экосистем.

В почвоведении накоплен огромный фактический материал, характеризующий изменения аналитических свойств почв при тех или иных внешних воздействиях (см. Карпачевский, 1977; Розанов, 1992 и др.). Морфологические же характеристики почвенного покрова и их динамика, как правило, рассматриваются генерализовано - на уровне типа профиля или особенностей (цвета, мощности, характера нижней границы) слагающих его горизонтов. Этот подход достаточен для случаев, когда почвенная морфология формируется за счет процессов фронтального течения, и совершенно недостаточен для описания почв, формирующихся при участии педотурбационных процессов. В последнем случае описание почвенного покрова требует привлечения более тонких, "негоризонтных" морфологических характеристик